

Ecología y Manejo de los bosques de Argentina

Prefacio

La idea de publicar este libro surgió como un proyecto de integración de trabajos de diferentes grupos del país en ecología y manejo de bosques. Después de un largo proceso editorial sale este material en presentación multimedia. Su origen se remonta al mes de agosto de 1996, cuando un conjunto de ecólogos e ingenieros forestales asistieron, en la ciudad de San Miguel de Tucumán, a la Reunión sobre Ecología y Manejo de Bosques de Argentina. La reunión fue organizada por el LIEY (Universidad Nacional de Tucumán) y el LISEA (Universidad Nacional de La Plata).

Las discusiones mostraron el interés en superar las barreras entre la investigación ecológica y la forestal tradicionales. Avanzar hacia un planteo integrador de la estructura y dinámica de los bosques con manejos fundados en las propiedades ecosistémicas compatibilizando la producción con la conservación. Ese encuentro científico fue ante todo un catalizador de entusiasmos, rico y heterogéneo en propuestas. Se hizo evidente la existencia de mucha información no publicada que era conveniente difundir. Mostró a sus participantes que era posible y necesario comenzar una nueva etapa de difusión del conocimiento científico y técnico de los aspectos mencionados de los bosques nativos de Argentina. Como conclusión casi inevitable se coincidió en publicar un libro que reuniera los aportes de los partícipes de la reunión, cuyo lenguaje y nivel fueran acordes con el público blanco pretendido consistente en estudiantes de nivel universitario y profesionales.

El contenido del libro reúne trabajos de muy diferente índole, que expresan la diversidad de visión, líneas de trabajo y puntos de interés que han querido destacar sus autores, algunos desde una óptica más integradora y otros

más específica. Consecuentemente, no se trata de un conjunto coordinado de capítulos sino que estos resultan más o menos independientes entre ellos. Teniendo en cuenta los destinatarios, los artículos han incluido definiciones y explicaciones conceptuales que le dan cierto carácter de libro de texto. Por último las facilidades de la edición electrónica han permitido la inclusión de fotografías y gráficos en color que aumentan sin duda las posibilidades didácticas.

El libro reúne las contribuciones de los asistentes a la mencionada reunión, salvo alguna excepción realizada a fines de asegurar la representación de las principales regiones forestales del país. Se incluyeron los artículos que lograron superar las instancias de evaluación. Expresamos nuestro agradecimiento a los anónimos investigadores del país y extranjero que colaboraron en el arbitraje.

Hay destacados colegas en el país, que no estuvieron presentes en la reunión de Tucumán, y están ausentes en éste libro. Esperamos que si este libro tiene éxito en su intención, también sirva de estímulo y desafío para la próxima aparición de nuevas contribuciones que incluyan la participación de un mayor número de investigadores.

A todos los autores debemos agradecer su paciencia durante estos años, en especial a aquellos que prontamente sometieron sus artículos y superaron el proceso de evaluación. Asimismo, agradecemos al Dr Alejandro D. Brown, anfitrión y motor de la reunión en Tucumán. A la International Foundation for Science de Suecia por su cooperación con diferentes investigaciones de nuestro grupo que incidieron para la concreción de este proyecto, y a la Editorial de la Universidad Nacional de La Plata por su aceptación editorial.

Los capítulos tienen aproximadamente un orden norte-sur y prácticamente en todas las áreas biogeográficas hay consideraciones sobre ecología y sobre manejo. El

**El conocimiento sobre los bosques de Argentina, su manejo y su conservación:
¿Llegamos a tiempo?**

Si a alguien que trabajó medio siglo en el bosque se le encarga una introducción a una obra tan diversa y rica en enfoques y propuestas originales como Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina es inevitable que trozos de su experiencia personal se filtren en los comentarios, y que a pesar de haber visitado todos los tipos de bosque nativos, comprenda con más agudeza las contribuciones vinculadas con las ecorregiones donde ha trabajado. Finalmente, en cuanto al comentarista, todos los científicos cargamos nuestra mochila ideológica y nuestros prejuicios, lo importante es saber controlar sus sesgos.

Estudios de los bosques: flujos y balances

El mensaje básico que se filtra en la mayoría de las contribuciones es que si deseamos mantener la integridad de fragmentos de bosques argentinos manejados o protegidos, debemos comprender no sólo cómo son, sino, y fundamentalmente, cómo se comportan frente a determinadas presiones naturales y antrópicas.

En esta obra el cambio, como diría [Perry](#) (1994, p.3) es considerado la “esencia” del bosque y comprender las normas que regulan tales cambios, así como la manera de

mantenerlos dentro de ciertos límites, se vuelve la tarea fundamental del manejo forestal.

Reconociendo la importancia crítica de lo antedicho los editores han conseguido que Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina contenga contribuciones que se ocupen no sólo de la estructura, el funcionamiento y la dinámica de cambio del patrimonio forestal argentino, sino de propuestas de manejo de ese legado.

Los temas básicos pueden agruparse en 6 categorías:

- i. Las propuestas de manejo
- ii. La naturaleza de los ecosistemas forestales argentinos
- iii. Paleoevolución de la biota
- iv. Regímenes de disturbio y los patrones y mecanismos de la sucesión
- v. Estabilidad de los ecosistemas
- vi. Relación entre la heterogeneidad de los mosaicos y el amanchonamiento espacial asociado al disturbio natural y/o antrópico

Propuestas de manejo

Las propuestas de manejo incluyen:

- i. sucesiones secundarias en parches de paisajes heterogéneos sobre una matriz agroforestal de selva Paranense. Se estudian comunidades de reemplazo (capoeras) y su papel en la recuperación de propiedades físicas y químicas de los

- suelos de cultivos de tabaco abandonados en mosaicos de la categoría “rural dispersos” según [Matteucci, et al.](#) (2004, Fig. 5, p.92) que corresponden a pequeñas parcelas o predios familiares (Frangi *et al.*, capítulo 3),
- ii. comunidades forestales de especies nativas invasoras oportunistas del Chaco y su potencial de uso silvopastoril, transformando una “plaga” en un elemento de alto valor en un paisaje de bosque abierto o sabana (Andrada y Adámoli, capítulo 6),
 - iii. algarrobales freatófitos del Monte con poblaciones con diferencias estructurales y funcionales marcadas y posibilidades de recuperación distintas, entre otras causas por la predación selectiva de semillas de algunas especies, en relación al elenco de algarrobos arbóreos estudiados en la ecoregión del Monte (Villagra *et al.*, capítulo 13),
 - iv. cipresales Andino Patagónicos cuyos requerimientos ambientales en distintas etapas (dispersión de semillas, establecimiento y desarrollo) están vinculadas con sitios que sufren distintos tipos de disturbio y poseen diferentes bancos de semillas (Rovere *et al.*, capítulo 15),
 - v. cipresales enfermos, con un análisis de las llamadas enfermedades del decaimiento entre las que el “mal del ciprés” es el principal disturbio sanitario de los bosques de ciprés y su presencia está condicionando la posibilidad de manejo silvicultural de la especie (Loguercio y Rajchenberg, capítulo 16),
 - vi. talares del borde de la Pampa Ondulada uno de los tipos de bosques más amenazados del país por la expansión de las fronteras agropecuaria, urbana, y litoral balnearia, por la utilización de su madera como leña, y por el valor creciente de los depósitos de conchillas y tosca subyacentes (Arturi y Goya, capítulo 10),
 - vii. caldenales del Espinal, otro de los tipos de bosques, también del Espinal, fragmentado, disectado, achicado y convertido en usos urbanos y agropecuarios y con comportamientos poblacionales dispares, con baja capacidad de recuperación en algunos territorios y oportunista invasora en otros. Se describe la condición espacial original, la evolución histórica de su uso y su condición actual, todo ello con la óptica de un recurso forestal a ser manejado a perpetuidad (Lell, capítulo 12),
 - viii. estado o condición actual y propuesta de enriquecimiento de parches remanentes del quebrachal de quebracho blanco y, del algarrobal con quebrachos blancos aislados, en una matriz arbustiva del Chaco Árido. La condición actual pauperizada surge de siglos de explotación selectiva para madera, leña y carbón, y de forrajeo y pastoreo de ganadería mayor y

menor en hatos mixtos. En éstos, el porcentaje de vacunos ha ido disminuyendo mientras que el de caprinos aumentó o se estabilizó y en otras áreas comenzó a declinar en la primera mitad del siglo pasado. Se sugieren alternativas de enriquecimiento de bosques degradados y con realismo se describen las dificultades para implementar estructuras productivas alternativas de uso múltiple (Karlin *et al.*, capítulo 9),

- ix. opciones para el manejo de lengales Andino Patagónicos que protegen las nacientes de todas las cuencas de agua dulce de la Patagonia argentino chilena, sobre la base de la dinámica natural de los bosques. Tal dinámica incluye desde disturbios en parcelas grandes por abatido de fragmentos emergentes por el viento, y por avalanchas o derrumbes de laderas y los incendios, hasta la sucesión en pequeños claros –dinámica de claros - (Bava y Rechene, capítulo 20). En Tierra del Fuego los procesos de disturbio incluyen también, el avance de turberas sobre el lengal, el anegamiento permanente de lengales del “vaso” y bordes de diques de castores, el forrajeo de plantines por guanaco, y allí se describe el manejo actual y las propuestas teniendo en cuenta los nuevos paradigmas de manejo ecosistémico sostenible (Frangi *et al.*, capítulo 18).

La naturaleza de los ecosistemas forestales argentinos

Desde hace medio siglo se insiste en que “management, to be successful must be founded in a deep appreciation of the forest, of its origins and structure and of the complex interrelationships of all its component parts” (Holloway 1954). Sobre esta base los editores de Ecología y Manejo de Bosques de Argentina han tenido particularmente en cuenta que silvicultura incluye manipulaciones de una o varias de las interacciones que caracterizan un bosque. Creo que la razón principal para que los editores pusieran el énfasis en trabajos sobre interacciones bióticas surge del reconocimiento de que en el futuro el manejo de los fragmentos que nos quedan del patrimonio forestal requerirá conseguir un balance entre las múltiples y generalmente conflictivas necesidades de la sociedad.

En este milenio tenemos totalmente claro que los bosques son valiosos por muchas razones más que la producción de madera (Perry, 1994). Cualquiera que haya convivido cierto tiempo con los tobas, y los wichi en el Chaco ha aprendido que los bosques son “farmacias vivientes”, “mercados de alimentos vivientes”, “fábricas de tinturas, resinas, gomo-resinas y látex”, “mercerías de fibras vegetales”. Ya sabemos que algunos bosques tropicales manejados para producción de frutos y látex rinden económicamente el doble que si se dedicaran a plantaciones intensivas o conversión

para ganadería ([Peters et al.](#), 1989), y los bosques de clima templado-frío son más valiosos para conservar agua, suelo y hábitats para recreación que si se manejan solamente para producción de madera ([Fukuoka](#), 1985).

Sin considerar el papel de nuestros bosques en la captura total de energía solar, en su contenido de materia orgánica comparado con otros tipos de vegetación terrestre, en su capacidad de utilizar mucha más energía solar que la que refleja (bajo albedo), en su papel en el ciclo del carbono, del agua y de los nutrientes, no debemos olvidar que todos los ríos importantes que nacen fuera o dentro del territorio nacional lo hacen en terrenos de bosques o de antiguos bosques desmontados.

En ese marco esta obra tiene contribuciones fundamentales sobre lo que podemos llamar colectivamente la naturaleza de los ecosistemas forestales argentinos que incluye:

i. el procesamiento de la materia incluyendo el papel de los hongos presentes, sus asociaciones simbióticas y su desempeño en la pudrición de la madera; el ciclo de la energía y las características de los ciclos de vida de los bosques de ñire, lenga y guindo de Tierra del Fuego. Aspectos funcionales como la descomposición de materiales del piso del suelo, productividad primaria, el contenido de nutrientes ([Frangi et al.](#), capítulo 18),

- ii. los requerimientos ecológicos del ciprés de la cordillera en las primeras etapas de su establecimiento y desarrollo y la relación de los cipresales con la frecuencia e intensidad de incendios y la presión de forrajeo del ciervo colorado y el ganado vacuno ([Rovere et al.](#), capítulo 15),
- iii. los paisajes emergentes como integración de topografía, suelos y disturbio en los bosques templados de Sudamérica andino-patagónicos. La influencia de las variaciones climáticas sobre los regímenes de disturbio y sus consecuencias sobre la dinámica de los bosques y el valor de la perspectiva de dinámica de parches ([Veblen et al.](#), capítulo 17),
- iv. la compleja naturaleza del disturbio por fuego y actividad tectónica ([Veblen et al.](#), capítulo 17), por fuego, ramoneo y sobrepastoreo ([Rovere et al.](#) capítulo 15, [Lerner](#), capítulo 11 y [Biani et a.](#), capítulo 7), por inundaciones ([Placci y Holz](#), capítulo 5, [Neiff](#), capítulo 4),
- v. los síndromes de estrés sanitario en bosques de ciprés ([Loguercio y Rajchemberg](#), capítulo 16).

Paleoevolución de la biota

Ecología y Manejo de Bosques de Argentina incluye aportes sobre cambios climáticos regionales del Holoceno que afectaron la relación entre bosque y no bosque e

influyeron en el papel de distintos factores modeladores del paisaje, glaciares, erosión eólica e hídrica, antes y durante el período donde se estabilizaron los grandes tipos de bosque que se estudian en esta obra .

Estos trabajos que abordan lo que llamamos paleoevolución de biota incluyen el estudio de:

- i. los cambios climáticos que afectaron la distribución de los bosques de Tierra del Fuego y su recuperación territorial a partir del Holoceno medio, 5000 años atrás (Rabassa *et al.*, capítulo 19),
- ii. las variaciones climáticas ocurridas en la llanura chaco-pampeana en los últimos 18.000 años y su influencia sobre la estructura y composición biótica de bosques “peri-chaqueños” que constituyen lo que desde hace más de una década se llama Arco Pleistocénico Residual de Sudamérica, y el valor en el Chaco de determinados procesos pedogenéticos como indicadores de transición de un paleoclima frío y seco a otro subtropical, húmedo y de variada y extensa morfogénesis fluvial hace unos 10.000 años (Biani *et al.*, capítulo 7).

Regímenes de disturbio y los patrones y mecanismos de la sucesión

Un grupo de trabajos fundamentales analiza los regímenes de disturbio y los patrones y mecanismos de la sucesión incluyendo:

- a) los nuevos paradigmas de la evolución y cambio de comunidades y la teoría del no equilibrio de los estados maduros partiendo de un estudio que compara las características de orden, predictibilidad y estabilidad de los estados finales de la teoría “clementsiana” de la sucesión con los enfoques que asignan un papel importante a los procesos estocásticos, de disponibilidad de semillas, dispersión, disturbio y a la dinámica de parches (Veblen *et al.*, capítulo 17; Grau, capítulo 1),
- b) la estructura y dinámica temporal de las poblaciones de leñosas invasoras como el caldenal (Lerner, capítulo 11) y el vinalar (Astrada y Adámoli, capítulo 6),
- c) la dinámica de establecimiento y regeneración de bosques monoespecíficos como los lengales (Bava y Rechene, 20) y los alisales del río (Neiff, capítulo 4),
- d) los paisajes emergentes del manejo de diferentes etapas de la sucesión y cambios biofísicos que ocurren durante la misma (Frangi *et al.*, capítulo 3; Grau, capítulo 1),
- e) las funciones y servicios que cumplen los bosques secundarios en mosaicos heterogéneos elaborados sobre matrices

- de selva –Yungas y Paranense- (Grau, capítulo 1; Frangi *et al.*, capítulo 3),
- f) tipos, características estructurales y dinámica de los bosques fluviales, tropicales-subtropicales condicionados por el régimen de pulsos hidrológicos y sedimentológicos (Neiff, capítulo 4; Placci y Holz, capítulo 5).

Estabilidad de los ecosistemas

Otro grupo de contribuciones explora lo que podemos llamar la estabilidad de los ecosistemas desde varios ángulos:

- i. una visión actual de los grandes ecosistemas de Misiones, el territorio nacional con mayor biodiversidad por unidad de área, para fortalecer la idea de que para comprender el papel estabilizador de la biodiversidad se necesita primero comprender la estructura del sistema, que en éste caso comienza con tareas básicas como la elaboración de una flora de la provincia y una actualización de los conocimientos sobre los aborígenes evolutivos de la selva Paranense, y los Campos correntino –misioneros (Rodríguez *et al.*, capítulo 2),
- ii. los grandes sistemas de estabilidad pulsativa ligados a alternancias cíclicas de inundaciones y sequías como en el Chaco Oriental (Placci y Holz, capítulo 5; Biani *et al.*, capítulo 7),
- iii. las relaciones clima-suelo-vegetación que dan estabilidad a límites relativamente netos entre pastizales y talares del borde de la Pampa Húmeda en función de la disponibilidad del agua a lo largo del año bajo distintos soportes edáficos (Arturi y Goya, capítulo 10).

Relación entre la heterogeneidad de los mosaicos y el amanchonamiento espacial asociado al disturbio natural y/o antrópico

Varios autores destacan la relación entre la heterogeneidad de los mosaicos de ecosistemas, comunidades, y rodales y el amanchonamiento espacial asociado al disturbio natural y/o antrópico. Como ya se indicó en el acápite 1.2, el concepto de dinámica de manchones o parches es usado implícita o explícitamente para definir regímenes de disturbio (Veblen *et al.* Capítulo 17; Frangi *et al.*, capítulos 3 y 18; Grau, capítulo 1; Arturi y Goya, capítulo 10).

Qué hacen, dónde trabajan y en qué coinciden los editores y contribuyentes de Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina

Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina incluye 20 contribuciones de 52 investigadores, de los que dos tienen sus cuarteles generales en España y Estados Unidos. Pertenecen a 18 organismos, de los que

9 son universidades nacionales argentinas. El resto trabaja en unidades del CONICET, el INTA y el CIEFAP, extendiendo casi todos sus actividades a la docencia en universidades nacionales las que a pesar de fuertes limitaciones presupuestarias siguen siendo indicadoras de los valores científicos más altos de nuestro país. El 75 por ciento de las contribuciones son de más de un autor sugiriendo una fuerte presencia de equipos de investigación liderados por uno o dos maestros de nivel internacional, acompañados por una pléyade de jóvenes.

Hay fuerte coincidencia en que la presión antrópica no sólo disminuye la eficacia de los servicios ambientales sino el de bioproducción y que algunos ecosistemas son empujados a otras líneas de comportamiento de las que difícilmente vuelven sin el aporte de insumos de muy alto costo por parte del hombre, fundamentalmente, técnicas de manejo (Karlin *et al.*, capítulo 9). También hay propuestas de restauración exitosas de bajo costo (Astrada y Adámoli, capítulo 6). Hay casos donde se puede rehabilitar fragmentos del bosque, es decir, lograr un estado deseado pero funcionalmente distinto al del ecosistema natural de origen, hay casos donde se pueden restaurar todos los estados de la sucesión del bosque nativo (Frangi *et al.* capítulo 3) y se describen varios casos prácticamente irreversibles en ambientes socioeconómicos de pobreza extrema (Astrada y Adámoli, capítulo 6 ; Karlin *et al.*, capítulo 9)

El 60% de los autores destaca su inquietud por la magnitud que han adquirido los procesos de fragmentación, achicamiento, disección y desaparición de manchones de bosques.

Un segundo tema donde hay alta coincidencia es en la existencia de grandes vacíos de información muy básicos, muy necesarios para hacer propuestas de manejo. Por ejemplo, el desconocimiento de la flora y la fauna del Monte (Villagra *et al.*, capítulo 13), la ausencia de una flora de Misiones (Rodríguez *et al.*, capítulo 2), el lento y difícil desarrollo de la flora del Chaco como ecoregión (Biani *et al.*, capítulo 7) la fragmentación de la base del conocimiento florístico en varias ecoregiones, la necesidad de seguir avanzando en trabajos de biodiversidad dinámica de parches y relaciones entre componentes de mosaicos de paisajes (Biani *et al.*, capítulo 7) y muchos temas más.

Esta cuidadosa y original búsqueda de temas básicos sobre los que hay conocimiento imperfecto es una de las contribuciones más importantes de la obra y requiere al menos una lectura rápida de todas las contribuciones. No es cosa pequeña tener la opinión de 52 ecólogos sobre qué es lo que falta estudiar con urgencia, qué está incompleto pero en acelerado desarrollo y qué temas requieren un esfuerzo lento porque no hay todavía una masa crítica de investigadores interesados y formados.

Significado regional de las contribuciones

Los trabajos cubren arealmente todas las ecoregiones con bosques de Argentina. En el norte, nuestros grandes tipos de bosque son compartidos con Bolivia, Paraguay y Brasil, y representan la expresión subtropical-templada de ecosistemas intertropicales. En el sur compartimos los bosques templado-fríos con Chile pero en nuestro país están más ampliamente representados los bosques de termoclimas con inviernos comparativamente más fríos y los más extensos gradientes pluviométricos desde la selva valdiviana hasta los cipresales dispersos en el borde de la estepa patagónica. En todos los casos tanto en las comparaciones trans-andinas, como la realizada por Veblen *et al.* en el capítulo 17 de este volumen, así como en las trans-pilcomayenses ([TNC-FVSA](#), 2004), las trans-paranenses (Neiff 2005; [Matteucci et al.](#), 2005), las trans-paraguayenses (Neiff, capítulo 4; [TNC-FVSA](#), 2004) y trans-uruguayenses (Burkart *et al.*, 2002) tienen alto valor de hallazgo o descubrimiento en cuanto a atributos funcionales novedosos ligados a biodiversidad, conectividad y dinámica de bosques.

No es tema menor destacar que Argentina incluye algunos grandes tipos de bosques de enorme importancia funcional y areal, como la selva pluvial templada valdiviana de Chile y Argentina que cubre 1.398.060 ha, considerada la segunda en dimensiones de este tipo de bosques en el mundo ([Arborvitae](#), 2000), los bosques estacionales subtropicales del Chaco de Argentina, Bolivia, Paraguay, y Brasil, que

incluyen uno de los gradientes latitudinales de ecosistemas forestales tropicales a templados más importantes del planeta ([Naumann y Madariaga](#), 2003) y el gran corredor fluvial Paraguay-Paraná que conecta la biota amazónica con la del Delta del Paraná, ecoregión embutida en los pastizales pampeanos.

En la Argentina entran profundamente dos de los corredores biológicos latitudinales más importantes del planeta uno montano y otro fluvial y en ambos son esenciales los ecosistemas de bosques.

La montaña andina de Sudamérica, aloja bosques húmedos subtropicales hasta los 29° Sur ([Brown et al.](#), 2001) y bosques húmedos templado-fríos desde los 37° hasta los 55°. Este corredor latitudinal que opera también como barrera climática O-E impresionó a todos los geógrafos, climatólogos y ecólogos regionales que estudiaron Sudamérica como sistema morfoestructural ([Sick](#), 1968; [Schwabe](#), 1968; [Morello](#), 1984); se extiende casi subparalelo al meridiano 70° O, desde los 18° de latitud N hasta el confín austral del Continente recorriendo más de 7000 km. Una longitud latitudinal menor tiene el gran corredor fluvial Paraguay-Paraná que se extiende entre los 58 y 59° O desde los 14° hasta los 35° S; desde las nacientes del Paraguay al desembocadura del Paraná tiene 3.600 km de largo de neta orientación N-S. El sistema se completa con unos 1.850 km de recorrido NNE-SSO del

Uruguay convergiendo ambos ejes en el Estuario del Plata ([Bonetto y Hurtado](#), 1999).

La “orientacionalidad” NS de los ejes fluviales le permite cumplir funciones únicas de ruta de articulación de la fauna y flora tropical con la subtropical y templada. No siempre se destaca lo suficiente el hecho de que, de los 6 grandes ejes fluviales sudamericanos: Amazonas, Araguaya –Tocantins, Orinoco, Magdalena, San Francisco y Paraná-Paraguay, cinco conectan exclusivamente diversidad biótica intertropical mientras que el Paraná-Paraguay funciona como articulador de la biota tropical con los campos del S de Brasil, SE de Paraguay, Corrientes, Entre Ríos y Uruguay y las Pampas argentinas ([Bonetto y Hurtado](#), 1999). Los contactos físicos de aguas amazónicas y del Paraguay-Paraná permiten intercambios no sólo de ictiofauna sino de avifauna y flora de humedales y selvas de ribera que tienen su genocentro en la cuenca Amazónica y llegan hasta la ribera Argentina del Plata.

Oportunidad y necesidad de la aparición de un libro sobre ecología de bosques argentinos

La obra aparece en los albores del tercer milenio cuando todos los tipos forestales naturales de Argentina están no sólo bajo amenazas largamente conocidas sino bajo presión de tasas crecientes de desmonte desconocidas hasta 1970.

No es fácil medir el achicamiento de los bosques en un país en donde los criterios para definir bosque, matorral, arbustal, han variado constantemente. Desde la llegada de los ferrocarriles al NOA y NEA los biólogos que trabajaban en el bosque se acostumbraron a escuchar el tac-tac regular del hacha, seguido de un ruido sordo, acompañado de un microtemblor al abatirse un gigante. Hasta 1940 dominaba ampliamente la explotación maderera por tala selectiva, entresaca o floreo, y el desmonte para agricultura era la excepción. En el NO las relaciones entre maderero y desmonte variaban, en las provincias azucareras la relación era de 55% a 45% en Tucumán y de 70% a 30% en Salta y Jujuy. En provincias algodoneras la agricultura avanzó en pastizales de dorsales, paleocauces y hondonadas intermedanasas antiguas, mordiendo apenas los bordes del bosque; la tala selectiva dominó hasta mediados de 1960 cuando la provincia del Chaco crea su “Instituto de Desmonte”.

A fines del 1950 se enriqueció la disponibilidad de herramientas de apeo de árboles: apareció la motosierra con su ronroneo. Hasta esa época el desmonte para agricultura en el Chaco de tres quebrachos era difícil, un capataz y tres hacheros haciendo desmonte, destronque y quema habilitaban entre 1 y 2 ha/mes.

En los 60 comienza a sentirse el ronquido de maquinaria pesada, a divisarse la polvareda del cadeneo y el panorama sonoro es dominado por el del quiebre de ramas mezclado

con el ruido de topadoras y tractores de gran potencia. La velocidad del desmonte para agricultura comienza a medirse en días por /ha.

En los 80 la maquinaria de desmonte se perfecciona y crecen polos de concentración de tecnología y herramientas para desmonte mecánico y químico; la celeridad del desmonte se mide en horas /ha.

En el momento en que aparece esta obra todo el NOA y el NEA argentino y los espacios con ecosistemas compartidos de Bolivia, Paraguay y Brasil sufre una presión de desmonte desconocida hasta 1995. El gran motor del desmonte, como en toda frontera agropecuaria activa, es un producto de alto valor, el poroto soja, y los paquetes tecnológicos ligados a los transgénicos con tolerancia a herbicidas y/o resistencia a plagas.

El poder del paquete soja es tan grande que desaparecen grandes parches de cultivos tradicionales como el algodón, el poroto y hasta la caña de azúcar, junto a toda la infraestructura asociada; pero, sobre todo, desaparece la llamada cultura chacarera ligada al algodón. Una larga serie de años con lluvias por encima de los promedios amplía el área de expansión potencial del desmonte y una estrategia empresaria que combina agricultura cerealero-oleaginosa y ganadería en pasturas implantadas, ambas de tipo extensivo industrial. La devaluación crea condiciones de ajuste a los precios de los mercados internacionales exitosos. Un tercer componente son los precios de las tierras subóptimas que se transforman en

un monumental estímulo a la inversión de empresas agroganaderas pampeanas.

Estamos a tiempo

Pienso que la obra llega en el momento clave por muchas razones pero fundamentalmente porque el poder público y los sectores privados no han asumido el hecho de que la frontera agropecuaria en Argentina ya no tiene pastizales y sabanas suficientes para reconvertir: se puede incorporar nueva tierra agrícola casi exclusivamente a partir de bosques.

La pregunta del título de ésta introducción es difícil de contestar porque el gran hueco de investigación a llenar es conocer los efectos importantes del complejo y poco conocido científicamente proceso de “habilitación” de tierras a partir de distintos tipos de bosque.

En una grosera simplificación pienso que necesitamos estudios muy precisos sobre las consecuencias de cada una de las etapas de esa cirugía mayor llamada conversión que tiene etapas muy traumáticas: primero el desplazamiento o confinamiento de los pobladores históricos, criollos y aborígenes; luego la tala selectiva o floreo para extraer solo madera de muy alto valor lo más rápido posible; luego el cadeneo y la topadora para “limpieza” de lo que queda del bosque, más tarde las “bombitas” incendiarias para sistematizar los núcleos iniciales de combustión

de lo que queda como mezcla de rama, tronco, suelo y subsuelo; luego los cebos tóxicos para matanza de predadores y aves granívoras, luego los herbicidas de amplio espectro y las primeras labranzas que generalmente no son de tipo “labranza cero” sino bien “quirúrgicas”, luego, y ya con el cultivo instalado, una rutina de tratamiento periódico con plaguicidas, herbicida tipo glifosato y fertilizantes.

Insisto, esta obra es imprescindible porque no todos los factores de poder tienen claro el aforismo de que la Argentina como sociedad solo existirá a largo plazo con el “consentimiento” de su patrimonio natural, fundamentalmente de sus bosques.

Menos de 50 años después de la primera fundación de Buenos Aires el Cabildo estableció ordenanzas alertando que los algarrobales multiuso del Espinal estaban desapareciendo del espacio periurbano; en el siglo XVIII los avisos se repitieron en relación a otro bosque peripampásico multiuso: el talar.

Esos alertas y los que le siguieron hasta hoy no sirvieron para nada, se organizaron Institutos Provinciales de Desmonte (Chaco) se firmaron y cumplieron convenios de colonización que implicaban importación de maquinaria de labores mecanizadas y de desmonte para que Francia pudiera reubicar “piet noires” en retiro de África del Norte; los que vivíamos en el Chaco recordamos la maquinaria pintada de azul de los “argelinos” y trabajamos como contraparte en los programas de investigación científica entre el CNRS de

Francia y la Universidad de Buenos Aires donde también se reubicaban investigadores evacuados de África del Norte (Plan de Estudios Fitoecológicos del Chaco Argentino, CEPE-CNRS de Francia y FCEN-UBA), todo un programa de investigación y desarrollo del último quinquenio de los 60 mutilado en la alternancia democracia –dictadura.

También recordamos megaproyectos de privatización de bosques y sabanas fiscales de la ecoregión del Chaco como “Chaco Puede” y “Pico del Chaco” de la década del 70 época en que se concentró un 80 % de la maquinaria de desmonte del centro norte del país en la ecoregión del Chaco y sus bordes.

En el 80 las ventajas financieras del doble cultivo y la entrada de la soja genéticamente modificada reabrió una frontera de desmonte relativamente quieta durante 5 años, y ya en este siglo (2004) muchos ecólogos quedamos estupefactos cuando los tres poderes de una provincia Salta, relativamente bien dotada de fragmentos de bosque nativo aprobaron la venta de la tierra, los ecosistemas sobreyacentes, las sociedades locales y su cultura, de gran parte un área protegida por ley provincial afectando las nacientes de cursos de agua potable que abastecen centros urbanos de la base del piedemonte.

En mi opinión la desafectación de amplios fragmentos de áreas protegidas es un detonante brutal que sepulta cualquier optimismo con respecto al futuro de nuestros bosques nativos. Esta decisión no solo esparció

escepticismo en cuanto al futuro de nuestro patrimonio natural sino que cancela posibilidades de negociación con autoridades que desgraciadamente ignoran que la cultura “fronteriza” del oriente salteño sólo existe, repito, con el “consentimiento” de sus bosques.

Pienso que esta obra, cargada de trabajos originales, sólo va a enriquecer nuestra información y que hay y aparecerán experiencias piloto de manejo sustentable, pero para cambiar lo que piensa la gente y el poder del futuro de nuestros bosques hay tareas imprescindibles que sólo podremos hacer actuando juntos, presionando, explicando, capacitando, convenciendo, divulgando, y eso, es muy difícil .

Jorge Morello

Grupo de Ecología del Paisaje y Medio Ambiente, FADU UBA-CONICET
e-mail: morello@gepama.com.ar

Bibliografía

- ARBORVITAE. 2000. News in brief. The IUCN/WWF Forest Conservation Newsletter, n° 16, p. 4, Bristol, UK,
- BONETTO, A. y S. HURTADO. 1999. Región 1: La cuenca del Plata. En: Canevari, P.; D. Blanco; E. Bucher; G. Castro I. Davidson, Eds. Wetlands International, Publ. n° 46, 208 pp.
- BROWN, A.; H. GRAU, L-MALIZIA; y A. GRAU. 2001, Argentina. En M. Kapelle y R. Brown, Eds. Bosques Nublados del Neotrópico. INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica, 659 pp.
- FUKUOKA, K. 1985. The Economic coexistence between man and nature. Risho University Institute for Economic Research, 210 pp., Tokyo.
- HOLLOWAY, J.T. 1954, Forest and climate in the South Island of New Zealand. R. Soc. NZ. Trans. 82: 329-410.
- MATTEUCCI, S. D.; J. MORELLO y A. RODRÍGUEZ. 2004. El Alto Paraná Encajonado Argentino Paraguayo: Mosaicos de Paisaje y Conservación Regional. Ediciones FADU, Buenos Aires, 160 pp.
- MORELLO, J. 194. Perfil Ecológico de Sudamérica. Instituto de Cooperación Iberoamericana, 93 pp., Barcelona.
- NAUMANN, M. y M. MADARIAGA. 2003. Atlas Argentino. Programa Nacional de Lucha contra la desertificación, Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable, INTA y Agencia Alemana de Cooperación Técnica, Bs. As, 100 pp.
- PERRY, D.A. 1994. Forest Ecosystems. The John Hopkins University Press, Baltimore-London. 649 pp.
- PETERS, C-M.; A.H. GENTRY; y R. MENDELSON. 1989. Evaluation of an Amazonian rainforest. Nature, 339: 655-656.
- SCHWABE, G.H. 1968. Toward an ecological characterization of the South American Continent. En: Biogeography and Ecology of South America. Tomo 1, Dr. W. Junk Publ.
- THE NATURE CONSERVANCY. 2004. Estudio Ecoregional del Gran Chaco. The Nature Conservancy – Fundación Vida Silvestre Argentina .Versión Electrónica.
- SICK, W-D. 1968. Geographical substance. En: Biogeography and Ecology of South America, Tomo 1, Dr. W- Junk Publ.

capítulo 1 analiza la estructura y diversidad de los bosques de las Yungas en función de las ideas actuales sobre dinámica de la vegetación. El capítulo 2 revisa el conocimiento actual sobre la composición estructural, dinámica, manejo y conservación de los bosques misioneros en tanto que el 3 analiza los procesos de sucesión secundaria en relación con los sistemas de agricultura migratoria en Misiones. El capítulo 4 describe aspectos estructurales y dinámicos de los bosques fluviales del Paraná que están florísticamente vinculados a las comunidades Paranenses y funcionalmente asociados al régimen hídrico de los ríos. El capítulo 5 explica cómo, variaciones edáficas y topográficas se relacionan con diferencias de disponibilidad hídrica y causan importantes variaciones florísticas y estructurales en las comunidades del Chaco Oriental. El capítulo 6 analiza la dinámica de los vinalares y las posibilidades de manejo de las comunidades dominadas por esta especie leñosa en expansión en el Chaco Oriental. En el capítulo 7 se presenta una revisión sobre aspectos fitogeográficos y funcionales de los bosques del Chaco. En el capítulo 8 se analiza la composición de los bosques del Chaco Santafesino, sus variaciones asociadas a gradientes geográficos y topográficos así como aspectos funcionales y la regeneración de las especies arbóreas principales. El capítulo 9 describe la vegetación y los sistemas productivos del Chaco Arido y discute alternativas más apropiadas desde el punto de vista social y ambiental. Los capítulos 10, 11 y 12 analizan la estructura, dinámica y elementos de manejo de los bosques que rodean a los pastizales pampeanos por el este, los talaes, y por el oeste, los caldenares. El capítulo 13 presenta los bosques de algarrobo de la Provincia del Monte. Los capítulos 14 y 15 analizan la estructura, el manejo y la regeneración en los bosques de Ciprés de la Cordillera mientras que en el 16 se aborda la enfermedad conocida como "el mal del ciprés" y su relación con el manejo de esos bosques. Los diferentes bosques de la región andino patagónica se analizan en el capítulo 17 que presenta una revisión teórica de dinámica forestal. La ecología de los bosques de Tierra del Fuego y su

distribución en el pasado reciente se analizan en los capítulos 18 y 19 respectivamente. El capítulo 20 analiza los requerimientos de la regeneración de la lenga en Tierra del Fuego en relación con el manejo de esos bosques.

Esperamos que a través de este material los lectores encuentren algunas respuestas y sobre todo muchas preguntas nuevas.

La Plata, diciembre de 2004

MF Arturi, JL Frangi y JF Goya, editores
Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y
Ambientales
Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales-Facultad de
Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

Dinámica de bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas

Héctor Ricardo Grau



Resumen

Presento una revisión de los trabajos sobre dinámica de bosques en las Yungas del Noroeste Argentino, como base para manejo productivo y conservacionista. Estos bosques se extienden en el rango latitudinal entre 22 y 28 S, en el rango altitudinal entre 400 y 3000 m, y en un rango de precipitaciones de aproximadamente 900 a más de 2000 mm anuales.

Los bosques secundarios originados en áreas abandonadas de agricultura y ganadería representan en muchos casos la zona de transición entre bosques naturales y áreas completamente transformadas. Debido a esto, tienen importancia como áreas de amortiguamiento y de valor recreativo. Potencialmente también pueden ser bosques productores de madera y captadores de carbono atmosférico. Localmente, su composición es influenciada por el uso previo al abandono que controla el mecanismo de dispersión más eficiente para colonizar etapas tempranas. A escala regional, la presencia de especies exóticas invasoras es un factor progresivamente más importante que influye en la composición de estos bosques.

En los bosques diversos de ladera, la dinámica es controlada por factores que operan a distintas escalas de paisaje. Por ejemplo, a escalas de hasta decenas de hectáreas, tienen importancia los deslizamientos de ladera, mientras que a escala de cientos a pocos miles de metros cuadrados predominan factores endógenos como claros por caída de árboles, reproducción asexual, o las interacciones entre especies. La complejidad de estos procesos a distintas escalas debe entenderse para manejar estos bosques en forma sustentable.

Por encima de los 1600 m, el paisaje es un mosaico de bosques, arbustales y pastizales que en parte reflejan la interacción entre factores microambientales asociados a la topografía y distintas historias de disturbios. La interacción entre variabilidad climática, fuego y pastoreo seguramente

influye de manera significativa en la dinámica de estos parches de vegetación. Además de la dinámica interna de estos tres tipos de bosques, el gradiente altitudinal involucra aspectos funcionales a escala regional que deben reconocerse para un manejo racional.

Introducción

El objetivo de este trabajo es revisar los conocimientos actuales sobre dinámica de los bosques de las Yungas argentinas y proveer bases para su manejo y conservación. Incluyo información anecdótica o puramente descriptiva. Mas que enfatizar la validez de estas generalizaciones, espero estimulen preguntas e hipótesis a evaluar con métodos experimentales y cuantitativos.

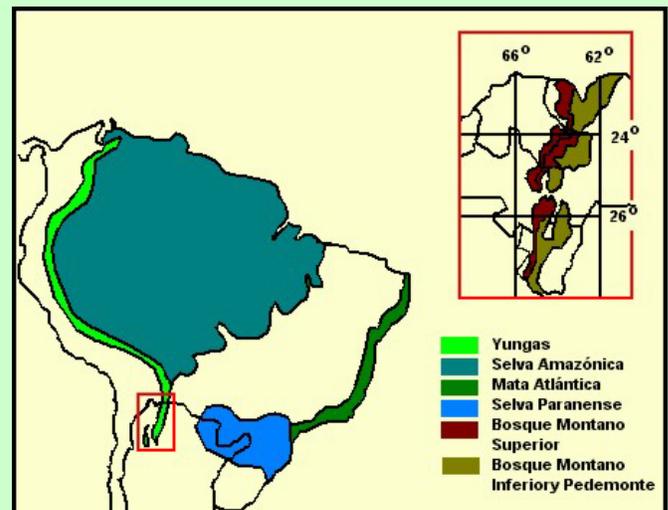


Fig. 1. Mapa de distribución de las Yungas en y de los distintos pisos altitudinales en Argentina.

Las Yungas argentinas o selva tucumano-oranense se localizan en las laderas húmedas del Noroeste Argentino entre los 22 y 28 S, cubriendo un rango altitudinal entre 400 y 3000 m y un rango de precipitaciones de aproximadamente 900 a más de 2000 mm anuales. Se caracterizan por un clima subtropical húmedo con estación seca (regimen monzónico) y una marcada heterogeneidad ambiental asociada a la

topografía montañosa (Fig. 1). Latitudinalmente, las Yungas muestran un empobrecimiento de especies de Norte a Sud. La mayor diversidad se encuentra en los bosques de la alta cuenca del río Bermejo, en el límite con Bolivia ([Grau y Brown](#) 1995a). El gradiente latitudinal de las Yungas, también se asocia con cambios en los patrones de uso de la tierra. El sector Sud, más cercano a centros urbanos, tiene más influencia de la economía de mercado, presenta sistemas de agricultura y ganadería más modernos y ha sufrido una progresiva despoblación en las áreas de montaña. En cambio, en el sector Norte persisten sistemas agrícolas y ganaderos tradicionales y población más dispersa, basada parcialmente en economías de subsistencia ([Brown y Grau](#) 1993). En comparación con otras provincias fitogeográficas de Argentina, las Yungas ocupan una superficie comparativamente chica (alrededor de 2 millones de Has). Sin embargo, albergan una alta biodiversidad, juegan un papel central en la regulación de cuencas hídricas de gran importancia regional, y progresivamente van adquiriendo importancia como centros de recreación y turismo. Localmente, son fuente de producción de madera, ganadería y productos vegetales menores ([Brown](#) 1995a). La producción y persistencia de estos recursos económicos y ecológicos a largo plazo depende estrechamente de la estructura y dinámica de sus bosques.

Hasta mediados de la década del 80, el estudio de las yungas se ha limitado a descripciones estáticas en el tiempo de los patrones de vegetación a escala regional ([Cabrera](#) 1976, [Hueck](#) 1978) y de rodales ([Meyer](#) 1963, [Brown et al.](#) 1985). Estos trabajos presentaban una perspectiva arraigada en los conceptos de sucesión y clímax dominante en Norteamérica y Europa hasta los años 60 ([Clements](#) 1916, [Margalef](#) 1958, [Braun Blanquet](#) 1964, [Odum](#) 1969). Desde este paradigma se enfatizaba la influencia de las condiciones ambientales (asumidas como relativamente constantes) controlando comunidades forestales en equilibrio, y se desestimaba la importancia de los cambios temporales (disturbios, sucesión, cambio climático) y la heterogeneidad

espacial (disponibilidad de semillas, dispersión, dinámica de parches). Es así que en los esquemas fitogeográficos clásicos de las Yungas, se presentaban grandes unidades de vegetación definidas por rangos altitudinales más o menos estrictos, y diferenciaciones a escala de paisaje debidas a diferencias microclimáticas asociadas a las exposiciones de laderas ([Cabrera](#) 1976, [Hueck](#) 1978, [Brown et al.](#) 1985).

En el esquema altitudinal clásico se identifican tres pisos definidos por la topografía. 1) La selva pedemontana se encuentra en las áreas planas por debajo de los 500-600 metros. Fitogeográficamente, esta región muestra afinidades florísticas con otros bosques secos estacionales del trópico de llanuras ([Prado y Gibbs](#) 1993, [Prado](#) 1995). Debido a que se encuentran en condiciones de poca pendiente, suelos ricos, cercanía a las fuentes de agua que permite el cultivo de hortalizas de invierno bajo riego, y condiciones climáticas que permiten agricultura extensiva sin riego, esta región es la que ha sufrido mayor transformación antrópica para agricultura. Las principales producciones agrícolas del noroeste argentino (caña de azúcar, frutales tropicales y subtropicales, y hortalizas de invierno) se asientan en este ambiente. En el sud de las Yungas, prácticamente han reemplazado la totalidad de la selva pedemontana mientras que este proceso de reemplazo continúa activamente en el extremo norte de las Yungas Argentinas ([Castro](#) 1995). Debido a que existen muy pocos de estos bosques en buenas condiciones de conservación y los mismos se encuentran en los sitios más aislados (lo que los ha protegido de la destrucción), las selvas pedemontanas son el ambiente menos estudiado de las Yungas.

2) En las laderas húmedas entre aproximadamente 500 y 1700 m se encuentra el bosque montano inferior. Probablemente debido a mayores precipitaciones y temperaturas menos extremas que a mayor altitud, este piso altitudinal es el de mayor diversidad, incluyendo una combinación de especies arbóreas perennifolias y caducifolias de linaje biogeográfico principalmente amazónico ([Brown](#) 1995), y con un gradiente de especies

tolerantes a pioneras ([Grau y Brown](#) 1998). Debido a las fuertes pendientes y al régimen de lluvias intensas en el verano, el bosque montano inferior no permite agricultura comercial de escala ni explotaciones ganaderas intensivas. Su uso antrópico se restringe a explotación forestal selectiva y ganadería extensiva.

3) El bosque montano superior, por encima de los 1700 m, se intercala con pastizales y arbustales hasta los casi 3000 m. Asociado a un clima más extremo (heladas y nevadas intensas), período seco muy marcado en el invierno, este bosque es mucho menos diverso ([Grau y Brown](#) 1995 a), es disturbado frecuentemente por fuego, con mayor incidencia de linajes holárticos y gondwánicos en la composición de especies ([Brown](#) 1995). Está dominado por especies típicamente intolerantes a la sombra como *Alnus acuminata*, *Podocarpus parlatorei* y *Polylepis australis*. Al tratarse de bosques abiertos en un clima menos riguroso en el invierno, la productividad de forraje accesible al ganado es mayor y la cantidad de parásitos es menor, por lo que la producción ganadera es más importante. Posiblemente desde tiempos históricos este ambiente ha tenido un uso antrópico más intenso que el bosque montano inferior ([Bolsi](#) 1997, [Ventura](#) 1995, [Otonello y Fumagalli](#) 1995).

Desde los años 70, la ecología en general y los estudios sobre dinámica forestal en particular, han cambiado sustancialmente. Disturbios, cambios climáticos y heterogeneidad espacial son hoy reconocidos como factores de gran influencia sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales, las que frecuentemente no se encuentran en equilibrio composicional ([Pickett y White](#) 1985, [Chesson y Huntly](#) 1997). Propiedades significativas de comunidades y ecosistemas, como diversidad, ciclos biogeoquímicos, ciclos hidrológicos, interacciones planta-animal, productividad, y susceptibilidad a invasiones, son fuertemente dependientes del régimen de disturbios ([Wiens](#) 1989, [Peet](#) 1992, [Borman y Likens](#) 1979, [Huston](#) 1994). Esta perspectiva de no-equilibrio es ventajosa no solo por presentar una visión más realista de la dinámica natural de las

comunidades vegetales, sino también porque ayuda a interpretar y manejar la influencia de las actividades antrópicas. De hecho, el uso de los ecosistemas forestales por parte del hombre, implica esencialmente el manejo del régimen de disturbios y la regeneración asociada ([Attiwill](#) 1994).

Reconocer que los disturbios, la heterogeneidad espacial, y la variabilidad climática son un control importante de la estructura de la vegetación no significa desestimar la importancia de los factores ambientales como clima, topografía y suelo. En muchos casos el ambiente físico es el condicionante del régimen de disturbios por vías directas e indirectas. Tampoco significa que la vegetación nunca se encuentre en equilibrio composicional. Lo que enfatiza la visión dinámica, es la importancia de entender patrones y procesos en determinados contextos definidos por escalas temporales y espaciales ([Pickett y White](#) 1985, [Rahel](#) 1989). Por ejemplo, los gradientes altitudinales de vegetación no solo reflejan la variación climática, sino también la variación en el régimen de disturbios, que a su vez depende de los cambios ambientales y de la vegetación misma ([Harmon et al.](#) 1984, [Veblen et al.](#) 1992).

La percepción dinámica de las Yungas argentinas no comenzó sino hasta mediados de los años 80 y ha sido objeto de estudios cuantitativos recién en los 90, principalmente en el sector más austral. Los vacíos de información, tanto geográficos como temáticos, son aún muy importantes. Idealmente este trabajo debería contribuir a identificarlos y darles prioridad como objetivos de investigación en el futuro.

Si bien los patrones de disturbios y sucesión se correlacionan con el gradiente altitudinal, esta correlación no es estricta. Revisiones recientes ([Brown y Grau](#) 1993, [Brown](#) 1995b) han incorporado la descripción de aspectos dinámicos dentro del esquema de pisos altitudinales. En cambio, esta revisión está primariamente ordenada de acuerdo a los patrones de disturbios y sucesión. Espero con esto enfatizar situaciones reales en vez de potenciales, y establecer relaciones más directas entre procesos ecológicos y

necesidades de manejo e investigación.

Bosques secundarios: el ecotono entre ecosistemas naturales y antrópicos

La mayor parte del bosque montano inferior se sitúa en las laderas montañosas cálidas y húmedas del Noroeste Argentino, y conserva en buena medida su estructura boscosa. Por el contrario, la mayor parte del bosque pedemontano situado sobre tierras planas ha sido transformado en áreas agrícolas, ganaderas, industriales o urbanas (Fig. 2). En algunas áreas del pedemonte y de valles intermontanos, tierras previamente utilizadas para agricultura han sido abandonadas, dando curso a procesos de sucesión secundaria. Estas áreas se localizan en sectores con pendientes limitantes para agricultura permanente ($> 5\%$), o dentro de áreas protegidas. En general, estos bosques secundarios forman una zona intermedia entre los bosques maduros de ladera y áreas completamente alteradas hacia la llanura, por lo que adquieren importancia conservacionista como áreas de amortiguamiento (Vides-Almonacid 1992). Esta situación de bosques secundarios en el límite entre áreas naturales y antrópicas también se da en zonas de ladera correspondiente al bosque montano inferior, ya sea en áreas residenciales próximas rodeadas de bosque o en poblados aislados con usos agrícolas tradicionales como la agricultura migratoria.



Fig. 2. Reemplazo de los bosques pedemontanos por agricultura en las cercanías de Orán, Salta.

Velocidad de la sucesión secundaria

En base al estudio de cronosecuencias (Fig. 3) en el pedemonte de la sierra de San Javier, estimamos (Grau *et al.* 1997) que varias características estructurales del bosque maduro (diversidad, riqueza de especies arbóreas, densidad de tallos, y altura del dosel) se alcanzan aproximadamente en 30-40 años de sucesión forestal sobre campos abandonados de agricultura herbácea o árboles frutales. Otras características como el área basal o la complejidad estructural en bosques de 50 años de edad, son aún muy inferiores a las del bosque maduro. En cronosecuencias de sucesión en campos abandonados

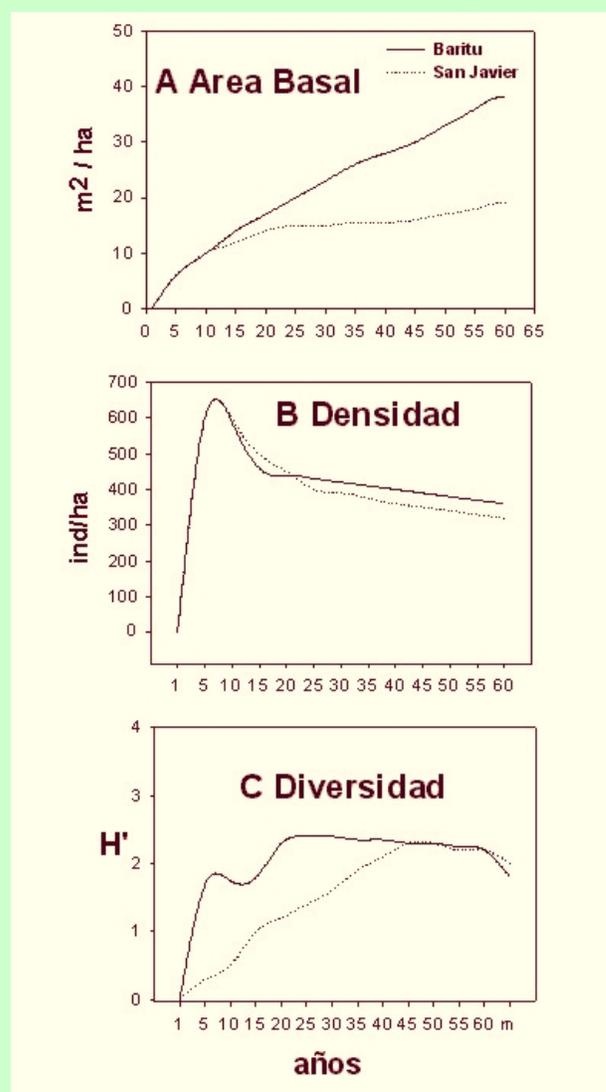


Fig. 3. Variación de parámetros estructurales en cronosecuencias de sucesión secundaria sobre campos abandonados de agricultura permanente en el pedemonte San Javier (Grau *et al.* 1997) y de agricultura migratoria en los bosques montanos de Baritú (Ramadori y Brown 1997).

de agricultura migratoria, [Ramadori y Brown](#) (1997) observaron que los patrones de recuperación de las variables estructurales durante la sucesión son más rápidos: la diversidad de especies se recupera en aproximadamente una década de sucesión, y el área basal de bosques de 60 años es comparable a la de los bosques maduros. En ambos casos bosques secundarios de alrededor de 50 años son comparables al bosque maduro en términos de estructura y diversidad, aunque florísticamente aún contienen numerosas especies pioneras longevas como dominantes. Tanto en San Javier como en Baritu los bosques de 40-60 años de edad muestran levemente mayor diversidad que los bosques maduros lo que puede atribuirse a la coexistencia de pioneras longevas originadas en etapas temprana de la sucesión y numerosas especies del bosque maduro ([Grau et al.](#) 1997). Estos valores de recuperación de variables estructurales también son similares a los observados en sucesiones secundarias en bosques tropicales de llanura ([Brown y Lugo](#) 1990, [Finegan](#) 1996).

Esta recuperación de las características estructurales del bosque, parece producir condiciones de hábitat apropiadas para la fauna nativa. En sucesiones secundarias de la sierra de San Javier, [Bustos](#) (1995) encontró que la composición de roedores en bosques secundarios de 30 años de edad era muy similar a la del bosque maduro, mientras que la densidad de individuos y la riqueza de especies se alcanza en aproximadamente 20 años de sucesión. [Vides-Almonacid](#) (1992) y [Rougés y Blake](#) (2001) encontraron que la diversidad de la comunidad de aves bosques secundarios de 25 años es comparable a la del bosque maduro. La predación de semillas de los bosques maduros se alcanza en los primeros años de sucesión, mientras que el banco de semillas (un potencial indicador de la comunidad de dispersores) alcanza un pico de abundancia y diversidad entre los 20 y 40 años ([Lomascolo](#) 2000). En los bosques secundarios del Parque Nacional el Rey (Salta), son comunes los grandes mamíferos como corzuelas, pecaríes, tapires o felinos, de

modo que puede aceptarse que los bosques secundarios tienen un alto valor conservacionista como calidad de hábitat. Sin embargo, hay que tener en cuenta que tanto el valor conservacionista como económico de los bosques secundarios depende en parte de la composición de especies arbóreas, la que está regulada por los factores que se discuten a continuación.

Historia del sitio, dispersión de semillas, y composición del bosque secundario

La sucesión vegetal es regulada por factores que controlan la disponibilidad y característica del sitio (tipo de disturbio, condiciones de uso previo al abandono), la disponibilidad de especies (mediada por su mecanismo de dispersión), y la capacidad diferencial de las especies de desarrollarse (historia de vida, ecofisiología, competencia, interacciones con otras especies) ([Pickett et al.](#) 1987). En etapas tempranas de sucesiones secundarias, los dos primeros factores juegan un papel preponderante ([Gleason](#) 1926, [Egler](#) 1954, [Zimmerman et al.](#) 1995, [Finegan](#) 1996). En los bosques secundarios de las Yungas pueden diferenciarse cinco patrones sucesionales definidos por tipo de uso previo al abandono.

Campos de agricultura herbácea

Áreas que fueron cultivadas durante muchos años y posteriormente abandonadas, es decir, que el banco de semillas del bosque nativo se ha agotado. En estas condiciones suelen dominar las especies dispersadas por viento. Por ejemplo, en el pedemonte de la sierra de San Javier dominan *Tecoma stans*, *Parapiptadenia excelsa*, *Heliocarpus americanus*, *Tipuana tipu*, *Jacaranda mimosifolia* ([Grau et al.](#) 1997). Recién después de algunos años de abandono esta vegetación secundaria tiene una estructura que resulta atractiva para aves dispersoras de semillas permitiendo la llegada de pioneras zoocoras como *Solanum riparium* o *Urera caracasana*.

Campos utilizados previamente para ganadería

En estas condiciones son abundantes las especies dispersadas por el ganado, típicamente caracterizadas por un endocarpo o semilla resistente a la digestión. Esto incluye especies propias de las Yungas como *Juglans australis* o *Enterolobium contortisilicium*, árboles más afines al ambiente chaqueño como especies de los géneros *Prosopis* o *Acacia*, o especies exóticas como *Gleditzia triacanthos*, *Psidium guajaba*, *Piracantha coccinea* o *Crataegus oxiacantha* (Chalukian, 1992, Grau y Aragón 2000, de Viana y Colombo-Speroni 2000). A mayor altitud, las especies que parecen adquirir mayor importancia en sucesiones pos-ganadería son *Podocarpus parlatorei*, *Xilosma pubescens* y *Durandella serratifolia* entre las nativas y *Prunus persica* entre las exóticas (Ramadori 1997, Grau y Aragón 2000). En general se considera que la recuperación del bosque en áreas de pastoreo está limitada por la herbivoría, la competencia con los pastos, mayor predación de semillas por roedores y dificultades para la dispersión (Nepstad *et al.* 1991, Aide y Cavelier 1994). Especies espinosas como la exótica *Piracantha coccinea* parecen favorecer la sucesión la recuperación del bosque dado que proveen protección contra el ganado y perchas para la dispersión (Malizia y Greslebin 2000).

Plantaciones frutales abandonadas (típicamente cítricos)

En estas condiciones la sucesión se caracteriza por la abundancia de especies dispersadas por vertebrados voladores. Esto incluye tanto especies heliófitas como *Solanum riparium*, *Urera caracasana* o *Trema micrantha*, como especies relativamente tolerantes a la sombra y características del bosque maduro como *Myrsine laetevirens*, *Cupania vernalis*, *Blepharocalix salicifolius* o *Cinamomum porphyria*. A estas especies nativas se suman especies exóticas como *Ligustrum* spp o *Morus* spp (Grau *et al.* 1997).

Datos de dietas sugieren que por ejemplo *M. laetevirens*, *C. vernalis*, *L. lucidum*, *M. alba* serían principalmente dispersados por aves (Aragon 1999, Rouges y Blake 2001); mientras que *S. riparium*, *Urera* spp. serían dispersados principalmente por murciélagos (Autino y Barquez 1994, Judica 1995, Judica y Bonaccorso 1997, Giannini 1999).

Barbechos de agricultura migratoria

El sistema de agricultura migratoria consiste en cortar y quemar parches de bosque de alrededor de una hectárea, donde se cultiva plantas anuales por períodos de uno o dos años. En las vecindades del Parque Nacional Baritú (sector Norte de las Yungas) las parcelas son abandonadas para un barbecho forestal que dura entre 30 y 60 años (Ramadori 1995). En estos bosques secundarios, la mayoría de las especies se encuentran presentes desde etapas tempranas de la sucesión siguiendo el esquema de composición florística inicial (Egler 1954). Esto se debe a que una parte muy importante de la regeneración es debida al rebrote de retoños de los árboles cortados y/o quemados de especies como *Tabebuia lapacho*, *Roupala caracatorum* o *Juglans australis*. Por otra parte, como es típico en otros ambientes tropicales (e.g. Guevara *et al.* 1986), quedan árboles quemados en pie, que sirven de perchas para acelerar la llegada de propágulos de especies ornitocoras como *Zantoxylon coco* o *Myrsine laetevirens* (Ramadori y Brown 1997, Ramadori 1997). Estos procesos favorecerían la rápida recuperación de la diversidad y área basal en estos bosques en comparación con la sucesión sobre campos abandonados de agricultura permanente (Fig. 3) donde las especies ornitocoras requieren de una estructura vegetal previa para colonizar, y donde la regeneración de semillas es más lenta que la regeneración asexual.

Plantaciones forestales

Tanto en el pedemonte como en áreas de ladera de las Yungas, los bosques han sido reemplazados por plantaciones

forestales, principalmente de Pinos y Eucalyptus. Las plantaciones monoespecíficas han sido considerada como una alternativa para recuperar tierras degradadas, con potencial a transformarse en bosques diversos a largo plazo ([Lugo 1997](#), [Parrota et al. 1997](#)). En las Yungas es promisorio desarrollar investigaciones en este sentido dado que existen miles de hectáreas de plantaciones forestales a consecuencia de las políticas de créditos forestales principalmente de la década del 70. Observaciones preliminares en plantaciones de Pinos y Eucaliptus en la sierra de San Javier ([Vides-Almonacid 1992](#), Roxana Aragón datos no publicados) sugieren una buena capacidad de favorecer la recuperación del bosque nativo y de proveer habitat para la avifauna.

El Futuro de los bosques secundarios

Los bosques secundarios tienen un importante valor tanto desde el punto de vista conservacionista como habitat para la fauna silvestre y como barbechos para recuperar suelos con aptitud agrícola. Adicionalmente tienen potencial como áreas de valor recreativo y recientemente se ha comenzado a considerar su importancia como áreas de captación de carbono atmosférico para mitigar las posibles consecuencias sobre el clima global ([Brown y Lugo 1990](#), [Fearnside 1996](#)). Es también posible que los bosques secundarios de las Yungas adquieran importancia económica en el futuro como ocurre con otros bosques secundarios neotropicales ([Finegan 1992](#)). Por ejemplo, algunos bosques secundarios de las Yungas tienen altas densidades de especies de alto valor maderero como *Cedrela lilloi*, *Juglans australis* o *Tipuana tipu* ([Brown y Grau 1993](#), [Grau et al. 1997](#)), y otros presentan buenas cualidades para enriquecimientos forestales ([Marmol 1995](#)). El tipo de uso predominante en de los bosques secundarios depende de factores económicos y sociales a escala regional o global ([Smith et al. 1997](#)).

Mientras los patrones de composición florística a escala local parecen depender de las condiciones previas al abandono, la invasión por exóticas parece ser un proceso a

escala regional de creciente importancia. Por ejemplo, [Malizia y Greslebin \(2000\)](#), encontraron que los arbustos espinosos favorecen la regeneración de especies ornitocoras, pero cuando existen fuentes de semillas de especies exóticas (particularmente *Ligustrum* spp) estas dominan la sucesión, probablemente retardando la regeneración del bosque nativo. A escala local las plantaciones cítricas y los cultivos herbáceos originan patrones florísticos distintos ([Grau et al. 1997](#)). Pero a escala de paisaje, incluyendo por ejemplo todo el pedemonte de la sierra de San Javier, el principal factor controlando la composición de los bosques secundarios parece ser la distancia a fuentes de semillas de especies de exóticas ([Aragon 1999](#)).

En síntesis, la composición dinámica y valor de los bosques secundarios es fuertemente afectado por los factores sociales y culturales a escala regional que condicionan el régimen de disturbios y la presencia de especies exóticas con potencial invasor. Para entender y planear el futuro de los bosques secundarios de las Yungas, es prioritario estudiar la interacción entre factores naturales y culturales.

Disturbios y dinámica de regeneración en el bosque montano inferior

El bosque montano inferior (BMI) se sitúa mayormente entre los 500 y 1700 m de altitud. En general tiene la fisonomía de un bosque continuo semiperenifolio, caracterizado por una diversidad de especies comparativamente alta (Fig. 4). Por ejemplo, en la latitud de Tucumán típicamente coexisten alrededor de 20 especies de árboles por hectárea ([Grau y Brown 1995a](#)), mientras que a menores latitudes estos valores alcanzan alrededor de 35 especies por hectárea ([Brown et al. 1985](#), [Grau y Brown 1995a](#)).



Fig. 4. Bosque montano inferior entre 1000 y 1100 msnm en Salta.

Altitudinalmente se produce un cambio gradual en la composición aunque muchas especies se distribuyen a lo largo de todo el gradiente. Hacia el sector inferior (Selva basal o de “Tipa y Laurel”) dominan las lauráceas y leguminosas, mientras que por encima de los 1000 m (“Selva de Mirtáceas”) se destacan en importancia las mirtáceas (Cabrera 1976, Brown 1995b). La exposición de las laderas también produce un importante efecto en la composición del bosque, con mayor abundancia de caducifolias en las exposiciones norte y de perennifolias en las exposiciones sud (Brown *et al.* 1985, Grau *et al.* 1997). En general, estos bosques pueden considerarse como bosques maduros, en el sentido que no reflejan claramente el efecto de disturbios antrópicos recientes a gran escala como los otros tipos de bosque discutidos en este trabajo. Sin embargo, su estructura recibe la influencia de disturbios a distintas escalas espaciales.

Estos bosques son los de mayor valor de conservación de las Yungas argentinas, tanto por su diversidad como su importancia en la regulación de cuencas, dado que se encuentran en la zona de mayores precipitaciones y tienen un gran atractivo escénico. Son el ecosistema más representado en áreas protegidas en el Noroeste Argentino (Brown 1995a). La mayoría de estos bosques se encuentran sobre áreas de ladera, sin embargo el mismo tipo de fisonomía puede encontrarse en áreas pedemontanas planas

del sector sud de las Yungas (Ayarde 1995). El BMI tiene poca incidencia de especies exóticas con la única excepción notable de *Citrus aurantium* (Grau y Aragón 2000, Tecco y Rouges 2000) que invade exitosamente el sotobosque en todo el gradiente latitudinal de las yungas argentinas y sud de Bolivia. Los bosques pedemontanos del sector Norte de las Yungas, no han sido estudiados en sus aspectos dinámicos y solo serán mencionados lateralmente en esta revisión. La dinámica de regeneración de un bosque es el efecto de los distintos modos de regeneración de las especies presentes, esto es, la escalas espaciales de disturbios a los cuales responden (Veblen 1992). A continuación discutiré los efectos de los principales disturbios que caracterizan al bosque montano inferior y como influyen en la dinámica de regeneración.

Deslizamientos de ladera

Uno de los disturbios más característicos del bosque montano inferior son los deslizamientos de ladera. Estos disturbios se caracterizan por una remoción completa del suelo y material vegetal, creando un ambiente con marcadas diferencias con respecto al bosque. Este ambiente se caracteriza por una alta irradiación, baja fertilidad orgánica del suelo y mayores oscilaciones de temperatura y humedad (Fernandez y Myster 1995, Scatena y Lugo 1995). En líneas generales pueden distinguirse dos tipos de ambientes en los deslizamientos de ladera, que a su vez muestran diferencias en cuanto a la composición de especies colonizadoras: 1) la zona superior de remoción de material donde frecuentemente queda expuesta la roca madre sin suelo ni materia vegetal, y 2) la zona inferior de acumulación donde se encuentran semillas, suelo y material vegetal transportado desde la zona de remoción. En algunos deslizamientos de gran tamaño (varias hectáreas) también pueden observarse islas remanentes de pocos árboles aislados rodeadas de áreas de remoción.

Dada las características microambientales y la ausencia de atractivo para dispersores, la colonización en la

zona de remoción es dominada por especies heliofitas dispersadas por viento, que no regeneran en el interior del bosque, ni en claros chicos por caídas de árboles. En las laderas de sierra de San Javier, por debajo de los 1100 m de altura, las especies más características de estos ambientes son *Parapitadenia excelsa*, *Tipuana tipu*, *Jacaranda mimosifolia*, *Heliocarpus popayanensis*, y *Tecoma stans*. Todas estas especies también son abundantes en la regeneración del sector de acumulación, pero allí se suman otras especies tal vez presentes en el banco de semillas, o dispersadas por animales como *Solanum riparium*, *Trema micrantha*, *Zantoxylon coco* *Urera caracasana* o *Urera baccifera*. Cuando el sector de acumulación se encuentra próximo a un curso fluvial suelen sumarse especies típicas de bordes de río como *Tessaria integrifolia* o *Salix humboldtiana* (Grau y Brown 1995b). Hacia el extremo norte de las Yungas argentinas se agregan como especies típicas de los deslizamientos de ladera *Croton irucurana* y *Mutingia calabura*. Por encima de los 1000-1200 m. *Alnus acuminata* coloniza frecuentemente estos disturbios (Grau 1985). Es probable que la fijación simbiótica característica de las leguminosas, *Alnus* y *Trema* sea también un factor beneficioso en estos microambientes pobres en Nitrógeno.

Claros por caída de árboles y procesos dinámicos a escala de rodal

La dinámica de bosques maduros de distintas latitudes es fuertemente influenciada por claros por caída de uno o pocos árboles del dosel. Los claros representan un incremento en la disponibilidad de recursos para el reclutamiento de nuevos individuos, lo que a su vez facilita la coexistencia de distintas especies (Denslow 1987, Veblen 1992). Entre las especies que caracterizan el BMI, varias evidencian un claro patrón de regeneración en claros. Por ejemplo, *Solanum riparium*, *Bohemeria caudata*, *Urera caracasana*, *Sambucus peruviana*, *Zantoxylon coco* o *Carica quercifolia* entre los

arbolitos de menor tamaño y *Myrsine laetevirens* o *Cedrela lilloi* entre los árboles mayores (Grau y Brown 1998, Grau 2000). Como en otros ecosistemas forestales, en el BMI de la sierra de San Javier se ha observado que la caída de árboles ocurre en forma agregada: nuevas caídas de árboles tienden a ocurrir en la proximidad de claros preexistentes (Grau 2002).

Además de los efectos sobre el ambiente físico, los claros producen cambios en la fenología del sotobosque, que puede afectar la dispersión de semillas (Schupp *et al.* 1989). En los bosques de San Javier la producción de frutos del arbusto del sotobosque *Psychotria carthagenensis* se ve incrementada y anticipada durante el invierno, lo que parece favorecer la llegada a claros de especies dispersadas por aves en esa época como *Myrsine laetevirens* (Pacheco y Grau 1997). Dado que la colonización de claros depende en parte de las fuentes de semilla, la ocurrencia de claros en la proximidad de claros preexistentes favorecería la colonización de especies pioneras, mientras que claros aislados tendrían más chances de ser colonizados por especies del bosque maduro que se encuentran en los alrededores (Grau 2002).

A escalas espaciales chicas, otros factores pueden influir sobre los patrones espaciales y temporales del bosque. Entre ellos se destacan las interacciones entre especies. Por ejemplo, Rogues (1996) encontró que la densidad de arbustos del sotobosque influye también sobre la regeneración de algunas especies arbóreas como *Myrsine laetevirens*. Mapeando la distribución de renovales de *Cedrela lilloi* en una parcela de 0.2 has, Grau y Pacheco (1996) encontraron un patrón de repulsión entre renovales y árboles adultos. Este patrón parece también encontrarse a escala de una hectárea en distintos bosques del PN El Rey (Grau 2000), lo que podría asociarse al efecto de mortalidad densodependiente debida a insectos y patógenos como los sugerido por Janzen (1970) y Connell (1971).

Síntesis de Patrones dinámicos a escala de rodal en el BMI

A escala de varias hectáreas, los patrones de distribución espacial y de tamaños en la selva montana reflejan el efecto combinado de topografía y disturbios. Por ejemplo, en seis hectáreas de la selva montana de San Javier, [Grau y Brown](#) (1998) muestran que existen especies con regeneración asociada a deslizamientos de ladera como *Tipuana tipu*, lo que se refleja en una distribución unimodal de tamaños (sin regeneración) y un patrón espacial agregado en áreas con fuertes pendientes que corresponden con distancias radiales mayores a 40 m (Fig. 5 A, B). Este patrón corresponde a un modo de regeneración catastrófica en disturbios grandes ([Veblen](#) 1992).

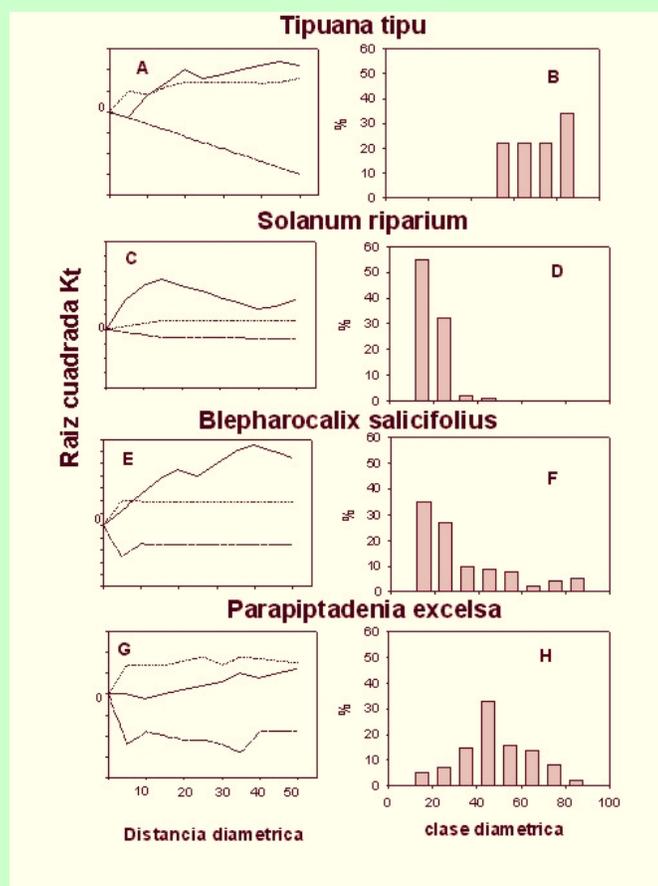


Fig. 5. Distribución espacial y distribución de clases diamétricas en cuatro especies del BMI en seis hectáreas de la sierra de San Javier ([Grau y Brown](#) 1998). El patrón de distribución espacial se expresa como la raíz cuadrada de la función K de Ripley ([Diggle](#) 1983). Valores negativos indican patrón regular de individuos de la misma especie (mayores de 10 cm de DAP) y valores positivos indican agregación. El eje X se interpreta como diámetros de círculos de área creciente centrados en cada individuo. Líneas de trazo y indican respectivamente intervalos de confianza ($p=0.05$) de la desviación positiva y negativa derivados de una randomización por método de Montecarlo. La distribución de diámetros se expresa como frecuencia relativa de clases diamétricas cada 10 cm

Otras especies muestran una regeneración agrupada en claros (distancia de agregación de unas pocas decenas de metros) pero con un patrón de regeneración continua a escala de rodal (Fig. 5 C, D), como *Solanum riparium* (Modo de Regeneración en Fase de Gap, [Veblen](#) 1992). También existen especies con un modo de regeneración continua, es decir que no parecen depender de disturbios como *Blepharocalix salicifolius*, cuyo patrón de distribución espacial a escala comparativamente grande dependería del microambiente asociado a la topografía. Además de la respuesta a disturbios, un factor importante en la dinámica de regeneración de los bosques es la reproducción asexual. Por ejemplo, *Cinamomun porphyryria*, una de las especies dominantes presenta tallos múltiples lo que le otorgaría una gran longevidad, dado que aunque algunos tallos pueden caer los individuos generalmente rebrotan o algún tallo sobrevive. *Eugenia uniflora* y *Piper tucumanum*, las dos especies más abundantes del sotobosque, también muestran una gran capacidad de rebrote por tallos múltiples o por retoños radiculares respectivamente, lo que se refleja en patrones agregados pero no dependientes de disturbios. Finalmente se encuentran especies abundantes como *Parapiptadenia excelsa* cuya distribución de tamaños muestra claramente que esta especie no se encuentra regenerando aunque su distribución espacial no se asocia a topografías susceptibles de deslizamientos de ladera (Fig. 5 G, H). Esto sugiere que su abundancia podría explicarse por disturbios en el pasado o a condiciones climáticas diferentes como ser un ambiente con menor humedad dado que *P. excelsa* es una especie más abundante hacia los sectores más áridos de las Yungas.

La principal conclusión emergente de estos estudios es que la dinámica de regeneración del BMI es un proceso complejo, que involucra patrones y procesos a distintas escalas espaciales, y que todos contribuyen a mantener la riqueza de especies de estos bosques ([Denslow](#) 1987, [Huston](#) 1994). Esta complejidad funcional implica que un manejo sustentable de estos bosques debe tener en cuenta distintos

procesos espaciales y temporales. Por ejemplo, *Cedrela lilloi*, la especie de mayor valor maderero del BMI en algunos bosques como los del Parque Nacional El Rey muestra una regeneración en fase de claros, lo que se refleja en un patrón agregado de árboles chicos a escala de pocos metros hasta aproximadamente 25 m. de diámetro, que corresponde aproximadamente al tamaño de claros por caída de árboles (Fig. 6 A). Esto haría practicable un manejo forestal de extracción selectiva que imite la dinámica natural del bosque, y que use los claros de explotación como sitios de regeneración de esta especies. Pero también se observa que existe un patrón de repulsión de brinzales (árboles menores de 10 cm de DAP) con respecto a los árboles adultos. Es decir que la regeneración de *C. lilloi* generalmente no se encuentra debajo de los árboles adultos de la misma especie (Fig. 6 B). Es decir que los claros abiertos al cortar árboles dominantes de *C. lilloi* no favorecerán el crecimiento de renovales de *C. lilloi*, porque tienen poca densidad en esos sitios. Por otra parte, los brinzales de *C. lilloi* si están asociados espacialmente con los adultos a escala de 50-60 metros de diámetro, probablemente debido a la dispersión de semillas desde los árboles adultos. El manejo forestal debe considerar distintos aspectos de las interacciones que ocurren en bosques complejos si se pretende promover un uso sustentable (Grau 2000).

Otros disturbios en el Bosque Montano Inferior

En la sección anterior he descripto aspectos dinámicos que han sido objeto de investigaciones cuantitativas. Otros procesos no han sido estudiados en absoluto, aunque su importancia es aparente a partir de observaciones circunstanciales. Entre ellos se destacan los siguientes:

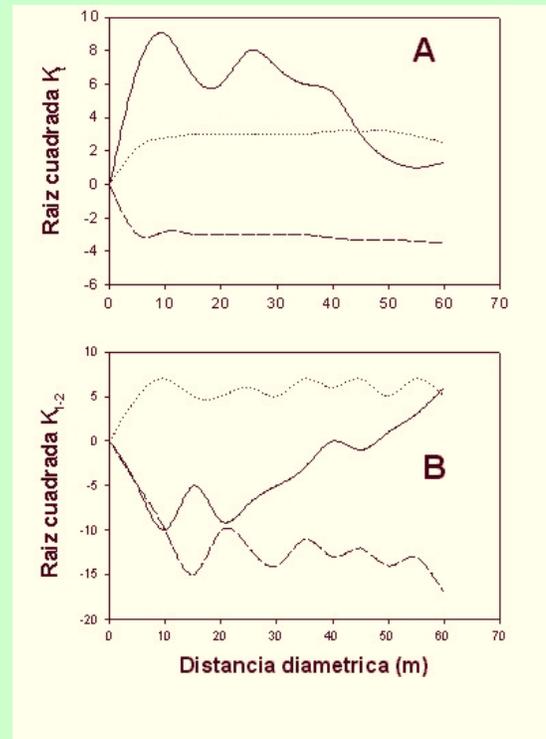


Fig. 6. Agrupamiento espacial utilizando la raíz cuadrada de la función K de Ripley (Diggle 1983). Valores inferiores a cero significan agregación negativa (repulsión o patrón regular). Valores positivos significan agregación positiva (agrupación). Los gráficos son para una parcela de 1.25 has en El Parque Nacional El Rey, considerando sólo individuos de *Cedrela lilloi*. Las líneas de trazo y indican respectivamente intervalos de confianza ($p=0.05$) de la desviación positiva y negativa derivados de una randomización por método de Montecarlo. A: individuos menores de 10 cm de DAP, se observan dos picos de agregación a 7 y 25 metros de diámetro aproximadamente. B: Relación espacial entre árboles mayores de 50 cm de DAP y árboles menores de 10 cm de DAP. Se observa repulsión a distancias diamétricas menores de 15 m y agrupamiento a distancias mayores de 50 m. Modificado de Grau (2000).

Cobertura y floración masiva de bambúes

En sectores entre los 1000 y 2300 m. con más de 1200 - 1500 mm de precipitaciones, y especialmente en situaciones con fuerte pendiente, el bambu *Chusquea lorentziana* es dominante casi exclusivo del estrato arbustivo. Esta especie tiene eventos de mortalidad masiva que abarca miles de hectárea (Grau y Grau 1993). En otros bosques húmedos donde los bambúes son dominantes del sotobosque se ha comprobado que tienen una importante influencia en la dinámica del bosque (e.g. Veblen 1982, Taylor y Qin-Zisheng 1988, Nakashizuka 1988), y es probable que también tengan un efecto importante en los bosques de las Yungas.

Por ejemplo, es común ver rodales dominados por *Alnus acuminata* o *Cedrela lilloi* con el sotobosque dominado por *Chusquea lorentziana* y que no parecen mostrar una regeneración continua.

Ataques masivos de Insectos y Patógenos

Los ataques de insectos y patógenos son un disturbio importante en bosques de poca diversidad ([Oliver y Larson 1996](#)). En las Yungas se ha observado que *Cinammomum porphyria* muestra ataques periódicos de la larva de himenóptero, *Atteva punctella*, que produce defoliación casi completa en algunos años como 1996. Aunque esto no elimina individuos es probable que tenga un efecto en la dinámica del bosque, considerando que *C. porphyria* es la especie dominante del dosel en muchas situaciones. Durante los años 80, se observaron en grandes extensiones de *Podocarpus parlatoresi* una severa defoliación, probablemente causada por un hongo.

Inundaciones

Las inundaciones probablemente constituyeron el principal agente de disturbios naturales en la selva pedemontana. Por ejemplo en la reserva La Florida o en las selvas pedemontanas del sector Norte de las Yungas es común ver en el interior del bosque evidencia de depósitos fluviales. En la Selva montana las inundaciones se limitan a las margenes de los ríos. *Alnus acuminata* es tal vez la especie mas característica que coloniza terrazas fluviales extensas en la porción superior del gradiente altitudinal (e.g. [Easdale 1997](#)).

En el sector pedemontano dos especies muy características de estos ambientes son *Salix humboldtiana* y *Tessaria integrifolia*. En el extremo tropical de las yungas argentinas (cuenca del Bermejo a menos de 600 m) se observa un patron sucesional similar al que se observa en la alta cuenca del Amazonas (e.g. [Foster 1990](#)), con las etapas iniciales dominadas las gramíneas del genero *Gynerium* de

aproximadamente 4 metros de alto, *T. integrifolia*, *S. humboldtiana* y *Mutingia calabura*. Pero en estas areas, afectadas por ocasionales heladas, no se encuentran dos tipicos generos de pioneras comunes a menores latitudes: *Cecropia* y *Ochroma*.

En la porción intermedia del gradiente suelen agregarse como especies comunes *Pseudocaryophyllus guilli* y *Juglans australis*, mientras que hacia sectores mas aridos domina *Acacia macrantha*.

Fuego

Los incendios no son frecuentes en la selva, pero ocasionalmente ocurren, afectando toda la vegetacion (a diferencia de los fuegos del Bosque Montano Superior que son fuegos de sotobosque). Por ejemplo en la primavera de 1998 un incendio afectó varios miles de hectáreas en el pedemonte de Calilegua. En setiembre de 2001 un incendio afecto varios miles de hectareas en el sector mas humedo de las Yungas de Tucuman entre 1000 y 2500 m (Cuencas de los rios Los Sosa y Pueblo Viejo). Es probable que los bosques húmedos de las Yungas tengan un régimen de fuegos infrecuentes dependientes de sequías extremas como ocurre en los bosques húmedos tropicales a Sudamérica y Asia en relación a sequías relacionadas con eventos El Niño ([Goldammer 1993](#)). Puede hipotetizarse que la probabilidad de incendios en el BMI aumenta en condiciones de mucho combustible fino seco como consecuencia de explotaciones forestales recientes, vientos intensos, agricultura migratoria o heladas y nevadas intensas.

Pastoreo

En extensas áreas del BMI se realiza ganadería en el interior del bosque. Dependiendo de sus densidades, es probable que esta actividad tenga un fuerte impacto en la dinámica del bosque y en la invasión de especies exóticas. Estos efectos son mas visibles en áreas que han sido

explotadas forestalmente donde el pastoreo parece limitar seriamente la regeneración del bosque y promover el desarrollo de lianas y apoyantes espinosas como *Celtis iguanae*, *Acacia ferox* o *Rubus bolivianensis*.

Explotación forestal

Escencialmente los efectos de la explotación forestal son equivalentes a los de los claros por caída de árboles aunque en general son concentrados en unas pocas especies *C. lilloi* y *J. australis* y con mayor intensidad. Una diferencia potencialmente significativa es que mientras los claros naturales ocurren principalmente en la época húmeda, la explotación forestal se realiza principalmente durante el invierno y primavera. Los efectos de esta diferencia en estacionalidad sobre la regeneración del bosque, juntamente con los efectos de la interacción explotación forestal-ganadería-fuego son prioridades de investigación si se pretende realizar una explotación maderera sustentable del BMI.

Viento

En algunos sitios de las Yungas se observan efectos de vientos en extensiones de hasta cientos de hectáreas. Los patrones de regeneración en estos sitios no han sido descritos en absoluto.

Clima, fuego, pastoreo y dinámica del bosque montano superior

Mientras el BMI es en general un bosque continuo, en el bosque montano superior (BMS), situado entre los 1600-1800 y los 2500-2700 el paisaje es un mosaico de fisonomías de vegetación en general dominadas por pocas especies. Los bosques de aliso (*Alnus acuminata*) son los que cubren mayor extensión (Bell 1991) (Fig. 7). Otros bosques típicos son los

de pino (*Podocarpus parlatorei*), queñoa (*Polylepis australis*), *Crinodendron tucumanum* y los bosquecillos de sauco (*Sambucus peruviana*) frecuentemente acompañado por *Dunalia lorentzii* y *Solanum grossum*. *Juglans australis*, *Cedrela lilloi*, *Prunus tucumanum*, *Myrcianthes mato* y *Erythrina falcata* son otras especies abundantes hacia el límite altitudinal inferior del BMS, mientras que *Escallonia migrifera* es un arbolito común en el límite Norte superior. En general, estos bosques alternan con pastizales de gramíneas (principalmente de los géneros *Festuca* y *Deyeuxia*), arbustales dominados por *Lepechinia graveolens*, *Baccharis spp*, *Berberis spp*, o cañaverales de *Chusquea lorenziana* (Bambusoideae). Por debajo de los 2000 metros, en laderas más húmedas pueden encontrarse bosques semiperennifolios más diversos (más de 15 especies).



Fig. 7. Bosques de *Alnus* alrededor de 2000 msnm en Tucumán.

Este nivel altitudinal se caracteriza por un extensivo uso ganadero, lo que hace que el pastoreo sea uno de los disturbios más comunes, llegando en algunos casos a causar importantes procesos erosivos (Fig. 8). Asociado al pastoreo, el fuego también es un disturbio frecuente. El fuego es frecuentemente iniciado para promover el rebrote de pasturas y favorecer pastos sobre arbustos y bejucos (Molinillo y Vides-Almonacid 1989, Bolsi 1997). Aunque menos comunes que en el BMI, los deslizamientos de laderas también son importantes en este nivel altitudinal.



Fig. 8. Areas desmontadas dedicadas al pastoreo en el bosque montano superior en las cercanías de Los Toldos, Salta.



Fig. 9. Poblado de San Francisco en áreas de bosque montano superior en cercanías del Parque Nacional Calilegua, Jujuy

Además del uso ganadero, en este nivel altitudinal se encuentran centros turísticos importantes y tiene gran atractivo desde el punto de vista recreativo y ecoturístico. Los bosques montanos superiores tienen más actividad humana que los bosques de menor altitud, tanto en centros poblados como en puestos dispersos, y tanto en el presente como en tiempos históricos y prehistóricos ([Otonello y Fumagalli 1995](#), [Bolsi 1997](#)) (Fig. 9). Este ecosistema se encuentra muy poco representado en las áreas protegidas, aunque se caracteriza por una alta diversidad de especies herbáceas y de valor etnobotánico ([Molinillo y Vides-Almonacid 1989](#), [Hurrell 1995](#)).

En las descripciones clásicas de la vegetación ([Cabrera 1976](#), [Hueck 1977](#)) la distribución de estos bosques se ha interpretado en función de variables microambientales relacionadas a la topografía. En base a las investigaciones realizadas en la última década puede afirmarse que en buena medida estas fisonomías se relacionan con la dinámica de disturbios, sucesión y cambio climático.

*La invasión del *Alnus acuminata* sobre el pastizal y arbustal*

Los pastizales y arbustales son frecuentemente invadidos por *Alnus acuminata*. Comparando fotografías tomadas en distintos sitios desde la década del 40, [Grau \(1985\)](#) sugiere que el fenómeno de expansión de los bosques de *A. acuminata* ha sido bastante generalizado a escala regional durante las últimas décadas. Entre las hipótesis para explicar la expansión del bosque se encuentran: una reciente invasión de la especie en su migración desde el hemisferio Norte, la reducción de la frecuencia de fuego como consecuencia de cambios demográficos en la alta montaña ([Grau 1985](#)), la facilitación por procesos erosivos antrópicos ([Molinillo y Vides Almonacid 1989](#), [Giusti et al. 1997](#)) y el cambio climático.

La hipótesis de una invasión reciente a escala regional debe descartarse, dado que polen de Aliso se encuentra en el Noroeste de Argentina al menos desde durante todo el Holoceno (los últimos 10000 años, [Markgraf 1984](#)).

El fuego en realidad parece facilitar la invasión del bosque sobre el pastizal, seguramente asociado a una disminución de la competencia con pastos y arbustos (Fig. 10 A). *Alnus acuminata* muestra una alta capacidad de rebrote, y menos de la mitad de los individuos mayores de 10 años de

edad resulta afectados por fuegos superficiales característicos de estos ecosistemas (Fig. 10 B). Es decir, que son necesarias frecuencias muy altas de incendios para realmente limitar la invasión del *A. acuminata*, mientras que intervalos de varias décadas, que serían los más característicos de estos ecosistemas (Grau 2001) en realidad favorecerían el avance del bosque sobre el pastizal (Grau y Veblen 2000).

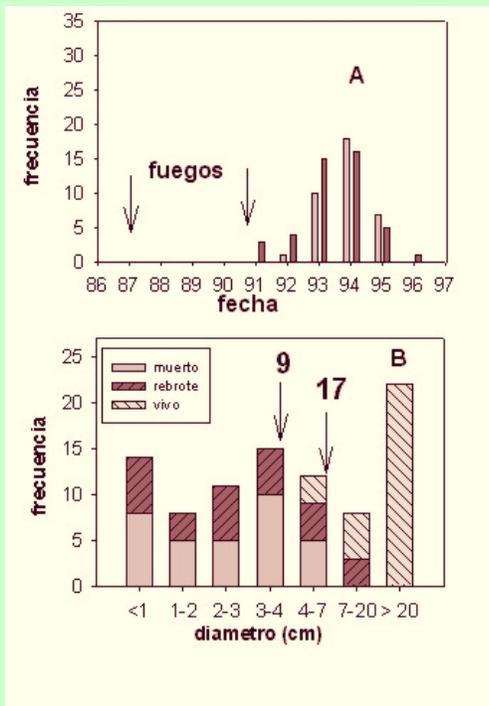


Fig. 10. Respuesta de *Alnus acuminata* al fuego en La Banderita (Tucumán), 1800m. A: reclutamiento post fuego de renovales (negro) y rebrotes (claros). Las flechas indican fechas de fuego datadas con cicatrices de fuego en individuos sobrevivientes. B: Supervivencia y mortalidad luego de un fuego ocurrido en Julio 1996 y remedido un año más tarde. Los números indican edad estimada de tallos de los diámetros señalados en base a regresiones edad/diámetro. Modificado de Grau y Veblen (2000).

También es probable que la erosión originada en la ganadería y los deslizamientos de ladera faciliten la invasión del *A. acuminata*, dado que esta especie muestra buena capacidad de regenerar sobre suelo desnudo (Molinillo y Vides-Almonacid 1989).

Otro factor que debe considerarse es el incremento de las precipitaciones ocurrido durante las últimas décadas en el Noroeste Argentino, que alcanzó su pico durante la década del 70 (Fig. 11 A, Bianchi y Yañez 1992). Minetti y Vargas

(1997) sugieren que un

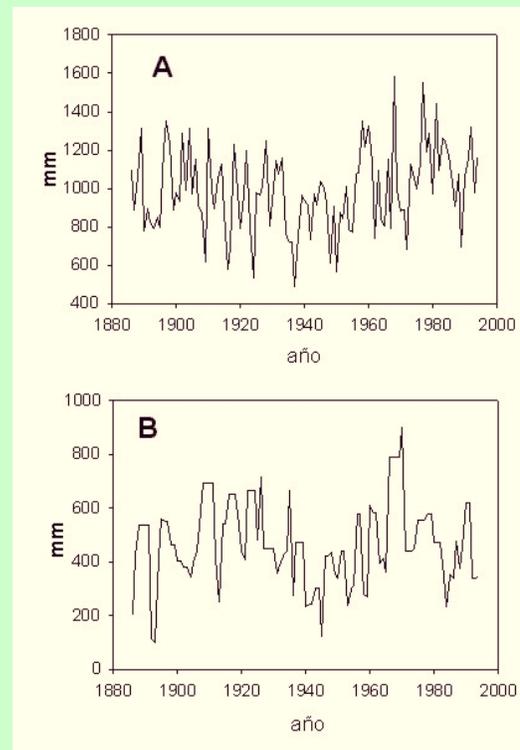


Fig. 11. Precipitación anual (A) y rango de precipitaciones (Max-Min, B) en periodos móviles de cinco años en San Miguel de Tucumán (Estacion Experimental Agrícola Obispo Colombes), desde 1886 hasta 1992.

incremento de más de un 25% en las precipitaciones ocurrió en forma de un salto centrado en el año 1956. Este incremento en precipitaciones en la segunda mitad del siglo XX parece representar un evento sin precedentes al menos en los últimos dos siglos (Villalba *et al.* 1998). Los bosques de Aliso son más comunes en laderas sud, más húmedas (Bell 1992), es decir que podría interpretarse que el incremento en las precipitaciones le permite a *A. acuminata* ocupar áreas de pastizal más fácilmente (Fig. 12). Los disturbios como fuego o erosión de suelo estarían facilitando o acelerando esa invasión sumándose al efecto del incremento de las precipitaciones y probablemente a la disminución del uso de leña y madera en algunas áreas de montaña. Este efecto del fuego es consistente con modelos de poblaciones de árboles a cambios climáticos, interactuando con disturbios (e.g. Overpeck *et al.* 1990). La variabilidad climática es probable que también sea un factor relevante en explicar este proceso,

y también es una variable que parece haber aumentado durante las últimas décadas si se evalúa como el rango de precipitaciones en períodos de 5 años (Fig. 11 B). La variabilidad en precipitaciones implica la ocurrencia de años húmedos (alta producción de combustible, mas deslizamientos de ladera), seguidos de años secos (mayor probabilidad de fuegos, mayor erosión por sobrepastoreo), seguidos nuevamente de años húmedos (mas favorables al establecimiento de renovales) (Grau y Veblen 2000).



Fig. 12. Bosques de *Alnus* en ladera húmedas en Tucumán.

Los Bosques de Podocarpus parlatorei desde una perspectiva dinámica

Al igual que lo que ocurre con los bosques de *A. acuminata*, los bosques puros de *Podocarpus parlatorei* son comunidades sucesionales originadas en disturbios relativamente recientes (Fig. 13). A diferencia de *A. acuminata* que regenera eficientemente en sitios con

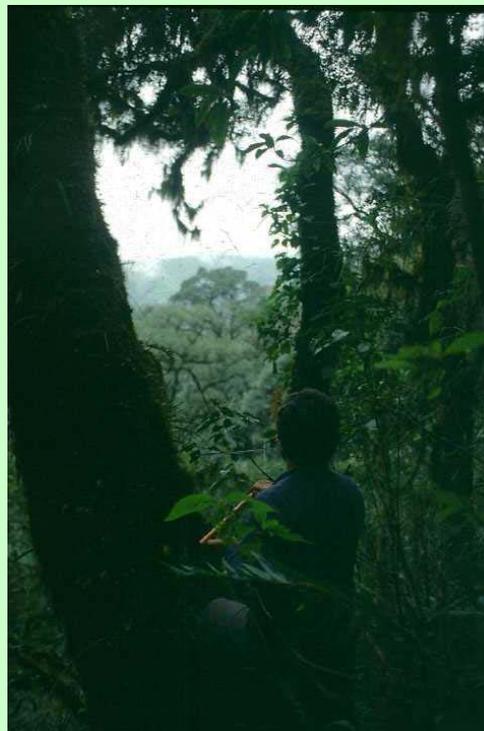


Fig 13. Bosque de *Podocarpus* en el Parque Nacional Baritú, Salta.

suelo desnudo, *P. parlatorei* parece favorecerse con la existencia de una estructura arbustiva de la vegetación o con bosques abiertos de *A. acuminata*. En arbustales severamente pastoreados del Alto Bermejo, *P. parlatorei* regenera activamente (Ramadori 1997). Al describir la edad y patrón espacial de renovales de *P. parlatorei* y árboles de *A. acuminata*, Grau y Pacheco (1997) observaron que *A. acuminata* precede en aproximadamente 5 años al establecimiento de renovales de *P. parlatorei* bajo su copa, lo que sugiere un proceso de facilitación al proveer perchas para la dispersión de sus semillas ornitocoras. Sin embargo, aunque su regeneración se facilita con vegetación preexistente, *P. parlatorei* no es una especie muy tolerante a la sombra, y no regenera en condiciones de dosel cerrado (Ramadori 1996, Arturi et al. 1998).

El patrón sucesional del bosque de *P. parlatorei* parece seguir un esquema similar al de numerosos bosques de coníferas y otras especies de ambientes templados de Norte (Oliver 1981) y Sud (Veblen et al., este volumen) América. Este patrón consiste en cuatro fases. (1) Fase de Iniciación

de rodal, sin cobertura arborea, donde se establecerían los arbustos pioneros o *A. acuminata* y posteriormente *P. parlatoarei* (especie tipo B en el esquema de Oliver). (2) Fase de autorraleo donde los árboles se encuentran sometidos a una intensa competencia intraespecífica, el dosel es muy cerrado y no existe regeneración en el sotobosque. (3)- Fase de reiniciación cuando la mortalidad (generalmente en pié) de los árboles dominantes permite la entrada de algo de luz al sotobosque, y (4) Fase de bosque maduro (*old-growth*) cuando se produce ruptura del dosel con claros por caída de árboles donde pueden establecerse especies relativamente intolerantes a la sombra. Los bosques de *P. parlatoarei* muestran un crecimiento acelerado, hasta alcanzar la fase de autorraleo. En las fases de autorraleo y reiniciación el crecimiento es lento, asociado a una intensa competencia que se refleja en una alta área basal y en una escasa regeneración restringida a especies tolerantes a la sombra como las mirtáceas. Finalmente en los bosques maduros, los claros por caída de árboles se van haciendo mayores, dando oportunidades al establecimiento de más renovales. Hay una disminución en el área basal y un incremento en el crecimiento promedio (Fig. 14). No es evidente si *P. parlatoarei* puede regenerar en claros grandes de la etapa de bosque maduro, pero sí puede afirmarse que la mayoría de los bosques de *P. parlatoarei* mencionados como una de las comunidades características del bosque montano, son bosques secundarios mayormente en la etapa de autorraleo y reiniciación, que aparentemente se prolonga por algunos siglos (Grau y Pacheco 1997).

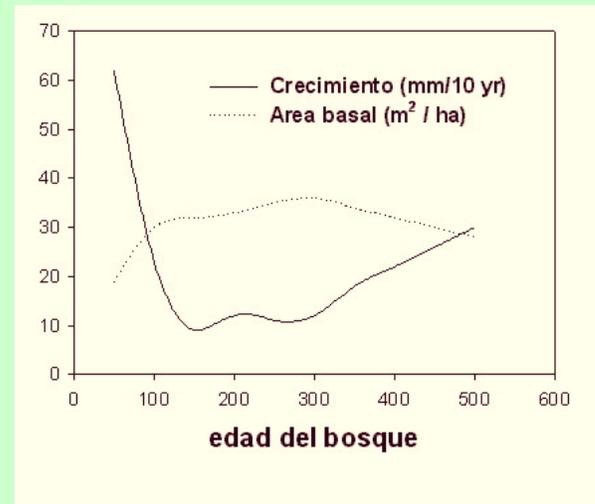


Fig. 14. Crecimiento diamétrico y área basal de individuos de *Podocarpus parlatoarei* a lo largo de una cronosecuencia de parcelas permanentes, remedidas luego de cinco años en la sierra de San Javier, entre 1600 y 1800 m. de altura (Grau y Pacheco 1997).

Dinámica del Queñoal

Los bosques abiertos de Queñoa (*Polylepis australis*) no han sido estudiados en Argentina, desde el punto de vista dinámico. En el Sud de Bolivia, [Kessler](#) (1995) mediante mapas de “distribución potencial” en base a algunas características climáticas supuestamente favorables a varias especies del género, llega a la conclusión de que los bosques de *Polylepis* deberían ocupar una área mucho mas extensa, y que están limitados por los disturbios antrópicos. Si bien es muy probable que el constante uso de leña y el intenso pastoreo tengan una influencia sobre la distribución y demografía de esta especie, es importante reconocer las limitaciones metodológicas de este estudio. Por un lado, en ambientes marginales para la vegetación arborea (*Polylepis australis* típicamente se encuentra en el límite altitudinal y de aridez), la demografía de las especies arbóreas, esta fuertemente influenciada por eventos climáticos extremos que producen picos de establecimiento y mortalidad ([Villalba y Veblen](#) 1998, [Swetnam y Betancour](#) 1999). Por esto, interpretar la distribución potencial de una especie en base a condiciones climáticas promedio durante algunas décadas puede ser inadecuado. Por otra parte, también debe

considerarse que en ausencia de disturbios antrópicos, *Polylepis australis* pueda ser reemplazada por otras especies, lo que reduciría su área de distribución. Hacia el límite inferior del bosque montano en Tucumán a veces se observan ejemplares de *P. australis* de gran diámetro con poca o nula regeneración, donde otras especies como *A. acuminata*, *Sambucus peruviana* o *Prunus tucumanensis* parecen estar avanzando. En pastizales de la sierra de Córdoba se observó que los fuegos afectan la regeneración de *Polylepis australis* (Renison *et al.* 2002). Sin embargo, en las Yungas argentinas, los adultos de esta especie parecen tolerar disturbios relativamente intensos y regeneran bien en suelo desnudo, roquedales, y áreas peridomésticas con cosechas periódicas de ramas para leña. En condiciones de disturbios antrópicos reducidos como en las montañas de Tucumán parecen estar cediendo espacio a otras especies. Sólo condiciones de uso antrópico muy intensas pueden explicar por sí solas la ausencia de *P. australis* en áreas extensas. La interacción entre disturbios antrópicos y variabilidad climática es ciertamente un objetivo de investigación prioritario para entender la dinámica y distribución de esta especie.

Bosques de Sambucus, Dunalia y Crinodendron.

Estos bosques simples parecen ser característicos de situaciones edáficas particulares, asociadas a una fuerte influencia del pastoreo. El Sauco (*Sambucus peruviana*) típicamente forma bosquecillos acompañado de *Dunalia lorentzii* (Perilla sauco) y *Solanum grossum* (Perilla). Estos bosques forman parches de poca extensión (menos de una hectárea en general) en sitios con poca pendiente y suelos húmedos que suelen ser sitios de concentración del ganado. Estas especies también dominan en potreros y puestos abandonados. Es probable que los frutos carnosos de estas especies sean bien dispersados por el ganado y es también claro que aun con pastoreo muy intenso, estas especies no parecen ser forrajeadas. En algunas circunstancias los

bosques de *S. peruviana* muestran una tendencia a ser invadidos por *P. parlatoresi*. *Sambucus peruviana* y *Dunalia lorentzii* colonizan claros en bosques maduros, por lo que pueden considerarse como de una tolerancia intermedia a la sombra.

Los bosques de *Crinodendron tucumanum* también parecen asociarse a situaciones de ganadería intensiva. Esta especie se caracteriza por múltiples tallos con gran capacidad de rebrote. Especialmente en la zona del Aconquija, entre los 1300 y 1800 m. esta especie es el árbol más exitoso en condiciones de pastoreo intenso y suelos anegados buena parte del año. En el Parque Biológico Sierra de San Javier, donde la presión de pastoreo ha disminuido en las últimas décadas, se encuentran bosques mixtos de *C. tucumanum*, *P. parlatoresi* y *A. acuminata*. En bosques maduros de mirtáceas, la especie también se encuentra presente, aunque en general es raro encontrar renovales. La gran capacidad de rebrote hace que esta especie probablemente sea muy longeva, por lo que los individuos que se encuentran en bosques maduros posiblemente sean el remanente de poblaciones establecidas varios siglos antes.

Bosques maduros y sucesión a largo plazo

La estructura de tamaños de los bosques simples de *A. acuminata*, *P. parlatoresi* o *C. tucumanum*, muestran claramente que estas especies no regeneran en su propia sombra. Aún en claros relativamente grandes en los bosques de *P. parlatoresi*, no se observa regeneración de estas especies. La composición de renovales en los bosques maduros del sector sud de las Yungas es dominada por mirtáceas (*Blepharocalyx salicifolius* y *Myrcianthes mato* principalmente), *Myrsine ferruginea*, *Cedrela lilloi*, *Ilex argentina*, *Sambucus peruviana*, *Dunalia lorentzii* y *Prunus tucumanum* (Arturi *et al.* 1998). En estos bosques existen también ejemplares grandes de *Crinodendron tucumanum*, *Podocarpus parlatoresi* y *Myrcianthes callicoma*, aunque estas especies en general no parecen regenerar en estos

bosques, por lo que es probable que estos árboles sean remanentes de etapas sucesionales más tempranas (Fig. 15). Por ejemplo, estimando en base a tasas de crecimiento y diámetros, los ejemplares mayores de Pino del Cerro en bosques maduros de la sierra de San Javier, tendrían entre 600 y 1000 años (Grau y Pacheco 1997). La dinámica de estos bosques estaría dominada por disturbios endógenos como los claros por caída de árboles en forma similar al BMI, y en términos funcionales es más razonable incluirlos en esta categoría.

Las estructuras de tamaños y los patrones de regeneración de las distintas especies, sugieren que las distintas fisonomías entre 1500 y 2000 metros en las Yungas, son en buena parte el resultado de la historia de disturbios y los patrones sucesionales subsiguientes. A menores altitudes la sucesión es más rápida y por ello los bosques maduros tienden a ser más abundantes que los bosques simples. Sin embargo en sitios con disturbios intensos y frecuentes es común encontrar bosques de *P. parlatorei* o *S. peruviana* hasta los 1300m, o de *C. tucumanum* o *A. acuminata* por debajo de los 1000 m. Estas fisonomías han sido típicamente descritas como el resultado de condiciones microclimáticas, pero es evidente que tienen una estrecha relación con la historia de disturbios y sucesión. Quizás el ejemplo más evidente es el caso de los bosques de *A. acuminata* en playas de ríos y deslizamientos de ladera a baja altura que en los trabajos de Hueck (1977) y Cabrera (1976) son atribuidos a la acumulación de aire frío en los fondos de valle, y hoy sabemos que dependen directamente de disturbios intensos recientes (Grau 1985, Easdale 1997).

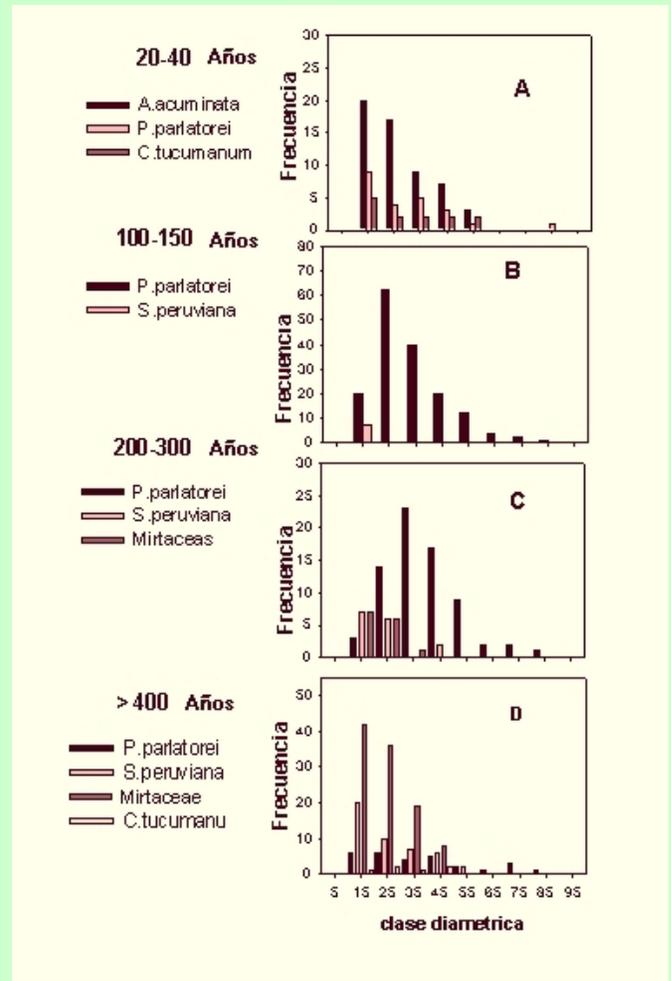


Fig. 15. Estructura de tamaños de las especies más abundantes en cuatro tipos de bosques de la sierra de San Javier, entre 1600 y 1800 m, ordenado de acuerdo a la edad estimada en base al diámetro de los individuos mayores de *Podocarpus parlatorei*.

En áreas con historia prolongada de uso antropico como el valle de Tiraxis en Jujuy (Otonello y Fumagalli 1995) o Los Toldos en Jujuy (Ataroff y Reboratti 1993), los bosques de *Alnus*, *Podocarpus*, *Juglans australis* y *Erytina falcata* se intercalan con pastizales antropicos muy por debajo del nivel altitudinal usual. Estos pastizales tienen fuegos periodicos y suelos aparentemente muy pobres por lo que su presencia podría deberse a una historia de uso de varios siglos sobre áreas que climaticamente podrían soportar bosques diversos, como ocurre en las savanas de montaña de zonas más tropicales (e.g. Cavelier et al. 1998, Scott 1975).

El límite entre los bosques diversos y bosques simples que implica una caída dramática en la diversidad de

especies a lo largo del gradiente altitudinal ([Grau y Brown 1995](#)), no debe interpretarse como el resultado exclusivo del gradiente climático, sino como la interacción de clima, variabilidad climática y disturbios naturales y antrópicos.

Conclusiones

Los bosques secundarios tienen un gran valor conservación, actuando de transición entre las áreas antropizadas y naturales. A esto se le suman usos económicos potencialmente importantes. Su composición, y consecuentemente su valor ecológico y económico a escala local, está controlado por la historia de uso previo al abandono. Sin embargo a largo plazo y en escalas espaciales mayores su estructura parece estar fuertemente controlada por factores culturales que regulen la existencia de plantas exóticas con potencial invasor y que regulen la valoración cultural de estos bosques. Esto definirá si los bosques secundarios se usan para fines de explotación maderera, recreación, conservación de vida silvestre, o si tenderán a ser reemplazados por plantaciones agrícolas o forestales.

El bosque montano inferior es el ambiente más diverso y tal vez el de mayor importancia conservacionista. La dinámica de sus especies arbóreas es un proceso complejo, donde interactúan procesos a distintas escalas espaciales, incluyendo disturbios endógenos, exógenos y variabilidad climática. El manejo sustentable de estos bosques, necesariamente implica una fuerte inversión en investigación destinada a entender la variedad de procesos que regulan las poblaciones de plantas y animales. La explotación de estos bosques, en cualquier caso, debe asumir que el principal capital de estos ecosistemas no es la producción de madera, sino la conservación de la biodiversidad y las funciones ecológicas, como los ciclos hidrológicos.

El mosaico de bosques de alta montaña es el resultado de la interacción entre disturbios, sucesión y variabilidad climática. Entender esas interacciones es un

objetivo de investigación prioritario, por sus implicancias para la conservación de estos bosques, como para el manejo de un sistema con gran potencial para la producción forestal y ganadera. En este sentido, debe enfatizarse un manejo (productivo o conservacionista) que acepte que los factores que regulan la dinámica de la vegetación como el fuego, operan a escalas espaciales de cientos de hectáreas y a escalas temporales de décadas. Propiedades o áreas protegidas pequeñas en relación a los disturbios dominantes (como las existentes en la actualidad), necesariamente tienen que considerarse como parte de unidades de manejo mayores, dado que no pueden mantener poblaciones de las especies dominantes en forma sustentable (e.g. Baker 1992, Turner *et al.* 1994).

La dinámica de los bosques de las Yungas es compleja y caracterizada por patrones y procesos heterogéneos a distancias relativamente cortas, debido a los abruptos gradientes ambientales. Por ejemplo, la dinámica poblacional de *C. lilloi* en un bosque húmedo a 1300 m puede depender fundamentalmente de los claros por caída de árboles, pero 300 m más arriba, en el límite del bosque continuo puede depender de eventos climáticos infrecuentes como años particularmente cálidos o húmedos, o de la floración de *Chusquea lorentziana* cuando esta especie domina el sotobosque. Un bosque de Alisos a 1600 m posiblemente será reemplazado en algunas décadas por un bosque diverso con numerosas especies perennifolias, pero 500 metros más arriba, prácticamente no existen especies arbóreas que puedan reemplazarlo, de modo que probablemente vuelva a transformarse en un pastizal tras un incendio. Una plantación de citrus abandonada en el interior del Parque Baritú puede recuperar la composición de un bosque maduro en pocas décadas, pero en un área con fuente de semillas cercanas, puede transformarse en un bosque de *Ligustrum* que requerirá varias generaciones para ser reemplazado por especies nativas.

Esto pone en evidencia que además de estudios sobre dinámica de comunidades y paisajes, es importante

profundizar en estudios autoecológicos y ecofisiológicos de las especies arbóreas. A su vez, las especies pueden agruparse en grupos ecológicos de acuerdo al tipo y escala de disturbio al que responden, y a sus requerimientos de luz ([Swaine y Whitmore](#) 1988). Estas clasificaciones resultan en tipificaciones de grupos funcionales útiles para predecir cambios ecológicos a escalas grandes ([Smith et al.](#) 1997b). En el apéndice 1 presento un esquema de clasificación de grupos ecológicos de las especies más comunes de las Yungas de Tucumán, basado en mis propias observaciones, como punto de partida para realizar investigaciones cuantitativas sobre estas características.

Los pronunciados gradientes ambientales de las Yungas, además de representar variabilidad espacial, implican aspectos funcionales en la dinámica de los ecosistemas. Las poblaciones animales utilizan el gradiente altitudinal en relación a su oferta de recursos (e.g. [Blake y Rougés](#) 1997). Los pobladores rurales también utilizan el gradiente altitudinal para optimizar el uso de los recursos para el ganado ([Molinillo](#) 1993), y desde tiempos históricos han aprovechado el gradiente altitudinal como mecanismo de diversificación de recursos ([Ventura](#) 1995). En la actualidad el gradiente altitudinal contribuye a hacer de las Yungas uno de los ambientes más ricos en términos de beneficios ecológicos y económicos como la regulación de cursos hídricos o el valor escénico ([Brown y Grau](#) 1993, [Grau y Brown](#) 2000). A escala de varios cientos a miles de años, las especies arbóreas se desplazan a lo largo del gradiente altitudinal de los Andes, permitiendo su persistencia durante condiciones de cambio climático ([Markgraf](#) 1993). Estos aspectos funcionales asociados a la continuidad del bosque a lo largo del gradiente altitudinal deben ser considerados como un punto central en el manejo y conservación de las Yungas. La relación entre los procesos ecológicos a lo largo del gradiente altitudinal y la dinámica de los bosques es sin duda uno de los componentes centrales para entender la ecología del gradiente altitudinal ([Grau](#) 1997).

Agradecimientos

Muchas de las ideas presentadas aquí se originaron o enriquecieron con numerosas discusiones y observaciones de campo compartidas con colegas del LIEY, particularmente Alejandro Brown y Alfredo Grau. La minuciosa revisión de borradores realizada por Teresita Lomáscolo, Roxana Aragón, Mauro Gonzales y un revisor anónimo han reducido enormemente la cantidad de errores conceptuales, gramaticales y de organización del texto.

Bibliografía

- AIDE, T. M. Y J. CAVELIER. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- ARAGÓN, R. 2000. Especies exóticas como recursos para las aves en bosques secundarios de las Yungas. Pags 21-35 en H.R. Grau y R. Aragon, Eds. *Ecología de Árboles Exóticos en las Yungas Argentinas*. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas. Tucumán.
- ARAGON, M.R. 1999. Biological invasions by exotic woody species: invader characteristics and community features. MsSc thesis Dept of Zoology, North Carolina State University.
- ARAGON, M.R. y GROOM, M. 2003. Invasión by *Ligustrum lucidus* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitat types. En prensa en *Revista de Biología Tropical*. 51: 59-70
- ARTURI, M.F.; GRAU, H.R.; ACEÑOLAZA, P.G. Y BROWN, A.D. 1998. Estructura y sucesión en bosque montanos del noroeste argentino. *Revista de Biología Tropical* 46 (3): 525-532.
- ATTAROF, M. Y REBORATTI, C. 1993. Bosques, tierras y erosión en Los Toldos. *Desarrollo Agroforestal y Comunidad Campesina* 2: 2-7.
- ATTIWILL, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems. The ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.
- AUTINO, A. G. Y BARQUEZ, R. M. 1994. Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical* 1: 73-80.
- AYARDE, H. R. 1995. Estructura de un sector de selva pedemontana. Reserva Fiscal Parque La Florida. Pags 69-78 en D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- BAKER, W. L. 1992. The landscape ecology of large disturbances in the design and management of nature reserves. *Landscape Ecology* 3: 181-194.
- BELL, D. A. 1991. Distribución de los bosques de aliso del cerro, *Alnus acuminata* (Betulaceae) en la provincia de Tucumán, Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 27: 21-30.
- BIANCHI, A. R. Y YAÑEZ, C. 1992. Las Precipitaciones del Noroeste Argentino. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Salta, Argentina.
- BLAKE, J. Y ROUGES, M. 1997. Variation in capture rates of understory birds in El Rey National Park, Northwest Argentina. *Ornitología Neotropical* 8: 185-193.
- BOLSI, A. 1997. La sociedad, la naturaleza y sus cambios en el valle de Tafí. En A. Reboratti, ed. *De Hombres y Tierras: una Historia Ambiental de Noroeste Argentino*. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Salta, Argentina. Páginas 76-88
- BORMAN, F. H. Y LIKENS, G. E. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag. New York, USA.
- BRAUN BLANQUET, J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3 rd. ed. Springer-Verlag. Viena, Austria.
- BROWN, A. D. 1995a. Las selvas de montaña del noroeste de Argentina: problemas ambientales e importancia de su conservación. Pags 9-18 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- BROWN, A. D. 1995b. *Fitogeografía y Conservación de las selvas de montaña del Noroeste Argentino*. Pags 663-672 en S. P. Churchill, E. Forero, E. Balslev y J. Luteyn, eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden. Bronx. USA.
- BROWN, A. D. Y GRAU, H. R. 1993. *La Naturaleza y el Hombre en las Selvas de Montaña*. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Salta, Argentina.
- BROWN, A. D.; CHALUKIAN, S. C. Y MALMIERCA, L. M.

1985. Estudio florístico-estructural de un sector de selva semicaducifolia del Noroeste Argentino. I. Composición florística, densidad y diversidad. *Darwiniana* 26: 27-41.
- BROWN, S. Y LUGO, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- BUSTOS, M. 1995. Diversidad de micromamíferos terrestres durante una sucesión secundaria de selva montana. Pags 115-122 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1): 1-85. ACME. Buenos Aires, Argentina.
- CASTRO, H. H. 1995. Una aproximación al estudio de las formas de ocupación y uso productivo del sector pedemontano de las Yungas. Pags 215-222 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- CAVELIER, J., AIDE, M. T., SANTOS, C., EUSSE, A. M. & DUPUY, J. M. (1998) The savannization of moist forests in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Journal of Biogeography* 25: 209-221
- CHALUKIAN, S. 1992. Regeneración, Sucesión y Plantas Invasoras en un Bosque de Yungas, Salta, Argentina. Tesis de Magister. Programa de Maestría en Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- CHESSON, P. Y HUNTLY, N. 1997. The role of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist* 150: 519-553.
- CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant Succession*. Carnegie Institute. Publication 242. Washington DC, USA.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. Pags 298-312 in P. J. den Boer y G. Gradwell, eds. *Proceedings Advanced Studies Institute*. Wageningen, Holanda.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DE VIANA, M.Y COLOMBO-SPERONI, F. 2000. Invasión de *Gleditzia triacanthos* L. (Fabaceae) en el bosque de San Lorenzo, Salta, Argentina. Pags 71-84 en H.R. Grau y R. Aragon (Eds). *Ecología de árboles exóticos en las Yungas argentinas*. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas. Tucumán.
- DIGGLE, P. J. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic press.
- EASDALE, T. 1997. Estructura y dinámica de un bosque perifluvial de Alisos (*Alnus acuminata*) en Tucumán, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- EGLER, F. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- FEARNSIDE, P. 1996. Amazonian deforestation and global warming: carbon stocks in vegetation replacing Brazil's Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 80: 21-34.
- FERNANDEZ, D. S. y MYSTER, R. W. 1995. Temporal variation and frequency distribution of photosynthetic photon flux density on landslides in Puerto Rico. *Tropical Ecology* 36: 87-93.
- FINEGAN, B. 1996. Patterns and process in neotropical rainforests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- FINEGAN, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rainforest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- FOSTER, R. 1990. The floristic composition of the rio Manu floodplain forest. Pages 88-111 in A. H. Gentry (Editor). *Four Neotropical Forests*. Yale University press.
- GIUSTI, L.; SLANIS, A. Y ACEÑOLAZA, P. G. 1997. Fitosociología de los bosques de aliso (*Alnus acuminata* H. B. K. ssp *acuminata*) de Tucumán (Argentina). *Lilloa* 38:

- 93-120.
- GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 1-20.
- GIANNINI, N. P. 1999. La interacción de aves-murciélagos-plantas en el sistema de frugivoría y dispersión de semillas de San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- GOLDAMMER, J. G. 1993. Historical biogeography of fire: tropical and subtropical. Pags 297-314 en P. J. Crutzen y J. G. Goldammer, eds. *Fire in the Environment. The Ecological, Atmospheric, and Climatic Importance of Vegetation Fires*. Wiley. Chichester, UK.
- GRAU, A. 1985. La expansión del Aliso del Cerro (*Alnus acuminata* H. B. K. subsp *acuminata*) en el noroeste de Argentina. *Lilloa* 237-247.
- GRAU, A. y BROWN, A.D. 1995. Development threats to biodiversity and opportunities for conservation in the mountain ranges of the upper Bermejo river basin, NW Argentina and SW Bolivia. *Ambio* 29: 445-450.
- GRAU, A. Y GRAU, H. R. 1993. Cuando florecerá la caña brava?. *Yungas* 3(1): 2-4.
- GRAU, H. R. 2002. Scale dependent relationships between treefalls and tree species diversity in subtropical montane forests. *Ecology* 89: 2591-2601.
- GRAU, H.R. 2001 Regional-scale spatial patterns of fire in relation to rainfall gradients in subtropical mountains of NW Argentina. *Global Ecology and Biogeography* 9:220-231
- GRAU, H. R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:227-242.
- GRAU, H. R. 1999. Disturbances and tree species diversity along the elevational gradient of a subtropical montane forest of NW Argentina. PhD. Dissertation. Dept. Geography, University of Colorado. Boulder, Colorado, USA.
- GRAU, H. R. 1997. Ecología del gradiente altitudinal y conservación de las laderas húmedas del noroeste argentino. *Yungas* 4: 3-6.
- GRAU, H.R. y R. ARAGÓN 2000. Árboles invasores de la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Pags 5-20 en H. R. Grau & M. R. Aragón, Editores, *Ecología de Árboles Exóticos en las Yungas Argentinas*. LIEY. PROYUNGAS, Tucumán. 84 pp.
- GRAU, H. R.; ARTURI, M. F.; BROWN, A. D. Y ACEÑOLAZA, P. G. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management* 95: 161-171.
- GRAU, H. R. Y BROWN, A. D. 1998. Structure, composition, and inferred dynamics of a subtropical montane forest of Northwest Argentina. Pags 721-732 in F. Dallmeier y Camiskey, eds. *Forest Biodiversity Measuring and Monitoring in Latin America and the Caribbean Region*. Parthenon publishing group. Londres, UK.
- GRAU, H. R. Y BROWN, A. D. 1995a. Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in the Argentinean Subtropical Montane Forests. Pags 295-300 en S. P. Churchill, E. Forero, E. Balslev y J. Luteyn, eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden. Bronx. USA.
- GRAU, H. R. Y BROWN, A. D. 1995b. Los deslizamientos de ladera como condicionantes de la estructura y composición de la selva subtropical de montaña. Pags 79-84 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- GRAU, H. R. Y T. T. VEBLEN. 2000. Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems in north-western Argentina. *Journal of Biogeography* 27: 1107-1121.
- GRAU, H. R. Y PACHECO, S. E. 1997. Regeneration dynamics of *Podocarpus parlatorei* in Argentinean subtropical montane forests. Resúmenes II Southern Connection Congress. Valdivia, Chile, Enero 1997.
- GRAU, H. R. Y PACHECO, S. E. 1996. Crecimiento y

- demografía de renovales de *Cedrela lilloi*, durante dos años en un bosque subtropical de montaña de Tucumán, Argentina. *Ivyraretá* 6: 45-50.
- GUEVARA, S.; PURATA, S. E. Y VAN DER MAAREL, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- HARMON, M. E.; BRATTON, S. P. Y WHITE, P. S. 1984. Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetatio* 55: 129-139.
- HUECK, K. 1977. Los Bosques de Sudamérica. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Berlín, Alemania.
- HURRELL, J. 1995. Ecología biocultural. Etnomedicina y adaptación en Santa Victoria e Iruya (Salta, Argentina). Pags 223-230 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- HUSTON, M. A. 1994. Biological Diversity. The Coexistence of Species in Changing Landscapes. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- IUDICA, C. A. 1995. En Brown AD y Grau HR. Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas subtropicales de Montana. Frugivoría en murciélagos: el frutero común (*Sturnira lilium*) en las Yungas de Jujuy, Argentina. Pags 123-128
- IUDICA, C. A. Y BONACCORSO, F. J. 1997. Feeding of the bat *Sturnira lilium* on fruits of *Solanum riparium* influences dispersal of this pioneer tree. *Studies on Neotropical Fauna and its Environment* 32: 4-6.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-527.
- KESSLER, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. Pags 281-294 en S. P. Churchill, E. Forero, E. Balslev y J. Luteyn, eds. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden. Bronx. USA.
- LOMASCOLO, T. 2000. Secondary forest dynamics in the subtropics. MsSc thesis Dept. of Biology, University of Puerto Rico.
- LUGO, A. E. 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management* 99: 9-19.
- MALIZIA, L. Y GRESLEBIN, A. 2000. Reclutamiento de especies arbóreas bajo arbustos exóticos en la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Pags 47-58 en H.R. Grau y R. Aragon, Eds. Ecología de Árboles Exóticos en las Yungas Argentinas. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas. Tucumán.
- MARGALEF, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3: 36-71.
- MARKGRAF, V. 1993. Climatic history of Central and South America since 18,000 yr B.P.: Comparison of pollen records and model simulations. Pags 357-385 en Wright, H. E.; Kutzbach, J. E.; Webb, T.; Ruddiman, W. F.; Street-Perrot, F. A y Bartlein, P. J., eds. Global Climates since the last Glacial Maximum. University of Minnesota press. Minneapolis, USA.
- MARKGRAF, V. 1985. Paleoenvironmental history of the last 10,000 years in northwestern Argentina. *Geological Paleontology* 11/12: 1739-1749.
- MARMOL, L. A. 1995. Enriquecimiento forestal de selva degradada en las Yungas de Yuto (Prov. de Jujuy). Pags 85-92 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- MEYER, T. 1963. Estudio sobre la selva de Tucumán. La selva de Mirtáceas de Las Pavas. *Opera Lilloana* 10: 1-144.
- MINETTI, J. L. Y VARGAS, W. M. 1997. Trends and jumps in the annual precipitation in South America, south of the 15° S. *Atmósfera* 11:205-221.
- MOLINILLO, M. F. 1993. Is traditional pastoralism the cause of erosive processes in mountain environments?. The case of the Cumbres Calchaquies in Argentina. *Mountain*

- Research and Development 13: 189-202.
- MOLINILLO, M. F. Y VIDES-ALMONACID, R. 1989. Uso de los recursos naturales en el bosque de Aliso de la provincia de Tucumán. *Avances de Investigación INGEMA* 1: 1-20.
- NAKASHIZUKA, T. 1988. Regeneration of Beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research* 3: 21-35.
- NEPSTAD, D. C.; UHL, C. Y SERRAO, E.A.S. 1991. Recuperation of a degraded amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- ODUM, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- OLIVER, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153-168.
- OLIVER, C. D. Y LARSON, B. C. 1996. *Forests Stand Dynamics*. 2nd ed. Wiley. New York, USA.
- OTTONELLO, M. Y FUMAGALLI, M. 1995. El uso del espacio a travez del tiempo en un sector de las Yungas de la provincia de Jujuy. Pags 191-204 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- OVERPECK, J.; RIND, D.; Y GOLDBERG, R. 1990. Climate induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* 343: 51-53.
- PACHECO, S. E. Y GRAU, H. R. 1997. Fenología del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del Noroeste argentino. *Ecologia Austral* 7: 35-41
- PARROTA, J. A.; TURNBULL, J. W.; JONES, J. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.
- PEET, R. K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pags 103-151 in D. C. Glenn-Levin, R. K. Peet y T. T. Veblen, eds. *Plant Succession. Theory and Prediction*. Chapman y Hall. Londres, UK.
- PICKETT, S. T. A.; COLLINS, S. L. Y ARMESTO, J. J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335-371
- PICKETT, S. T. A. Y WHITE, P. S. (Eds.) 1985. *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic press. Orlando, USA.
- PRADO, D.E. 1995. Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. Pags 19-52 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- PRADO, D.E. Y GIBBS, P.E. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- RAHEL, F. J. 1989. The hierarchical nature of community persistence. A problem of scale. *American Naturalist* 136: 329-344.
- RAMADORI, D. E. 1997. Sucesión secundaria en Bosques Montanos del NOA. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.
- RAMADORI, D. E. 1995. Agricultura migratoria en valle del río Baritú, Santa Victoria, Salta. Pags 205-214 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- RAMADORI, D. E. Y BROWN, A. D. 1997. Agricultura migratoria y sucesión secundaria en bosques nublados del noroeste de Argentina. Pags 113-127 en M. Lieberman y C. Baied (eds). *Desarrollo sostenible de Ecosistemas de Montaña - Manejo de Áreas Frágiles en los Andes*. Universidad Naciones Unidas.
- RENISON, D.; CINGOLANI, A.M. Y SUAREZ, R. 2002. Efectos del fuego sobre un bosquecillo de *Polylepis australis* (Rosaceae) en las montañas de Córdoba, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 719-727.

- ROUGES, M. 1996. Informe beca de Iniciación, CIUNT. Universidad Nacional de Tucumán. Inedito.
- ROUGES, M. Y BLAKE, J. 2001. Tasas de captura y dieta de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier. *El Hornero* 16: 7-15.
- SCATENA, F. Y LUGO, A. 1995. Geomorphology disturbance and the soil and vegetation of two subtropical steepland watersheds in Puerto Rico. *Geomorphology* 13: 199-213.
- SCHUPP, E. W.; HOWE, H. F.; AUGSPURGER, C. K. Y LEVEY, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- SCOTT, G. A. J. (1977) The role of fire in the creation and maintenance of savanna in the Montaña of Peru. *Journal of Biogeography* 4: 143-160.
- SMITH, J.; SABOGAL, C.; DE JONG, W. Y KAIMOWITZ, D. 1997a. Bosques secundarios como recursos para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Pags 79-106 en Memorias del Taller Internacional sobre el Estado Actual y Potencial de Manejo y Desarrollo del Bosque Secundario Tropical en América Latina. Pucallpa, Perú, Junio 1997.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H. Y WOODWARD, F. I. (Eds) 1997b. Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- SWETNAM, T. Y BETANCOUR, J.L. 1999. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. En prensa en *Journal of Climate*. 11: 3128-3147
- SWAINE, M. D. Y WHITMORE, T. C. 1988. On the definition on ecological groups of tropical rainforest trees. *Vegetatio* 75: 81-86.
- TAYLOR, A. H. Y QIN-ZISHENG. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology* 76: 1204-1218.
- TURNER, M. G.; ROMME, W. H. Y GARDNER, R. H. 1994. Landscape disturbance models and the long-term dynamics of natural áreas. *Natural Áreas Journal* 14: 3-11
- VEBLEN, T. T. 1982. Growth pattern of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests, and their influence in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 474-487.
- VEBLEN, T. T. 1992. Regeneration dynamics. Pags 152-186 in D. C. Glenn-Levin, R. K. Peet y T. T. Veblen, eds. *Plant Succession. Theory and Prediction*. Chapman y Hall. Londres, UK.
- VEBLEN, T. T.; KITZBERGER, T. Y LARA, A. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- VENTURA, B. 1995. Modelo preliminar de uso del espacio en los valles orientales a las serranías de Zenta, Salta. Pags 191-198 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- VIDES-ALMONACID, R. 1992. Estudio comparativo de la taxocenosis de aves de los bosques montanos de la sierra de San Javier, Tucumán. Bases para su manejo y conservación. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.
- VILLALBA, R.; H.R. GRAU; J. BONINSEGNA, G. JACOBY & A. RIPALTA. 1998. Tree-ring evidence for long-term rainfall changes in subtropical South America. *International Journal of Climatology* 18: 1463-1478.
- VILLALBA, R. Y VEBLEN, T.T. 1998. Climatic influences on episodic tree mortality at the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Ecology*, 79: 2624-2640.
- WIENS. J. A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- ZIMMERMAN, J.K.; AIDE, T.M.; ROSARIO, M.; SERRANO, M. Y HERRERA, L. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo experimental forest, Puerto

Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 65-76.

Apéndice 1:

Clasificación subjetiva en grupos ecológicos de regeneración de árboles del sector sud de las Yungas argentinas. (*) son especies exóticas.

PIONERAS LONGEVAS

Tipuana tipu
Parapiptadenia excelsa
Podocarpus parlatorei
Crinodendron tucumanum
Juglans australis
Anadenanthera macrocarpa

PIONERAS INTERMEDIAS

Heliocarpus americanus
Jacaranda mimosifolia
Alnus acuminata
*Morus alba**
*Gleditzia triacanthos**
*Bahuinia candicans**

PIONERAS EFIMERAS

Trema micrantha
Tecoma stans
*Psidium guajaba**
*Piracantha coccinea**
Bocconia pearcei
*Prunus persica**

SEMITOLERANTES

Cedrela lilloi
Myrsine laetevirens
Myrsine ferruginea

Pisonia ambigua
Chrysophyllum marginatum
*Ligustrum lucidum**
*Ziagrus romanzofianum**

TOLERANTES DEL DOSEL

Cinamomum porphyria
Terminalia triflora
Blepharocalyx salicifolius
Ilex argentina
Myrcianthes pseudo-mato
Myrcianthes pungens

TOLERANTES DEL SOTOBOSQUE

Piper tucumanum
Allophylus edulis
Eugenia uniflora
Cupania vernalis
Myrcianthes mato
Prunus tucumanensis
*Citrus aurantium**

NOMADES (arbolitos dependientes de claros por caída de árboles)

Solanum riparium
Zantoxylon coco
Carica quercifolia
*Ligustrum sinensis**



Los bosques nativos misioneros: estado actual de su conocimiento y perspectivas

Manuela E. Rodríguez¹, Alicia Cardozo¹, Manuela Ruiz Díaz¹
y Darién E. Prado²

¹ Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Misiones. Félix de Azara 1552 (3300) Posadas, Prov. Misiones, Argentina. Email: sistemat@fceqyn.unam.edu.ar

² Cátedra de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, C.C. N° 14, S2125ZAA Zavalla, Prov. Santa Fe, Argentina. Email: dprado@agatha.unr.edu.ar

Resumen

La superficie de bosques naturales subtropicales de la provincia de Misiones es de 1.422.661 ha y concentran la mayor biodiversidad del país en menos de 0,5% del territorio nacional. Sin embargo, es probablemente la unidad de vegetación boscosa menos estudiada del país y con el ritmo más acelerado de urbanización y deforestación. Actualmente los sistemas productivos proveen del 70 a 85% del mercado de maderas argentinas. Recientemente nuevos aportes orientados al enriquecimiento y el potencial para el manejo agro-silvopastoril y agroforestal de estos bosques contribuyen con líneas innovadoras. Se carece de un listado completo de especies conformando una Flora de la provincia; su posición fitogeográfica no ha sido revisada desde los trabajos pioneros de las décadas 60-70, excepto por algunos desafíos recientes. Los estudios fitosociológicos se han incrementado relativamente en las últimas décadas, y aunque se expande la base de conocimientos florísticos, de diversidad y dinámica, estos son aún escasos, fragmentarios y distan de ser exhaustivos. La fisiología y biología reproductiva de sus especies es virtualmente desconocida. Se torna urgente una profundización de estos estudios ante la pérdida de biodiversidad, en una región en vertiginoso desarrollo que representa uno de los últimos reductos de vegetación de ecosistemas subtropicales húmedos en la región noreste del país.

Introducción

La provincia de Misiones, situada en el extremo nordeste de la República Argentina, abarca casi 30.000 km². El clima, que según la clasificación de Köppen es de tipo Cfa, macrotérmico, constantemente húmedo y subtropical, presenta precipitaciones anuales de 1700-2400 mm, distribuidas más o menos uniformemente durante el año. La temperatura media de Enero es de 25-26 °C, con máximas absolutas de hasta 39 °C, mientras la media del mes más frío oscila entre 14 y 16 °C (Burgos, 1970; Margalot, 1985). La amplitud térmica anual varía con el

grado de proximidad a los grandes ríos de la región, y su rango es de 10 a 11 °C (Burgos, 1970). Misiones pertenece a la provincia geológica denominada “Mesopotamia” (Gentili y Rimoldi, 1979), considerada como la extremidad meridional de la provincia geológica de la Cuenca del Paraná. Ésta se desarrolla mucho más ampliamente en el territorio de Brasil. Está representada por rocas volcánicas básicas interestratificadas con areniscas del Cretácico superior, que se denomina Formación Curuzú Cuatiá e incluye el Miembro Posadas (Gentili y Rimoldi, 1979) de naturaleza magmática y el Miembro Solari (Herbst, 1971) integrado por areniscas. Otras Formaciones aflorantes en la provincia son: la Formación Ubajay del Holoceno (Cuaternario) constituida por rodados cuyos diámetros oscilan entre 2 y 5 cm, en una matriz arcilloso-arenosa poco plástica de tonalidades rojizas y amarillentas, que no permite una gran cohesión (Gentili *et al.*, 1974); y la Formación Apóstoles, que suprayace al miembro Posadas y consiste en un material limo-arcilloso de coloración rojiza, conocido como “tierra colorada”, originado por un proceso de meteorización del basalto en un ambiente oxidante (Gentili y Rimoldi, 1979).

La llamada “Meseta Misionera” está formada por derrames tubulares de basalto y con una cobertura de meteorización. Está limitada al sur con la provincia de Corrientes, en parte con el Arroyo Chimiray, y por los cursos de los ríos: Paraná en el sector occidental; Uruguay, San Antonio y Pepirí Guazú en el oriental; Iguazú al norte. El eje central de dicha meseta está representado por las Sierras de Imán y Sierras de Misiones, el cual se eleva hasta los 850 m s.n.m y se desarrolla en sentido NE-SO, desde Bernardo de Irigoyen hasta las proximidades de San José. Por otra parte, desde Bernardo de Irigoyen hacia las Cataratas del Iguazú se desarrollan las Sierras de Victoria en un quiebre notable de dirección SE-NO, donde se originan algunos de los tributarios del río Iguazú. Estas variaciones fisiográficas permiten dividir a la provincia de Misiones en cinco regiones geomorfológicas: Región Serrana, Región Costera del Paraná, Región Costera del Uruguay, Región de la Planicie Sur y Región de la Planicie

Norte ([Chipulina](#), 1997). Es posible establecer una correspondencia fisonómica entre estas regiones geomorfológicas con las unidades fitogeográficas establecidas por [Martínez Crovetto](#) (1963). La Región Serrana coincide con la selva representada por el Distrito de los Laureles, el Sector Planaltense y parte del Distrito de los Helechos Arborescentes (Fig 1); la Región Planicie Norte con el Distrito del Palo Rosa. La Región Costera del Uruguay se corresponde con el Distrito de los Helechos Arborescentes y una pequeña parte del Distrito de los Laureles; y la Región Costera del Paraná con el Distrito de los Laureles. En la Región de la Planicie Sur se encuentran las sabanas de gramíneas y selvas con urunday que forman el Distrito de los Campos y el Distrito del Urunday, respectivamente.



Fig. 1. Helechos arborescentes.

Aunque la superficie de Misiones representa sólo el 0,8 % del territorio nacional, se considera que la selva misionera alberga la mayor diversidad vegetal del país, más de 2800 especies de plantas vasculares ([Zuloaga et al.](#), 1999). La presente contribución tiene por objeto revisar exhaustivamente el conocimiento existente sobre los bosques nativos de la provincia de Misiones, y determinar cuáles son sus necesidades más imperiosas de investigación, preservación y desarrollo.

Caracterización fitogeográfica

La vegetación de Misiones pertenece fitogeográficamente a la Provincia Paranaense (Dominio

Amazónico, *sensu* [Cabrera](#), 1976), que se extiende a los dos países vecinos (suroeste de Brasil y este de Paraguay), y consiste fundamentalmente de selvas subtropicales multiestratificadas, selvas marginales o de ribera en los grandes ríos, e incluso sabanas y 'campos' en el sur de la provincia. El límite meridional de la Provincia Paranaense, la cual se corresponde con el tipo fisonómico climático de Bosque Húmedo Subtropical ([Holdridge](#), 1947), se sitúa sobre una línea que pasa unos 10 km al oeste de la desembocadura del arroyo Itaembé en el río Paraná y que, luego de extenderse hacia el sur, describe un arco hacia el este y atraviesa el río Uruguay un poco más al norte de Santo Tomé, Corrientes ([Martínez Crovetto](#), 1963). Este último autor y [Cabrera](#) (1976) realizaron las descripciones fitogeográficas y subdivisiones de la vegetación de la provincia más importantes del siglo XX, las cuales son hasta cierto grado contrastantes (Tabla 1). Sin embargo, el cuadro fitogeográfico más aceptado a la fecha para la vegetación misionera es el propuesto por [Cabrera](#) (1976, pp. 10-18). De este modo, y luego de esa fugaz polémica de los años 60-70, la posición fitogeográfica de Misiones ha permanecido sin cambios en las últimas décadas. Más recientemente, no obstante, otros autores han desafiado esta concepción al realizar estudios sobre los bosques estacionales de Sud América ([Prado](#), 1991; [Prado y Gibbs](#), 1993; [Prado](#), 2000). [Cabrera](#) (1976) divide la Provincia Paranaense en dos distritos, 'de las Selvas Mixtas' y 'de los Campos', cuya vegetación clasifica del siguiente modo:

Distrito de las Selvas Mixtas

Ocupa casi toda la provincia y está representada además por las comunidades ribereñas a lo largo de los ríos Paraná y Uruguay. La selva clímax (*sensu* [Cabrera](#), 1976) presenta tres estratos arbóreos, un estrato de bambúes y arbustos, otro de lianas y varios de epífitas, un sotobosque herbáceo y muscinal. Se distinguen cuatro comunidades dentro del Distrito:

Martínez Crovetto, 1963	Cabrera, A.L. 1976
Provincia Subtropical Oriental	Provincia Paranaense
1. Sector Misionero	
1. 1. Distrito de los Laureles	1. Distrito de las Selvas Mixtas
	1. 1. Comunidades climáticas Selva de 'laurel' y 'guatambú' Selvas con 'laurel', 'guatambú' y 'palo rosa'.
1. 2. Distrito del Palo Rosa	Selvas de 'laurel', 'guatambú' y 'pino'
1. 3. Distrito de los Helechos Arborescentes	Selvas con 'urunday'
1. 4. Distrito del Urunday	1. 2. Comunidades serales Selvas marginales Capueras Asociés de Podostemáceas
1. 5. Distrito Fluvial Subdistrito Paranaense Subdistrito Uruguayense	
1. 6. La vegetación de las capueras.	
1. 7. Distrito de los Campos Aristida pallens Andropogon laterales Elionurus tripsacoides y E. viridulus.	2. Distrito de los Campos
	2. 1. Comunidades Subclimáticas Sabanas de Aristida cubata Sabanas de Andropogon laterales Sabanas de Elionurus muticus y E. tripsacoides
	2. b. Comunidades Serales Pajonales ácidos
2. Sector Planaltense El bosque de 'Curiy' o 'Pino Paraná' es la comunidad característica	

Tabla 1. Divisiones fitogeográficas de la Provincia de Misiones según [Martínez Crovetto](#) (1963) y [Cabrera](#) (1976).

i. Selva de 'laurel' y 'guatambú'. Es la asociación clímax de la mayor parte del distrito, con cerca de 100 especies arbóreas cuya abundancia o dominancia varían con ciertas variantes edáficas o microclimáticas (Fig. 2). Cabrera integra a los Distritos 'de los Laureles' y 'de los Helechos Arborescentes', categorías de [Martínez Crovetto](#) (1963). El estrato superior está formado por árboles de 20 a 30 m de altura, contándose entre las especies más frecuentes: *Balfourodendron riedelianum* (guatambú), *Nectandra megapotamica* (laurel negro), etc. (Tabla 2), mientras que entre los árboles medianos, cuyas copas forman el segundo estrato, se destacan: *Chrysophyllum gonocarpum* (aguay), *Holocalyx balansae* (alecrín), *Nectandra lanceolata* (laurel amarillo), *Prunus subcoriacea* (persigueiro) (cita dudosa para la flora argentina, [Zardini](#), 1999), *Bastardiopsis densiflora* (loro blanco), *Cordia trichotoma* (loro negro, peteribí), etc. Existe un tercer estrato arbóreo de poca altura, un estrato arbustivo conformado por varias especies de Mirtáceas, Rubiáceas y frecuentes bambúes. Complementan este

paisaje abundantes lianas de las familias Bignoniáceas, Sapindáceas, Compuestas, Malpigiáceas y Cucurbitáceas (Tabla 2).



Fig. 2. Selva de laurel y guatambú (Cuña Pirú - Aristóbulo del Valle).

ii. Selva de 'laurel', 'guatambú' y 'palo rosa'. Según [Cabrera](#) (1976) esta comunidad, a la que [Martínez Crovetto](#) (1963) caracterizó como Distrito, está restringida al extremo norte de Misiones, en el Parque Nacional Iguazú. Las especies dominantes y la composición de la selva no difieren mayormente de la comunidad anterior ([Cabrera](#), op. cit., p. 11), salvo por la presencia de la Apocinácea *Aspidosperma polyneuron* ('palo rosa') (Fig. 3) y la aparición de asociaciones de *Euterpe edulis* ('palmito'). Sin embargo, estudios más recientes pueden aportar otra visión sobre este problema. [Placci y Giorgis](#) (1993) compararon cuatro stands de vegetación dentro del Parque Nacional Iguazú, uno de los cuales es un 'palmital'. Éste puede ser caracterizado y diferenciado ya no sólo por la gran abundancia de *A. polyneuron* y *E. edulis*, con altos valores de IVI (Índice de Valor de Importancia) y exclusividad a este tipo de unidad de vegetación, sino además por las menos frecuentes *Trichilia claussenii*, *Styrax leprosus*, un 'agarrapalo' *Ficus* sp., *Aspidosperma australe* y *Rauvolfia sellowii*. Otras dos especies arbóreas, aunque presentes en los otros stands, muestran una mayor frecuencia en el 'palmital': *Nectandra megapotamica* y *Alchornea glandulosa*, mientras que *Balfourodendron riedelianum* muestra aquí menor cantidad de individuos y más bajo IVI. Aunque excede los límites de esta contribución establecer

el nivel de entidad fitogeográfica que le pueda corresponder a esta 'selva de palmito y palo rosa', resulta obvia la necesidad de estudios más exhaustivos con información más actualizada y cuantificada.

	Especies	Nombres vernáculos	Estrato
1.	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	grapia	
2.	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	guatambú	
3.	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.)Mart.	cancharana	
4.	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedro	
5.	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	María preta	
6.	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burkart	rabo macaco	Superior
7.	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	incienso	
8.	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	laurel negro	
9.	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	anchico colorado	
10.	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	pinó	
11.	<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Toledo	lapacho negro	
12.	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	loro blanco	
13.	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	aguay	
14.	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Spreng.	peteribí o loro negro	Medio
15.	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	alecrín	
16.	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	laurel amarillo	
17.	[<i>Prunus subcoriacea</i> (Chodat & Hassl.) Koehne]	persiguero	
18.	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil. A.Juss.& Cambess.) Radlk.	cocú	
19.	<i>Alsophila setosa</i> Kaulf.	helecho arborescente	
20.	<i>Alsophila</i> spp	helecho arborescente o chachí	
21.	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	burro caá	Arbóreo poca altura
22.	<i>Cordyline dracaenoides</i> Kunth		
23.	<i>Dicksonia sellowiana</i> Hook.		
24.	<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze	maricá	
25.	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng	palo leche	
26.	<i>Chusquea ramosissima</i> Lindm.	tacuarembó	
27.	<i>Chusquea tenella</i> Nees	tacuapí	Arbustivo
28.	<i>Guadua trinitii</i> (Nees) Nees ex Rupr.	tacuaruzú	
29.	<i>Merostachys clausenii</i> Munro	pitingá	
30.	<i>Adenocalymma marginatum</i> (Cham.) DC.		
31.	<i>Arrabidaea chica</i> (Humb. & Bonpl.) Verl.		
32.	<i>Bauhinia mycrostachya</i> (Raddi) J.F.Macbr.	escalera de mono	
33.	<i>Cardiospermum</i> spp.		
34.	<i>Clystostoma</i> spp.		Lianas y enredaderas
35.	<i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A.H.Gentry		
36.	<i>Mikania</i> spp.		
37.	<i>Mutisia campanulata</i> Less.		
38.	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	flor de San Juan	
39.	<i>Serjania</i> spp.		
40.	<i>Urvillea</i> spp.		
41.	<i>Aechmea calyculata</i> (E.Morren) Bak.	caraguatá	
42.	<i>Billbergia nutans</i> H.Wendl. ex Regel		
43.	<i>Capanemia micromera</i> Barb.Rodr.		
44.	<i>Catasetum fimbriatum</i> (E. Morren) Lindl. & Paxton		
45.	<i>Ficus adhatodaefolia</i> Schott ex Spreng.		
46.	<i>Ficus eximia</i> Schott ex Spreng.	agarra palo, higuérón e ibapoy	Epífitos
47.	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.		
48.	<i>Miltonia flavescens</i> Lindl.		
49.	<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	güembé	
50.	<i>Pleurothallis microphyta</i> (Barb.Rodr.)Cogn.		

Tabla 2. Lista de especies de la Selva de “laurel” y “guatambú” (Cabrera, 1976).



Fig. 3. Ejemplares de *Aspidosperma polyneurum* - "Palo rosa".

iii. Selva con 'laurel', 'guatambú' y 'pino'. Esta selva ocupa el extremo nor-oriental de Misiones, en las regiones de mayor altitud y con un clima algo más frío. [Martínez Crovetto](#) (1963) consideró a la vegetación de esta zona, que denominó 'Sector Planaltense', como un 'ecotono' entre las selvas del resto de Misiones y los bosques de *Araucaria* del planalto del sur de Brasil. La composición de la selva prístina, según las descripciones de [Ragonese y Castiglioni](#) (1946), [Tortorelli](#) (1956) y otros, es similar a la de las comunidades clímax anteriores, con la presencia del 'pino' o 'curí' (*Araucaria angustifolia*) que sobresale por encima del dosel ([Cabrera](#), 1976, p. 15) (Fig. 4). Estos 'pinos' están normalmente asociados con 'yerbales' de *Ilex paraguariensis* ([Martínez Crovetto](#), 1981), junto a la



Fig. 4. : Individuos de *Araucaria angustifolia* "pino paraná"

cual puede encontrarse *Ilex brevicuspis* (yerba señorita), esta última muy frecuente en las pluviselvas del oriente misionero pero más rara hacia el sur, donde se presenta en isletas de monte húmedo del Dto. Santo Tomé, Corrientes ([Giberti](#), 1994).

[Ragonese y Castiglioni](#) (1946) realizaron un inventario fitosociológico en San Antonio (Este de Misiones) en una parcela de 1250 m² donde se encontraron las especies arbóreas que se señalan en la Tabla 3. Se citan además aquellas especies en común con los relevamientos efectuados en Colonia Gral. Manuel Belgrano ([Tortorelli](#), 1956) y en Parque Provincial Cruce Caballero ([Burkart](#), 1993).

Las diferencias más sustanciales entre [Martínez Crovetto](#) (1963) y [Cabrera](#) (1976) se refieren fundamentalmente al 'Sector Planaltense', dado que el segundo considera que las selvas del extremo oriental de Misiones son prácticamente iguales a las que cubren el resto de la provincia, pero con gran abundancia de *Araucaria angustifolia*. En apariencia ambos coinciden en que estas selvas son un ecotono de las Selvas Mixtas con los bosques de *Araucaria* del Brasil, y por lo tanto [Cabrera](#) concluye que no pueden tener categoría de distrito. No obstante, se puede señalar una serie de consideraciones sobre este interesante problema fitogeográfico (1) estos autores adscriben a distintos sistemas corológicos; mientras que [Martínez Crovetto](#) manifiesta taxativamente seguir el criterio de [Braun-Blanquet](#) (1919, basado en la propuesta de Ch. Flahault al Congr. Int. Bot., París, 1900), [Cabrera](#) (1953) establece su propio sistema (resultado de la conjunción de varios de los vigentes hasta ese momento). Esto resulta en que ambos autores emplean unidades de vegetación que no son directamente extrapolables de un sistema a otro. Así, cuando [Cabrera](#) (1976, p. 11) niega el carácter de 'distrito' a varias de las subdivisiones propuestas por [Martínez Crovetto](#), por un lado resulta impreciso al no establecerse dentro de que sistema lo hace, y por el otro se puede aparentemente colegir que en realidad equipara su 'Distrito' al 'Sector' del sistema de [Braun-Blanquet](#) (1919), lo cual de

ser verdad es simplemente incorrecto (ver discusión y notas en Takhtajan, 1986, *versus* [Braun-Blanquet](#), 1919, y [Cabrera](#), 1953). (2) El criterio de descartar ecotonos como subdivisiones fitogeográficas definidas luce acertado. Sin embargo, [Cabrera](#) (1976) no emplea este mismo criterio en su propia obra al aceptar a la Provincia del Espinal con ese rango, siendo que es notorio su carácter ecotonal entre el Chaco y la Provincia Pampeana ([Lewis y Collantes](#), 1973; [Cabrera](#), op. cit., p. 28; [Prado](#), 1991; 1993), y la ausencia

([Cabrera](#), 1970), pero *a posteriori* no puso en duda la entidad de su Distrito del Chaco Oriental, continuación vegetacional y ecológica del anterior y pese a su clara naturaleza transicional ([Prado](#), 1993). (3) Es debatible la interpretación de lo que quiso decir [Martínez Crovetto](#) (1963, p. 209) con el término 'ecotono'. Este autor establece que dentro de su Sector Planaltense conviven comunidades que se corresponden exactamente con 'bosques de curiy', en macizos más o menos densos y

	Especies	Nombres vernáculos
1.	<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze ♦*	pino misionero, pino Paraná, curí
2.	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez ♦*	laurel negro
3.	<i>Ilex paraguariensis</i> St.-Hil.*	yerba mate
4.	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl. ♦*	guatambú blanco
5.	<i>Patagonula americana</i> L.*	guayubira
6.	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.*	vasouríña
7.	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn. ♦*	viraró, marmelero
8.	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg*	guabiroba
9.	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.*	María preta
10.	<i>Banara tomentosa</i> Clos	guazatumba
11.	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli*	alecrín
12.	<i>Eugenia involucrata</i> DC.	cerella
13.	<i>Cedrela fissilis</i> Vell. *	cedro
14.	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart. ♦*	cancharana
15.	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	anchico blanco
16.	<i>Trichipteris procera</i> (Willd.) R.M.Tryon *	chachí
17.	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess. Boer*	ñandipá
18.	[<i>Piper geniculatum</i> Sw.]*	pariparoba
19.	<i>Coussarea contracta</i> (Walp.) Benth. & Hook. ex Müll.	
20.	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	espolón de gallo
21.	<i>Guapurium peruvianum</i> Poir.	
22.	<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	catiguá
23.	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees) Mez	
24.	<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schldl.	
25.	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão ♦*	incienso
26.	<i>Symplocos uniflora</i> (Pohl) Benth.	
27.	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan ♦*	anchico colorado
28.	<i>Urea baccifera</i> (L.) Gaudich.	ortiga brava
29.	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui *	canelón
30.	<i>Banara tomentosa</i> Clos	
31.	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	farinha seca-Palo chumbo
32.	~mangfenp3082 <i>Machaerium minutiflorum</i> Tul. ~c0*	canela do brejo, isapui
33.	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees ♦	laurel guaycá
34.	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burkart ♦*	rabo macaco
35.	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr. ♦*	incienso
36.	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong ♦*	timbó
37.	<i>Luehea divaricata</i> Mart. ♦*	azota caballo
38.	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud. ♦*	peteribí o loro negro
39.	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub. ♦*	ibirá puitá,caña fistola

Tabla 3: Lista de especies de la Selva con "laurel", "guatambú" y "pino"

Censos realizados por [Ragonese y Castiglioni](#) (1946) en proximidades de San Antonio, [Tortorelli](#) (1956) en Colonia Manuel Belgrano (♦) y [Burkart](#) (1993) en el Parque Provincial Cruce Caballero, Dpto. San Pedro (*).

de endemismos genéricos y la existencia de un sola especie leñosa exclusiva (*Prosopis caldenia*); lo mismo puede decirse de su Provincia Prepuneña en el mismo trabajo. Pocos años antes había afirmado (correctamente, sin lugar a dudas) que el límite Chaqueño-Amazónico a lo largo del Río Paraguay consistía de un inmenso ecotono

definidos a los que llama 'enclaves', dentro de una matriz mayor de selva misionera subtropical; se desprende de esta descripción un mosaico de comunidades interdigitadas, difíciles de mapear pero claramente distinguibles a campo. En cambio [Cabrera](#) (1976, p. 11) afirma que 'las selvas del extremo oriental de Misiones son prácticamente iguales a

las que cubren el resto de la provincia [...] pero con gran abundancia de *Araucaria angustifolia*, y por lo tanto ecotonales. En rigor, son conceptos contrastantes, pues se infiere que la interpretación de Cabrera es de una mezcla de elementos de Selvas Mixtas con los de Pinares de *Araucaria*. Dado que este último autor no provee datos nuevos ni comenta sobre su experiencia de campo en este tipo de comunidades, más bien parece ser una errónea interpretación de las palabras de [Martínez Crovetto](#). (4) Tanto las descripciones de pinares del Brasil ([Klein](#), 1967 y 1972; [Ferri](#), 1980; [Fernandes y Bezerra](#), 1990; [Bolós et al.](#), 1991), cuya entidad no ha sido nunca puesta en duda, del Paraguay ([Spichiger et al.](#), 1992), como las de autores argentinos ([Martínez Crovetto](#), 1963, 1981; [Cabrera](#), 1976; [Cabrera y Willink](#), 1980), enfatizan siempre la presencia de *Ilex paraguariensis* como una de las especies más característicamente asociadas a los bosques de *Araucaria*, junto con algunas especies del género *Ocotea*. [Klein](#) (1967) hace una interesante observación sobre que los pinares del oeste de Paraná y Santa Catarina son invadidos por las especies pioneras de las selvas del Alto Uruguay y Paraná (es decir, la Selva Mixta de Cabrera), citando las mismas especies que normalmente acompañan los pinares de Misiones.

En suma, aunque esta cuestión se encuentra lejos de resolverse, todos los indicios parecen ser concurrentes en que muy probablemente los pinares de *Araucaria* de Misiones sean tan representativos como los de su indiscutida área central en el sur de Brasil. Los estudios fitosociológicos son la herramienta más adecuada para resolver los problemas fitogeográficos aquí planteados. Al conocerse cuali- y cuantitativamente la composición florística y estructura de un determinado bosque, y la asociación de sus especies en diferentes grupos florísticos, se pueden identificar las unidades de vegetación de una región desde las más locales a las generalizadas. Así es como se pueden jerarquizar y agrupar las comunidades leñosas en distritos, provincias y/o dominios, y establecer el vínculo fitogeográfico entre dos unidades dadas de vegetación. Es necesario profundizar entonces estos

estudios, tanto por vía de relevamientos fitogeográficos y fitosociológicos como una mayor e intensiva herborización (en especial de *Myrtaceae*) de los escasos stands remanentes de esta comunidad, de modo de arrojar luz sobre su verdadera entidad.

iv. Selva con 'urunday'. Los bosques con *Myracrodruon balansae* (urunday; = *Astronium balansae*, *vide* [Santin y Freitas Leitão](#), 1991) forman una faja irregular en el sur de Misiones, entre las Selvas de 'laurel' y 'guatambú' y el Distrito de los Campos. [Martínez Crovetto](#) (1963) señala que en las lomadas pedregosas del sur de Misiones la selva es de menor altura y más pobre en especies que en el resto de la provincia. El 'urunday' en ciertos casos forma bosques puros que ocupan las laderas de los cerros y parte de las planicies que las rodean. Según [Cabrera](#) (1976), quien trata muy superficialmente esta comunidad, cuando la especie dominante es el 'urunday' aparecen elementos chaqueños, tales como *Acacia caven*, *Lithraea molleoides*, *Cereus uruguayanus*, *Celtis pubescens*, y otros. Sin embargo, de estas especies sólo la primera es verdaderamente chaqueña aunque no exclusiva (ocurre también en el Espinal y en ecosistemas pampeanos) y con dispersión endozoica por medio del ganado vacuno. El resto tienen distribución vinculada a la Provincia Paranaense de [Cabrera](#) (1976), o al Arco Pleistocénico de [Prado y Gibbs](#) (1993). [Martínez Crovetto](#) (1963) trata con mayor profundidad a esta unidad, suministrando una lista florística de leñosas de gran congruencia con aquella de [Carnevali](#) (1994) para el noreste de Corrientes, ambas conformadas por un alto número de especies subtropicales de las selvas misioneras (*Tabebuia heptaphylla*, *Luehea divaricata*, *Eugenia uniflora*). Al igual que en casos anteriores, la exacta posición fitogeográfica de estos bosques todavía debe ser establecida; no obstante, el género *Myracrodruon* ha sido considerado endémico del nuevo Dominio de los Bosques Estacionales de Sud América ([Prado](#), 2000). Por otra parte [Spichiger et al.](#) (1995) han designado a una formación semejante en la región limítrofe y lindera del Paraguay como su 'hot spots'

5.5, es decir sitios de diversidad arbórea específica cuyo estudio y preservación debe ser considerado prioritario.

v. Selvas marginales. Comprende la vegetación de las riberas del Paraná y del Uruguay y sus afluentes, y se corresponde con el 'Distrito Fluvial' de [Martínez Crovetto](#) (1963), al que [Cabrera](#) (1976, p. 11) tampoco lo cree aceptable por referirse a comunidades no climácicas (las califica de 'comunidades serales') (Tabla 1). En general constituyen una faja muy angosta formando una selva en galería a lo largo de los ríos (Fig. 5), que incluye muchos árboles de la selva climácica misionera, tales como *Tabebuia heptaphylla*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Parapiptadenia rigida*, *Peltophorum dubium*, entre otras. Existen especies que o bien son exclusivas de la selva marginal, o bien adquieren mayor importancia en la misma ([Cabrera](#), 1976), entre ellas *Ocotea acutifolia* (laurel blanco), *Nectandra angustifolia* (laurel del río), *Cytharexylum montevidense* (tarumá), *Erythrina cristagalli* (seibo), y varias especies de los géneros *Inga*, *Pouteria* (mata ojos) y *Sapium* (lecherones, curupíes). También pueden aparecer *Albizia inundata* (= *Cathormion polyanthum*, fide [Barneby y Grimes](#), 1996), *Cecropia pachystachya* (ambay), *Croton urucurana* (sangre de drago) y las bambúseas *Guadua angustifolia* (tacuara) y *Guadua paraguayana* (picanilla).

Sin embargo, la descripción anterior parece corresponderse fundamentalmente sólo con las 'selvas en galería' lindando directamente con los cursos de agua de la provincia, y sujetas a los ritmos de creciente y bajante de los mismos, como las del noreste de Corrientes (Parodi, 1943). En cambio, existen otras comunidades boscosas poco estudiadas, cercanas a cursos de agua pero en una posición topográfica más alta y aparentemente no tan sujeta a inundaciones, cuya entidad fitogeográfica todavía debe ser analizada. Por ejemplo, recientemente [Cardozo y Rodríguez](#) (1999) estudiaron la estructura y composición florística arbórea en remanentes de selva marginal sobre el río Paraná en Posadas, relevando un total de 72 especies pertenecientes a 25 familias; encontraron como

dominantes a *Patagonula americana*, *Eugenia uniflora*, *Luehea divaricata*, *Sebastiania brasiliensis*, *Helieta apiculata*, *Myrocarpus frondosus*, *Myracrodruon balansae*, y *Anandeanthera colubrina* var. *cebil*. Existen claros vínculos florísticos, ecológicos y posicionales entre estas selvas y las del escarpe occidental del río Paraná en Santa Fe ([Prado et al.](#), 1989), o las del río Paraguay y sus afluentes en Formosa ([Placci](#), 1995).



Fig. 5. Selva marginal.

vi. Capueras. Cuando la selva desaparece, ya sea mediante el desmonte (cortado) o el rozado (incendio), al poco tiempo estas áreas denudadas comienzan a cubrirse de una vegetación característica (a la que se le van agregando gradualmente nuevos elementos florísticos), la cual es denominada popularmente en Misiones con el término de 'capuera'. [Deschamps y Ferreira](#) (1987) sostienen que el origen antrópico de la capuera puede ser algo diferente, ya sea que provenga del desmonte, cultivo por uno o dos años y luego abandono; o que tras el desmonte se haya destinado el terreno a agricultura o ganadería sin rozar por varios años. [Devoto y Rothkugel](#) (1936) destacan que el término 'capuera' o 'capoeira' es de origen brasileño y derivado del guaraní 'caá-poera': 'monte volteado', mientras que [Martínez Crovetto](#) (1963) señala que es una corrupción del guaraní 'caá-puará' que deriva de 'caá'= monte o planta, 'puá'= crecer y 'ra'= futuro, o sea 'donde el monte crecerá'. Con el transcurso de los años se van agregando especies de la selva primitiva y ésta comienza a reconstituirse en el lugar, a expensas de las primeras especies y recibe el nombre de 'capuerón'.

La colonización se inicia con plantas herbáceas o subarborescentes que son reemplazadas luego por las especies pioneras *Solanum granuloso-leprosum* (fumo bravo), junto con otros elementos arbustivos o arbóreos como *Baccharis dracunculifolia* (chilca), *Trema micrantha* (palo pólvora) y *Cecropia pachystachya* ([Martínez-Crovetto](#), 1963; [Cabrera](#), 1976; [Placci y Giorgis](#), 1993). Bajo la sombra de los 'fumos bravos' aparecen aquellas especies que tienen la capacidad de brotar de sus raíces remanentes: *Lonchocarpus* spp., *Nectandra* spp., *Balfourodendron riedelianum*, *Allophylus edulis* (cocú), *Sorocea bonplandii*, bambúseas o 'tacuaras'; y aquellas que lo hacen a partir de semillas como: *Lonchocarpus nitidus* (rabo macaco), *Lonchocarpus leucanthus* (rabo molle), *Nectandra* spp., *Peltophorum dubium*, *Cedrela fissilis*, *Matayba elaeagnoides* (camboatá), y otros ([Devoto y Rothkugel](#), 1936), a los que se agregan *Ateleia glazioveana* y diversas lianas y enredaderas. Al cerrarse completamente el estrato arbóreo, la mayoría de las especies del sotobosque sucesional son eliminadas, por desaparición de los sitios ambientalmente más favorables o restringidas a los bordes más iluminados, siendo reemplazadas por el sotobosque de la selva climax ([Martínez Crovetto](#), 1963; [Placci y Giorgis](#), 1993).

En el norte de la provincia se realizaron relevamientos de capueras de 1, 5, 15 y de 30 años, evaluando cobertura en los distintos estratos y la constancia y biomasa verde de las especies principales ([Deschamps y Ferreira](#), 1987). En una capuera de 30 años el 'fumo bravo' ha desaparecido casi por completo y hay predominio de *Bastardiopsis densiflora* (loro blanco), *Cabralea canjerana*, 'laureles', 'ambay chico', *Inga verna* subsp. *affinis* (ingá guazú, *vide* [Pennington](#), 1997), *Mimosa bimucronata* (yuquerí) y *Cedrela fissilis*. En los estadios sucesionales siguientes se caracteriza por la reducción en número de loro blanco y el 'yuquerí', que en el bosque maduro muchas veces faltan o están representadas solamente por algunos pocos ejemplares. Se ha postulado que este cambio de especies terminará cuando la capuera

alcance una edad aproximada de entre 100 y 200 años ([Devoto y Rothkugel](#), 1936).

Distrito de los Campos

Este es el único Distrito que no presenta diferencias en su categorización para [Martínez-Crovetto](#) (1963) y [Cabrera](#) (1976). Diversos autores describieron las comunidades de los campos ([Hauman](#), 1931; [Martínez-Crovetto](#), 1963, 1965, 1978; [Cabrera](#), 1976; [Eskuche](#), 1992; [Fontana](#), 1996; 1998). Por su parte, [Soriano](#) (1991) y colaboradores incluyeron a los 'campos' del sur de Misiones (Fig. 6) como una subregión dentro de lo que denominaron 'Río de la Plata Grasslands', en rigor una concepción cuestionable de los pastizales pampeanos ([Biani et al.](#), 2001). [Martínez Crovetto](#) (1963) sostiene que las comunidades vegetales del Distrito de los Campos son de evidente carácter edáfico y deben vincularse a la existencia de un manto meláfiro a poca profundidad.

Tres tipos de comunidades herbáceas son las dominantes: 1) Comunidades con predominio de *Aristida pallens*, las de mayor extensión y ocupando las lomadas de tierra laterítica; 2) Asociación con predominio de *Andropogon lateralis*, en los bajos de las laderas donde aflora el subsuelo detrítico; 3) Comunidad con *Elionurus tripsacoides* y *E. viridulus*, en suelos pardos grisáceos pedregosos, con predominio de *Myracrodruon balansae* ('urunday). En relación con los pajonales, las primeras listas publicadas se encuentran en los trabajos de [Martínez Crovetto](#) (1963, 1965, 1978), mientras que los primeros estudios fitosociológicos en pajonales fueron realizados por [Fontana](#) (1991, 1993, 1996), incrementando de este modo el conocimiento florístico de los campos ([Fontana](#), 1998).



Fig. 6. Paisaje de campo e islotes de monte (Sur de la Provincia de Misiones).

[Fontana](#) (1996) señala que la vegetación natural original en los suelos pedregosos, con el basalto próximo a la superficie o aflorante, es el bosque de *Myracrodruon balansae* y *Helietta apiculata*; en cambio, en los suelos lateríticos profundos la vegetación original es el bosque de *Parapiptadenia rigida* y *Nectandra megapotamica*. Postula que la tala y rozado redujeron la superficie del bosque que hoy subsiste en sitios de difícil acceso, en parcelas de propiedad fiscal y a lo largo de arroyos; en medio de los pajonales mesófilos se encuentran como testimonio isletas de bosque de distinto tamaño.

Conocimiento actual sobre ecología de los bosques misioneros

Fisonómicamente la selva de Misiones presenta un alto porcentaje de especies caducifolias, característica que aumenta de norte a sur. Esta observación se corresponde con la caracterización propuesta por [Leite y Klein](#) (1990), estos autores clasificaron la vegetación del sur de Brasil en "Bosques estacionales semicaducifolios" y "caducifolios", los que se corresponden con los sectores norte y sur de la provincia de Misiones. El Bosque estacional semicaducifolio está caracterizado por un estrato superior que presenta entre 20 a 50 % de especies caducifolias, mientras que en el Bosque estacional caducifolio este porcentaje aumenta debido a restricciones climáticas vinculadas con temperaturas más bajas durante los 2 ó 3 meses invernales. El fenómeno estacional de caída de hojas se adopta como parámetro de identificación

de esta región por asumir importancia fisonómica, en particular del estrato superior del bosque, y tiene correlación con los parámetros climáticos históricos y actuales de la región. Por otra parte, se deben considerar otros gradientes fundamentales del ambiente como el relieve, litología y suelos, debido a la influencia que ejercen sobre la distribución de la vegetación en interacción con los factores climáticos.

Las investigaciones realizadas en la selva misionera en general han sido fundamentalmente descriptivas, focalizadas en la composición florística y, menos frecuentemente, en el estudio ecológico de estos bosques.

En el Parque Nacional Iguazú, [Placci et al.](#) (1992) estudiaron la estructura del palmital y el papel de *Euterpe edulis* en la oferta de frutos durante la época de escasez de recursos. Censaron 72 especies leñosas pertenecientes a 29 familias, dentro de las más representadas se registraron 17 especies de Leguminosas, 5 especies de Meliáceas, 4 de Moráceas y 4 de Apocináceas; hallaron para este bosque un índice de diversidad (Shannon y Weaver) de 2,49 estimado a partir de las densidades relativas y de 3,11 a partir del área basal relativa. *Euterpe edulis* es la especie con el más alto índice de valor de importancia (23,24). Estos autores destacan el rol del 'palmito' en la producción de una elevada cantidad de frutos comestibles; producción sincronizada, que ocurre en época de escasez de recursos (Fig. 7). Se suma a esto su elevada densidad que lo hace fácilmente disponible para la fauna que se alimenta de ella.

[Placci et al.](#) (1994) estimaron la biomasa de hojas, flores y frutos en el Parque Nacional Iguazú; las hojas aportaron la mayor biomasa, estimada entre el 67 y 70 % de caída anual para dos sitios de estudio. La expansión foliar se presenta inmediatamente después y en parte superpuesto con el pico de caída de hojas. El periodo de ausencia total de hojas es relativamente corto y limitado a unas pocas especies.

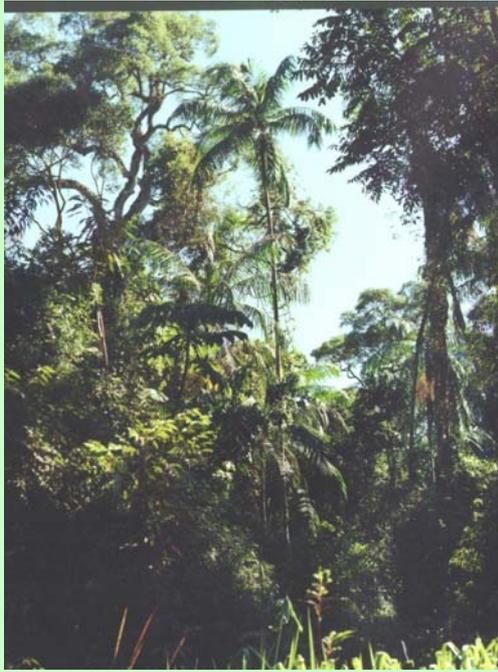


Fig. 7. Ejemplar de *Euterpe edulis* - "Palmito".

[Eibl et al.](#), (1994b, 1995) han caracterizado fenológicamente 31 especies forestales nativas, en la zona norte de la provincia de Misiones y obtuvieron fechas promedios de inicio y duración de las fases vegetativas y reproductivas. Todas las especies presentan periodicidad anual, y del total un 66 % son caducifolias y semicaducifolias y las restantes perennifolias. Aunque esta información es una contribución importante, se deberían ampliar las muestras así como el período de observación.

[López Cristóbal et al.](#) (1996), en el departamento Guaraní (zona centro-este), determinaron 89 especies pertenecientes a 30 familias, y encontraron las siguientes especies con los mayores índices de Valor de Importancia (VI) a: *Ocotea puberula* (laurel guaycá), *Ocotea diospyrifolia* (laurel ayui), *Prunus subcoriacea* (persiguero), *Lonchocarpus leucanthus* (rabo itá), *Nectandra megapotamica* (laurel negro), *Ateleia glazioveana* (timbó blanco) y *Parapiptadenia rigida* (anchico colorado). Todas ellas se presentan distribuidas homogéneamente con valores elevados tanto para el número de individuos como para el área basal, con una densidad promedio de 315 árboles . ha-1. [López Cristóbal & Vera](#) (1999) compararon estos resultados con un bosque secundario de 25 años con igual calidad de sitio y relieve.

Registraron 47 especies pertenecientes a 24 familias botánicas y una densidad promedio de 942 árboles . ha-1.

[Ríos et al.](#) (1999) compararon las características de composición y estructura entre un bosque primario (sin perturbación antrópica) y un bosque secundario en el Departamento de Eldorado. Estos autores hallaron que el bosque primario posee una riqueza específica de valor 74, sin especies dominantes, y el bosque secundario presenta una riqueza específica de 52, con predominio de 6 especies. El bosque primario, con una densidad promedio de 482 árboles . ha-1, presenta las siguientes especies con mayores IVA (Índice de Valores de Importancia Ampliado) *Chrysophyllum gonocarpum* (aguay), *Inga semialata* (ingá), *Heliocarpus popayanensis* (ibirá piré hú), *Sebastiania brasiliensis* (lecherón).

Aunque se conoce que las especies vegetales en general exhiben patrones de distribución asociados con la variación topográfica y diferentes tipos de suelo ([Oliveira Filho et al.](#), 1994a y 1994b; [Kwit et al.](#), 1998), en Misiones, tal como lo destacan [Montagnini et al.](#) (1995a), se ha estudiado muy poco la relación de las especies forestales nativas y los suelos de la provincia. Este aspecto adquiere importancia en los proyectos de recuperación de áreas degradadas o en el manejo de sistemas sustentables, para los cuales es necesario conocer la influencia de las especies arbóreas sobre la fertilidad de los suelos, su capacidad como restauradoras de las condiciones de fertilidad y su posible rol en la circulación de nutrientes en el ecosistema. Con este objetivo se estudió el efecto de varias especies nativas (*Balfourodendron riedelianum*, *Bastardiopsis densiflora*, *Cordia trichotoma*, *Enterolobium contortisiliquum* y *Ocotea puberula*) sobre las características químicas de los suelos. De los resultados se infiere que las tres primeras especies favorecen el reciclaje de Ca y Mg. *Bastardiopsis densiflora* facilitaría además el reciclaje de K, hecho que coincide con el carácter pionero de la especie, crecimiento rápido, gran tamaño de hojas y por lo tanto alta capacidad de absorber y recircular nutrientes ([Montagnini et al.](#), 1995a; 1995b).

Hasta el presente se han realizado algunos estudios sobre el potencial de recuperación del monte degradado, en especial plantaciones de enriquecimiento bajo cubierta (I.B.C.), e incluyendo a veces estudios de regeneración natural (Eibl, 1994; Eibl *et al.*, 1994a y 1996; Grance y Maiocco, 1995; Montagnini *et al.*, 1997). Por otra parte, se ha estudiado la dinámica de las especies nativas en sitios sometidos a diferentes usos en parcelas permanentes y con monitoreo de renovales (Maiocco *et al.*, 1994; Vera, 1995; Grance y Maiocco, 1995; Gauto *et al.*, 1996; Eibl *et al.*, 1996). Grance y Maiocco (1995) realizaron ensayos de enriquecimiento con *Bastardiopsis densiflora* ('loro blanco') y registraron un 60 % de sobrevivencia al tercer año con plantas provenientes de regeneración natural; observaron además que la apertura de fajas favoreció el restablecimiento de la regeneración natural. Eibl *et al.* (1996) evaluaron la regeneración en diferentes situaciones de aprovechamiento, concluyendo que en las áreas bajo tratamiento silvicultural la cantidad de renovales fue mayor que bajo monte no perturbado; la mayoría de las especies arbóreas se verían entonces favorecidas por el aumento de la luminosidad. Montagnini *et al.* (1997) realizaron experiencias de enriquecimiento con especies nativas de valor comercial en un bosque sobreexplotado; allí evaluaron 10 especies incluyendo al 'palmito'. Luego de 4 a 7 años de la plantación, las especies que mostraron la mayor media de altura y de diámetro a la altura de pecho (DAP) fueron *Bastardiopsis densiflora*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Nectandra lanceolata*, *Ocotea puberula* y *Peltophorum dubium*. Las especies *Cordia trichotoma* y *Balfourodendron riedelianum* son apreciadas como maderables y fueron recomendadas para enriquecimiento a pesar de su relativo lento crecimiento. El 'palmito', a pesar de su baja tasa de supervivencia, presentó individuos remanentes con buena altura y DAP.

Otro aspecto importante es la diferenciación entre especies en los requerimientos para su regeneración, que juega un papel crucial en la estructuración de las comunidades en general (Pickett y Whitte, 1985) y de los

bosques tropicales en particular (Denslow, 1987). Por ejemplo, los requerimientos para la regeneración en las diferentes fases de los claros ('gaps') contribuyen al mantenimiento de la diversidad de los bosques tropicales (Denslow, 1980). Pese a la importancia ecológica de los claros en la regeneración de los bosques, debe destacarse que no existen estudios de estos procesos en la selva misionera.

Eibl *et al.* (1994c) determinaron las condiciones y porcentajes de germinación y las características cuantitativas de frutos y semillas, además de las condiciones adecuadas para el almacenamiento y cosecha de 24 especies, en su mayoría forestales nativas. Los ensayos de germinación permitieron clasificar aquellas especies que no necesitan tratamiento pregerminativo y presentan altos porcentajes de germinación (superior al 40%) y aquellas que requieren tratamiento pregerminativo, encontrándose unas pocas especies con porcentajes de germinación inferiores al 20%. Por otra parte, estos autores han reportado en el mismo trabajo que la mayoría de las especies evaluadas presentaron semillas de tipo recalcitrante, es decir, que no toleran bajos límites de desecación.

Para los estudios de regeneración natural es imprescindible describir y reconocer las especies forestales en estado de plántula. En este sentido, Gartland *et al.* (1991) y Gartland y Zalazar (1992) describieron las plántulas y elaboraron una clave de reconocimiento de las principales especies forestales en estado de renuevo. El término 'renuevo', debido a su uso popularizado en la provincia, se emplea para describir los especímenes dentro del rango entre 0,25m de altura y 0,10 m de diámetro a la altura de pecho (DAP).

Friedl *et al.* (1991) realizaron estudios sobre el comportamiento de la función altura-edad en la evaluación de la calidad de sitios forestales para *Araucaria angustifolia*, característica básica para los estudios de crecimiento y producción. Concluyeron que la densidad inicial no afecta a la función altura dominante-edad, y la altura dominante demuestra ser una variable adecuada para

evaluar y clasificar la capacidad productiva de los sitios forestales de araucaria.

El estudio comparativo de los anillos de crecimiento de las mismas especies arbóreas a través del tiempo o en diferentes sitios, puede proveer información valiosa sobre las variaciones tanto temporales como espaciales respecto a las condiciones ambientales. Además es posible evaluar la productividad relativa de especies y sitios, o cómo el crecimiento de una especie es afectado por diferentes prácticas de manejo. Se estudiaron macro y microscópicamente muestras de madera de 13 especies de la selva misionera y los resultados obtenidos muestran que 10 especies poseen anillos de crecimiento bien definidos y 3 especies anillos de crecimiento no definidos o bien carecen de ellos ([Boninsegna et al.](#), 1989).

Uso de la tierra

Originalmente la Provincia Paranaense comprendía unas 100 millones de hectáreas a comienzos de siglo, extendidas por Misiones en Argentina, el sur de Brasil y el este de Paraguay. Actualmente se conserva menos del 50% de la selva, y es hoy la única región de la Argentina con un proceso vigente y masivo de expansión de la frontera agrícola a expensas de masas forestales ([Adámoli](#), 1993). Aún así la provincia de Misiones representa paradójicamente un 'relicto' rodeado de zonas de intensa colonización, deforestación y transformación para agricultura, y consecuentemente de profunda erosión genética (Fig. 8); se estima que Brasil conserva sólo el 5% y Paraguay un 20% de la Selva Paranaense ([Laclau](#), 1994).

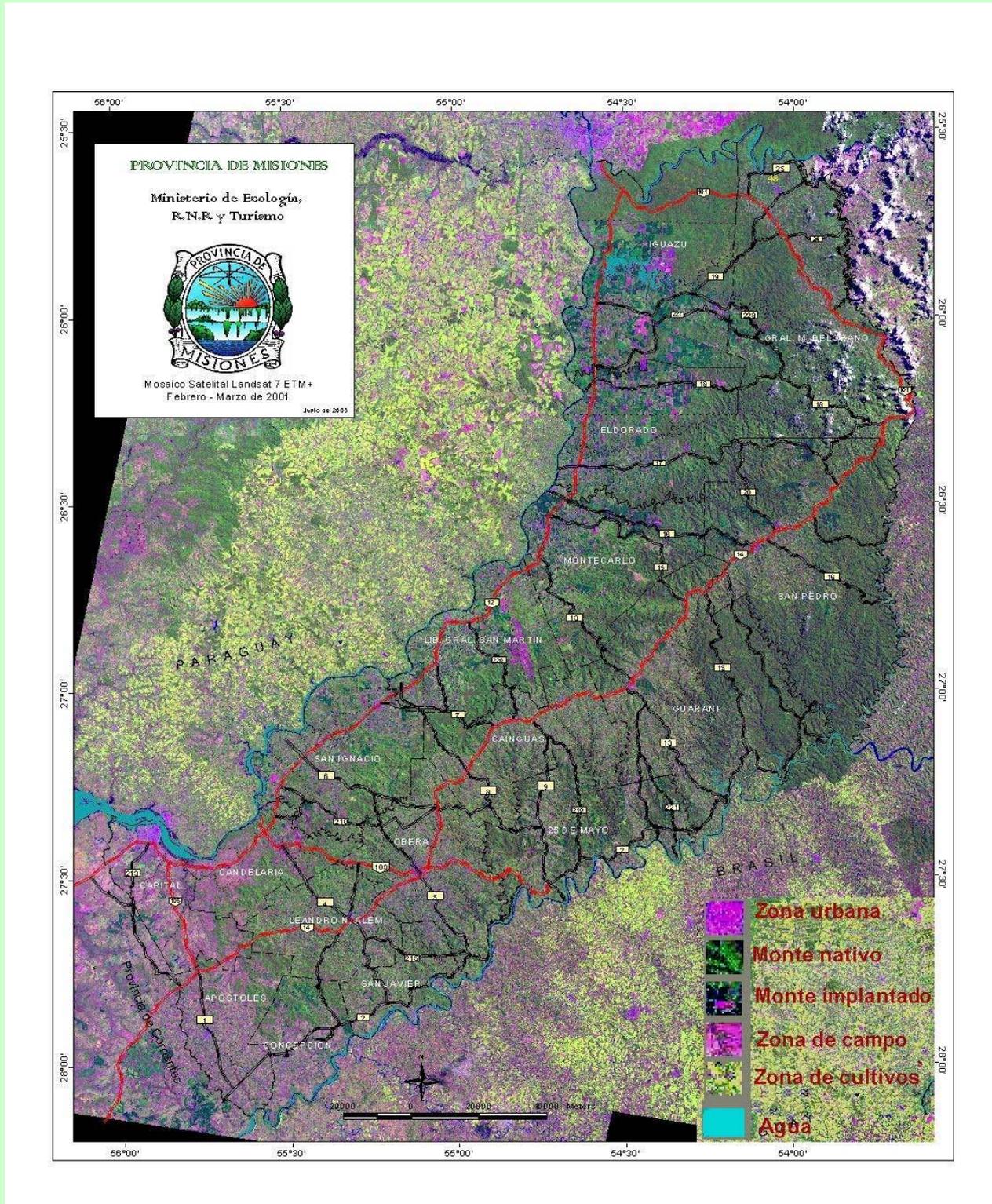


Fig. 8. Imagen satelital de la Provincia de Misiones y países vecinos. Se muestra el contraste entre la superficie de selva preservada de Misiones y la deforestación en los países vecinos.

La provincia cuenta con 1.422.661 ha de bosques nativos, de las cuales 953.605 ha son áreas con bosques primarios y 3.935 ha con bosques en galería (Primer Inventario Nacional de Bosque Nativo, 1998-2001). Mientras que para [Perucca & Ligier](#) (2000) los montes

nativos identificados con Landsat 5 (1997) cubren 1.611.139 ha, el 54,6% de la superficie total de la provincia de Misiones. Estos autores diferencian los Montes Nativos Compactos (MNC), que representan el 30,3%, de los Montes Nativos Raleados (MNR), (24,3%

del total provincial). Las regiones de mayor extensión de montes, tanto compactos como ralos, se encuentran ubicadas al norte de la provincia. La región de mayor superficie de MNC es de 132.150 ha, mientras que de MNR es de 51.361 ha.

La selva original fue sometida desde comienzos de siglo a una alta tasa de deforestación (Fig. 9) debido a un afianzamiento de un sistema económico dependiente de insumos externos; el sistema de utilización extractivo se fue intensificando hasta llegar a los actuales sistemas productivos (Laclau, 1994), que proveen del 70 a 85% del mercado de maderas argentinas (Montagnini *et al.*, 1997). Los principales factores de erosión de los recursos forestales nativos tienen su origen en las diversas etapas del desarrollo económico y social de Misiones, cada una de las cuales causó un impacto ambiental particular (Laclau, 1994; Kozarik & Díaz Benetti, 1997; Pereyra, 1997; Taller Trinacional, 1997).



Fig. 9. Talado. Ejemplar de *Holocalyx balansae* - "Alecrin".

Primera etapa

A fines del siglo pasado se establecieron los primeros obrajes en la zona del Alto Paraná y costa del río Uruguay destinados a la explotación selectiva de la 'yerba mate' y de maderas valiosas posteriormente. La explotación yerbatera, en sus inicios, consistía en el apeado de los árboles para cosechar las hojas, y no fue hasta bien entrado el siglo XX que estos obrajes fueron sustituidos por yerbales implantados (Bittloch y Sormani, 1997). Las vigas y rollizos de 'cedro misionero', 'peteribí', 'lapacho', 'guatambú' e 'inciense' llegaban al puerto de Buenos Aires en jangadas vía los grandes ríos. El mayor impacto de este modelo extractivo reside en la erosión genética causada por la presión de selección, dado que se eliminaban los mejores ejemplares adultos y quedaban en pie aquellos generalmente enfermos y con escaso valor para la futura regeneración, con el consiguiente empobrecimiento del 'pool' génico de las poblaciones remanentes. Los primeros registros de empobrecimiento de la masa boscosa datan de comienzos del siglo XX; la pérdida de biomasa vegetal se verificó tanto en la dimensión vertical, por la eliminación del estrato arbóreo superior en grandes extensiones, como en la dimensión horizontal, debido a los rozados realizados al abandonar el monte donde se emplazaban los obrajes (Laclau, 1994). Este modelo de explotación ha conducido a la casi desaparición de 'pino paraná' y de 'palo rosa' en su hábitat original y al agotamiento de otras numerosas especies de valor comercial, entre ellas el 'cedro misionero', el 'palmito', el 'inciense' y el 'lapacho'.

Con respecto al 'palmito', el corte ilegal de "cogollos" (zona que comprende yema apical, primordios foliares y vainas jóvenes en crecimiento; Placci *et al.*, 1992), es una práctica lamentablemente tan corriente que ha llevado a la disminución de las poblaciones silvestres a un nivel alarmante ('El Territorio', 1998a y 1998b). En la década del treinta existían 'palmitales' en grandes extensiones en el Este de la provincia (Devoto y Rothkugel, 1936), mientras que a comienzos de los noventa se estimaba que sólo un 20% del área total del Parque Nacional Iguazú se encontraba cubierto de

'palmitales'. Actualmente no se cuenta con datos precisos acerca de la superficie ocupada por palmitales en el Parque Nacional Iguazú y el Parque Provincial Uruguá-í, representativos de su área original (Placci *et al.*, 1992). El Parque Provincial Horacio Foerster, que abarca 4.309 ha, se ha creado recientemente con el objeto de proteger el ambiente donde se desarrolla el 'palmito', además de 'palo rosa', 'guatambú' y 'caña fistola' (PRODIA, 1999). Chediak (1999) halló un número mayor de individuos por ha en un área protegida en relación con áreas bajo explotación y diferencias significativas en la estructura poblacional en ambas áreas.

En relación a *Aspidosperma polyneuron* ('palo rosa') ecológicamente asociada a la anterior, Devoto y Rothkugel (1936) citaron que esta especie formaba grupos o 'fajas' en las lomadas o cuchillones del Parque Nacional del Iguazú, habiéndose encontrado en una de las áreas muestreadas 27 árboles por ha (DAP > 20 cm), cuyas edades se estimaban entre 600 y 700 años de edad. Veinte años después Tortorelli (1956) contabilizaba nada más que 5 árboles por ha. A excepción del estudio de Placci *et al.* (1992), quienes encontraron también en el Parque Nacional Iguazú 23 individuos . ha-1 de 'palo rosa', aunque de un DAP > 10 cm (lo cual estaría indicando una lenta recuperación de la especie), los autores de la presente contribución no han hallado referencias actualizadas del estado de las poblaciones de esta importante especie.

En el caso de *Araucaria angustifolia*, esta especie fue sometida a una tala excesiva en los últimos 20 años, a tal punto que en la actualidad ya casi no quedan ejemplares dignos de un aprovechamiento industrial (Cozzo, 1987). A mediados de los setenta, el Departamento San Pedro (NE de Misiones), contaba con 247.440 ha de bosque nativo, gran parte del mismo con grandes manchones de esta especie (Gartland, 1974). Diez años después, en un inventario de araucarias realizado en el Parque Provincial Cruce Caballero se contabilizaban 2940 araucarias con diámetros mayores a 45 cm y una densidad promedio de 6,76 individuos . ha-1. Existía una marcada concentración de árboles próximos a la

sobremadurez, de los cuales un 84,42% estaba en condiciones de producir semillas (Gartland, 1984). Otro relevamiento (Muñoz, 1993) evidenció un remanente de menos de la mitad de las cifras anteriores, contabilizando un total de 1.258 araucarias vivas y 77 muertas en pie. Estos informes y otros posteriores (Burkart, 1993; Tarnoski, 1996; Báez *et al.*, 1997) verificaron el acuciante estado de sobremadurez y la escasez de individuos jóvenes y de edades intermedias, reportados anteriormente en la bibliografía sobre esta especie en Misiones (v.g. Ragonese y Castiglioni, 1946).

A mediados de la década del treinta Devoto y Rothkugel (1936) reportaban la existencia de individuos silvestres aislados de *Ilex paraguariensis* en el Parque Nacional Iguazú, contabilizando aproximadamente 50 ejemplares . ha-1, presentes en márgenes de arroyos o lugares llanos, bañados y ocasionalmente en lomas. Casi cuatro décadas después, y refiriéndose a los mismos sitios, Dimitri *et al.* (1974) encontraron que la 'yerba mate' era poco frecuente en el Parque.

Segunda etapa

El establecimiento de empresas celulósicas papeleras (Celulosa Argentina, Papel Misionero, Alto Paraná y Puerto Piray) a partir de la década del 50 inaugura una segunda etapa, con un circuito económico-forestal caracterizado por la producción y oferta de materia prima destinada a la industria maderera y sus derivados. En esta etapa predomina la eliminación de masas boscosas nativas en grandes extensiones y su sustitución por bosques implantados de especies exóticas: pinos de tipo resinoso (*Pinus elliotii* y *P. taeda*), 'kiri' (*Paulownia* spp.) y eucaliptos (*Eucalyptus* spp.) (Kozarik y Díaz Benetti, 1997) (Fig. 10). Durante este período se observa también la conversión de grandes extensiones de bosque nativo en áreas destinadas a cultivos perennes, anuales y pasturas. A partir de 1956 se inicia el desarrollo forestal-industrial y la intensificación del cultivo de té (*Camellia sinensis*) (Fig. 11), yerba mate (Fig. 12) y tung (*Aleurites fordii*). La reforestación, llevada a cabo luego del desmonte y quema

del bosque original con limpieza y corte o 'raleo' mecánicos, fue una práctica habitual acentuada particularmente en la década del 70. El material implantado a alta densidad destinado a la industria papelera y celulósica fue de baja calidad genética y en general no tuvo un adecuado manejo de poda y raleo (Laclau, 1994).



Fig. 10. Vista aérea de forestaciones de Pino y Araucaria.

Este modelo de 'tala rasa', alentado por desgravaciones impositivas y subsidios estatales, derivó en la desaparición casi total de la masa boscosa original en extensas zonas (Kozarik y Díaz Benetti, 1997), con efectos directos sobre la fauna silvestre, el suelo y su microfauna. El bosque nativo quedó representado solo por pequeñas borduras a los lados de cursos de agua o afloramientos rocosos o zonas serranas de fuertes pendientes y difícil acceso, o bien fue sucedido por bosques secundarios bajos y degradados conocidos localmente como 'capueras'.



Fig. 11. Cultivo de *Camellia sinensis* - "Té".

Tercera etapa

En las últimas décadas ha surgido una modalidad de uso de la tierra relacionada con el único cultivo anual de cierta envergadura en la provincia, el tabaco (Fig. 13). Para esta práctica se utilizan terrenos recientemente desmontados donde se realiza un cultivo sobre cenizas (Kozarik y Díaz Benetti, 1997), esto implica "rozar" (del portugués: *rozar*, limpiar la tierra de malezas) con ayuda del fuego (Grünwald, 1977) y, debido a la fuerte erosión, el tiempo de mantenimiento de la parcela no se extiende más allá de dos años. Estos hechos determinan que el cultivo sea practicado por agricultores que tienen una relación muy inestable con la tierra explotada; los datos de la Dirección General del Tabaco mostraron que entre los años 94-95, un 35% de los agricultores tabacaleros cultivaron en tierras fiscales, un 4% eran intrusos en propiedades privadas y un 28 % cultivaban en tierras ajenas (Donato, 1996). El establecimiento de este modelo de agricultura itinerante no sólo ha repercutido desfavorablemente en el bosque nativo por la apertura de claros de diverso tamaño, sino también por la degradación de cursos de agua y represas ubicadas en las zonas afectadas (Kozarik y Díaz Benetti, 1997).



Fig. 12. Cultivo de *Ilex paraguariensis* - "Yerba mate" y *Pinus* sp

En los últimos años han sido objeto de interés los sistemas de producción silvopastoriles (Montagnini *et al.*, 1995 b), en especial los modelos intensivos de producción forestal-ganadera, como una alternativa para la utilización

sustentable del bosque nativo combinado con pasturas y ganado en una misma superficie. Estos sistemas pueden tener como producto principal los provenientes del estrato arbóreo, o bien ser planificados desde el inicio para maximizar la producción de carne sobre pasturas bajo forestación con especies cultivadas. A la vez que aumentan la biodiversidad, aseguran la conservación de los recursos de suelo y agua y brindan una serie de beneficios económicos centrados en la obtención simultánea de una renta ganadera y forestal, lo que estimula un manejo más cuidadoso del bosque (Laclau 1994, ['El Territorio'](#), 1999).



Fig. 13. Cultivo de *Nicotiana tabacum* - "Tabaco".

Otra alternativa son los sistemas agroforestales; estos modelos de producción consideran el cultivo y el manejo de especies leñosas autóctonas (Volkart *et al.*, 1997). Los beneficios agronómicos de estos sistemas son múltiples, permitiendo un equilibrado uso del suelo en tanto hay un aprovechamiento diferencial de nutrientes, una mejor recirculación de materia orgánica y una disminución de los impactos causados por agentes climáticos (Laclau 1994; Montagnini *et al.* 1999). Otras líneas proponen el uso múltiple del bosque a partir de recursos renovables no maderables que involucran actividades como elaboración de alimentos y de otros productos a partir de especies vegetales de la flora nativa (Pascutti, 1999).

Consecuencias

La sobreexplotación de las principales especies, la deforestación de grandes superficies para agricultura, ganadería y plantaciones arbóreas, la erosión del suelo debido al sistema de 'cultivo sobre cenizas', la contaminación de cuerpos de agua, la presión demográfica propia y de países limítrofes, la sustitución de la selva nativa por forestaciones monoespecíficas, y el desmonte en las zonas aledañas a los embalses de Yacyretá y Urugua-í son factores conjuntos que actúan negativamente sobre la biodiversidad de la provincia de Misiones. Los mayores efectos se observan en forma de pérdidas de especies valiosas, compactación de suelos junto con pérdida de nutrientes y de materia orgánica, cambios en el balance hidrológico de las zonas afectadas y erosión hídrica. La pérdida de biomasa vegetal ha afectado la estructura y dinámica de la selva, así como ha alterado los ciclos biogeoquímicos y las tramas tróficas; se observa un cambio abrupto de la captación y transferencia de la energía lumínica por apertura del dosel arbóreo. Las especies exóticas (pinos, eucalyptus y paraísos) impiden o retrasan el establecimiento de renovales y crecimiento de las especies autóctonas y la formación de sotobosques (Laclau, 1994). El impacto espacial ha sido considerable, con la modificación del paisaje particularmente en los flancos de las principales rutas, donde se ha sustituido en grandes extensiones la cobertura selvática original por cultivos monoespecíficos como el té, la yerba mate y *Pinus* spp. (Pereyra, 1997).

Los efectos se han extendido también sobre la fauna silvestre (Martínez, *sine die*; Laclau, 1994). La eliminación de efluentes industriales en el curso de arroyos y ríos, causando eutroficación, y los cambios ambientales ocasionados por la construcción de represas como Urugua-í o Yacyretá, afectan directamente a la fauna ictícola. La pérdida de árboles emergentes donde posarse o anidar ha afectado en especial a las aves mayores (Chebez, 1990 y 1994), como es el caso del 'águila monera' (*Morphnus guianensis*), cuya distribución en Argentina se ha citado limitada a Misiones (Narosky e Yzurieta, 1989); la

'yacutinga' (*Aburria jacutinga*); la 'palomita morada' (*Claravis godefrida*) o el 'charao' (*Amazona petrei*). [Chebez](#) (1994) ha reportado como probablemente extinguido al 'guacamayo rojo' (*Ara chloroptera*). La tala excesiva de araucarias podría llegar a afectar a los 'chanchos de monte' (*Tayassu tajacu* y *Tayassu pecari*) que se alimentan de sus piñones maduros ([Ragonese y Castiglioni](#), 1946), animales que se han vuelto raros en muchas zonas ([Chebez](#), 1987). Existe además una extensa lista de vertebrados amenazados que incluye aves, mamíferos, anfibios y reptiles ([Martínez, sine die](#); [Chebez](#), 1994). Muchos de ellos figuran en el Libro Rojo Internacional de especies en peligro, como son los casos del 'pato serrucho' (*Mergus octosetaceus*), la 'harpía' (*Harpia harpyja*), el 'carpintero garganta canela' (*Dryocopus galeatus*), el 'carayá rojo' o 'guariba' (*Alouatta guariba*), el 'yagareté' (*Leo onca*), el 'oso hormiguero' (*Myrmecophaga tridactyla*), el 'aguará guazú' (*Crysocyon brachyurus*) y el 'yacaré overo' (*Caimán latirostris*), entre otros.

Diversidad y estrategias de conservación *in situ*

La conservación de la diversidad biológica es motivada en primera instancia por el deseo de proteger un bien de valor multifacético para las generaciones actuales y futuras, valor que comprende los aspectos: ecológico, genético, social, económico, científico, educativo, cultural, recreativo y estético y sus componentes. La conservación no siempre es compatible con el desarrollo sostenible, y en este sentido el problema relacionado al manejo es el mantenimiento del nivel de diversidad que garantice la resiliencia (rápido retorno a las condiciones normales después de un disturbio) del ecosistema, además del principal objetivo: implementar estrategias de conservación. Esto no significa centrar la atención ni en la preservación de todas las especies, ni en el mantenimiento del *status quo* ambiental. En esta puja de uso y conservación deberá evaluarse si el uso sostenible pone en riesgo la alteración de especies con mucha información biológica, en cuyo caso la preservación es priorizada.

Toda relación vinculada a la evaluación y el uso está condicionada a la posesión de información de las especies y los sistemas ecológicos. La conservación de la biodiversidad es un problema mucho más amplio que la preservación de especies amenazadas. Adquiere importancia cualquier cambio en la diversidad biótica que afecte el flujo de servicios ecológicos de cual dependen las siguientes generaciones ([Pearce y Perrings](#), 1995).

Misiones es la provincia que registra el mayor valor de diversidad vegetal de la Argentina (cociente entre el número de taxones y el logaritmo natural del área bajo análisis): 272,33 y 287,28, con 2805 taxones específicos y 2959 infraespecíficos. Las provincias cercanas a estos valores se concentran en el NO de la Argentina: Salta con 262,43 y 277,32, Jujuy 260,20 y 275,46 y Tucumán 256,87 y 274,05. Por otra parte, el nivel de endemismo en la provincia de Misiones es bajo, porque comparte un alto número de taxones con Paraguay y Brasil ([Zuloaga et al.](#), 1999).

El número de especies (riqueza de especies) puede emplearse a escala regional como valor de diversidad ([Magurran](#), 1988). Importantes antecedentes han contribuido a proporcionar elementos necesarios para conocer la riqueza específica; podemos mencionar aquellos trabajos pioneros de [Devoto y Rothkugel](#) (1936) en el Parque Nacional Iguazú, donde citan 108 especies arbóreas; [Ragonese y Castiglioni](#) (1946) realizaron un censo fitosociológico de los pinares de *Araucaria angustifolia* indicando 99 especies pertenecientes a 42 familias; Koutché (1948) ilustra y cita unas 73 especies de la vegetación forestal del Parque Nacional Iguazú, mientras que [Dimitri et al.](#) (1974) describen e ilustran 107 especies; en trabajos más recientes [Tressens & Revilla](#) (1997) en el departamento Guaraní citaron 574 especies pertenecientes a 123 familias, hallando una nueva especie, 5 nuevas citas de especies para la Argentina y 5 nuevas citas de especies para el N.E argentino; [Daviña et al.](#) (1999) en el Parque Provincial Moconá hallaron 411 especies pertenecientes a 100 familias con 3 nuevas citas para la flora argentina ([Rodríguez](#), 1995, Tressens y

Nombre científico	Nombre Vulgar	Usos
1. <i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedro	
2. <i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Spreng	peteribí	
3. <i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Toledo	lapacho negro	
4. <i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	guatambú blanco	
5. <i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	incienso	
6. <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	pino Paraná	
7. <i>Nectandra</i> spp.	laureles	
8. <i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	laurel guaycá	Maderables
9. <i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.	grapia	
10. <i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	loro blanco	
11. <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	viraró, marmelero	
12. <i>Aspidosperma polyneuron</i> Mülll. Arg.	palo rosa	
13. <i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	caña fistula o ivirá pitá	
14. <i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	cancharana	
15. <i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.	timbó	
16. <i>Acacia tucumanensis</i> Griseb.	yuquerí guazú	
17. <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan var <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul	curupay	Producción de leña y carbón
18. <i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	basouríña	
19. <i>Holocalyx balansae</i> Micheli	alecrín, ibirá pepé	
20. <i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	viraró, marmelero	
21. <i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Radlk.	cocú	
22. <i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	pino Paraná	
23. <i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc.	yatay	
24. <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	aguay	
25. <i>Eugenia involucrata</i> DC.	cereza	
26. <i>Eugenia pyriformis</i> Cambess. var. <i>pyriformis</i>	uvala, ybajay	Comestibles
27. <i>Eugenia uniflora</i> L.	ñangapirí o pitanga	
28. <i>Euterpe edulis</i> Mart.	palmito	
29. <i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	árbol del queso	
30. <i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	guabiyú	
31. <i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	güembé	
32. <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	pindó	
33. <i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Radlk.	cocú	
34. <i>Eugenia uniflora</i> L.	ñangapirí o pitanga	
35. <i>Croton urucurana</i> Baill.	sangre de Drago	Medicina popular
36. <i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	ambai	
37. <i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	yerba mate	
38. <i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	caona	
39. <i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	árbol del queso	
40. <i>Bromelia serra</i> Grisebach	caraguatá	
41. <i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott	güembé	Fibras
42. <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	pindó	
43. <i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedro	
44. <i>Terminalia australis</i> Cambess.	palo amarillo	Colorantes y resinas
45. <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	aguai-mí	
46. <i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc.	yatay	
47. <i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.	timbó	
48. <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	pindó	Ornamentales
49. <i>Tabebuia</i> spp.	lapachos	
50. <i>Chorisia speciosa</i> A. St.-Hil.	samohú	
51. Diversas especies de orquídeas y helechos		

Tabla 4. Lista de algunas especies y sus usos conocidos.

Rodríguez, 1996 y Vanni y Rodríguez, 1999); al sur Biganzoli *et al.* (1998) describen florísticamente bosques de diferente complejidad y estructura y sabanas arboladas en el Parque Provincial Teyú Cuaré, citando 369 especies vasculares distribuidas en 89 familias y para el distrito de los campos Fontana (1998) identifica 1.257 especies

pertenecientes a 170 familias, señalando que el número de especies que crece en los pajonales, cañaverales y otras comunidades herbáceas (784) es casi tres veces superior al número de especies presentes en las comunidades leñosas (289).

En este escenario de gran riqueza específica y alta diversidad biológica se incorporan modificaciones ocurridas en las últimas décadas como la inundación de sitios bajos por el llenado de embalses de varias represas, reemplazo de pajonales semi-naturales por pasturas artificiales o por cultivos, la erosión del suelo, el desmonte para aprovechamiento de las especies madereras, para producción de leña y carbón de leña y la recolección de determinadas especies (orquídeas y plantas medicinales) (Tabla 4); las circunstancias demandan una acción rápida vinculada con la conservación de especies en relación directa con las comunidades en las que viven ([Fontana](#), 1998).

En Misiones existe un sistema de Áreas Naturales Protegidas administradas por la Nación, el Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables de la Provincia (MEyRNR), algunos municipios y diversas organizaciones no gubernamentales ([Burkart et al.](#), 1996; Rolón & [Chebez](#), 1998). Este sistema, iniciado a partir de la creación del Parque Nacional Iguazú en 1934, recibió un gran impulso por parte de la provincia principalmente durante la década del 80 con la creación del MEyRNR que cumple funciones específicas en el área, la promulgación de la Ley N° 2932 de Áreas Naturales Protegidas (Bol. Ofic. 8338, Decr. N° 1547; sancionada 18/VI/92) y la Ley N° 3041 de creación de la Reserva de Biósfera Yabotí y diversas leyes de corte proteccionista ([Segovia](#), 1997). Estas estrategias concretas de conservación *in situ* fueron adoptadas luego de que tanto la Dirección Nacional de Bosques como el Ministerio de Asuntos Agrarios de la Provincia fracasaran en la implementación y vigilancia de una serie de reservas forestales y semilleras que finalmente debieron ser desafectadas. Actualmente las reservas cubren unas 450.000 ha, que representan un 16% de la provincia.

Estas Áreas Protegidas se clasifican, según su categoría administrativa, de la siguiente manera:

- I. Parque Nacional Iguazú (declarado Patrimonio de la Humanidad en 1984).
- II. Reserva Natural Estricta San Antonio, Reserva de la Biósfera Yabotí, Reserva Forestal Provincial Guaraní, Reserva Palmitera Provincial Gral. Belgrano, Reserva Natural Privada El Piñalito, Reserva Arboretum Leandro N. Alem.
- III. Parques Provinciales Urugua-í, Yacuy, Esperanza, de La Araucaria, Cruce Caballero, Moconá, Isla Caragatay, Salto Encantado, Teyú Cuaré, Cañadón de Profundidad.
- IV. Parque Natural Municipal Paraje de Los Indios, Amado Bonpland, Mbotaby.
- V. Refugios Naturales Privados: existen once en la provincia.
- VI. Reservas de Uso Múltiple INTA EEA Cerro Azul y EEA Cuartel Victoria, y dos Reservas Ícticas (Corpus y Caragatay).
- VII. Monumento Natural Nacional Saltos del Moconá (Ley Nacional No 24288/1993).

Algunas de las leyes relacionadas con la preservación de los recursos, son la “Ley de Bosques Protectores” (3426/97) y la “Ley del Corredor Verde” (3631/99). La primera se relaciona con las masas boscosas nativas que revistan las siguientes características: a) donde la pendiente del terreno sea igual o mayor al 20% medida en tramos de 100 metros en el sentido de la línea de máxima pendiente; b) las que formen galerías de cursos de agua en un ancho sobre cada margen, igual al triple del ancho del mismo, no pudiendo cada franja ser inferior a los 5 m; c) las que cubran vertientes que originen cursos de agua en un radio de 50 m alrededor de las mismas; d) las que por sus características edafológicas están calificadas como suelos no aptos para agricultura o reforestación y protegen cuencas hidrográficas; e) los terrenos anegados o bañados, así como los que cubran las márgenes de los canales artificiales de cualquier tipo, por un ancho no menor de 20 metros; f) los ubicados en zonas urbanas, suburbanas o rurales que sirvan como elementos de control

de contaminación y preservación del medio ambiente y/o constituyan elementos relevantes del paisaje.

La Ley de Bosques Protectores establece que se mantengan franjas de bosque nativo o 'fajas ecológicas' que interconecten los bosques protectores. Recomienda la subdivisión de los predios a reforestar en fajas ecológicas intercaladas con fajas destinadas a la nueva forestación. El argumento subyacente es considerar a estas 'fajas ecológicas' como refugio de diversidad animal y vegetal, preservación de enemigos naturales de plagas potenciales del bosque implantado, creación de barreras contra incendios de bosques de coníferas, protección de vertientes, cursos de agua y áreas en peligro de erosión. Esta estrategia también permite mantener cierta proporción de bosque nativo en producción, con posibilidad de regeneración natural o el enriquecimiento con otras especies (González, 1997). Cozzo (1987) recomienda que dichas fajas no sean menores de 100-150 m de ancho alternadas cada 300-400 m de terreno desmontado. La ventaja más evidente ha sido la preservación de la fauna, confirmada por avistajes, y también en una merma de la erosión y del impacto sobre el ciclo del agua. Sin embargo, son aún necesarios profundos estudios de impacto para evaluar la eficacia de estas polémicas 'fajas' de bosque nativo en la preservación de especies de Angiospermas.

Respecto a la Norma de Instauración del Corredor Verde de la Provincia de Misiones, establece la creación de un Área Integral de Conservación y Desarrollo Sustentable con una delimitación que incluye 434.618 ha que representan las siguientes Áreas Naturales Protegidas: al Norte los Parques Provinciales Yacuí, Urugua-í y Foerster y el Parque Nacional Iguazú; al Este la Reserva de Biosfera Yabotí y los Parques Provinciales Esmeralda y Moconá y al Sur los Parques Provinciales Salto Encantado y Cuña Pirú. Esta Ley establece en esencia el mantenimiento de la conectividad de las áreas boscosas permitiendo la continuidad de los procesos naturales de migración y desplazamientos estacionales de la fauna silvestre, como también aquellos relacionados con la

dispersión y reposición natural de la flora de los bosques nativos.

Recomendaciones y conclusiones

Actualmente la conservación se considera integrada por tres elementos fundamentales: la protección de la biodiversidad, el desarrollo de conocimientos de los elementos que la integran y el desarrollo de tecnologías que permitan un uso sostenido de los recursos (Randall García, 1997). Con referencia a la selva misionera, existen aspectos que requieren intensificación de los estudios ecológicos básicos. La concreción de los mismos es una tarea pendiente, considerando que el modelo productivo en el cual se afianza la economía misionera se basa en la simplificación de la intrincada trama ecológica del sistema selvático por la implantación de cultivos monoespecíficos. Un punto crucial consiste en compatibilizar los requerimientos de la actividad forestal-industrial con los del ecosistema. Una propuesta interesante es el "sistema de rozado sin quemar", que consiste en la descomposición rápida de la madera y hojarasca producto del desmonte y que permite mantener el suelo blando sin alterar la microfauna ni los nutrientes (Roth, 1983). Recientemente nuevos aportes orientados al enriquecimiento y el potencial para el manejo agro-silvopastoril de estos bosques contribuyen con líneas innovadoras. El propósito es evitar que la integridad del ambiente sea afectada al punto de que se eliminen los recursos que lo hacen valioso y también aquellos que aún no se conocen, o cuyo conocimiento es fragmentario, por lo cual no sólo se requieren leyes sino también estrategias adecuadas para llevar adelante un desarrollo efectivamente sostenible de la actividad forestal.

En el caso de las capueras, estas deberían considerarse como alternativas a ser aprovechadas y recuperadas e implementar allí sistemas agro-silvopastoriles (Szott *et al.*, 1991; 'El Territorio', 1999). El aprovechamiento de estas sucesiones secundarias para regeneración de especies del bosque nativo en peligro, puede constituirse en una estrategia válida para las especies nativas, como es el caso de *Araucaria*

angustifolia ([Burkart y Baldoni](#), 1993) y *Bastardiopsis densiflora* ([Volkart et al.](#), 1997). Por otra parte, en los relevamientos de capueras de diferentes estadios sucesionales sería importante considerar la historia del sitio donde se realizó el muestreo, para determinar si estas zonas representaban una comunidad típica de selva clímax, etapas serales de selvas marginales, etc.

El deterioro del ambiente por las actividades humanas trae aparejado un deterioro social, que a su vez obliga a muchos grupos a aumentar la presión sobre los recursos cada vez más escasos, por lo cual es imprescindible la evaluación de todos los factores. A este respecto, un paso importante será concretar efectivamente el Corredor Biológico, el llamado 'corredor verde misionero' ([Chebez y Gil](#), 1995), que permita garantizar la conexión entre las principales áreas protegidas del norte de la provincia con la Reserva de Biósfera Yabotí, al este, y la persistencia de masas forestales nativas relativamente continuas entre ambos extremos. Será también muy conveniente integrar este corredor con las áreas protegidas del Brasil, conformando un importante corredor binacional y, eventualmente, con una pequeña área protegida del Paraguay, a efectos de reforzar el compromiso conjunto, tal como se propuso en el Taller Trinacional sobre Uso y Conservación de la Selva Paranaense ([Taller Trinacional](#), 1997; [PRODIA](#), 1999).

Se deberá enfatizar el mantenimiento real de las áreas protegidas, la regulación de las actividades que se realizan en su entorno y las dimensiones mínimas necesarias para mantener el equilibrio del sistema a proteger. Las Áreas Naturales Protegidas de la provincia deben actuar efectivamente como bancos genéticos *in situ* ([Guadagnin](#), 1994), considerando la información biológica de las especies y los ecosistemas ([Pearce y Perrings](#), 1995). Conjuntamente se deben elaborar planes de manejo de las reservas que amortigüen en lo posible el efecto de la acción antrópica ([Guadagnin](#), 1994). Al respecto, se han presentado recientemente los documentos base para la discusión de los planes de manejo de los Parques Provinciales Urugua-í ([Bertolini](#), 1998a), Moconá

([Bertolini](#), 1998b), Cruce Caballero ([Bertolini y Ríos](#), 1998) y Salto Encantado y Valle del Cuña Pirú ([Bertolini](#), 1999). Además debe existir una adecuada y efectiva implementación de programas de educación ambiental, difusión y principalmente investigación y monitoreo.

Considerando los vertiginosos cambios ejercidos en los ecosistemas tropicales y subtropicales es urgente la necesidad de conducir estudios ecológicos que traten de entender su estructura y funcionamiento, como ejemplo en lo relacionado a la biología floral y reproductiva de las especies forestales nativas de Misiones. Los aspectos ecológicos en general, y en particular los implicados en la viabilidad de las semillas son áreas que requieren un estudio más profundo e intensivo. Probablemente las mayores carencias estratégicas se observan en cuanto a investigaciones y tareas conducentes a la obtención de conocimientos básicos sobre el germoplasma de las especies de importancia económica de Misiones, siendo esta región todavía uno de los reservorios más importantes de biodiversidad y germoplasma de la Argentina ([Grau](#), 1994). La prospección, colección y caracterización del germoplasma permitirá detectar materiales económicamente rentables por su valor para el mejoramiento genético, sea por técnicas tradicionales o de vanguardia, como es el caso de la yerba mate (de la que el INTA Cerro Azul mantiene un banco *in vivo*, que incluye las especies de *Ilex* relacionadas) o en las especies de importancia forestal, como el cedro misionero y otros. Es imprescindible impulsar el conocimiento del germoplasma tanto en aspectos básicos como en su potencial utilidad para el mejoramiento genético, a través de la selección de ecotipos de valor económico por su adaptación genética a diferentes exigencias ambientales.

Es urgente la implementación de bancos de germoplasma *ex situ* de las especies nativas más importantes, además del rescate y valoración de los aspectos culturales y manejos tradicionales de plantas medicinales, ornamentales, frutales, etc. En relación con esto, son de interés las investigaciones en el área de micropropagación *in vitro* de especies nativas, y en este

contexto sería un objetivo muy importante ajustar las técnicas para la conservación de las principales especies amenazadas: pino paraná, cedro, guatambú, incienso y peteribí ([Burkart y Baldoni, 1993](#)).

Por otra parte, hasta el presente no se cuenta con un relevamiento integral de especies y tampoco con una Flora de Misiones como las publicadas para otras regiones ([Rolón & Chebez, 1998](#)). Su posición fitogeográfica no ha sido revisada desde los trabajos pioneros de las décadas 60-70, excepto por algunos desafíos recientes ya mencionados aquí. Los estudios fitosociológicos se han incrementado relativamente en las últimas décadas, y aunque se expande la base de conocimientos florísticos, de diversidad y dinámica, estos son aún escasos, fragmentarios y distan de ser exhaustivos. Muchas de las incertidumbres fitogeográficas planteadas aquí serían en realidad de fácil resolución, si se contara con estudios fitosociológicos e inventarios completos de todos los tipos de vegetación existentes en la provincia. El gran número de las formaciones que hoy plantean dudas están desapareciendo a una tasa muchísimo más acelerada que aquella con la que han sido estudiadas. Se torna urgente una profundización de los estudios biológicos ante la pérdida de biodiversidad, en una región en vertiginoso desarrollo que representa uno de los últimos reductos de vegetación propia de ecosistemas subtropicales húmedos en la región noreste del país.

Bibliografía

- ADÁMOLI, J. 1993. *Deforestación y degradación de bosques nativos*. Seminario Taller 'La Universidad de Buenos Aires y el Medio Ambiente. Elementos para la Formulación de Políticas'. Mimeo, Buenos Aires. pp 23-29.
- BÁEZ, M.; LÓPEZ, M. A. y B. EIBL. 1997. *Proyecto: Conservación de Germoplasma y Desarrollo de áreas productoras de semilla de Araucaria angustifolia*. Fac. Cs. Forestales, UNaM- Ministerio de Ecología y R.N.R., Misiones.
- BARNEBY, R. C. y J. W. GRIMES. 1996. Silk Tree, Guanacaste, Monkey's Earring. Part I. *Abarema, Albizia, and allies*. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 74 (1): 1-292.
- BERTOLINI, M. P. 1998a. *Documento Base para la Discusión del Plan de Manejo del Parque Provincial Urugua-í*. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable de la Nación. 62 pp.
- BERTOLINI, M. P. 1998b. *Documento Base para la Discusión del Plan de Manejo del Parque Provincial Moconá*. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable de la Nación. 100 pp.
- BERTOLINI, M. P. y R. RÍOS. 1998. *Documento Base para la Discusión del Plan de Manejo del Parque Cruce Caballero*. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable de la Nación. 88 pp.
- BERTOLINI, M. P. 1999. *Documento Base para la Discusión del Plan de Manejo del Parque Provincial Salto Encantado y Valle del Cuñá Pirú*. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable de la Nación. 85 pp.
- BIANI, N. B.; D. E. PRADO; P. S. TORRES y L. J. OAKLEY. 2001. Redefinición de la Provincia Pampeana: no todo pastizal es Pampa. *Resúmenes XX Reunión Asociación Argentina de Ecología, Bariloche*.
- BIGANZOLI, E.; GIRALDO-CAÑAS, D y M. MÚLGURA. 1998. Flórula y vegetación del Parque Provincial Teyú Cuaré (Misiones-Argentina). *Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto*: 232.
- BITTLOCH, E. y H. A. SORMANI. 1997. Los enclaves forestales de la región Chaqueño-Misionera. *Ciencia Hoy* 7 : 41-52.
- BOLÓS, O. de; CERVI, A. C. y G. HATSCHBACH. 1991. Estudios sobre la vegetación del estado de Paraná (Brasil meridional). *Collect. Bot.* 20: 79-182.
- BONINSEGNA, J. A.; VILLALBA, R.; AMARILLA, L. y J. OCAMPO. 1989. Studies of tree rings, growth rates and age-size relationships of tropical tree species in Misiones, Argentina. *IAWA Bull.* 10 : 161-169.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1919. Essai sur les notions d' 'element' et de 'territoire' phytogéograpiques. *Arch. Sci. Phys. Nat.* 5e Per. 1: 497-512.
- BURGOS, J. J. 1970. El clima de la región noreste de la Rep. Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 37-101.
- BURKART, R. 1993. *Parque Provincial Cruce Caballero. Plan de Manejo para la Producción Sustentable de semilla de forestales nativas y la conservación de recursos genéticos*. Informe Final, C.F.I y Gob. Prov. de Misiones. 45 pp.
- BURKART, R.; GARCÍA FERNÁNDEZ, J. y E. RIEGELHAUPT. 1996. *Estado actual del uso y conservación de los bosques nativos en Argentina*. Informe de la Fundación para la Conservación de las Especies y el Medio Ambiente (FUCEMA), en el marco del Proyecto 'Estrategia Sudamericana para la conservación de bosques'.

- BURKART, R. y J. BALDONI. 1993. *Plan de Manejo para producción sustentable de semillas de forestales nativas y la conservación de Recursos Genéticos*. Informe Final, C.F.I.-Gobierno de la Provincia de Misiones.
- CABRERA, A. L. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Rev. Museo Cs. Nat. La Plata (N.S.), Bot.* 8: 87-168.
- CABRERA, A. L. 1970. La vegetación del Paraguay en el cuadro fitogeográfico de América del Sur. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 121-131.
- CABRERA, A. L. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo II. ACME, Buenos Aires. 85 pp.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Monografía N° 13, Serie de Biología, Secretaría Gral de la OEA, Washington. 122 pp.
- CARDOZO A. y M. RODRÍGUEZ. 1999. Relevamiento fitosociológico de relictos de selva marginal de la ciudad de Posadas (Misiones). *Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán*: 226.
- CARNEVALI, R. 1994. *Fitogeografía de la Provincia de Corrientes*. INTA y Gob. Prov. Corrientes, Corrientes. 324 pp.
- CHEDEAK, S. E. 1999. El palmito en la selva misionera. *Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán*: 226.
- CHEBEZ, J. C. 1987. *La Selva Misionera I*. Guía Educativa de Vida Silvestre N° 3. 35 pp.
- CHEBEZ, J. C. 1990. *La Selva Misionera II*. Guía Educativa de Vida Silvestre. 84 pp.
- CHEBEZ, J. C. 1994. *Los que se fueron. Especies argentinas en peligro*. Ed. Albatros. 604 pp.
- CHEBEZ J. C. y G. GIL. 1995. *Propuesta para la implementación de la Reserva de Biosfera que ampare el último gran remanente de Selva Paranaense en el orden Mundial*. Taller Nacional para la Conservación de la Selva Misionera y el Hombre. Fundación Vida Silvestre Argentina, Bol. Técn. N° 27.
- CHIPULINA M.A. 1987. Relevamiento geofísico magnetométrico y radiométrico del área de San Javier- Provincia de Misiones-Secretaría de Estado de Minería. Argentina.
- COZZO, D. 1987. Bosque degradado. Un compromiso entre rentabilidad y conservación ambiental. *Actas IV Jornadas Técnicas de Bosques Nativos Degradados, Eldorado*, 2: 10-11.
- CRISCI, J.V. y L. KATINAS. 1997. *Araceae*. Flora Fanerogámica Argentina. Fascículo 42: 1-19.
- DAVIÑA, J.; M. RODRÍGUEZ; A. HONFI; G.J. SEIJO; I. INSAURRALDE; R. GUILLÉN, 1999. Floristic studies of the Moconá Park, Misiones, Argentina. Relevamiento florístico del Parque Provincial Moconá. *Candollea* 54: 231-249.
- DENSLOW, J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical Rain forest Gaps and Tree Species Diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- DESCHAMPS, J. R. y M. O. FERREIRA. 1987. Estudios sobre las comunidades postclimáticas de Misiones. I. Los campos abandonados o 'capueras'. *Actas IV Jornadas Técnicas de Bosques Nativos Degradados, Eldorado*, 2: 36-45.
- DEVOTO F. E. y M. ROTHKUGEL. 1936. *Informe sobre los bosques del Parque Nacional Iguazú*. Ministerio de Agricultura de la Nación. Sección Publicaciones e Informes, Buenos Aires. 100 pp.
- DEVOTO F. E. y M. ROTHKUGEL. 1945. *Aplicaciones de las maderas argentinas y demás productos forestales*. Ministerio de Agricultura de la Nación. Dirección de Informaciones, Buenos Aires. 100 pp.
- DIMITRI, M.J.; VOLKART DE HUALDE, I. R.; AMBROZIUS DE BRIZUELA, C. y F. A. TIBURCIO FANO. 1974. *La flora arbórea del*

- Parque Nacional Iguazú. Anales de Parques Nacionales XII*, 181 pp.
- DONATO, V.N. 1996. *Diagnóstico Económico- Social y Propuestas para el Plan de Desarrollo de la provincia de Misiones*. Centro Europeo Studi sulla Democratizzazione Università degli Studi di Bologna. 75 pp. Anexos.
- EIBL, B. 1994. *Enriquecimiento con especies forestales nativas asociadas al palmito (Euterpe edulis) en San Pedro, Misiones, R. A.* III Jornada de Trabajo sobre Ecología de Especies Nativas de la Selva Subtropical Misionera, Eldorado. Fac. de Cs. Forestales, UNaM, Serie Técnica N°5.
- EIBL, B.; GRANCE, L.; MAIOCCO, D. y L. SZCZYPANSKI. 1994a. Técnicas de enriquecimiento y conducción de la regeneración natural en áreas de bosque nativo degradado, Prov. de Misiones, Rep. Argentina. *Actas I Simposio Sul Americano e II Simposio Nacional, Recuperación de Áreas. Foz de Iguazú- Paraná, Brasil*, pp 419-428.
- EIBL, B.; SILVA, F.; BOBADILLA, A. y G. OTTENWELLER. 1994b. *Fenología de especies forestales nativas en Misiones*. Inst. Subtrop. Invest. For., Serie Técnica. Fac. de Cs Forestales, UNaM. Eldorado, Misiones.
- EIBL, B.; SILVA, F.; CARVALLO, A.; CZEREPACK, R. y J. KEHL. 1994c. Ensayos de germinación y análisis cuantitativo en semillas de especies forestales nativas de Misiones, R. A. *Yviraretá* 5: 33-48.
- EIBL, B.; SILVA, F.; BOBADILLA, E. y G. OTTENWELLER. 1995. Fenología de especies forestales nativas de la selva misionera. *Yviraretá*. 6: 81-91.
- EIBL, B.; MONTAGNINI, F.; WOODWARD, C.; SZCZYPANSKI, L. y R. RÍOS. 1996. Evolución de la regeneración natural en dos sistemas de aprovechamiento y bosque nativo no perturbado en la provincia de Misiones. *Yviraretá* 7: 63-78.
- 'EL TERRITORIO'. 1998a. *Prohíben cortar palmitos en todo el departamento Manuel Belgrano*. Edición 27/2/98, pág. 10.
- 'EL TERRITORIO'. 1998b. *Parques Nacionales alerta por la disminución de araucarias*. Edición 13/5/98, pág. 12.
- 'EL TERRITORIO'. 1999. *Para producir carne y madera*. Edición 6/3/99, Supl. Product., pág. 5.
- ESKUCHE, U. 1992. Sinopsis cenosistemática preliminar de los pajonales mesófilos semi-naturales del nordeste de la Argentina, incluyendo pajonales pampeanos y puntanos. *Phytocoenologia* 21: 237-312.
- FERNANDES, A. G. y P. BEZERRA. 1990. *Estudo fitogeográfico do Brasil*. Stylos Comunicações, Fortaleza. 205 pp.
- FERRI, M. G. 1980. *Vegetação brasileira*. Ed. Universidade de São Paulo, São Paulo. 157 pp.
- FONTANA, J.L. 1991. *Rhynchanthera DC. (Melastomataceae), un género nuevo para la Argentina*. *FolCorrentesiana* 8:1-4.
- FONTANA, J.L. 1993. *Los pajonales mesófilos e higrófilos del sur de Misiones (Argentina). Composición, hábitat y sindinámica. Tesis doctoral. Unite d'ecologie et de biogeographie. Univ. Cath. Louvain B. (Publ. Circ.int.)*.
- FONTANA, J. L. 1996. Los pajonales mesófilos semi-naturales de Misiones. *Phytocoenologia* 26 (2): 179-271.
- FONTANA, J.L. 1998. Análisis sistemático-ecológico de la flora del sur de misiones (Argentina). *Candollea* 53 (2): 211-300.
- FRANKLIN J.F., JR.K. CROMACK, W. DENISON, A., MCKEE, C.MASER, J. SEDELL, F. SAMSON & G. JUDAY. 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forest. USDA Forest Service, General Technical Report PNW 118, Portland.
- FRIEDL, R. A.; FERNÁNDEZ, R. A. y E. H. CHECHI. 1991. Estudio del comportamiento de la función

- altura-edad en la evaluación de la calidad del sitio para *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *Yvyrareta* 2: 43-50.
- GARTLAND, M. 1974. *Panorama general sobre los Bosques Nativos de Misiones*. Asociación de Plantadores Forestales de Misiones. Bol. N° 8.
- GARTLAND, M. 1984. Los rodales semilleros nativos de *Araucaria angustifolia* en la provincia de Misiones. *III Jornadas Técnicas de Bosques Implantados (Silvicultura), Eldorado, Misiones*.
- GARTLAND, H. M. y W. ZALAZAR. 1992. Descripción y clave de reconocimiento de las principales especies forestales de Misiones al estado de renuevo. *Yvyrareta* 3: 117-129.
- GARTLAND, H. M.; BOHREN, A. V.; MUÑOZ, D. y G. F. OTTENWELLER. 1991. Descripción y reconocimiento de las principales especies forestales de la Selva Misionera en el estado de plántula. *Yvyrareta* 2: 71-101.
- GAUTO, A. O.; GRANCE, L. A.; MAIOCCO, D. C. y A. FIGUEIREDO FILHO. 1996. Crecimiento de la masa de bosque nativo en la reserva forestal Guaraní (Misiones). *Yvyrareta* 7: 5-10.
- GIBERTI, G. C. 1994. Familia 157: *Aquifoliaceae*. *Flora Fanerogámica Argent.*, Fasc. N° 1. 8 pp.
- GENTILI, C.A. y C.H.L. ROSENMAN y A.M. LOURENÇO. 1974. Características geológicas generales del territorio brasileño en la faja adyacente al curso medio del río Uruguay. *Rev. Asoc. Geol. Arg. Bs. As.*, 29 (2): 223-230.
- GENTILI, C.A. y H.V. RIMOLDI. 1979. Mesopotamia en *Geología de la República Argentina. Segundo Simposio Academia Nacional de Ciencias de Córdoba I: 185-223*.
- GONZÁLEZ, R. A. 1997. Fajas ecológicas de bosque nativo en áreas reforestadas: a un cuarto de siglo de su creación en la provincia de Misiones, Argentina. *II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas*.
- GRANCE, L. A. y D. C. MAIOCCO. 1995. Enriquecimiento del Bosque Nativo con *Bastardiopsis densiflora* (Hook et Arn.) Hassl., cortas de mejoras y estímulo a la regeneración natural en Guaraní, Misiones. *Yvyrareta* 6: 29- 44.
- GRAU, A. 1994. El tomate de las Yungas. *Ciencia Hoy* 5 (25): 26-34.
- GRÜNDWALD, G.K. 1977. Diccionario etimológico lingüístico de Misiones. Editorial Puente. Misiones. 111 pp.
- GUADAGNIN, D. 1994. *Zonificación del Parque Estadual do Turvo, RS, Brasil y directivas para el Plan de Manejo*. Universidad Nacional de Córdoba. 46pp.
- HAUMAN, L. 1931. Equisse phytogéographique de l' Argentine subtropicale et de ses relations avec la géobotanique sud-américaine. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 64: 20-64.
- HERBST, R. 1971. Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Arg. Bs. As.*, 26 (2): 221-243.
- HOLDRIDGE, L. R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105: 367-368.
- KLEIN, R. M. 1967. Aspectos predominantes da vegetação Sul-Brasileira. *Anais Soc. Bot. do Brasil. XV Congr. Nac. Bot., P. Alegre, RS, 1964: 255-276*
- KLEIN, R. M. 1972. Árvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. *Sellowia* 24: 9-62.
- KOZARIK, J.C. Y W. DIAZ BENETTI. 1997. Los Bosques Naturales de Misiones. Principales Factores que determinaron su Deterioro Ambiental. *II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas-Misiones*.
- KOUTCHÉ, V. 1948. *La vegetación forestal del Parque Nacional Iguazú*. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- KWIT, C.; SCHWARTZ, M. W.; PLATT, W. J. y J. P. GEAGHAN. 1998. The distribution of tree

- species in steepheads of the Apalachicola River Bluffs, Florida. *Journal of the Torrey Botanical Society* 125(4): 309-318.
- LACLAU, P. 1994. *La Conservación de los Recursos Naturales y el Hombre en la Selva Paranaense*. Fundación Vida Silvestre, Boletín Técnico N° 20, 139 pp.
- LEITE P.F. & R.M.KLEIN. 1990. *Vegetação. En Geografia do Brasil. Vol. 2 Regiao Sul: 114-150*. IBGE. Brasil.
- LEWIS, J. P. y M. B. COLLANTES. 1973. El Espinal Periestépico. *Ciencia e Invest.* 29: 345-408.
- LÓPEZ CRISTÓBAL, L.; GRANCE, L. A.; MAIOCCO, D. C. y B. I. EIBL. 1996. Estructura y composición florística del bosque nativo en el predio Guaraní. *Yvyrareta* 7: 30- 37.
- LÓPEZ CRISTÓBAL, L. Y N. VERA. 1999. La diversidad florística del bosque nativo secundario y primario de la reserva de Guaraní, Misiones, Argentina. *Yvyrareta* 9: 92- 99.
- MAGURRAN, AE. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 167 pp.
- MAIOCCO D. C.; GRANCE, L. A.; GAUTO, O. A. y H. G. OTAZÚ. 1994. Metodología para la instalación y medición de parcelas permanentes en el estudio de la dinámica productiva del bosque subtropical misionero (Primeros resultados). *Yvyrareta* 5: 77- 83.
- MARGALOT, J. A. 1985. *Geografía de Misiones*. Buenos Aires. 236 pp.
- MARTÍNEZ, A. (*sine die*). *Especies misioneras en peligro de extinción*. Instituto Superior del Profesorado A. R. de Montoya-Ministerio de Ecología y R.N.R, Misiones.
- MARTÍNEZ CROVETTO, R. 1963. Esquema Fitogeográfico de la Provincia de Misiones. *Bonplandia* 1 (3): 171-223.
- MARTÍNEZ CROVETTO, R. 1965. Estudios ecológicos en los campos del sur de Misiones. I. Efectos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación. *Bonplandia* 2: 29-73.
- MARTÍNEZ CROVETTO, R. 1978. Estudios ecológicos en los campos del sur de Misiones. II. *Bonplandia* 5: 11-14.
- MARTÍNEZ CROVETTO, R. 1981. Composición florística de yerbales naturales de los alrededores de San Pedro (Misiones). *Publ. Técn. N° 3, Fac. Cs. Agrarias, UNNE*. 13 pp.
- MONTAGNINI, F.; FERNANDES, R. y H. HAMILTON. 1995a. Relaciones entre especies nativas y la fertilidad de los suelos. Parte 1: Contenido de elementos en la biomasa. *Yvyrareta* 6: 5- 12.
- MONTAGNINI F.; FERNÁNDEZ, R.; O' LERY, H.; EIBL, B. y D. NOZZI. 1995b. *Sistemas agrosilviculturales con especies nativas: yerba, timbó, guatambú y lapacho negro*. Informe Anual de Proyecto, Inst. Subtrop. Invest. For., Fac. Cs. For., UNaM. Eldorado, Misiones. 7 pp.
- MONTAGNINI, F.; EIBL, B.; GRANCE, L.; MAIOCCO, D. y D. NOZZI. 1997. Enrichment planting in overexploited subtropical forest of the Paranaense region of Misiones, Argentina. *Forestry Ecology and Management* 99: 237-246.
- MONTAGNINI, F.; C.F.JORDAN Y R. MATTA MACHADO. 1999. Reciclaje y eficiencia en el uso de nutrientes en sistemas agroforestales. *Yvyrareta* 9:21-40.
- MUÑOZ, D. 1993. *Plan de Manejo Parque Provincial Cruce Caballero*. Informe Final C.F.I- Ministerio de Ecología y R.N.R., Misiones.
- NAROSKY, T. y D. YZURIETA, 1989. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Asoc. Ornitológica del Plata, Vázquez Mazzini Eds., Buenos Aires. 346 pp.
- OLIVEIRA FILHO, A. T.; VILELA, E. A.; CARVALHO, D. A. y M. L. GAVILANES. 1994a. Differentiation of streamside and upland vegetation in an area of montane semideciduous forest in southeastern Brasil. *Flora* 189: 287-305.

- OLIVEIRA FILHO, A. T.; VILELA, E. A.; CARVALHO, D. A. y M. L. GAVILANES. 1994b. Effects of soils and topography on the distribution of trees in a tropical riverine forest in south-eastern Brasil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 483-508.
- PARODI, L. R. 1943. La vegetación del departamento San Martín en Corrientes (Argentina). *Darwiniana* 6: 128-178.
- PASCUTTI, R.F. 1999. Nuevas alternativas en el uso múltiple del bosque. *Yvyrareta* 9: 100-106.
- PEARCE, D.W. & C. A. PERRINGS. 1995. Biodiversity conservation and economic development: local and global dimensions, en C.A.Perrings (Ed.) *Biodiversity conservation*, 23-40.
- PENNINGTON, T. 1981. *Meliaceae*. Flora Neotropica Monographs N° 28. New York, 470 pp.
- PEREYRA, A. B. 1997. Transformaciones espaciales e impacto derivado del circuito económico-forestal de pinos en la provincia de Misiones (Rep. Argentina). *II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas*.
- PERUCCA, A. R. Y H. D. LIGIER, 2000. *Clasificación de montes forestales nativos, mediante imágenes satelitales en la Provincia de Misiones (Argentina) (E.E.A Corrientes, Recursos Naturales). IX Simposio Latinoamericano SELPER de Teledetección y Percepción Remota. Iguazú*,
- PICKETT, S. T. A. y P. S. WHITE. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- PLACCI, L. G. 1995. *Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa*. Tesis Doctoral, Univ. Nac. de La Plata. 150 pp.
- PLACCI, L. G. y P. A. GIORGIS. 1993. Estructura y diversidad de la selva del Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Actas VII Jornadas Técnicas de Ecosistemas Forestales Nativos: uso, manejo y conservación. Eldorado*. Pp. 253-267.
- PLACCI, L. G.; ARDITI, S. I.; GIORGIS, P. A. y A. A. WÜTHRICH. 1992. Estructura del palmital e importancia de *Euterpe edulis* como especie clave en el Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Yvyrareta* 3: 93-108.
- PLACCI, L. G.; ARDITI, S. I. y L. E. CIOTEK. 1994. Productividad de hojas, flores y frutos en el Parque Nacional Iguazú. *Yvyrareta* 5: 49- 56.
- PRADO, D. E. 1991. *A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America*. Ph.D. thesis, University of St. Andrews, Gran Bretaña.
- PRADO, D. E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America?. II. A redefinition. *Candollea* 48: 615-629.
- PRADO D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.* 57 (3): 437-461
- PRADO, D. E. y P. E. GIBBS. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 902-927.
- PRADO, D. E.; FRANCESCHI, E. A. y M. B. BIANCHI. 1989. El bosque del escarpe occidental del Río Paraná (Argentina). Composición florística y estructura. *Acta Botânica Brasilica* 3 (2, supl.): 99-108.
- PRIMER INVENTARIO NACIONAL DE BOSQUE NATIVO. 1998-2001. *Proyecto Bosques Nativos y Areas protegidas. BIRF 4085- AR. Mapa Forestal de la Región Selva Misiones*.
- [PRODIA](#). 1999. *Informe Programa Desarrollo Institucional Ambiental. Subprograma B. Sistema de control ambiental. Núcleo Provincial Misiones, Iguazú, Misiones*. Ministerio de Ecología y R.N.R., Misiones, y Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable.
- RANDALL GARCÍA, V. 1997. *Biología de la conservación y áreas silvestres protegidas: situación actual y perspectivas en Costa Rica*.

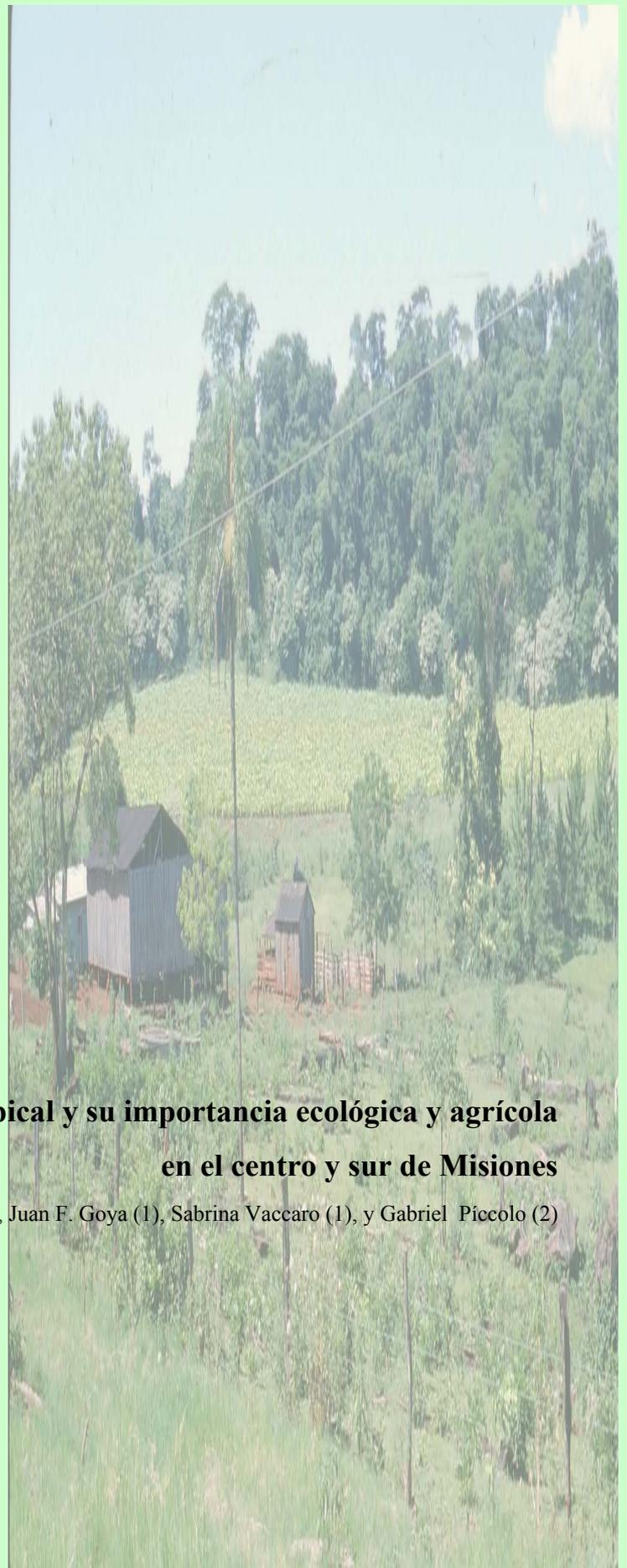
- INBIO. 65 pp.
- RAGONESE, A. y J. A. CASTIGLIONI. 1946. Los pinares de *Araucaria angustifolia* en la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 1: 126-147.
- RIOS R., H. KÉLLER, J. PORTILLO Y R. ZACARÍA. 1999. *Caracterización fitosociológica de un área del Parque Natural Municipal Saltos Küpper, Eldorado, Misiones, Argentina. Yvyrareta* 9: 10-20.
- RODRIGUEZ M.E. 1995. *Lafoensia (Lythraceae)*, una novedad para la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 30 (3-4): 209-211.
- ROLÓN L. H. y J. C. CHEBEZ. 1998. *Reservas Naturales Misioneras*. Editorial Universitaria, Ministerio de Ecología y R.N.R., Posadas, Misiones. 160 pp.
- ROTH, A. 1983. El rozado sin quemar (Sistema Roth). Ministerio de Ecología y Recursos Naturales Renovables e IPLYC. 52 pp.
- ROTMAN, A.D. 1995. *Las especies argentinas del género Eugenia (Myrtaceae)*. *Bol.Soc. Argent.Not.* 31 (1-2):69-93.
- SANTIN, D. A. y H. de FREITAS LEITÃO. 1991. Restablecimiento e revisão taxonômica do gênero *Myracrodruon* Freire Allemão (Anacardiaceae). *Revta brasil. Bot.* 14: 133-145.
- SEGOVIA, S. E. 1997. *Recopilación de Leyes Ambientales de Misiones. Programa de Desarrollo Institucional*. Informe Final.
- SORIANO, A. 1991. Río de La Plata Grasslands. Con secciones por: R. J. C. León, O. E. Sala, R. S. Lavado, V. A. Deregibus, M. A. Cauhepé, A. O. Scaglia, C. A. Velázquez & J. H. Lemcoff. En: COUPLAND, R. (ed.): *Natural Grasslands. Introduction and Western hemisphere. Ecosystems of the World* 8: 367-407. Elsevier, Amsterdam.
- SPICHIGER, R.; B. S. BERTONI y P.-A. LOIZEAU. 1992. The forests of the Paraguayan Alto Paraná. *Candollea* 47: 219-250.
- SPICHIGER, R.; PALESE, R.; CHAUTEMS, A. y L. RAMELLA. 1995. Origin, affinities and diversity hot spots of the Paraguayan dendrofloras. *Candollea* 50: 515-537.
- SZOTT, L.T., C.A.PALM Y P.A. SANCHEZ.1991. Agroforestry in acid soils of the humid tropics. *Advances in Agronomy* 45: 275-300.
- TAKHTAJAN, A. 1986. *Floristic Regions of the World*. Univ. Calif. Press, Berkeley, etc.
- TALLER TRINACIONAL. 1997. *Uso y Conservación del Bosque Paranaense*. Organizado por UICN (Unión Mundial para la Naturaleza), O Boticario (Fundación para la Protección de la Naturaleza) y WWF (Fondo Mundial para la Naturaleza. Curitiba, Brasil.
- TARNOSKI, B. 1996. *Diagnóstico de la situación del Parque Provincial Cruce Caballero*. Informe, Facultad de Cs. Forestales, UNaM y Ministerio de Ecología y R.N.R., Misiones.
- TORTORELLI, L. A. 1956. *Maderas y bosques argentinos*. ACME, Buenos Aires. 910 pp.
- TRESSENS, S.G. 1996. *Sapotaceae. Flora Fanerogámica Argentina. Fascículo 30. Proflora: 2-9*.
- TRESSENS S. G. y M.E. RODRIGUEZ 1996. *Calyptranthes triconia (Myrtaceae)*, nueva cita para la flora argentina. *Bonplandia (1-2): 53-56*.
- TRESSENS S. G. y V. REVILLA. 1997. Riqueza florística de un bosque nativo de 5000 ha conducido racionalmente en la Provincia de Misiones. *II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas*.
- VANNI, R. Y M.E.RODRIGUEZ. 1999. *Dahlstedtia (Leguminosae, Millettiae)* nueva cita para la flora argentina. *Hickenia* 3 (2): 5-8.
- VERA, N. E. 1995. Los gremios de especies forestales. *Yvyrareta* 6: 97- 98.
- VOLKART, C.; SPOHN, A. F. y J. C. BERNIO. 1997. 'Loro Blanco' (*Bastardiopsis densiflora* Hook. et Arn.) Hassler: promisorio especie maderera nativa del bosque subtropical. *II Congreso Forestal*

Argentino y Latinoamericano, Posadas.

ZULOAGA, F. & O. MORRONE (Edits.) 1999. Catálogo de las Plantas vasculares de la República Argentina I y II. 1269 pp.

ZULOAGA, F., O. MORRONE y D. RODRIGUEZ .1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27 (1): 17-167.

ZARDINI, E.M. 1999. Rosaceae, en ZULOAGA, F. & O. MORRONE (Edits.) Catálogo de las Plantas vasculares de la República Argentina II: 981-992 pp



La sucesión secundaria del bosque subtropical y su importancia ecológica y agrícola en el centro y sur de Misiones

Jorge L. Frangi (1), Marcelo F. Arturi (1), Juan F. Goya (1), Sabrina Vaccaro (1), y Gabriel Piccolo (2)

(1) LISEA, Facultad de Ciencias Naturales y Museo - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, CC 31, 1900 La Plata, Argentina. E-mail: lisea@ceres.agro.unlp.edu.ar

(2) Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Estación Experimental Agropecuaria Cerro Azul. (3313) Cerro Azul, Misiones, Argentina.

Resumen

Se sintetizan y discuten los resultados obtenidos en distintos estudios sobre la concentración y contenido de carbono orgánico en la biomasa aérea y suelo, y de otras propiedades físico-químicas edáficas, durante la sucesión secundaria que sigue al abandono del cultivo de tabaco en el centro y este de Misiones. Se observó el incremento de la concentración de C y N, y el descenso de la densidad aparente y el cociente C/N con el avance de la sucesión. Durante la sucesión el mayor incremento de C se observa en la biomasa. Asimismo, a lo largo de la sucesión aumenta el contenido relativo de C en la biomasa aérea. Los modelos realizados sugieren que debería aumentarse el tiempo de barbecho. Asimismo, de duplicarse la permanencia temporal del cultivo en las parcelas, se podría cuadruplicar la tasa de fijación de C y aumentar ca. 10 veces el contenido de C en las superficies sucesionales de los predios. Estos cambios en la biomasa, se estima que favorecerían el aumento de la sustentabilidad de los predios y la conservación de la diversidad biológica como también servirían al objetivo de usar a estos ecosistemas como sumideros de C atmosférico. Se proponen criterios guía para aumentar el carbono y se deriva a la bibliografía técnica que contiene medidas específicas de manejo conducentes a lograr esos fines.

Introducción

La sucesión ha sido definida como el patrón de colonización y extinción de poblaciones en un lugar, de carácter no estacional, direccional y continuo ([Begon et al., 1997](#)). La sucesión secundaria acontece espontáneamente después de la ocurrencia de perturbaciones que afectan a comunidades naturales o bien después del abandono de comunidades de reemplazo, en las cuales la sucesión se desarrolla a partir del remanente orgánico legado por las comunidades preexistentes; son ejemplos la que acontece en selvas aprovechadas donde se han extraído las especies forestales

de interés comercial y la que sucede en las tierras con cultivos después de su abandono temporario o permanente.

La sucesión es un proceso de reparación natural en la cual se observan cambios en la composición de especies, con algunos supuestos que generan gran controversia, y en otras características estructurales y funcionales ([Odum, 1969](#)). Por ejemplo, la recuperación de propiedades físicas y químicas de los suelos y la disminución de la erosión con la sucesión secundaria progresiva ha sido indicada en distintos bosques ([Lugo, 1992](#); [Ramakrishnan, 1992](#); [Reiners et al., 1994](#); [Hughes et al., 2000](#)). También en estos casos se espera la acumulación de carbono orgánico en el ecosistema lo cual permite plantear que los bosques secundarios podrían funcionar como sumideros de carbono en la vegetación, los suelos y en productos madereros duraderos, con impacto sobre el cambio climático global ([Lee, 1996](#); [Rhoades et al., 2000](#)). Asimismo, la vegetación secundaria constituye un hábitat apropiado para organismos asociados a los bosques y representa una fuente potencial de recursos madereros ([Brown y Lugo, 1990](#)).

La selva subtropical que ocupa el territorio misionero ha recibido el impacto de la colonización agrícola moderna de Misiones, la cual se inicia a fines del siglo XIX ([Boleda, 1978](#); [Oliveri, 1997](#)). El paisaje misionero refleja los cambios y particularidades de esa colonización aún activa en la que intervinieron actores con bagajes tecnológicos y objetivos diferentes. Esto determinó distintas dinámicas del territorio que dejaron su impronta como mosaicos de vegetación característicos de diferentes áreas de Misiones ([Frangi et al., 2003](#)). Los mosaicos manifiestan distintos niveles y patrones de desmonte, reemplazo ecosistémico y efectos sobre los almacenajes de carbono orgánico y biodiversidad de la selva subtropical.

Nuestro interés en la sucesión secundaria en tierras de la selva misionera se vinculó a los siguientes aspectos: (1) conocer la velocidad y patrón del proceso, su cambio a través del tiempo y el tiempo necesario para alcanzar

valores similares al del estado maduro, razonablemente estable; (2) establecer cual es el impacto de la actividad agrícola en el ecosistema y estimar cual es el intervalo mínimo de desarrollo sucesional necesario para recuperar condiciones físico-químicas del suelo adecuadas para sostener niveles aceptables de productividad agrícola, (3) evaluar el comportamiento de variables ecosistémicas accesibles al productor de subsistencia, que pueden manipularse con el fin de que la sucesión, económicamente una externalidad, beneficie aún más al productor y simultáneamente sostenga una mayor masa viviente, y supuestamente diversidad, en los predios familiares, y en lo global contribuya a la mitigación de gases de efecto invernadero. Para ello hemos sintetizado de nuestros trabajos, aquellos resultados obtenidos de la sucesión secundaria que resulta del abandono de tierras de cultivo de tabaco en el SE de Misiones. Se han empleado, como parámetros de seguimiento de los cambios sucesionales, al contenido de carbono orgánico en la vegetación aérea y el suelo. Además, se han medido en el suelo los cambios en su contenido de nitrógeno y densidad de los horizontes superficiales que resultan, junto al carbono orgánico, indicadores de su condición para el uso agrícola.

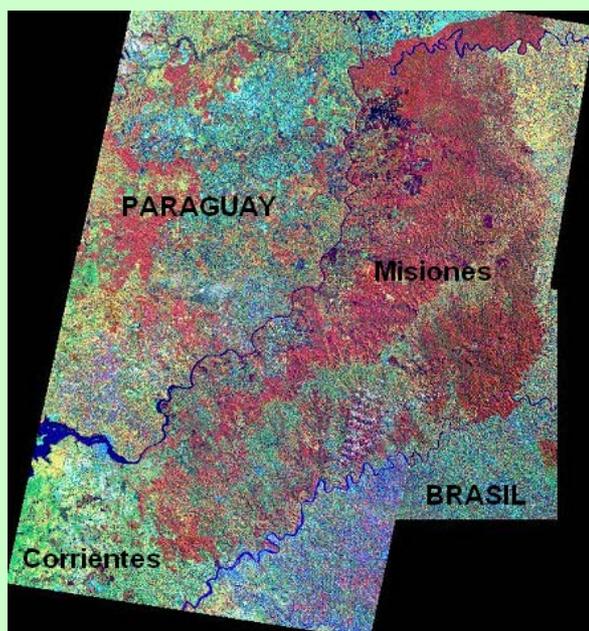


Fig. 1. Imagen satelital Landsat 5 de la Provincia de Misiones y zonas limítrofes. El color rojo indica vegetación boscosa, los colores claros indican tierras de desmonte, pastizales, cultivos y tierras degradadas. Zona de referencia aproximada indicada por la elipse

Características del área y su uso agrícola

El área de referencia es el centro sur de Misiones (Fig. 1). La tierra está ocupada por unos 10.000 “productores”, que son predominantemente campesinos de subsistencia, con predios de 25 ha actualmente en un

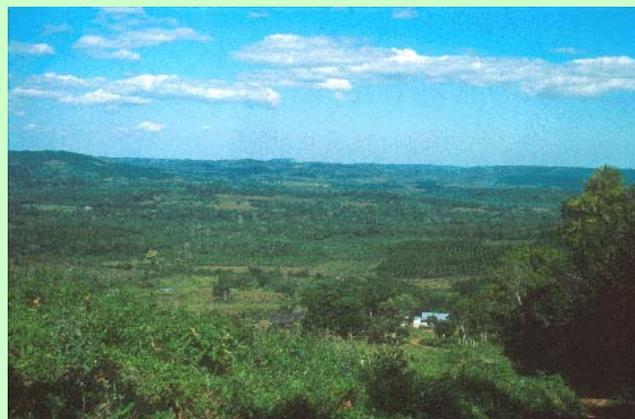


Fig. 2. Paisaje del Centro-Sur de Misiones.

40% subdivididos en parcelas de 12,5 ha (A. Piekun, com. pers.). Ellas constituyen un mosaico de sub-parcelas de hasta 2 ha, pertenecientes al área peridoméstica de granja y huerta, cultivos anuales (con el tabaco como principal cultivo de renta), cultivos perennes como yerba mate, té y pinos, comunidades serales y bosques tardíos más o menos



Fig. 3: Ciclo de rozado misionero, también llamada de tumba, roza y quema, o de conuco (Venezuela) o slash and burn agriculture.

maduros (Fig. 2). La proporción de tierras ocupadas por los distintos ecosistemas dependen de la intensidad (magnitud de biomasa removida o de mortalidad de

individuos), extensión (superficie del área impactada) y frecuencia (recurrencia temporal) de las perturbaciones naturales y humanas. Las sub-parcelas

están localizadas en relación con las posibilidades y limitaciones que provocan una topografía quebrada, suelos rocosos y pedregosos poco profundos y corredores

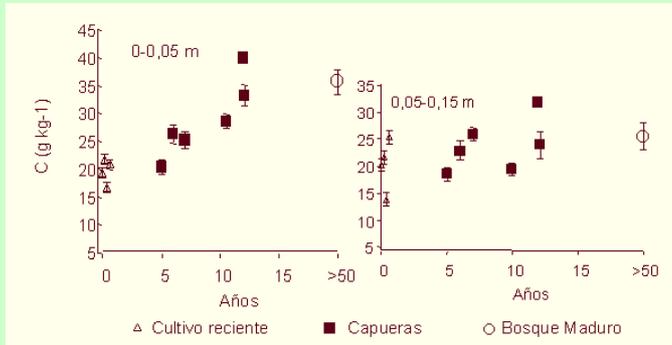


Fig. 4. Concentración de carbono orgánico en suelos en cultivos abandonados de diferente antigüedad y en el bosque maduro. (Piccolo et al. 2001).

naturales compuestos por arroyos (Frangi et al., 2003). Temporalmente, la mayoría de los manchones son componentes de un sistema de agricultura itinerante (rozado o *slash and burn*) de amplia difusión en las zonas tropicales, con la particularidad de realizarse dentro de la misma chacra (Fig. 3). En general, las especies de ciclo anual se cultivan en secuencia de acuerdo con sus requerimientos nutricionales, ajustándose a las cambiantes condiciones físico-químicas edáficas derivadas de la pérdida de fertilidad y erosión causadas por la actividad; luego, las tierras de labranza más antiguas se abandonan a la sucesión por períodos de 3 a 10 años, habilitándose a la agricultura nuevas tierras mediante el desmonte (Oliveri, 1997).

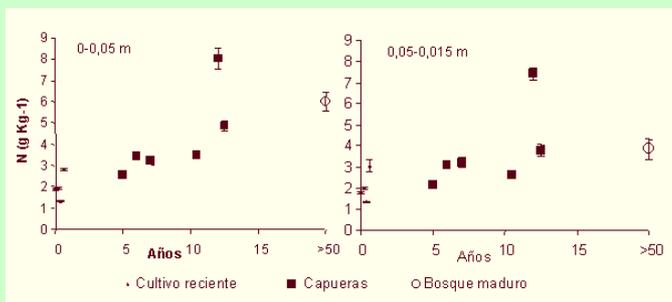


Fig. 5. Concentración de N en suelos en cultivos abandonados de diferente antigüedad y en el bosque maduro. (Piccolo et al. 2001)

Sucesión secundaria

La concentración de materia orgánica y de N, en los primeros 20 cm de suelo mineral, aumentó a lo largo

del tiempo sucesional (Fig.s 4 y 5). No obstante, sólo en la capa de 0-5 cm el incremento fue significativo. De igual manera, la densidad aparente y la relación C/N descendieron a lo largo de la sucesión (Fig.s 6 y 7).

Con respecto a los cambios en los contenidos de C, la biomasa presentó la mayor tasa de acumulación de C a lo largo de la cronosecuencia mientras que los incrementos en el mantillo y el suelo fueron considerablemente menores (Fig.s 8, 9 y 10).

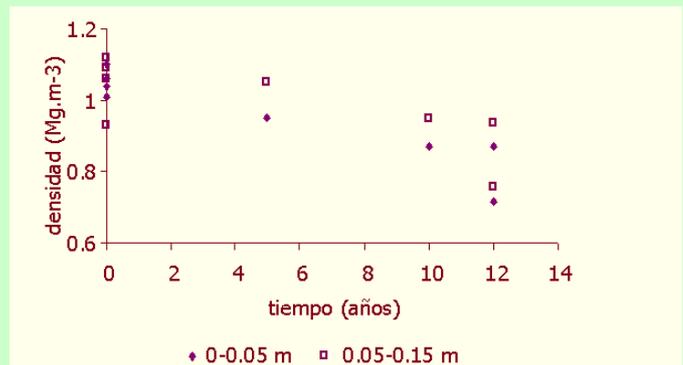


Fig. 6. Densidad aparente en suelos de cultivos abandonados de diferente antigüedad y en el bosque maduro. (Piccolo et al. 2001)

La tasa de acumulación de carbono en la biomasa en los 13 primeros años de la sucesión secundaria fue de 2,9 Mg.ha⁻¹.año⁻¹; a 13 años de instalada la vegetación, el carbono de la biomasa representó el 24 % del C contenido en un bosque maduro. El C contenido en la copa tendió a estabilizarse rápidamente y su velocidad de acumulación fue inferior a la del leño; la tasa de fijación neta media para los 13 primeros años fueron 0,64 y 2,29 Mg.ha⁻¹.año⁻¹, respectivamente.

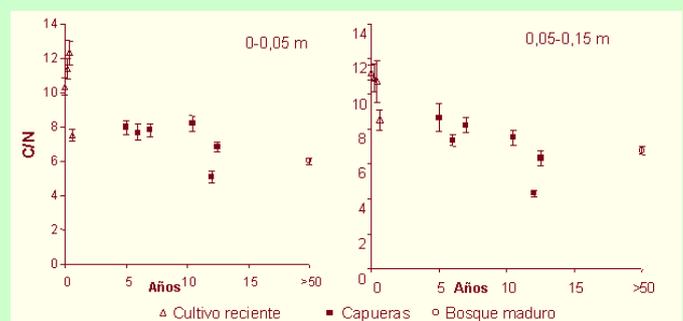


Fig. 7. Relación C/N en suelos de cultivos abandonados de diferente antigüedad y en el bosque maduro. (Piccolo et al. 2001).

La biomasa total estuvo constituida por una mayor proporción de leño, con la fracción relativa

correspondiente a la copa reduciéndose a medida que aumenta la edad de la sucesión. Si bien las tasas de incremento no son constantes a través del tiempo, las del material leñoso mostraron un incremento relativo muy marcado a partir de los 10 años de sucesión. El carbono del leño representó casi el 90% de la biomasa total entre los

% respectivamente), mientras que en las etapas maduras, la mayor parte del carbono estuvo en la biomasa (80%)

La sucesión secundaria, el manejo agrícola y la fijación de carbono a escala predial

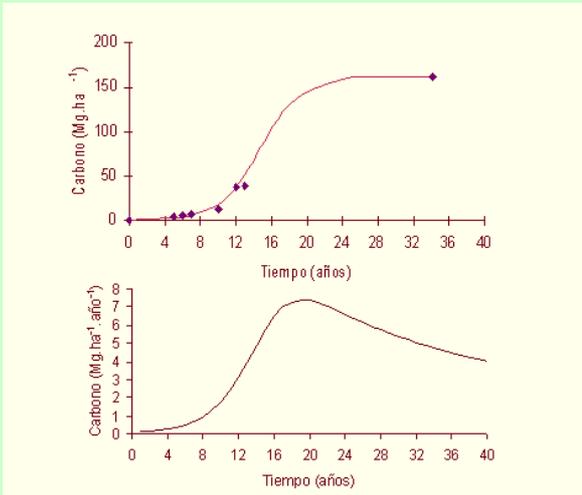


Fig. 8. Contenido de C en la biomasa aérea. Se grafica el modelo logístico ajustado y las tasas de incremento medio anual durante la sucesión secundaria. Tomado de Vaccaro et al. (2003).

12 y 13 años.

El contenido de carbono en la necromasa del mantillo aumentó con el avance de la sucesión. El mantillo contuvo 2,5 MgC.ha en las capueras más jóvenes y el doble, 5 MgC.ha, en el bosque nativo (Fig. 9). El contenido de carbono del suelo mineral en los cultivos recién abandonados fue similar al de las capueras más jóvenes; en cambio, las comunidades sucesionales intermedias y avanzadas tuvieron un contenido mayor, ya que a partir de los 12 –13 años de sucesión el contenido de carbono orgánico fue similar al del bosque maduro. La diferencia en el contenido de carbono del suelo entre un cultivo recién abandonado y un bosque maduro fue del 10 %.

La importancia de la participación de cada compartimiento ecosistémico en el contenido total de carbono varió con la edad de la etapa sucesional (Fig. 11). En los primeros años la biomasa representó un pequeño porcentaje del carbono total (14%) mientras que el suelo contuvo la mayor parte (79%). A los 12 años la contribución de ambos compartimientos fue proporcionalmente similar (47% y 48

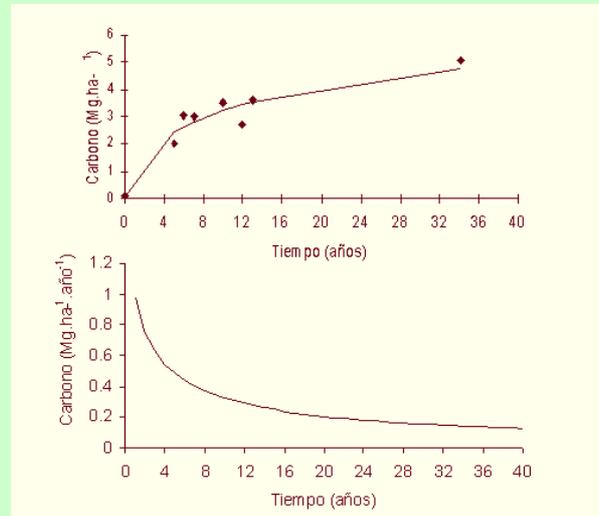


Fig. 9. Contenido de C en el mantillo. Se grafica el modelo logarítmico ajustado y las tasas de incremento medio anual durante la sucesión secundaria. Tomado de Vaccaro et al. (2003).

A partir de los resultados anteriores, obtenidos por Vaccaro et al. (2003) que muestran el incremento del carbono en la biomasa aérea con el tiempo sucesional, se realizaron modelos que pueden servir de guía a la selección de alternativas para elevar el almacenaje de C en los predios; asimismo, establecen bases para la selección de agrosistemas compatibles con aquel objetivo (Frangi et

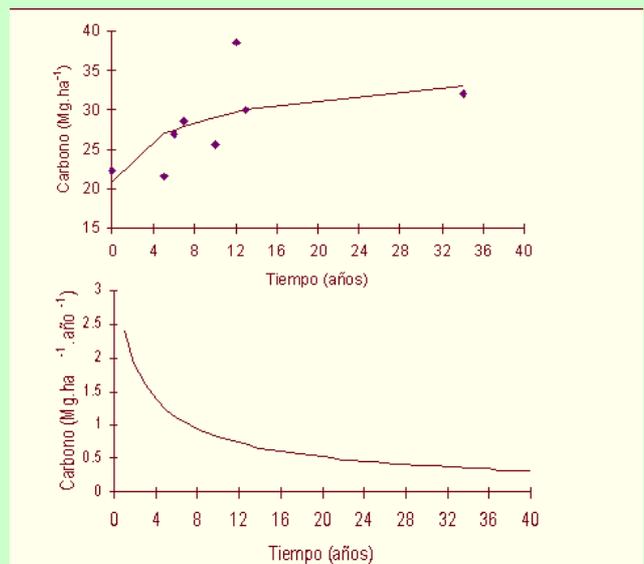


Fig. 10. Contenido de C en el suelo. Se grafica el modelo logarítmico ajustado y las tasas de incremento medio anual durante la sucesión secundaria. Tomado de Vaccaro et al. (2003).

al., 2003).

Los patrones espaciales del paisaje y sus cambios temporales producidos por la agricultura itinerante dentro de cada predio dependen de la superficie total apta para cultivo, la superficie efectivamente cultivada y el número de años consecutivos que se cultiva cada parcela.

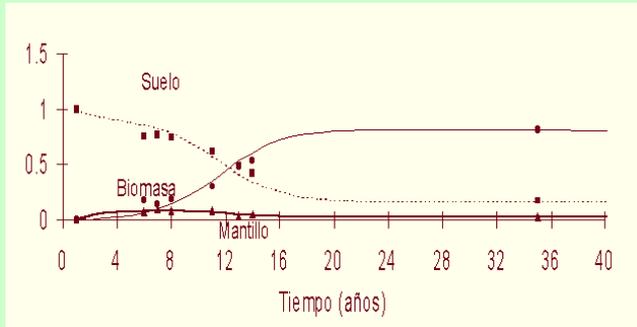


Fig. 11. Cambios en la proporción de carbono orgánico en la biomasa y suelos a través de la sucesión.

Manteniendo esos valores constantes el sistema de rotación se estabiliza y puede calcularse cuál es la edad máxima alcanzada por una sucesión antes que sea desmontada para una nueva etapa agrícola. Asimismo se predice la fijación anual de C y la biomasa alcanzada por el mosaico de parcelas sucesionales en su conjunto. La estabilización de la tasa de fijación de C y la biomasa del sistema supone que la tasa de recuperación de la vegetación se mantiene constante a través de los ciclos.

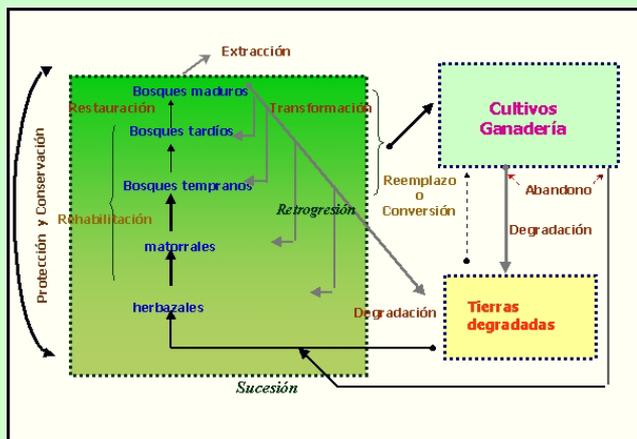


Fig. 12. Paisaje Cultural Misionero.

Las estimaciones se realizaron para diferentes combinaciones de superficie cultivada y tiempo de duración de los cultivos tomando como referencia un predio de 25 ha con 20 ha cultivables considerado como un predio tipo por Oliveri (1997). Como situación actual de los productores se consideró un área cultivada de 5 ha

y un tiempo de cultivo de 3 años (Oliveri, 1997; diversos productores, com. pers.). En ese marco de situaciones simuladas estables, el caso actual de los predios establece un estado de referencia que sirve a la finalidad de evaluar las posibilidades de aumentar el C retenido en la biomasa aérea y su tasa de fijación exclusivamente en la superficie de 20 ha bajo influencia humana.

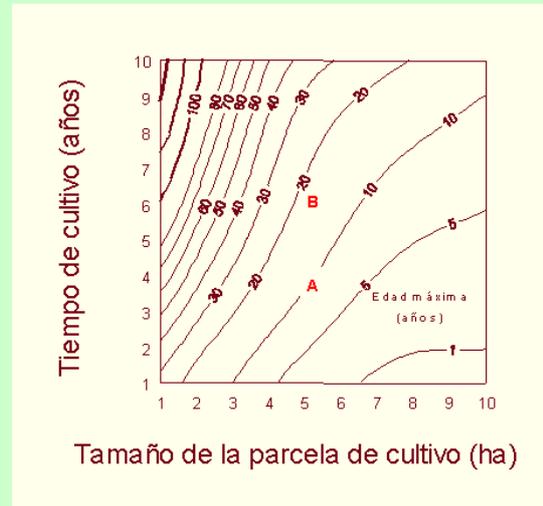
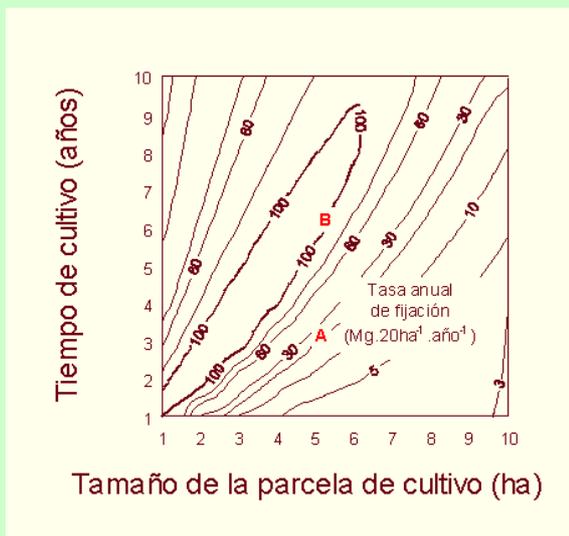


Fig. 13. Modelo de edad máxima de la etapa sucesional más avanzada vinculada con el ciclo de rozado de acuerdo con el tiempo y superficie de cultivo, en un predio de 25 ha del Centro Sur de Misiones. El triángulo indica la situación actual de una chacra promedio, el rombo corresponde a una chacra donde se mantuviera la superficie de cultivo el doble del tiempo actual en base a la incorporación de mejoras en el manejo del cultivo. Fuente: Frangi et al. (2003).

La Fig. 13 muestra que la edad máxima alcanzada por la sucesión secundaria aumenta al incrementarse el tiempo de permanencia del cultivo en una parcela y al disminuir la superficie cultivada. Los predios con baja superficie cultivada y rotación más espaciada (mayor tiempo de recambio) tendrían mayores probabilidades de presentar estadios sucesionales más antiguos. Por el contrario las capueras jóvenes predominan en los predios con gran superficie cultivada y menor tiempo de recambio.

Las tasas anuales de fijación de carbono más elevadas se encuentran en las situaciones que alcanzan como edad máxima alrededor de los 20 años ya que a esa edad la sucesión presenta la mayor tasa media de fijación (Fig. 14). Una meta del manejo podría consistir en aproximarse al valor máximo de 100 MgC.20ha⁻¹.año⁻¹, reduciendo el área cultivada y/o aumentando el tiempo de cultivo. La reducción del área requiere un aumento del rendimiento

para mantener constantes los beneficios del productor, por ello lo más conveniente sería incrementar el tiempo de cultivo. Si ese tiempo pasa de 3 a 6 años se cuadruplicaría la tasa de fijación de C (Fig. 14), e implicaría un incremento de biomasa de 10 veces o más del valor actual (Fig. 15).



El desarrollo de la sucesión secundaria autotrófica que lleva al bosque subtropical misionero constituye un proceso de incremento de los depósitos de carbono orgánico ecosistémico. Los compartimientos bióticos y el suelo requieren distintos tiempos para alcanzar niveles estables de carbono orgánico.



Fig. 16. Vista de un cultivo de maíz con cubierta de avena. Después de cultivar tabaco, se planta maíz para aprovechar la fertilidad residual. Posteriormente se planta avena o centeno como cubierta verde, y antes que fructifique se aplica glifosato para matarla. Mediante el paso de un rodillo, se aplasta la avena seca contra el suelo, lo cual ayuda a retener agua, agrega MO y reduce la erosión. La nueva plantación de tabaco se establece sobre la avena. Esta forma de cultivar permite mantener la parcela de 6 a 10 años bajo cultivo continuo de anuales.

El desmonte y quema ligados al proceso de conversión a la agricultura de las tierras con bosques determinan que las pérdidas proporcionales de carbono de la biomasa sean muy elevadas comparadas con los cambios en el contenido de carbono orgánico en los suelos misioneros. Mas aún, las reducciones de carbono de los horizontes minerales hasta la profundidad considerada, durante el periodo post-tala - cultivo de tabaco, son relativamente bajas. Por ello tras el abandono del cultivo, la mayor fracción de carbono orgánico se halla en el suelo ya que la biomasa inicial es insignificante. La tendencia durante la sucesión es aumentar la proporción de carbono en la biomasa respecto del total en el ecosistema. La biomasa es el compartimiento que presenta la mayor tasa de acumulación de carbono a lo largo de la cronosecuencia mientras que los incrementos en el mantillo y el suelo son

considerablemente menores en concordancia con lo hallado para bosques tropicales en México ([Hughes et al., 2000](#)). La tendencia de cambio de la biomasa en función del tiempo se mantiene a pesar de las diferencias en el sustrato y tiempo de uso entre algunos sitios. La mayor proporción de hojas y ramas finas en las etapas tempranas de la sucesión hace pensar en una gran demanda y concentración de nutrientes por unidad de biomasa en las capueras jóvenes, pero asimismo es posible que la vegetación temprana produzca una caída al mantillo más rica en nutrientes. Una mayor acumulación de N, Ca y K en los primeros 5 años de una sucesión después del volteo y quema de la selva se ha verificado en Colombia ([Fölster et al., 1976](#)). El escaso incremento del contenido de



Fig. 17. Tabaco en plantación directa sobre cubierta de Avena tratada con herbicida y volteada.

carbono en el suelo se debe principalmente a diferencias de densidad aparente entre suelos de cultivos recién abandonados y de las etapas serales. En los suelos de cultivo la densidad aparente es mayor compensando su baja concentración de carbono. La disminución de la densidad aparente sería un efecto favorable de la vegetación sucesional cuya actividad de raíces, junto a la acción de la fauna edáfica, favorece el aumento de la porosidad. La pequeña diferencia en el contenido de carbono del suelo entre un cultivo recién abandonado y un bosque maduro indicaría que la pérdida de carbono a la atmósfera durante el período de cultivo no es grande y que una vez que se establece la vegetación espontánea rápidamente se alcanzan contenidos cercanos a los originales. Ambos resultados coinciden con lo hallado por

otros autores para bosques tropicales de América ([Reiners et al.](#), 1994; [Hughes et al.](#), 2000; [Rhoades et al.](#), 2000). Esta diferencia cuantitativa no discrimina las fracciones orgánicas involucradas; el aumento de la concentración de C y N en el suelo, el descenso del cociente C/N, y la ganancia de carbono en el suelo mineral superficial y en el mantillo durante la sucesión, indicarían la importancia de la caída de detritos vegetales como aporte de materia orgánica lábil al suelo lo que resultaría en el aumento de la fertilidad y la mejora de otras propiedades edáficas asociadas con la materia orgánica fresca. Estos cambios en propiedades físico-químicas del suelo que se evidencian en un periodo sucesional menor al necesario para alcanzar el estado estable del carbono ecosistémico son el fundamento del retorno a su uso agrícola en un plazo de barbecho relativamente corto. No obstante, una de las limitaciones para evaluar las consecuencias del uso agrícola sobre el carbono orgánico del suelo es metodológica, ya que no es posible detectar con el método usado las pérdidas de masa de suelo por erosión durante el periodo de cultivo; esto es muy probable por lo que se habrían subestimado las pérdidas de carbono orgánico.

La agricultura del pequeño productor misionero y la sucesión ecológica están íntimamente ligadas ([Frangi et al.](#), 2003). El cultivo de tabaco en Misiones es una amalgama de agricultura migratoria ancestral (el rozado) limitada a un predio de pocas hectáreas, y del manejo del tabaco con técnicas de revolución verde (monocultivo, variedades de alto rendimiento, gran empleo de fertilizantes y plaguicidas) que hasta el presente han ocasionado erosión y pérdida de fertilidad de los suelos, perjuicios a la salud humana, con escaso o sólo periódico impacto positivo en la condición socio-económica de los campesinos. A pesar de éstos y otros aportes externos, y del apoyo tecnológico y financiero de las empresas tabacaleras, la necesidad de abandono periódico de las parcelas liberándolas a la sucesión es indispensable; más aún, cuando el uso inapropiado degrada la mayoría de los suelos cultivables, se produce el abandono de la chacra y la migración. Como agravante, en los últimos años el

crecimiento poblacional ha llevado a la partición de las chacras de 25ha, lo que reduce seriamente la capacidad de los predios para sostener a las familias rurales con las formas de cultivo actuales.

En relación al campesino, el aspecto principal a considerar del mejor uso de la sucesión en los predios consiste en aumentar las oportunidades del hombre de campo mediante la mejora y mantenimiento a largo plazo de las condiciones productivas. En segundo lugar, como un resultado derivado del anterior ese manejo debe incrementar la capacidad conservadora de la diversidad del área, para lo que asumimos que en el área la diversidad alfa se asocia con el aumento de la biomasa en los predios, y la diversidad beta con el mantenimiento del mosaico de etapas sucesionales. En tercer lugar la predicción del modelo, de aumento del almacenaje de C en la biomasa en los predios, bajo ciertos escenarios de manejo, es indicadora de que la capacidad de fijar anhídrido carbónico para mitigar el efecto invernadero es posible, pero además compatible con los objetivos anteriores.

Consecuentemente con dichos objetivos se pueden indicar tres líneas estratégicas para el manejo de la sucesión secundaria:

- i. En las tierras convertidas a la agricultura, aumentar el tiempo de permanencia bajo cultivo de las parcelas con cultígenos y orientar su manejo hacia el mantenimiento de la productividad y las condiciones ecológicas.
- ii. Aumentar el tiempo de desarrollo de las capueras retrasando el desmonte y, favorecer la tasa de incremento de sus contenidos de C.
- iii. Incrementar la obtención de rendimientos económicos y beneficios ecológicos de las etapas sucesionales.

Estos criterios requieren, para ser efectivos, de técnicas específicas que permitan cumplimentar uno o más de ellos. Al respecto, cabe destacar que existen suficientes conocimientos generados en la región, en particular por el

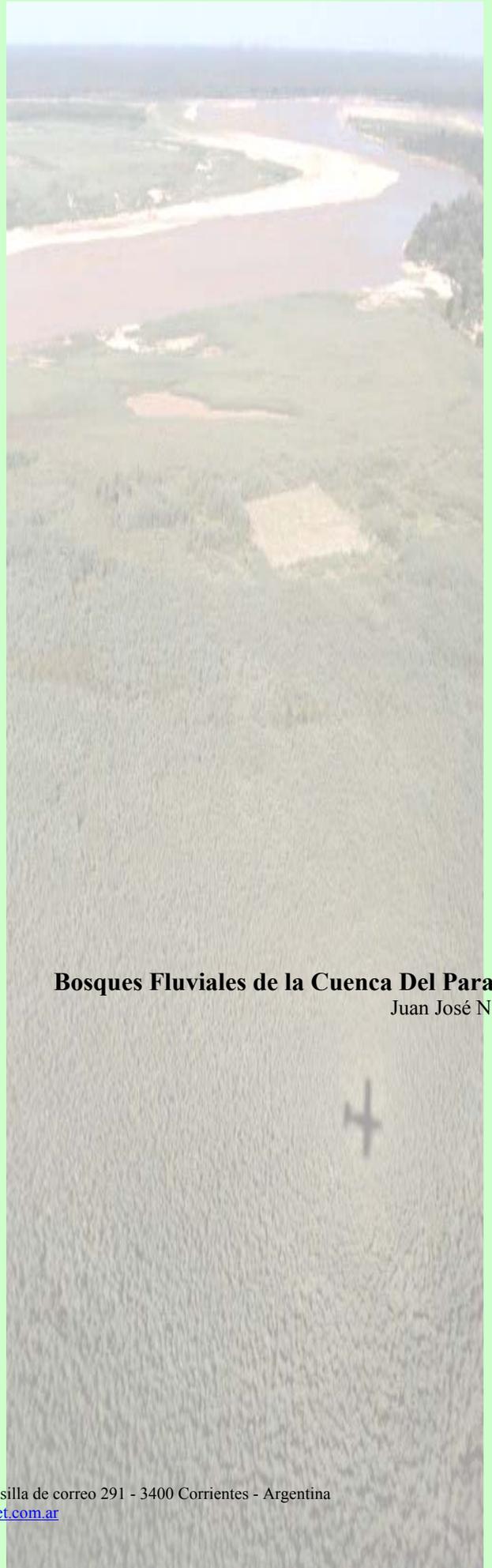
INTA, y experiencias realizadas por productores, muchas veces con el apoyo de empresas y cooperativas del sector tabacalero que permiten visualizar un cambio favorable hacia el aumento de la sustentabilidad (Fig.s [16](#) y [17](#)). [Frangi et al.](#) (2003) han planteado un conjunto de acciones posibles y resumido experiencias existentes útiles a ese fin.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado con el PIA 20/97 Proyecto Forestal de Desarrollo. SAGPyA- BIRF. Los análisis de concentración de carbono en la vegetación fueron efectuados en el International Institute of Tropical Forestry del USDA Forest Service, Puerto Rico, en el marco del Convenio de colaboración de largo plazo existente entre el LISEA de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina, y el USDA Forest Service.

Bibliografía

- BEGON, M.; HARPER, J. L. y C. R. TOWNSEND. 1996. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Omega, S.A., Barcelona.
- BOLEDA, M. 1978. Migraciones en la provincia de Misiones. III. El poblamiento de Misiones. Algunas características del proceso hasta nuestros días. Facultad de Ciencias Sociales-Dirección General de Estadística y Censos, Posadas. 89 p.
- BROWN, S. Y A.E. LUGO. 1990. Tropical secondary forests. *J. Trop. Ecol.* 6: 1-32.
- FÖLSTER et al 1976. *Oecologia Plantarum* 11:297-320
- FRANGI, J.L.; ARTURI M.F.; GOYA J.F.; VACCARO S.; OLIVERI N.J. Y G.A. PÍCCOLO. 2003. Lineamientos para el manejo de capueras del centro sur de Misiones. INTA, Ediciones, Publicaciones Regionales, Boletín Técnico N° 5: 39 p. Cerro Azul, Misiones.
- HUGHES, R.F.; KAUFFMAN J.B. Y V.J. JARAMILLO. 2000. Ecosystem-scale impacts of deforestation and land use in a Humid Tropical Region of Mexico. *Ecological Applications* 10: 515-527.
- KIMMINS, J.P. 1974. Sustained yield, timber mining, and the concept of ecological rotation; a British Columbian view. *The Forestry Chronicle* 50:27-31.
- LEE, H.; ZHOU D.; JUNG Y.; WISNIEWSKI J. Y J. SATHAYE. 1996. Greenhouse gas emissions inventory and mitigation strategies for asian and pacific countries: Summary of workshop presentations and working group discussions. *Ambio* 25: 220-228.
- LUGO, A.E. 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 62:1-41.
- ODUM, 1969
- OLIVERI, N.J. 1997. Los sistemas agroforestales como alternativa de producción en Misiones. E.E.A. Cerro Azul, INTA. Miscelánea N° 37. 24 p.
- PÍCCOLO G.A.; GOYA J.F.; FRANGI J.L.; ARTURI M.F. Y S. VACCARO. 2002. Materia Organica y Nutrientes en Suelos de Ecosistemas Subtropicales de Cultivo Anual, Foresto-Ganadero y Bosque Secundario. INTA, Publicaciones regionales, Informe Técnico N° 76: 12p.
- RAMAKRISHNAN, P.S. 1992. Shifting agriculture and sustainable development: an interdisciplinary study from northeastern India. Parthenon, Park Ridge, NJ.
- REINERS, W.A.; BOWMAN A.F.; PARSONS W.F.J. Y M. KELLER. 1994. Tropical rain forest conversion to pasture: change in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 4: 363-377.
- RHOADES, CH.C.; ECKERT G.E. Y D.C. COLEMAN. 2000. Soil carbon differences among forest, agriculture and secondary vegetation in Lower Montane Ecuador. *Ecological Applications* 10: 497-505.
- VACCARO S.; ARTURI M.F.; GOYA J.F.; FRANGI J.L. Y G.A. PÍCCOLO. 2003. Almacenaje de carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones. *Interciencia* 28 (9): 521-527.



Bosques Fluviales de la Cuenca Del Paraná
Juan José Neiff

Introducción

Los bosques fluviales o ribereños constituyen ecosistemas aún poco conocidos, si bien fácilmente diferenciables de los bosques de "tierra firme", aún en imágenes satelitales en escala 1:250.000. Han sido considerados *ecotonos* entre el cauce del río y las tierras altas ([Teskey y Hinckley](#), 1977), aunque con mayor frecuencia las diferencias fisonómicas, florísticas y estructurales determinan que estos bosques tengan características propias ([Cabrera](#), 1951; [Placci](#), 1994). Mantienen su unidad fisonómica, estructural y ecológica con ingreso de muy pocas especies desde los paisajes que atraviesan ([Cabrera](#), 1953 y 1976) aunque pueden coexistir temporalmente con especies propias de sabanas o de bosques de tierra firme ([Morello](#), 1949; [Cabrera](#), 1953; [Rosales](#), 1996; [Rosales](#), en prensa; [Rosales et al.](#), 1997; [Briceño et al.](#), 1997). Son llamados en la literatura inglesa *gallery forest*, y bosques de galería en castellano y aparecen como corredores que permiten el desplazamiento de muchos organismos, constituyendo el habitat temporal para algunos animales migratorios y, también sustento de culturas aborígenes ([Salo](#), 1987; [Rosales et al.](#) 1997; [Rosales](#), en prensa). Frecuentemente se piensa que los ríos generan un *microclima* que favorece la permanencia de estas masas arbóreas ([Hueck](#), 1972; [Cabrera](#), 1953), aún cuando los ríos atraviesen paisajes tan contrastados y diferentes como bosques xerófilos, estepas, sabanas, arbustales y vegas anegadizas. Sin embargo, la modulación climática que ejerce el río es muy limitada y no alcanza para explicar la continuidad de estos bosques desde el ecuador a los climas templados. Estos bosques tienen características estructurales y funcionales equivalentes en distintas latitudes geográficas y en cuencas hidrográficas diferentes. Al no existir barreras físicas para la distribución de los organismos ([Morello](#), 1984), Sudamérica tiene un bajo número de endemismos. En Sudamérica cubren una extensión del orden de 385.000 km², de los cuales 78.000 km² se encuentran en la Argentina a lo largo del curso de los ríos y en su planicie de inundación. En el territorio argentino de la Cuenca del Plata existen unos 52.000 km² de bosques fluviales. Los bosques fluviales tienen múltiples funciones dentro de las planicies inundables ([Worbes](#), 1985;

[Frangi y Lugo](#), 1985). Su influencia retardadora del escurrimiento ([Fuschini Mejía](#), 1983; [Depettris et al.](#), 1992), la modulación del balance entre erosión y sedimentación y la relación de acumulación y transferencia de nutrientes en las cuencas son sólo algunas de dichas funciones ([Klinge et al.](#), 1983; [Herrera](#), 1985).

Definiciones

Se han utilizado variadas denominaciones para los bosques de Argentina relacionados con los ríos aunque debe aclararse que no todos ellos son bosques fluviales. Como señala [Placci](#) (1995) un mismo tipo de bosque es llamado de varias maneras. Es necesario revisar términos y proponer algún criterio. En la tabla 1 se sintetizan los términos utilizados por diferentes autores. En cada casillero se han colocado siglas que representan las denominaciones que se utilizan en esta contribución.

La expresión *bosques de galería* alude a una formación dominada por árboles, que se extiende a manera de franja continua o semi continua, y que se destaca de los paisajes adyacentes. Esta expresión está referida a la forma que presentan los bosques y que es perceptible tanto a campo como en fotografías aéreas e imágenes satelitales, particularmente en los paisajes semiáridos donde marcan un contraste bien definido entre los sitios húmedos y el contexto árido. Algunos autores prefieren denominarlos "*galerías*" aludiendo a un subtipo de bosques *ribereños* ([Rosales](#), en prensa). En ambos casos se refiere que la posición del bosque es adyacente al curso de agua y la forma de las masas forestales es en franjas.

Tabla 1 Comparación de términos empleados en referencia a los bosques ribereños y fluviales de Argentina. En el interior de la tabla se indica la denominación propuesta en este trabajo.

Denominaciones utilizadas para los bosques adyacentes a los ríos										
Autor/es	Selvas de rivera	Galería Paranense	Bosque de inundación	Bosques fluviales	Sauzales-alisales	Timbozales-Ceibales-Curupizales	Bosque blanco	Espini-lares	Palmares de caranday	Algarrobales
Morello (1949)	-	BR		BF	BF		BF	BF	BF (fl)	BF (fl)
Morello y Adámoli (1968,1974)	BR -BF	BR-BF	BF	BF					BF (fl)	BF (fl)
Ragonese y Castiglioni (1970)	BR-BF	BR-BF								
Franceschi y Lewis (1979)			BF	BF	BF	BF	BF			
Neiff <i>et al.</i> (1985). Neiff (1986)		BF	BF	BF	BF	BF			BF (fl)	
Reboratti y Neiff (1986)	BF		BF	BF	BF					
Reboratti <i>et al.</i> (1987)		BF	BF	BF	BF					
Depettris <i>et al.</i> (1992)			BF	BF	BF					
Prado (1993)	BR									
Placci (1995)	BR (*)		BF	BF						
Malvarez (1997)				BF	BF	BF	BF	BF		
Neiff (1997)			BF	BF (**)						

BR: bosque ribereño; **BF**: bosque fluvial; **BF (fl)**: bosque fluvial de flujo lento o muy lento

(*) Placci distingue los "bosques ribereños" en: "bosques de inundación", aquí denominados "bosques fluviales", y "bosques de albardón", aquí denominados bosques ribereños.

(**) Se refiere a bosques sobre suelos orgánicos, turbosos. Las demás referencias de la tabla se refieren a suelos de matriz mineral

Muchos de estos bosques, a pesar de estar al borde del curso no dependen de sus fluctuaciones hidrométricas. Por ejemplo, aquéllos que ocupan barrancas elevadas, en la margen de los ríos que corren en el fondo de cañones o, en albardones elevados respecto del nivel de desborde del río. Estos bosques tienen ese patrón de distribución (galerías) por múltiples causas, como particularidades edáficas de los albardones de los ríos, la mayor disponibilidad de humedad ambiente y factores de dispersión que determinan las características del banco de semillas en el suelo. Placci les ha denominado "bosques de albardón" en ríos de Formosa, y concluyó que esos bosques podían considerarse climáticos (Placci, 1995).

Se puede denominar "bosques ribereños" o "riparios" a estos paisajes y definirlos como: paisajes naturales dominados por árboles, en las márgenes de los ríos, arroyos y otros cursos de agua, cuyo suelo es inundado sólo excepcionalmente, y por tiempos muy breves. La estructura y dinámica de la vegetación y de la fauna está controlada por factores locales (como clima, suelos, geomorfología). Existen especies higrófilas, pero también se registran muchas que corresponden a los paisajes adyacentes. La mayoría de los organismos no dependen de un período de suelo inundado, si bien algunas funciones vitales pueden estar relacionadas al ambiente acuático.

Los "bosques de galería" constituyen un tipo dentro de los bosques ribereños, caracterizado por la forma de barras, los bosques ribereños (riparios) comprenden también a las masas forestales que crecen al borde de los ríos y arroyos, sin interesar la forma de los parches (barras, isletas, otra).

Conviene reservar la expresión "bosques fluviales" para: Paisajes naturales dominados por árboles cuya distribución y abundancia depende, en una o en todas las fases del ciclo de vida, del escurrimiento del agua de ríos o arroyos, especialmente de períodos de suelo inundado y de suelo seco. Los organismos vegetales y animales que viven en ellos constituyen ensambles característicos como consecuencia de la presión selectiva de los pulsos, y superan las sequías e inundaciones extraordinarias que se producen en series largas de tiempo. Hay especies que visitan o que crecen en estos bosques durante la fase de inundación o de sequía, y que tienen aquí su hábitat temporario.

Según esta definición, la mayor parte de los bosques fluviales no son ecotonos a pesar que se produzca un activo intercambio de entidades bióticas entre los ambientes acuáticos y los terrestres. Son ecosistemas muy abiertos, con estructura y dinámica

propia, muy diferente de aquellos ecosistemas terrestres o acuáticos aludidos.

Clasificación

Es muy difícil definir o clasificar “tipos” de bosques fluviales en función de características fisonómicas y estructurales, debido a la falta de discontinuidades ambientales y a la plasticidad ecológica de la mayor parte de los organismos que allí viven. Sin embargo, hay cuatro tipos de bosques que son funcionalmente distintos en el NE de Argentina:

- i) los *bosques de varzea*, o *bosques de bancos*, situados en el curso mismo de los ríos, sometidos a un régimen hídrico de alta fluctuación, y procesos de erosión/deposición muy activos. Están formados por una especie dominante (generalmente, de los géneros *Salix*, *Tessaria*, *Croton*, o *Cecropia*). Tienen árboles distribuidos en forma equidistante, separados por 0,6 – 3,0 metros, altura uniforme conformando un solo estrato de 10-13 m y cobertura homogénea, siempre superior al 70% (Fig. 1).



Fig. 1 Varzea del Bajo Paraguay (vista aérea). Barras de alisales creciendo sobre albardones estrechos que siguen el diseño de los bancos acumulados por el río. Bosques con clara dominancia de *T. integrifolia*

- ii) Los *bosques d igapó* o *monte negro*, o *monte blanco*, o *bosques de inundación*, situados en la planicie distal del curso del río, inundables, pero con aguas que tienen menor cantidad de sedimentos que en el caso anterior. Los procesos de erosión/deposición son poco activos. Están poblados por varias especies de árboles (generalmente menos de diez en un kilómetro cuadrado). Tienen árboles de copa globosa que cubren el 60-80% del suelo, con fuste de 3-8m y altura total de 12-18m. Los árboles están separados

por 3-7m y pueden tener hasta 80 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho). En el Amazonas y en el Orinoco pueden tener 30m de alto y 2,5m de DAP. Hay dos a cuatro estratos arbóreos formados generalmente por las mismas especies del estrato superior (Fig. 2).



Fig. 2 Bosque fluvial del Arroyo Monte Lindo (Formosa), tributario del Paraguay. Albardones marginales poblados por bosque alto denso, cerrado, pluriespecífico.

- iii) Los *bosques de galería* o *bosques ribereños*, ubicados en el borde de los cursos de agua, sobre barrancas altas, poco inundables, en suelos “estables”. Son altos (12 - 35 metros) y pueden llegar a dos metros de DAP. Son pluriespecíficos (10 – 30 especies en un kilómetro cuadrado), con participación de especie “de tierra firme. Predominan los árboles de copa globosa, distribuidos en 2-5 estratos, de los cuales 2-3 son herbáceos. Hay una gruesa capa de hojarasca (2-5cm) en el piso, por lo que el sotobosque es ralo (Fig 3).



Fig 3 Rio Inglés, tributario del Bajo Paraguay (Formosa). Albardones marginales poblados por bosque alto denso, cerrado, pluriespecífico.

- iv) *Bosques de turbera tropical*. Se los encuentra en la paleo-planicie fluvial de

algunos ríos. Están asentados sobre suelos turbosos (Histosoles) de 3-4 metros de espesor, en el borde de lagos o en esteros que estuvieron conectados a la dinámica de pulso hasta unos 5000-10000 años antes del presente, en la planicie distal de ríos como el Paraná, Paraguay y también en el Amazonas. Un ejemplo típico son los bosques que crecen en los lagos del Iberá (Corrientes). Constituyen “galerías” o “isletas” de pocas hectáreas, con fisonomía de bosque bajo, cerrado. Los árboles corresponden a las mismas especies que crecen en las islas del cauce del río Paraná (ceibos, laureles, curupies, ambai). Están formados por pocas especies arbóreas en un solo estrato de 5-8m de altura con fuste siempre menor de 2 metros de altura y gran número de plantas herbáceas que forman un estrato denso de 0,5-1,0 m de altura, incluyendo pteridofitas y musgos. El sistema radicular de los árboles adopta forma de plato, a pesar de lo cual, son derribados frecuentemente por el viento (Fig. 4).



Fig 4 Arbol derribado por el viento, en un bosque de turba tropical, en el estero de laguna Luna (sistema Iberá). La distribución de las raíces en forma de plato favorece la sustentación, en suelos orgánicos.

Los bosques de *Tessaria integrifolia*

Los bosques hidrófilos de *Tessaria integrifolia* Ruiz & Pavón (“aliso de río”, “buibé”, “palo bobo”) constituyen un caso típico de bosques fluviales de la Argentina y serán tomados como ejemplo en muchos de los temas tratados en este capítulo. Ocupan terrenos inundables de ríos en América tropical desde Colombia hasta la latitud de treinta y cinco grados sur. Se los encuentra en pequeños y grandes ríos que descienden de las montañas de los Andes, para desembocar en

el Atlántico como muchos tributarios del Paraná, Amazonas y Orinoco. Es muy frecuente en Colombia, Perú, Bolivia, Paraguay, oeste de Brasil y norte de Argentina (Jujuy, Salta, Formosa, Chaco, Santa Fe, Corrientes, Chaco, Entre Ríos y nordeste de Buenos Aires ([Cabrera](#), 1951)). Se puede encontrar estos bosques también en Venezuela y Panamá.

En el Bajo Paraná, tienen una distribución en los gradientes del paisaje fluvial muy semejante a la de *Salix humboldtiana* (“sauce”), y no se los encuentra en la alta cuenca de los ríos Paraguay Paraná y Uruguay (Fig. 5 y 6). No están en los ríos y arroyos que descienden de los macizos de Guayana y de Brasilia. Esta restricción en la distribución no es fácil de explicar, en razón que no existen barreras geográficas en Sudamérica que limiten la presencia de semillas muy livianas y fáciles de dispersar por variados medios. Aparentemente, los alisales no colonizan suelos pobres en fósforo y con alta concentración de aluminio y hierro como se encuentra en las islas y bancos de los ríos que descienden de los macizos de Guayana y de Brasilia.



Fig 5 Vista aérea de un bosque maduro, alto, cerrado, de aliso (*Tessaria integrifolia*) en la planicie del Bajo Bermejo (Gral. Roca, Chaco). Distribución uniforme, de plantas coetáneas. Se aprecia un cuadrado desmontado, que funciona como corral para la hacienda

Estos bosques están a la vera de ríos y arroyos, desde los 2.800m en los Andes Bolivianos hasta el nivel del mar en el Delta del Paraná, siendo su límite austral de distribución geográfica el norte de la provincia de Buenos Aires. Siempre se los encuentra en la planicie activa de los cursos fluviales, no así en paleo cursos, ni en la planicie distal de los ríos donde la frecuencia de inundaciones es menor que uno o dos años, hecho que se comprueba cuando los ríos de llanura forman abanicos aluviales. En los derrames laterales menos conectados a la dinámica de pulsos, los alisales son reemplazados por otro tipo de bosques como algarrobales de *Prosopis alba*. Colonizan suelos areno-limosos con sedimentos pobremente seleccionados (arenas finas hasta limos) formados por capas de distinto espesor y granometría, que corresponden a sucesivas riadas (Depettris *et al.* 1992). Raramente se los encuentra en suelos arcillosos.



Fig 6 Colonización de alisos (*T.integrifolia*) en espalón de banco areno-limoso del Bajo Bermejo. La distribución en barras del bosque acompaña sucesivos aportes del río. Los brinzales más jóvenes están más próximos al curso del río.

Las semillas germinan en el límite tierra / agua, cuando los bancos de las islas o la margen de los canales o arroyos quedan descubiertos con la bajante del agua. Es necesario que el suelo se encuentre aún embebido



Fig. 7: Representación esquemática de los pulsos. En el esquema la inundación del suelo del bosque se produce a partir que el río alcanza a 6,5 m en el hidrómetro local definiendo la. En el ejemplo, la limnofase ocurre cuando el río se encuentra por debajo de los 6,5 m en el hidrómetro local.

para que se produzca la germinación. Con agua cubriendo el suelo y con tenor de humedad menor que el 20%, no se produce la germinación. Cambios muy bruscos del nivel hidrométrico, son poco favorables para la colonización de los bancos con plantas de aliso de río.

Características del ambiente de los bosques fluviales

Los pulsos fluviales

Toda vez que la estructura y dinámica de los bosques está condicionada por el régimen de pulsos hidrológicos y por el transporte de sedimentos en cada sección de escurrimiento del río, existen distintos tipos de bosques fluviales. Para comprender su estructura es preciso conocer el funcionamiento hidrológico. La condición esencial para que puedan persistir los organismos vegetales y animales en los bosques fluviales es que estén adaptados a la alternancia de sequías e inundaciones. Ambos fenómenos extremos se repiten con distinta periodicidad (frecuencia), tienen variable duración (amplitud), alcanzan diferente magnitud (intensidad) y ocurren en determinada época del año (estacionalidad) (Fig. 7). La forma más simple de ver cómo fluctúa el nivel del agua se encuentra en el

hidrograma resultante de representar la altura hidrométrica en una serie de tiempo.

La secuencia de inundaciones y sequías determinan, en una serie plurianual, curvas de forma sinusoidal cuya regularidad y período es propio de cada río y de cada tramo (Fig. 8).

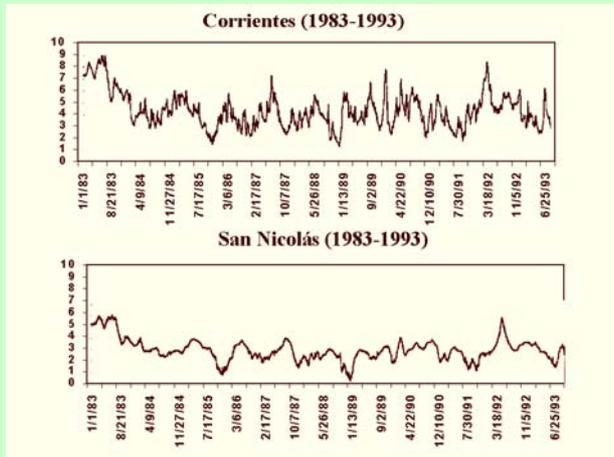


Fig. 8: Hidrogramas plurianuales de Corrientes y San Nicolás, elaborados con medias mensuales. En el eje Y, se ha representado la altura del agua en el hidrómetro del puerto local.

El periodo formado por cada fase de inundación y de sequía, es denominado *pulso hidrológico* o simplemente *pulso*. Cada una de las ondulaciones está compuesta de valores positivos y negativos respecto de la ordenada, a partir de un nivel de referencia respecto al hidrómetro más próximo, al que se denomina *nivel de desborde*.

En la porción positiva, fase de inundación o *potamofase*, los albardones están cubiertos por el agua de inundación, conectados con el curso del río y recibiendo de éste *información* (agua, minerales, sedimentos, semillas, esporas). La porción negativa, fase de sequía o *limnofase*, se produce al descender el río por debajo del nivel de desborde, quedando descubierto el suelo de los bosques. Se produce entonces el flujo de materiales desde la planicie hacia el curso del río. El patrón de variabilidad de estas ondas en una secuencia temporal -en determinado punto y sección del río- conforman el régimen pulsátil.

Los requerimientos de predictibilidad de los organismos, están en relación con el tiempo de vida y difiere en las distintas etapas del ciclo vital de los organismos. La germinación de las semillas requiere de suelo húmedo, pero no se produce en suelo inundado. Las plántulas mueren si son cubiertas durante pocos días por el agua. Los árboles adultos

toleran meses y años el suelo inundado, pero la resistencia es menor en los árboles viejos.

Prácticamente todos los procesos que acontecen en los bosques fluviales tienen relación positiva o negativa con la frecuencia, duración, magnitud y otras características de la secuencia de potamofase y limnofase. El transporte y deposición de sedimentos (Orfeo, 1996); la colonización, producción y descomposición de la vegetación herbácea y leñosa; el consumo y mineralización de la materia orgánica; la dispersión de las semillas (Neiff, 1990 y Neiff *et. al.*, 1994).

Algunas estructuras están predominantemente condicionadas por la potamofase, otras por la limnofase (en los denominados *estrategas de fase*), en tanto que otros han sido favorecidos por su capacidad de persistir en una amplia gama de condiciones del régimen pulsátil y se los conoce como *euritípicos*. La mayoría de las especies que viven en estas planicies, especialmente árboles, tienen gran tolerancia, lo que les permite persistir superando los eventos extraordinarios que ocurren con frecuencia de décadas.

Algunos organismos han sincronizado sus ritmos reproductivos como producción y dispersión de huevos y semillas, con la época en que ocurren las fases hidrológicas y, los que viven en las barras más bajas, inundadas con mayor frecuencia y amplitud, invierten mucha energía en producir unidades dispersantes. Los sauces y alisos se mantienen fértiles durante 9-10 meses del año.

Se ha propuesto la función *f* FITRAS (Neiff, 1990a y 1996; Neiff *et al.*, 1994; que es el acrónimo de los atributos principales de los pulsos hidrosedimentológicos: frecuencia, intensidad, tensión, regularidad, amplitud y estacionalidad.

- i) *Frecuencia*: número de veces que ocurre un fenómeno determinado dentro de una unidad de tiempo (ej. Inundaciones de 8 m en el hidrómetro de Corrientes a lo largo de un siglo).

- ii) *Intensidad*: magnitud alcanzada por una fase de inundación o de sequía. Se mide generalmente por el valor alcanzado en el hidrómetro más próximo o en términos de caudal de agua.
- iii) *Tensión*: valor de la desviación típica desde las medias máximas o desde las medias mínimas en una curva de fluctuación hidrométrica del río. Se la define también como envolvente de fluctuación y permite establecer la variabilidad en la magnitud de los eventos de inundación y sequía. Se expresa generalmente en valores hidrométricos o en caudal.
- iv) *Recurrencia*: corresponde a la probabilidad estadística de un evento de inundación o sequía de magnitud determinada dentro de una centuria o de un milenio. Está dado por valores de frecuencia relativa.
- v) *Amplitud*: también expresada como duración, es el segmento de tiempo que permanece el río en una fase de inundación o sequía de determinada magnitud.
- vi) *Estacionalidad*: se refiere a la frecuencia estacional en que ocurren las fases de sequías o inundaciones. Indica la periodicidad del fenómeno dentro del año y permite evaluar su relación con la estacionalidad climática.

Esta función permite tipificar y por lo tanto comparar puntos o episodios distintos de uno o varios ríos; detectar la influencia de acciones antrópicas como represamiento, canalización de afluentes, obras de riego y drenaje. Se pueden asociar sus atributos a eventos ecológicos como cambios de productividad, migraciones animales, fenología de eventos reproductivos, mortandad de árboles, estructura de bosques situados en diferente posición topográfica y para diseñar esquemas óptimos para el manejo de recursos, establecer turnos de cosecha para distintos bosques, entre otros.

La función FITRAS está definida por dos tipos de atributos (1) Espaciales: definen los efectos del pulso sobre la planicie en un punto dado del curso del río (amplitud, intensidad y tensión) y (2) Temporales: están relacionados con el comportamiento histórico de los atributos espaciales (frecuencia, recurrencia y estacionalidad).

Al comparar regímenes de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, hay claras diferencias entre las *f* FITRAS de los tres ríos y entre las fases de sequía e inundación de cada uno. En el Paraná, las sequías son más frecuentes y tienden a acontecer en la misma época del año, en especial en el período 1904-1960, duran más que en los otros dos ríos, pero son menos intensas. En el río Uruguay la frecuencia, recurrencia y duración de los eventos secos es menor, pero sus intensidades son mayores, cercanas al extremo histórico ([Schnack et al. 1995](#)). En el río Paraguay, por el efecto regulador del pantanal, las sequías son moderadas con recurrencia baja de las sequías extremas. El hidrograma correspondiente al Delta del Paraná (San Nicolás, en la Fig. 8) muestra una baja predictibilidad de fases, debido a la complejidad que impone la adición del régimen de variabilidad del Paraná, del Paraguay, la influencia indirecta de las mareas, las sudestadas (vientos del SE), y la influencia del río Uruguay ([Malvarez, 1997](#)). No es de extrañar la menor riqueza de especies de árboles en el delta y de ejemplares de menor tamaño que en el tramo alto, dado que el régimen hidrológico es menos predecible especialmente para inundaciones extraordinarias en las últimas tres décadas.

Los organismos que viven en los bosques fluviales encuentran condiciones muy contrantes entre las fases de los pulsos y algunos son más afectados por una u otra fase. El nivel topográfico determina diferencias en las el régimen hidrológico de un sitio. El conocimiento de la distribución de las especies vegetales de los bosques fluviales a través de su frecuencia en distintos niveles topográficos de las islas permite establecer los límites extremos en que pueden persistir con éxito los árboles y otras bioformas, el rango óptimo en que prosperan, e inferir sobre posibles impactos en la distribución, extensión y estructura de los bosques como consecuencia de modificaciones del régimen hidrológico debido a cambios climáticos o por obras hidráulicas. Se ha representado la distribución de poblaciones de distintas especies leñosas (Fig. 9) registradas en 1997 en

la transección Rosario-Victoria, en el Delta del Paraná. Las curvas no difieren demasiado entre sí. Sin embargo, la mayor frecuencia que alcanzan las poblaciones no son coincidentes, lo que puede relacionarse con diferente grado de tolerancia a la variabilidad hidrológica. La plasticidad ecológica de *Salix humboldtiana* es mucho mayor que la de las demás especies como lo indica el rango más amplio de posiciones topográficas en que puede prosperar. La germinación de las semillas no puede ocurrir si el suelo está cubierto por agua. De tal manera, luego de identificar el nivel de desborde para determinado bosque (Fig. 7), puede establecerse en el hidrograma respectivo (Fig. 8) el número de días que fueron favorables para la germinación y cuál fue el período desfavorable. En el hidrograma puede determinarse con poco error la fecha en que se produjo el establecimiento en un banco poblado por árboles jóvenes. Si se conoce que, para *T. integrifolia* (por ej.) el tiempo necesario para que las plantas lleguen a 3 m de alto es próximo a 50 días (Neiff y Reboratti, 1989), podrá establecerse en el hidrograma previo la probabilidad que las plantas pudieran superar sucesivas inundaciones ocurridas luego de su germinación.

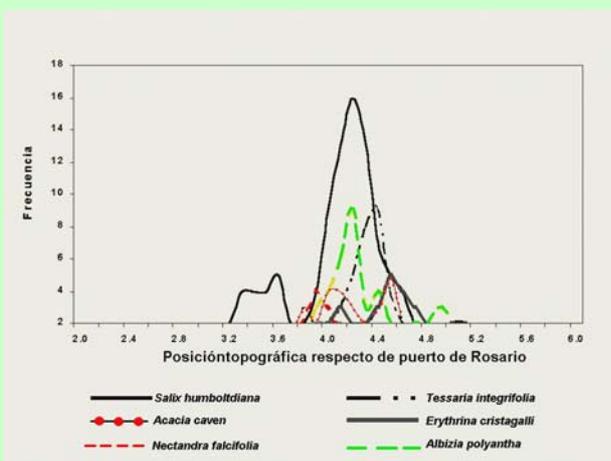


Fig. 9: Distribución de algunas poblaciones leñosas en la transección Rosario-Victoria (Delta del Paraná).

Los Suelos de los bosques fluviales

La estructura, funcionamiento y evolución de los suelos de los bosques fluviales es muy distinta de los suelos de “tierra firme” y de los “suelos acuáticos”. Los materiales parentales han sido aportados por sucesivas riadas, por lo que los horizontes en un perfil típico, no son el resultado de la migración vertical de los materiales finos hacia la base del suelo, sino que representan la deposición de sedimentos en

capas, por el movimiento horizontal de agua con partículas minerales. La potencia de cada horizonte, el tipo de granos y el empaquetamiento, dependen de la energía del río en las fases de inundación. El radio de curvatura de los meandros del curso y el tamaño de las partículas indican las condiciones de intermitencia e intensidad del flujo (Orfeo, 1996; Orfeo y Stevaux, en prensa) y, a su vez, dan cuenta de la posibilidad de colonización y persistencia de los árboles.

En general, los suelos de los bosques fluviales de la Argentina son actuales, pero están formados por sedimentos antiguos provenientes de la degradación de las rocas del macizo de los Andes y de Brasilia. La pedogénesis local, en las cambiantes condiciones del río, es mínima.

Una de las características distintivas de los suelos de los bosques fluviales es la inundación periódica de suelo (saturado o cubierto por varios metros de agua) y una fase de suelo descubierto, en la que llega a registrarse deficiencia de agua. En ambas fases las condiciones son muy diferentes para la vida de los organismos (micro y mesobiota del suelo) y también para las raíces (Tabla 2, Fig. 10).

Tabla 2 Características químicas y bioquímicas del suelo en condiciones de aerobiosis y anaerobiosis.

ZONA AEROBICA	ZONA ANAEROBICA
-Condiciones de oxidación	Condiciones de reducción
Potencial de óxidoreducción = 400 a 700 mV	Potencial de óxidoreducción = 150 a 350 mV
-Microbios aeróbicos	Microbios anaeróbicos
-Nitrificación	-Denitrificación
-Descomposición de la materia orgánica rápida	-Descomposición de la materia orgánica lenta
- SO_4^- sulfatos solubles	H_2S sulfuros insolubles
- Fe^{+++} Mn^{++++} insoluble	Fe^{++} Mn^{++} soluble
- CO_2 HCO_3^- CO_3^- soluble	- CH_4 soluble

La velocidad de descomposición y la mineralización de la materia orgánica de la hojarasca es muy distinta porque está fuertemente influenciada por la

disponibilidad de oxígeno ([Neiff y Poi de Neiff, 1990](#)). Durante la fase aeróbica del suelo, la tasa de descomposición puede ser 5 veces mayor que durante la fase de inundación. Durante la fase de inundación (potamofase) el oxígeno se agota rápidamente y se produce una deficiencia permanente en el suelo, como consecuencia de la lenta difusión e incorporación del oxígeno del aire en el agua. En estas condiciones los minerales de hierro, de manganeso, de aluminio y otros pasan a su estado reducido, condición en la que son mucho más solubles en el agua intersticial del suelo y alcanzan concentraciones tóxicas para las raíces.

La fase de inundación puede ser de pocas semanas o durar más de un año y, a su vez, diferir entre un año y otro. Durante la primera semana de inundación del suelo, en los bosques tropicales, se agota el oxígeno, el potencial redox cae rápidamente, las bacterias reducen primeramente los nitratos y luego los sulfatos, que forman gas sulfídrico y luego sulfuros más estables. Después que se completa la reducción del azufre, ya no se percibe el olor fétido en el agua que inunda el suelo del bosque. Como consecuencia del metabolismo anaeróbico de los azúcares y otras sustancias, se forma etanol en el suelo, que también es tóxico para las plantas, y se libera gas metano.

Características de los bosques fluviales

Diversidad de especies

En los bosques fluviales coexiste un número bajo de especies en comparación con los bosques terrestres situados a la misma latitud. Debido a la variabilidad hidrológica el número de especies diferentes representadas en una parcela es también mucho menor que el registrado en distintas colecciones de herbario para ese sitio durante un siglo (número esperable de especies o riqueza específica potencial). Lo más frecuente es encontrar menos de veinte especies arbóreas en una muestra de una hectárea y, por lo común, el número es de una a diez especies en los censos ([Franceschi y Lewis, 1979](#); [Neiff, 1986a y 1986b](#), [Placci, 1995](#); [Malvarez, 1997](#)).

Analizando los registros de herbarios para los bosques fluviales del eje Paraguay-Paraná, se dedujo que el total de especies vegetales esperables es mayor de 450 y el de animales

supera las 307 especies. Dentro de este conjunto: 61 especies de árboles, 312 bioformas herbáceas, 72 arbustivas y 5 geófitos. De las 307 especies animales, 218 corresponderían a aves, 28 a mamíferos, 31 a reptiles, 9 a anfibios y 21 a peces ([Neiff, 2001](#)). Muchas especies de peces dependen de estos habitat en el período de inundación ([Araujo Lima y Goulding, 1998](#); [Araujo Lima et al., 1998](#)).

En los bosques de las islas del Paraná, en Rosario, [Morello \(1949\)](#) encontró 124 especies vegetales. En el Delta del Paraná se han registrado 632 especies vegetales, si bien sólo una docena de especies arbóreas propias de los bosques fluviales ([Malvarez, 1997](#)). Por lo común, menos de seis especies coexisten en una hectárea en los albardones del Delta del Paraná.

En los bosques ribereños del Chaco Oriental, se registraron 30 especies arbóreas, si bien el número medio de especies registradas en los nueve arroyos considerados fue de 10 ([Reboratti y Neiff, 1986](#)). En uno de estos arroyos, [Placci \(1995\)](#) analizó separadamente las especies que crecían en la parte inundable del albardón y las encontradas sólo dentro del “bosque alto



Fig. 10: Características de suelos inundados y no inundados de bosques fluviales. Modificado de Winger (1986). En el esquema la inundación del suelo del bosque se produce a partir que el río alcanza a 6,5 m en el hidrómetro local, definiendo la potamofase (dos períodos en el esquema). A partir que el río alcanza los 7,30 m en el hidrómetro, muchas poblaciones entran en estrés por la duración de la inundación. Estas situaciones se corresponderían con las inundaciones “extraordinarias”. En el ejemplo, la limnofase ocurre cuando el río se encuentra por debajo de los 6,5 m en el hidrómetro local; y el estrés de sequía por debajo de los 2,30 m. Las islas y sus albardones tienen diferente altura, por lo tanto, el nivel de desborde puede encontrarse en posiciones topográficas entre los 4 y 7,5 m del hidrómetro. En cada caso, la zona de tensión es diferente en relación a la posición de las raíces respecto del nivel de inundación.

del albardón” (bosque ribereño). En el primer caso registró sólo 13 especies y 46 especies en el bosque ribereño.

La riqueza de especies se relaciona positivamente con la distancia al flujo del curso, con la altura de los albardones (menor frecuencia y amplitud de las fases de inundación) y con la regularidad del régimen hidrológico. Los bosques fluviales tienen generalmente menor diversidad específica en la medida que aumenta la frecuencia e intensidad de las inundaciones, como ocurre en muchas islas de cauce. No extraña entonces que los bosques fluviales del río Paraguay (con régimen hidrológico más gradual y más predecible para los organismos) sean más complejos que los del bajo Paraná.

La diversidad de los bosques fluviales está además relacionada con la importación y exportación de especies a través del flujo del río. Los deltas de los ríos suelen tener mayor riqueza y diversidad específica que los tramos altos (Burkart, 1957; Colonnello, 1995; Malvarez, 1997, 1999). Esto tendría su explicación en la vectorialidad con que la información genética fluye desde las cabeceras a la desembocadura de los ríos, y en que los ecosistemas de los deltas están sometidos a la influencia de varios regímenes de fluctuación hidrológica (TGCC, 1996; Neiff, 1997).

En otro sentido, debido a la alta tasa de cambio en las condiciones del ambiente de los bosques fluviales, no siempre regular, y a la amplitud de los nichos de la mayor parte de los organismos que allí viven, pueden esperarse una multiplicidad de ensambles específicos a lo largo de varias décadas. La diversidad alfa de plantas y animales puede resultar temporalmente muy alta o muy baja como consecuencia de las modificaciones en la oferta de hábitat de las planicies inundables. La mayor parte de la fauna de vertebrados visita o vive en estos bosques durante las crecientes extraordinarias, incluyendo a muchas especies de peces. Cuando se utilizan estos índices sin consignar la fase hidrológica en que fueron calculados, pueden ser artificialmente altos y estar enmascarando situaciones de tensión del sistema.

La distribución y abundancia de la fauna que vive en estos bosques se caracteriza porque la mayor parte de los organismos utiliza temporalmente otros paisajes. Sus migraciones se relacionan con el hidroperíodo y con las

modificaciones de la vegetación, resultantes de las fluctuaciones hidrológicas (Beltzer y Neiff, 1992).

Estructura de los bosques fluviales

La altura de los bosques varía entre 5 m (bosques de arroyos del sistema de Iberá, sobre turberas) a 15 ó 18 m en las islas del Paraguay próximas a Asunción. Los bosques maduros de aliso (*Tessaria integrifolia*) y de sauce (*Salix humboldtiana*) tienen 10 a 13 m de alto aguas debajo de la confluencia Paraguay-Paraná y sólo llegan a 5-8 m en los arroyos misioneros o en el valle de los ríos de la vertiente andina en los que predomina los suelos gruesos y el escurrimiento intermitente. El alto depende en mayor medida del tipo de suelo, especialmente de su estabilidad mecánica y de la magnitud de las inundaciones extraordinarias, que limitan la persistencia de aquellos árboles cuya arquitectura no esté geoméricamente equilibrada con las condiciones del flujo. En bosques fluviales del Amazonas se ha postulado una diferencia en la altura de los árboles en relación al tipo de suelos y a las características de los pulsos (Worbes, 1985 y 1997). En los ríos de la cuenca del Paraná esta relación es muy laxa, se da dentro de un entorno muy amplio, debido a dos razones principales: (1) los suelos se forman por la intercalación de capas sedimentarias, con intercalación de materiales finos y gruesos (Casco, com. Pers.) y (2) los árboles están adaptados para vivir en uno u otro tipo de suelos.

Pueden encontrarse entre uno y tres estratos de árboles; raramente cuatro. La mayoría de los bosques fluviales tienen uno o dos estratos de árboles, debido a que la mayoría de las especies que viven en estos bosques son fuertemente heliófilas y, por tanto, hay un estrato denso de individuos coetáneos. La repoblación con individuos de menor edad es poco común, excepto en los bosques de las islas más altas donde existe mayor número de especies, algunas de las cuales pueden germinar y crecer en media sombra. Puede haber hasta tres estratos de plantas herbáceas y arbustivas aunque,

con mayor frecuencia hay uno o ninguno, dependiendo de la frecuencia y duración de los períodos de inundación.

La densidad de árboles, en los bosques terrestres nativos, es indicadora de la capacidad de carga del sitio. En las planicies inundables, se relaciona con la frecuencia y duración de los flujos de nutrientes desde el curso del río, es decir, con las fases de inundación. La gran mayoría de poblaciones arbóreas en estos bosques pertenecen a especies con características de estrategias “r” que tienen densidades altas aún en la etapa de madurez. La densidad es muy variable entre los distintos tipos de bosques fluviales y aún para el mismo tipo de bosque creciendo en distintas condiciones de ambiente. Los alisales de *Tessaria integrifolia* del río Bermejo pueden tener hasta 10.000 árboles por hectárea, aunque lo más frecuente es que no pasen de 3.000 individuos por hectárea. Los bosques situados en la parte distal de la planicie inundable del Paraguay y Paraná tienen entre 300 y 500 árboles por hectárea. En los ríos y arroyos del Chaco Oriental los bosques maduros tienen entre 350 y 1000 árboles/ha (Neiff y Reboratti, 1986; Placci, 1995). La relación entre la densidad inicial (brinzales) y densidad final (bosques maduros) puede ser de 10:1 ó de 15:1 respectivamente (Neiff y Reboratti, 1989).

El diámetro de los árboles varía mucho al considerar los distintos bosques. Los árboles de mayor diámetro pueden tener algo más de un metro (planicie distal del Paraguay), en tanto los alisales y sauzales que crecen en las islas del curso fluvial pueden tener árboles de sólo 15-18 cm de DAP. En el valle de los ríos andinos y de las sierras de Córdoba, los sauces pueden llegar a los 60 cm de diámetro aunque más frecuentemente están por debajo de 30 cm de DAP. En los bosques ribereños del Chaco Oriental, los árboles tienen hasta 80 cm de diámetro, si bien los valores más frecuentes están en 30 cm de DAP.

Regeneración

La mayoría de los bosques tienen poblaciones coetáneas, con árboles de tamaño semejante. Esto se debe, a que la mayoría de las especies son heliófilas y a que las condiciones para el establecimiento se dan con baja frecuencia, debido a que se requiere un período prolongado sin inundación

para que puedan ocurrir la germinación y el crecimiento hasta alcanzar 2 m de altura. La mayor parte de los árboles permanecen fértiles durante la mayor parte del año con lo que aumenta la probabilidad de dispersar propágulo cuando la ocurrencia de condiciones favorables es poco predecible. Algunos se reproducen también por estacas, de cepas y a partir de raíces gemíferas, lo que les permite recuperarse rápidamente después de un disturbio (alta resiliencia). En los bosques fluviales el suelo pierde capacidad de soporte durante las inundaciones al embeberse. Los claros (gaps) se producen principalmente por el ablandamiento del suelo y por la acción erosiva del escurrimiento. El oleaje tiene efectos aditivos que determina la caída de muchos árboles.

Todas las especies que viven en las planicies inundables de los ríos están adaptadas a vivir en determinado rango de condiciones de inundación/sequía. Algunas especies, como *T. integrifolia*, tienen diferencias en su distribución, en tanto se analice el patrón de distribución de juveniles o en el paisaje regulado por pulsos. Los organismos que viven en estos bosques se adaptan de diferente modo a la variabilidad pulsátil. La mayoría de las adaptaciones corresponden a ajustes para vivir en suelo inundado, que les permite superar condiciones de anaerobiosis circunstancial o prolongada. Muy pocas adaptaciones se han acumulado en el proceso evolutivo para superar los períodos de bajantes extremas en que las plantas y los animales sufren las consecuencias directas e indirectas de la falta de agua. Es algo semejante a lo que ocurre en los ambientes terrestres, donde las plantas se han adaptado muy bien a las altas temperaturas (en tanto haya agua disponible) pero no a las heladas.

Tolerancia a la inmersión

La mayoría de las plantas, aún las mesófitas de los cultivos, pueden soportar la inundación del suelo por períodos de un mes o más, a condición que el agua no las cubra totalmente (Neiff *et. al.*, 2000). Algunas plantas, como *Cephalantus glabratus* (“cambará”) forma bosques densos o arbustales, en las islas del alto Paraguay, también pueden crecer asentadas sobre suelos turbosos. En la isla Yaciretá (río Paraná) permanecieron sumergidas durante siete meses con el llenado del embalse de Yaciretá. Las plantas estuvieron tapadas por una columna de agua de ocho metros hasta que, siete meses después, los suelos orgánicos se levantaron en la superficie del agua como islas de 10km de extensión. Veinte días después, las plantas rebrotaban de las cepas que emergían sobre el suelo. Algunas leñosas pueden ser totalmente sumergidas, sin daños mayores. Los ejemplares jóvenes de la palma *Copernicia alba* (cuenca Paraguay/Paraná) permanecen completamente cubiertos por el agua durante dos meses y luego crecen normalmente con la bajante de las aguas. En los bosques de los ríos del Chaco Oriental los renovales de muchas especies soportan dos meses de inmersión total sin daños en sus poblaciones. Los algarrobales y vinalares del río Pilcomayo y de los arroyos chaqueños, soportan períodos continuados de cinco meses de suelo inundado, con pocas bajas poblacionales. Los espinillares de *Acacia Caven* de la planicie inundable de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, pueden permanecer totalmente cubiertos por agua durante dos meses. Uno o dos meses después de quedar el suelo descubierto florecen profusamente y sus frutos tienen semillas viables. Los bosques maduros de *Tessaria integrifolia* y de *Salix humboldtiana* permanecieron el 40% del tiempo con el suelo cubierto de agua, en los bancos situados en la desembocadura del río Bermejo, en el período 1978-1984, con pocas bajas

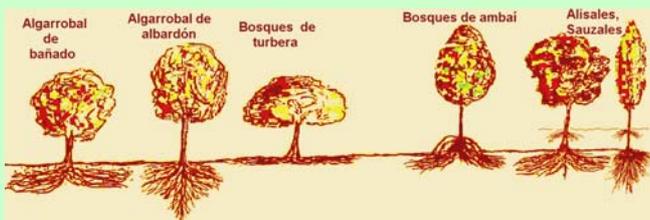


Fig. 11: Arquitectura de los árboles y características del ambiente en algunos bosques de la Cuenca del Paraná.

poblacionales. Sin embargo, otras especies (*Albizia poliantha*, *Croton urucurana*, *Cecropia pachystachia*, *Acacia caven*, *Ocotea suaveolens*) son menos tolerantes. En 1984, al final del prolongado período de El Niño, en el Bajo Paraguay, había muerto más del 45% de los árboles, como consecuencia de la inundación prolongada; especialmente los árboles más viejos (Neiff *et. al.*, 1985).

Incremento de aerénquima

La mayor parte de las maderas de los bosques fluviales son livianas, blancas, blandas, porosas y bastante flexibles. Esto se debe al escaso contenido de lignina y de compuestos fenólicos y a la presencia de tejido con cámaras de aire por el que circulan los gases desde los estomas de las hojas, y/o desde las raíces adventicias, y/o desde las lenticelas hasta las raíces de las plantas. Algunos árboles como *Cecropia pachystachia* (ambaí) tienen además, un canal aerenquimático central en los tallos, que recuerda a las lagunas aerenquimáticas de muchas plantas acuáticas herbáceas, formado por lisigenia de las células del felógeno.

El volumen de poros disminuye hacia la madurez, con lo que la translocación de gases desde y hacia las hojas es menos eficiente.

Desarrollo de lenticelas

En las plantas que viven en sitios inundables, la corteza generalmente es fina o, en caso que esté muy suberificada (como en *Salix humboldtiana*), presenta fisuras que facilitan el intercambio gaseoso.

La mayoría de las plantas, especialmente cuando jóvenes, tienen en la corteza pequeñas protuberancias de 1 a 4 mm conocidas como lenticelas, que son estomas transformados, compuestas por una cámara central formada por aerénquima conectado con el aerénquima del tallo, y un borde de consistencia semejante al suber formado por el llamado tejido de relleno, que tiene células redondeadas, con abundantes

meatos unidos radialmente y por los que circulan los gases. Las lenticelas son más visibles en la peridermis más fina de los árboles jóvenes. La mayoría de estos árboles tienen lenticelas, que comienzan a producir densas *cabelleras* de raíces adventicias en el tronco, en la zona próxima a la superficie.

Estas raíces de epidermis muy fina, con abundantes pelos absorbentes, de color blanco hasta rojizo, tienen como función acrecentar el intercambio gaseoso y evitar la hipoxia o anoxia de las raíces subterráneas. Son muy frecuentes en *Tessaria integrifolia*, *S. Humboldtiana*, *C. pachystachia* y una veintena de árboles que crecen en albardones e islas bajas. Estas raíces se desarrollan también en los árboles de los bosques fluviales del Amazonas (Fernandez Correa y Furch, 1992) y del Orinoco, donde se las encuentra en el 77% de las especies de árboles (Rosales, *op cit.*).

Morfología de raíces

Las raíces gruesas tienen función de conducción y de anclaje puesto que dan estabilidad.; su conformación en determinada especie, da cuenta de las propiedades mecánicas del sitio (Tabla 3, Fig. 11). Las finas tienen función preponderante de absorción y están localizadas donde encuentran condiciones óptimas durante más tiempo.

¹ El ángulo entre el tronco y las raíces vale 90° para raíces horizontales y 180° para raíces verticales.

El volumen y la organización de la rizósfera determina la permanencia de los árboles en los bosques fluviales. Durante la fase de sequías prolongadas aquellos árboles que tengan las raíces de absorción en los horizontes profundos del suelo podrán superar mejor el stress hídrico. Durante las inundaciones, la función de soporte de las raíces de anclaje resulta fundamental para que los árboles no sean derribados por el viento.

El alto de los árboles, la forma de la copa y el espaciamiento se relacionan con la geometría de la rizósfera, de manera análoga a lo que ocurre en los bosques de tierra firme.

Los sistemas radiculares de los bosques, indican las características del sitio, la capacidad de sustentación del

terreno, y la fisiología misma del bosque en cuanto a la captación y transporte de elementos (agua y nutrientes), ha tenido poca atención hasta hoy en comparación al carácter diagnóstico que se le asigna al espaciamiento de los árboles y a la coexistencia de una o más especies en el sitio.

En los bosques fluviales regulados por el régimen de pulsos, las fluctuaciones en la disponibilidad de agua en el suelo son generalmente más amplias que en aquellos de tierra firme y el análisis de la rizósfera permite inferir rápidamente varios aspectos:

- i) La posición y estratificación de las raíces de absorción, permiten conocer donde (horizonte del suelo) se da la mejor disponibilidad de humedad y de nutrientes; generalmente las plantas concentran sus raíces finas en este nivel. En los árboles que crecen en las barras (bancos) de arena, en el curso del río, las plantas desarrollan primeramente raíces profundas (hasta un metro) y luego crece el tallo. De esta manera sobreviven a las bajantes pronunciadas del río. En aquellos situados en la planicie distal al curso del río, por lo común el sistema de absorción está concentrado en los primeros 10 cm. En suelos arenosos, pobres en nutrientes, las raíces se concentran en los primeros 3 cm, por debajo de la hojarasca, para aprovechar los nutrientes que libera la materia orgánica en mineralización.

Tabla 3 Morfología del sistema radicular en distintos tipos de bosques fluviales.

Bosque	Ambiente tipo	Copa	Fuste	Raíces
Algarrobal de bañado (<i>Prosopis alba</i>) (<i>P. nigra</i>) Bosques dominados por una especie, con árboles coetáneos.	Bajos Submeridionales. Borde de “esteros” y “cañadas” con suelos alcalino salinos, arcillo-limosos, expansibles. Anegamiento frecuente, 3-6 meses/año.	Aparasolada, globosa, muy ramificada, con follaje poco denso, marcada renovación estacional. Alto total del árbol: < que 8 m.	Menor de 3 m, torcionado sobre el eje, DAP: 30-70 cm. Frecuentemente atacado por insectos minadores. Sección del tronco; deformada	Raíces de anclaje hasta 70 cm, entre 100° y 130° respecto del tronco ¹ . Distribución: semejante al contorno de la copa. Raíces de absorción: concentradas en los primeros 10-30 cm
Algarrobal de albardón (<i>Prosopis alba</i>) (<i>P. hassleri</i>) Bosques pluriespecíficos, dominados por una especie de <i>Prosopis</i> . El río Pilcomayo es el límite sur de <i>P. Hassleri</i> .	Abanico aluvial del Teuco-Bermejito. Suelos Areno-franco-limosos. Profundos. Buen drenaje. Inundación esporádica del suelo hasta 120 días en años hiperhúmedos	Globosa, densa. Ápice a 12-17m del suelo. Ramas primarias hasta terciarias en ángulo de 40-60° respecto del tronco. Follaje semideciduo	Recto, 4-7m. DAP: 40-130cm. Sección circular. Madera sana. Turno de corte: ≈40-60 años. Rollos lisos	Raíz pivotante llega a más de 5m de profundidad. Raíces secundarias a cuaternarias, en ángulo de 110° a 160° ¹ . Raíces de absorción hasta 3m de profundidad. Mayor concentración: 50- 120 cm.
Bosques de turbera tropical (<i>Nectandra falcifolia</i> ; <i>Cecropia pachystachia</i> ; <i>Sapium haematospermum</i> ; <i>Erithrina crista-galli</i>)	Arroyos interiores del Ibera, entre dos lagunas. Sobre histosoles, ácidos, (matriz orgánica laxa, de 3-4m de potencia), permanentemente embebido en agua. Anaeróbico	Aparasolada. Ápice a 6-8 m. Ramas primarias hasta terciarias casi horizontales, follaje denso, semideciduo.	Subcilíndrico, 1,5-3 m; DAP: 20-30 cm, ligeramente curvo, con frecuencia inclinado, de corteza lisa. Árboles adultos: ≈ 25-35 años.	Platiforme. Raíces de anclaje hasta 30cm de profundidad. Pobre sustentación física. Ausencia de raíz pivotante. Raíces de absorción concentradas en los primeros 10-20 cm.
Bosque de ambái (<i>Cecropia pachystachia</i> , <i>Croton urucurana</i> ; <i>Nectandra falcifolia</i> ; <i>Inga uruguensis</i> <i>Ocotea suaveolens</i> ; <i>Banara arguta</i> ; <i>Geoffroea striata</i> ; <i>Peltophorum vogelianum</i>)	Albardones del curso del Paraguay-Paraná y de derrames laterales al curso. Suelos con capas arenosas y limosas intercaladas, aluviales, actuales. Uno o más períodos anuales de suelo inundado.	Globosa, abierta. Ramas irregularmente dispuestas. Follaje perenne, excepto en inundaciones extraordinarias. Ápice a 12-15m.	Cilíndrico, regular, vertical de 3-7 m. DAP: 25-90 cm. Árboles adultos: ≈ 30-50 años. Maderas blandas a semiduras. Corteza generalmente fina y lisa.	Raíz pivotante puede o no estar. Raíces de anclaje llegan generalmente a un metro o algo más, en ángulo agudo. Raíces de absorción con mayor densidad en los primeros 50 cm.
Alisales / sauzales (<i>Tessaria integrifolia</i> ó <i>Salix humboldtiana</i>) Bosques constituidos por una sola especie arbórea, individuos coetáneos.	Barras en el curso e islas. Bancos formados por derrames laterales del curso, inundados con mucha frecuencia. Colonizan bancos desnudos de vegetación. La geomorfología determina su forma y extensión.	Ambas especies tienen árboles de forma semejante, árboles jóvenes: copa longilínea, ocupa ¾ de la altura (hasta 14 m). Adultos: copa globosa ocupa 1/3, alto: 12-14 m. Forma controlada por la densidad.	3-7 m. Adaptado al régimen de pulsos. Las inundaciones matan las ramas inferiores. DAP: 15-60 cm. Sección cilíndrica. Maderas muy livianas. Corteza lisa en aliso, rugosa en sauce.	Raíces de anclaje hasta dos metros, en ángulo agudo. Raíz pivotante de 2-3 m. En inundaciones prolongadas: mueren las raíces profundas y se desarrollan otras en la superficie del suelo. También tienen raíces adventicias en el agua, son temporarias.

ii) La expansión horizontal (desde el tallo) del sistema de absorción es un índice de la capacidad de carga del sitio, que varía según el tipo de suelos, y las características de los pulsos. El número de raicillas finas, su morfología, deformaciones, son una fuente de información inexplorada en estos bosques.

iii) La distribución, longitud y ángulo de las raíces de anclaje permiten conocer la resistencia mecánica del

suelo y también la intensidad de las inundaciones. La mayor parte de los árboles no mantienen raíces vivas por debajo del nivel de inundación permanente. Por lo común, las raíces más profundas mueren, y las necesidades funcionales son compensadas con el desarrollo de raíces adventicias en el agua, sobre el suelo.

iv) La distribución de las raíces puede dar indicios sobre los árboles mejor habilitados para la fase de inundación prolongada, o para las bajantes extremas, ya que cada especie responde distinto a la dinámica de pulsos hidrológicos. Es decir, que se puede obtener información sobre la competitividad de una especie dentro de un ensamble determinado; y también prever su suerte en el caso que, por obras hidráulicas se regulara el régimen fluvial.

v) En la parte distal de la planicie de inundación, de ríos como el Paraná, Paraguay y Uruguay los bosques están formados por árboles con copa de forma globosa, sobre suelos de arenas finas. La rizósfera generalmente no tiene eje pivotante y las raíces primarias se colocan en posición casi horizontal, concentrando más del 80% de las raíces de anclaje en los primeros 90 cm del suelo. Las raíces de absorción se concentran en los primeros 50 cm del suelo (Fig. 11).

En los albardones marginales de los ríos chaqueños, los árboles de los algarrobales (*Prosopis alba*, *Prosopis hassleri* en los derrames del Pilcomayo) tienen una profusa rizósfera que penetra en sedimentos limo-arenoso finos hasta 3 m de profundidad. Las raíces primarias tienen una inclinación dominante entre 130° y 160° respecto del eje del tronco. Las raíces de absorción se distribuyen en todo el perfil (Fig. 11). En los ríos interiores del Iberá, que unen dos lagunas, el suelo es turboso (Histosoles sápricos y hémicos), de 2,5-4 m de potencia, con menos de 50% de sedimentos minerales. Los árboles tienen toda su rizósfera concentrada en los primeros 30-50 cm del suelo, afectando forma de plato, con una expansión radial equivalente o mayor al vuelo de la copa (Fig. 11).

En las barras arenosas de la varzea, el flujo del agua puede tener más de $0,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, con lo que la erosión, sumada al ablandamiento del suelo por el agua y al efecto desestabilizador del viento, determinan que sólo aquellos árboles que poseen raíces tabulares (Fig. 11) se mantengan en pie. Especies como *Cecropia pachystachia*, *Croton urucurana*, *Nectandra falcifolia* y *Banara arguta*, creciendo en los bosques del Paraná y del Paraguay tienen con frecuencia estas raíces cuando crecen

en ambientes con restricciones de sustentación (baja capacidad de soporte).

En los suelos ubicados topográficamente más bajos la amplitud de las inundaciones puede ser de varios meses continuados (Neiff *et. al.*, 1985). En estos árboles se desarrollan raíces adventicias, (Fig. 11). Estas son raíces que absorben nutrientes y excretan metabolitos tóxicos, como se indica más adelante.

Desarrollo de neumatóforos

Al igual que en los manglares, algunos árboles como *C. pachystachia*, cuando viven en sitios sometidos a pulsos muy frecuentes, en los que el suelo queda cubierto con agua por menos de 20 cm, aparecen sobre el suelo unas raíces de geotropismo negativo, gruesas, de hasta 10 cm de largo, con epidermis muy fina rodeando al tejido aerenquimático que facilita el flujo de gases de los órganos subterráneos con el medio aéreo o acuático.

Redistribución de los órganos del cormo

Un ejemplo claro de los procesos de redistribución de órganos ocurre en *T. integrifolia*. En inundaciones extremas, se produce la muerte de las raíces inferiores del árbol, y la función de absorción la ejercen las raíces adventicias ya mencionadas. Cuando las fases de inundación producen gran aporte de sedimentos (como en los ríos Bermejo, y bajo Paraguay), pueden acumularse hasta 2 m de sedimentos sobre el suelo del bosque. Como consecuencia, mueren las raíces inferiores de la planta y se desarrollan raíces adventicias en el estrato próximo a la superficie del nuevo suelo. El cuello del vástago se desplaza hacia arriba, y se produce un crecimiento diferencial en longitud del tallo en el sector próximo al piso, con lo que la copa es llevada hacia arriba. El desplazamiento de la copa se complementa en las siguientes inundaciones, cuando las ramas inferiores son alcanzadas por el agua y mueren produciéndose un desrriame natural en la base de la copa (Neiff y Reboratti, 1989).

Relación entre el ambiente pulsátil y los flujos de materia y energía

Producción anual

Son muy poco conocidos los valores de producción anual de estos bosques. Los datos disponibles no incorporan la producción de raíces. Algunas estimaciones informan que los bosques de *Tessaria integrifolia* y de *Salix humboldtiana* del bajo Paraguay alcanzan las 100-150 $\text{tn}\cdot\text{ha}^{-1}$ de biomasa, con valores de productividad primaria neta de 15-24 $\text{tn}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ de materia seca.

La renovación anual de hojas fluctúa mucho entre años, en relación al régimen hidrológico, con valores de caída de 6 a 12 $\text{tn}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ de materia seca en bosques maduros, incorporando al escurrimiento 0,69 a 1,7 $\text{tn}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ de minerales (Neiff, 1990b).

En brinzales de aliso (*T. integrifolia*) menores de 2 m de alto, con 100.000 plantas. ha^{-1} , se calculó que la incorporación de hojas absindidas al flujo del río tenía valores de 0,9 a 1,6 $\text{tn}\cdot\text{ha}^{-1}$ durante la creciente de 1982 (Neiff, 1990b).

La producción de semillas es alta, en número, en la mayor parte de las especies que viven en los bosques fluviales. Sin embargo la mayoría de las plantas tienen semillas pequeñas y livianas por lo que la producción anual es del orden de 30-100 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Una excepción son los palmares y algarrobales que pueden producir 300-1400 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

En los bosques ribereños (raramente inundables) la producción orgánica ha sido escasamente estudiada. A diferencia de los bosques fluviales, los flujos de energía y materiales tienen sentido vertical predominante; condicionados por variables climáticas y de sitio, locales.

En los bosques fluviales la producción depende, como se dijo, de flujos horizontales, y una característica peculiar es que gran parte de la materia orgánica producida es exportada al flujo del río, verde (hojas absindidas en las inundaciones) seca (lavado de la hojarasca) o como materia particulada (gruesa, fina y coloidal). Esta oferta permanente de materia orgánica al río ha permitido el desarrollo de complejas mallas tróficas basadas en el aprovechamiento de los detritos vegetales. En el

sistema Paraguay-Paraná el 60% de la biomasa de peces corresponde a peces detritívoros.

Descomposición

Se conoce que el proceso de desintegración de la materia orgánica es más rápido en ambientes con mayor conexión al río, probablemente en relación a una mejor disponibilidad de oxígeno disuelto en el agua (Neiff, 1990a). En general, las poblaciones vegetales que crecen en sitios próximos al curso tienen tejidos blandos, con relación carbono/nitrógeno más baja que en los de aguas estancadas.

La hojarasca de *Tessaria integrifolia* en bosques del curso del río Paraná, se descompone en un 50% en sólo 20 días y son necesarios 88 días para que se descomponga el 95% del material, cuando se encuentra sumergida en el agua (Neiff y Poi de Neiff, 1990).

En los palmares de *Copernicia alba* situados en la planicie distal del Paraná, a 5 km del curso principal, el tiempo necesario para que se descomponga el 50% de la hojarasca fue de 95 a 112 días y de 364-483 días para la descomposición del 95% del total, en diferentes sitios (Casco y Poi de Neiff, inédito). Estos valores, marcadamente más grandes que los encontrados en el bosque de aliso en el curso del río, son todavía breves si se los compara con las estimaciones disponibles para los bosques del Chaco Oriental, en los que se estimó en 173 días para la descomposición del 50% de la broza y en 750 días para descomponer el 95% del material incubado (Vallejos y Neiff, 1993).

La velocidad de descomposición de la broza tiene relación directa con el hidroperíodo, resultando muy lento durante la limnofase (Bruquetas de Zozaya y Neiff, 1991). Brinson (1977), encontró que la tasa de descomposición en broza de origen terrestre, aumenta según el grado de humectación (duración del período de anegamiento del suelo).

El proceso de descomposición es más rápido en los primeros veinte días y se relaciona con el lixiviado (*leaching*) de nutrientes y otras sustancias lábiles,

solubles en agua, que integran la broza ([Neiff y Poi de Neiff](#), 1990; 1990; [Magee](#), 1993). En estos bosques fluviales los invertebrados asociados a la hojarasca durante el proceso de descomposición tienen claras diferencias con lo que ocurre en ríos templados de montaña. No existen insectos partidores de hojas y predominan los organismos colectores filtradores y predadores ([Neiff y Poi de Neiff](#), 1990; [Poi de Neiff](#), 1991; Casco y Poi de Neiff, inédito). En experiencias realizadas en el curso del Paraná, utilizando bolsas con broza suspendida, se encontró entre 21 y 46 invertebrados por gramo de broza de *Salix humboldtiana* y de *Tessaria integrifolia* respectivamente ([Poi de Neiff](#), 1991), lo que indica que la colonización de la broza por los macroheterótrofos es muy rápida y favorable para la descomposición de la hojarasca.

Flujos biogeoquímicos en los bosques fluviales

En los bosques de tierra firme y en los lagos, los flujos (agua, nutrientes, organismos) son predominantemente verticales; en los bosques fluviales adquieren importancia los flujos horizontales desde y hacia el curso del río. Esta característica, tanto más marcada cuanto más conectados se encuentren los bosques a la dinámica de inundaciones.

Se conoce poco sobre el tema para los grandes ríos de Sudamérica, como para ensayar un balance de masas entre los bosques fluviales y el curso fluvial. Algunas características de la vegetación y aspectos del funcionamiento de los suelos inundables pueden impulsar futuras investigaciones.

Estos bosques tienen mecanismos muy eficientes para la captura y utilización de nutrientes ([Herrera](#), 1985; [Furch](#), 1997; [Barrios y Herrera](#), 1994) que permiten a las plantas crecer también en los períodos limitantes de inundación ([Neiff y Reboratti](#), 1989; [Neiff et. al.](#) en preparación). Y, es posible que los árboles no tengan severas limitaciones de nutrientes, a juzgar por los resultados obtenidos por [Ferreira](#) (1997), que no encontró diferencias en la diversidad específica en forestas inundables de "aguas negras" (suelo pobre en nutrientes) respecto de aquellas que crecían en suelos de "aguas blancas" (con mayor disponibilidad de nutrientes). En cierta medida resulta lógico, teniendo en cuenta que la mayor parte de los árboles que viven en estas planicies inundables tienen

mecanismos de compensación a nivel de la distribución y abundancia de las raíces. Sin embargo, la distribución de los bosques fluviales en la planicie de los ríos Paraguay y Paraná indican que los bosques de aliso (*T. integrifolia*) y los de sauce (*S. humboldtiana*) se encuentran en sitios más bajos del gradiente topográfico, con frecuente conexión al flujo lateral desde el curso a la planicie y viceversa. Los bosques de palma (*Copernicia alba*) están en la planicie distal (externa) del río donde el encharcamiento del suelo se relaciona principalmente con la estacionalidad de las lluvias locales y, secundariamente con los desbordes fluviales, que llegan con menor frecuencia y duración que en el caso anterior. Los bosques fluviales con varias especies (*Nectandra falcifolia*, *Albizia polyantha*, *Banara arguta*, *Cecropia pachystachia* y otras), ocupan sitios con una conectividad intermedia.

En estos bosques los árboles dependen en gran medida de los flujos horizontales de agua con nutrientes, porque los materiales parentales del suelo son sedimentos muy lavados y poco edafizados localmente.

Hay un mayor número de leguminosas en dirección transversal al eje del río y en sitios con menor escurrimiento del agua. Posiblemente se vean favorecidas aquellas plantas que tienen microorganismos fijadores de nitrógeno.

Investigaciones realizadas con la vegetación acuática que crece en la parte baja del gradiente topográfico de estas planicies indican que el nitrógeno es el nutriente limitante y que el crecimiento de determinada planta es diferente según el grado de conectividad con el flujo del río ([Carignan y Neiff](#), 1992; [Carignan et al.](#), 1994; [Neiff et. al.](#), 2001).

Una de las mayores diferencias entre la fase de suelo inundado y la de suelo descubierto, se encuentra a nivel del flujo y transformaciones del nitrógeno en suelos y aguas de las planicies inundadas, que ha motivado una selección de aquellas bioformas vegetales mejor adaptadas para captar eficazmente el nitrógeno, por sí mismas o a través de organismos simbiotes.

Los procesos de nitrificación y denitrificación se producen alternadamente en un mismo sitio en relación a la disponibilidad de oxígeno y al pH del agua intersticial del suelo que tienen valores muy dinámicos en relación a la entrada y salida de agua durante una inundación. Las ecuaciones químicas incluyen la transferencia y captura de gases como se

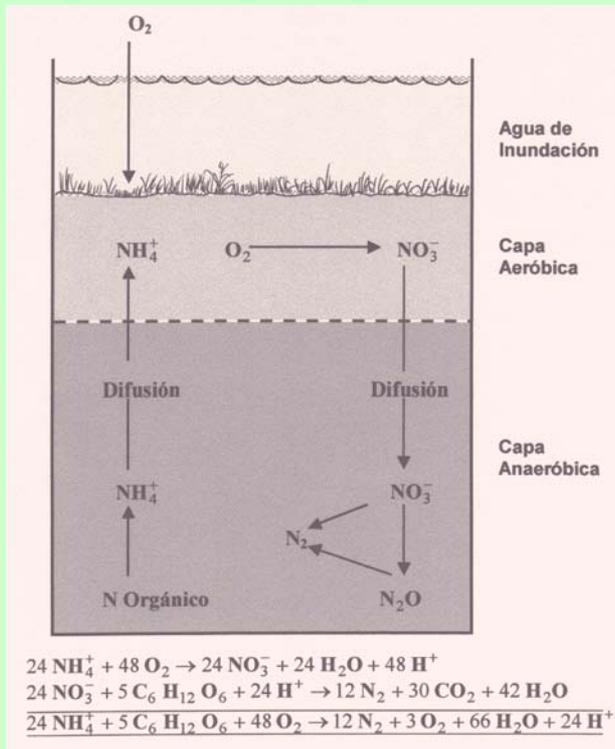


Fig. 12: Nitrificación-denitrificación en suelos inundados. El esquema indica las transformaciones del nitrógeno y que dan lugar a la ganancia o exportación de nitrógeno. Ambos procesos están estrechamente vinculados a la alternancia de suelo seco e inundado por las fluctuaciones hidrológicas del río.

representa en la (Fig. 12). Esto ocurre en períodos cortos de pocos días.

Desde el punto de vista energético, los bosques, y la vegetación de la planicie inundable en general, pueden ser considerados como una enorme *resistencia* interpuesta en el pasaje del agua, que retarda la exportación de minerales desde el continente al mar. Los bosques de aliso disminuyen a la décima parte la velocidad del escurrimiento del agua a través del bosque (Depettris *et al.*, 1992) con lo que disminuyen la capacidad erosiva del flujo y favorecen la infiltración en el suelo. El componente arbóreo produce más del 90% de la materia orgánica acumulada en el sistema, una parte de la cual (10-20%) es transferida anualmente al flujo del río. Dentro de esta cantidad, el porcentaje de materia orgánica que es

transportada como particulada y como disuelta puede tener magnitudes semejantes. Sin embargo, depende del tiempo de residencia del agua en el piso del bosque, de la pendiente del terreno y del oxígeno disuelto en el agua. Las hojas caídas anualmente contienen 11-14% de minerales (cenizas) con lo que, anualmente se incorporan a la superficie del suelo y finalmente al agua durante las inundaciones entre 0,69 y 1,00 $\text{tn}\cdot\text{ha}^{-1}$ de minerales con aporte de potasio del 12 al 16% y de 3-16% de calcio (Neiff, 1990b).

Perspectivas de aprovechamiento de los bosques fluviales

Varios aspectos llevan a pensar en el aprovechamiento económico de estos bosques (Neiff *et al.*, 1985 y 1988; Neiff y Patiño, 1990):

- i) Su producción es comparable a la de las forestas de tierra firme
- ii) Gran parte del *capital madera* se pierde cuando ocurren inundaciones de gran intensidad y duración (como las de 1981-83 y 1997-98) debido a que gran parte de los árboles no toleran condiciones extremas de inundación.
- iii) La inundación extraordinaria de 1981-83 habría producido en el tramo argentino del río Paraguay, la mortandad de árboles con un valor madera equivalente a casi dos millones de pesos, lo que hubiera podido ser convertido en tablas, tableros aglomerados, pasta de celulosa y otros usos, por un valor aproximado de 8 millones de pesos.
- iv) Sería posible planificar al menos dos tipos de aprovechamientos: Utilización de madera sólida para usos que requieren gran calidad, tal como fabricación de muebles, debobinado, y otros. Debe contemplarse el aprovechamiento de especies cuyos árboles tienen turno de corte $\cong 40$ años (*Peltophorum vogelianum*; *Banara arguta*; *Ocotea suaveolens*, *Genipa americana*; *Albizia polyantha*, *Nectandra falcifolia*).

- v) Aprovechamiento en industrias que no requieren maderas de gran calidad, de tallas mayores, sino de gran volumen de madera, tales como la fabricación de pasta celulósica y los tableros aglomerados. Algunas especies (*Tessaria integrifolia*; *Salix humboldtiana*; *Cecropia pachystachia*; *Croton urucurana*) tienen un turno de corte de 5 a 8 años (Neff y Reboratti, 1989; Neff y Patiño, 1990).

En el caso de los bosques de turno de corta más largo ($\cong 40$ años) no se dispone de información para realizar un manejo sustentable (modalidad, periodicidad e intensidad de las cosechas). Para los bosques de turno de corte rápido, se cuenta con experiencias de recuperación de las masas a partir de tala rasa. Las mismas indican que esta modalidad de extracción no produciría impactos ecológicos graves en tanto se apliquen técnicas adecuadas (Neff y Patiño, 1990). Es aconsejable dejar tocones de 20-40cm para favorecer el rebrote, realizar la cosecha al menos un mes después de la inundación del suelo y asegurarse que la corta ocurra tres meses antes de la próxima inundación, ya que si los tocones permanecen completamente sumergidos puede afectar severamente el rebrote. Sin embargo, estas plantas pueden recolonizar a partir de semillas. El raleo debería usarse únicamente si se pretende árboles de mayor volumen pero este tipo de intervención no asegura el repoblamiento porque estas especies son fuertemente heliófilas.

El principal impedimento para el aprovechamiento maderero de los bosques fluviales se encuentra en las dificultades de acceso al recurso. La mayor parte se encuentra a lo largo de los ríos y cursos secundarios de las planicies inundables, lo que representa una distancia considerable entre el área de producción y los establecimientos industriales. Esto requeriría de un sistema muy diferente de operaciones, sin descartar la utilización de aserraderos flotantes para el tratamiento primario de los rollos.

Problemas de muy difícil solución se presentan para el aprovechamiento de los bosques que se encuentran dentro de las islas del curso y dentro de la planicie, debido a que el terreno tiene numerosos bañados y lagunas que circundan a los bosques y que no pueden ser cruzados sin una cadena de

vehículos anfibios, que demandarían inversiones muy superiores al rendimiento que se pueda obtener.

El aprovechamiento tropieza también con el problema de transportar la madera desde el área de producción hasta las industrias. En general son maderas livianas a semi-pesadas, de baja a media densidad. Esto implica un elevado costo de transporte, que podría disminuir el valor final de la madera puesta en fábrica. Si la industria se encuentra a más de 100 km, los costos de extracción, de carga y de transporte, harían poco eficiente la utilización de los bosques.

Otro problema a resolver es la variabilidad hidrológica del río que condiciona no sólo el movimiento de maquinarias, sino también las operaciones de extracción, acopio y transporte. Como fue comentado, en un período de aguas altas extraordinarias como el que se dio entre 1978 y 1983, el río puede permanecer más de dos mil días inundando el piso de los bosques, lo que determina inviabilidad del aprovechamiento y necesidad de proyectar la utilización de otros recursos del río que permitan la supervivencia de los pobladores en estos períodos (Neff y Patiño, 1990).

Los aspectos comentados permiten aseverar que el río, y sus bosques fluviales, constituyen un sistema con muy baja viabilidad para la explotación económica en razón de:

- i) Baja accesibilidad del recurso
- ii) Gran variabilidad en el tiempo y en el espacio
- iii) Necesidad de grandes inversiones y de sistemas no convencionales de laboreo, adecuados a la variabilidad hidrológica.
- iv) Bajo valor agregado (por unidad de superficie y por unidad de producto) de las maderas que pueden extraerse, en comparación con los rendimientos obtenibles en "tierra firme".

Conservación

En términos generales, los bosques fluviales de la Cuenca del Plata han sido menos afectados por las actividades extractivas, en comparación con los bosques nativos de tierra firme. Esto se debe a las razones antes mencionadas, más que a las decisiones conservacionistas. La utilización que realizan desde tiempos ancestrales los nativos del río, en nada afecta la estabilidad de estos bosques, que son un recurso múltiple para su pervivencia ([Neiff *et. al.*, 1988](#)). La capacidad de recuperación es siempre mayor que la utilización que puedan ellos hacer por medios de poca tecnificación.

El uso de los bosques fluviales como sitios para campamento por parte de pescadores, ha producido daños localizados (por fuego, extracción de madera, apertura de caminos, vertido de basura) y fáciles de revertir. Los mismos pescadores suelen hacerlo porque tienen necesidad de continuar utilizando el recurso.

El uso del fuego, durante los períodos muy secos, ha producido incendios del bosque en algunos sectores. El conocimiento actual nos hace suponer la necesidad de prevenir y controlar los incendios intencionales, especialmente por el impacto de los mismos sobre las poblaciones animales. Se requieren estudios focalizados en la tasa de recuperación de la vegetación, la afectación del banco de semillas y otros aspectos que permitan evaluar mejor el impacto del fuego.

Las acciones antrópicas de mayor incidencia sobre la estabilidad de los bosques fluviales no son las directas, sino las que producen la modificación del régimen del río (embalses, canalizaciones, viaductos). No es posible generalizar respecto de los impactos producidos por estos disturbios especialmente porque, paralelamente a la realización de obras hidráulicas, han ocurrido perturbaciones de intensidad y duración muy grande como lo es la modificación del régimen hidrológico por causa del cambio climático que se está registrando desde 1970 ([García y Vargas, 1998](#); [Tucci y Clarke, 1999](#)).

En los ecosistemas terrestres es posible delimitar reservas o parques, en tanto las áreas a proteger comprendan los paisajes más conspicuos y tengan determinado tamaño mínimo para asegurar la oferta de hábitat para las especies comprendidas en el sistema que se pretende preservar. Existen

diferentes criterios para dimensionar estas reservas. Puede usarse como indicador el radio de desplazamiento del mamífero de mayor movilidad con lo que se supone que se engloba gran parte de la diversidad animal y vegetal. Este criterio pretende lograr que la parcela seleccionada se mantenga con pocos cambios y que los mismos sean producto de variables no antrópicas.

En los ríos cualquier delimitación de un sector o tramo de la planicie inundable con fines de preservarlo, no pasa de ser una buena intención, porque la movilidad de los animales y plantas es mucho mayor que en los sistemas de tierra firme. Cualquier medio de aislamiento de nuestra reserva atentaría con la esencia del funcionamiento del sistema natural. Hay mamíferos que tienen desplazamiento de cientos de kilómetros durante las inundaciones. De hecho, los bosques son un recurso de hábitat que condiciona la vida de muchas poblaciones de peces (frutos, semillas, detritos), especialmente durante el período de suelo inundado. Peces y pájaros tienen migraciones superiores a los 1.000 km. Las semillas de los árboles si bien pueden estar en el suelo, en el mismo sitio, lo más frecuente es que vengan con los sedimentos que acarrea el río desde sitios muy distantes, tal como se evidencia en la forma de los bosques de aliso y de sauce que colonizan las islas y bancos. Los suelos se forman con materiales erosionados, transportados y modificados a lo largo de miles de kilómetros. Las sucesivas capas de sedimentos entierran las semillas producidas en el sitio y aportan otras que pueden haberse originado en áreas muy distantes.

En ríos con alta carga sedimentaria pueden producirse cambios de cauce (como en el Pilcomayo y el Bermejo) que pueden tornar ociosa la delimitación de áreas fijas de conservación.

El clima local tiene alguna influencia sobre los ciclos biológicos de muchas plantas y animales, pero su distribución y abundancia están fuertemente condicionadas por la variabilidad hidrológica. Estos cambios hidrológicos son consecuencia de eventos

meteorológicos tan distantes como la cordillera de los Andes o el Pantanal de Mato Grosso.

En la escala local podrían establecerse restricciones del uso, limitando la extracción de madera, la cacería y medidas para el ordenamiento del turismo. Pero las medidas de conservación más significativas deben estar direccionadas a controlar los procesos que pueden generarse a nivel de la cuenca como erosión, modificaciones en el régimen de pulsos y contaminación.

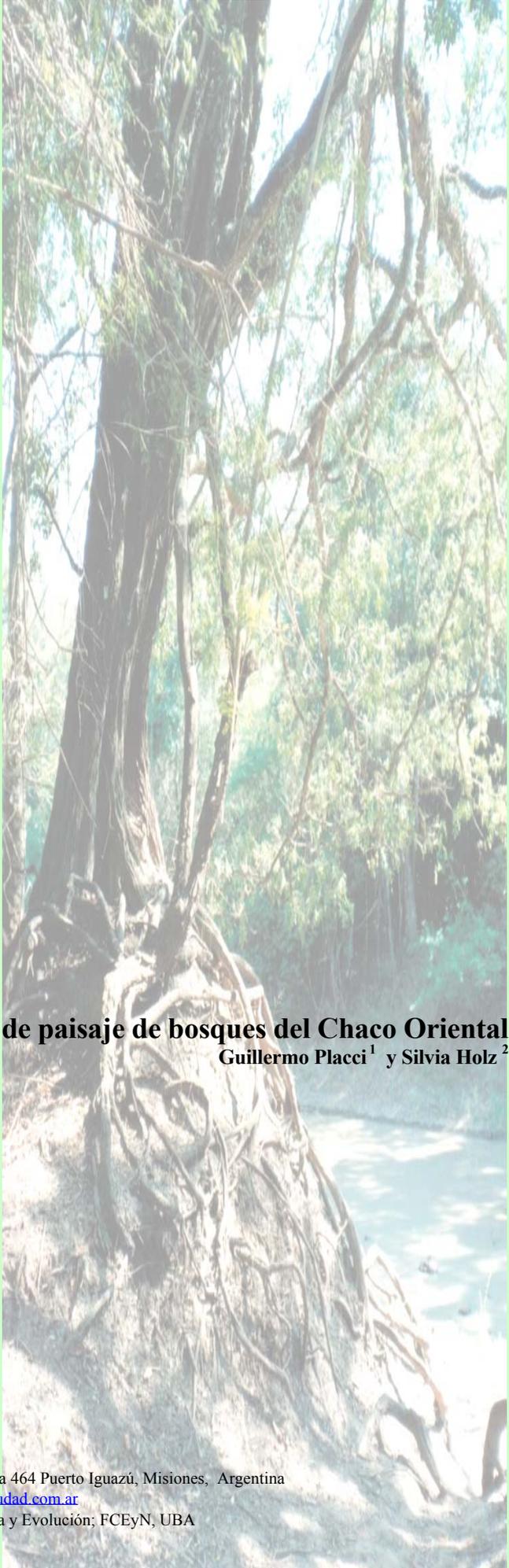
Bibliografía

- ADIS, J.; K. FURCH y U. IRMLER. 1979. Litter production of Central Amazonian black water inundation forest. *Trop. Ecol.*, 20 : 236-245.
- ARAUJO LIMA, C. y M. GOULDING. 1998. Os frutos do tambaqui. Ed. Soc.Civil Mamirauá, Brasilia. 1-186.
- ARAUJO LIMA, C.; GOULDING, M.; FORSBERG, B.; VICTORIA, R. y L. MARTINELLI. 1998. The economic value of the amazonian flooded forest from a fisheries perspective. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 2177-2179.
- BARRIOS, E y R HERRERA. 1994. Nitrogen cycling in a Venezuelan tropical seasonally flooded forest: soil nitrogen mineralization and nitrification. *J. Trop. Ecol.*, 10, 399-416.
- BELTZER, A. Y J.J. NEIFF. 1992. Distribución de las aves en el valle del río Paraná. Relación con el régimen pulsátil y la vegetación. *Ambiente Subtropical* 2: 77-102.
- BRAVO, P. S. KOWALEWSKI, M.M. y G.E. ZUNINO. 1995. Dispersión y germinación de semillas de *Ficus monckii* por el mono aullador negro (*Alouatta caraya*). *Bol. Primatol. Latinoamer.* 5: 25-27
- BRICEÑO, E.; L. BALBAS y J.A. BLANCO. 1997. Bosques ribereños del bajo Caura con características sobre sus suelos y fauna. En *Ecología de la cuenca del Río Caura. II. Estudios específicos.* (O. Huber and J. Rosales, eds) pp. 259-289. *Scientia Guaiana* N° 7. Venezuela: Ediciones Tamandúa.
- BRINSON, M.K. 1977. Decomposition and nutrient exchange of litter in an aluvial swamp forest. *Ecology* 58: 601-609.
- BRUQUETAS, I. y J.J. NEIFF. 1991. Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. litter in Chaco cattail swamp (Argentina). *Aquatic Botany* 40: 185-193.
- BURKART, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del delta del río Paraná. *Darwiniana*, 11: 457-561
- CABRERA, A.L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 4.-1-65
- CABRERA, A.L. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Rec. Mus. de Cien.Nat. de la Ciudad Eva Perón.*, 8 (nueva serie), Botánica 33: 87-168.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2° ed. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería.* ACME, B.Aires. 1-85
- CARIGNAN, R. and J.J. NEIFF. 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry* 17: 85-121.
- CARIGNAN, R.; J.J. NEIFF y D. PLANAS. 1994. Limitation of water hyacinth by nitrogen in subtropical lakes of the Paraná floodplain (Argentina). *Limnol. Oceanogr.*, 39 : 439-443.
- COLONNELLO, G. 1991. Observaciones fenológicas y producción de hojarasca en un bosque inundable (Várzea) del Río Orinoco, Venezuela. *Interciencia*, 16: 202-208.
- COLONNELLO, G. 1993. Physiographic and ecological aspects of the venezuelan Orinoco Basin. *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments* (ed. by Barthlott, W., Naumann, C. M., Schmidt-Loske, K., & K.-L. Schuchmann): Results of the Annual Meeting of the German Society for Tropical Ecology, held at Bonn, February 13-16, 1992.- Bonn (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig).
- COLONNELLO, G. 1995. La vegetación acuática del delta del río Orinoco (Venezuela) Composición florística y aspectos ecológicos (I). *Memoria Soc. de Cien. Natur. La Salle*, Tomo LV (144): 3-34.

- COTTAM, G. y J.T. CURTIS. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37: 451-460.
- DEPETTRIS, C.; O. ORFEO y J.J. NEIFF. 1992. Atenuación del escurrimiento fluvial por bosques de "aliso". *Ambiente Subtropical* 2: 33-43.
- FERNANDES CORREA, A. and B. Furch. 1992. Investigations on the tolerance of several trees to submergence in blackwater (Igapó) and whitewater (Várzea) inundation forests near Manaus, Central Amazonia. *Amazoniana* 12: 71-84.
- FRANCESCHI, E.A. y J.P. LEWIS. 1979. Notas sobre la vegetación del valle santafecino del río Paraná (República Argentina). *Ecosur* 6: 55-82.
- FRANGI, J.L. y A.E. LUGO. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecol. Mon.* 55 : 351-369.
- FURCH, K. 1997. Chemistry of Várzea and Igapó soils and nutrient inventory of their floodplain forests. Pp. 47-67. In: W. Junk (ed.): *The Central Amazon Floodplain: ecology of a pulsing system*. Ecological Studies N° 126. Springer-Verlag, Germany.
- GARCIA, N.O. y W.M. VARGAS, 1998. The Temporal Climatic Variability in the Río De La Plata Basin Displayed by the River Discharges. *Climatic Change* 38 : 359-379. Kluwer Academic Publishers.
- HERRERA, R. 1985. Nutrient cycling in Amazonian forests. Pp. 95-105. In: G. Prance and T. Lovejoy (eds.): *Amazonia, Key Environments*. UK: IUCN. Pergamon Press.
- HUECK, K. 1972. *As florestas da América do Sul*. Editora Polígono, S.P., Brasil, 1-466.
- KLINGE, H.; K. FURCH; E. HARMS y J. REVILLA. 1983. Foliar nutrients levels of native tree species from Central Amazonia. 1 – Inundation forests. *Amazoniana* 8: 19-45.
- KUBITZKI, K. and A. ZIBURSKI. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26 : 30-43.
- LASSO, C.A.; A. MACHADO ALLISON y R. PEREZ HERNANDEZ. 1989. Consideraciones zoogeográficas de los peces de la Gran Sabana (Alto Caroni) Venezuela, y sus relaciones con las cuencas vecinas. *Mem.Soc.Cien.Nat. La Salle, L* (133-134): 109-129
- MAC-GARIGAL, K. 1995. *Fragstats: Spatial Pattern Analysis. Program for Quantifying Landscape Structure*. USDA/Forest Serv. PNW-GTR-351.
- MACHADO ALLISON, A.; C. LASSO y R. ROYERO LEON. 1993. Inventario preliminar y aspectos ecológicos de los peces de los ríos Aguaro y Guariquito (Parque Nacional), Estado Guarico, Venezuela. *Mem. Soc. Cien.Nat. La Salle* 3: 35-80
- MAGEE, P.A. 1993. Detrital accumulation and processing in wetlands. En: *Waterfowl management handbook*. U.S.Fish & Wildlife Service: 1-7.
- MALVAREZ, A I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Ph.D. Tesis, Univ. of Buenos Aires. 1-167.
- MALVAREZ, AI. 1999. El Delta del río Paraná como mosaico de humedales. Pp. 35-54. En: Malvarez, A.I. (Ed.): *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. MAB-UNESCO, Uruguay, 224 p.
- MATTEUCCI, S.D. y A. COLMA. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. *OEA, Serie Biol. Monogr.* 22:168 p.
- MORELLO, J. H., 1984. Perfil Ecologico de Sudamerica ICI (Instituto de Cooperación Iberoamericana) Barcelona 93p.
- MORELLO, J. H. 1949, J. H. 1949. Las comunidades vegetales de las islas cercanas al puerto de Rosario. Tesis doctoral, Univ. Nac. La Plata. 140 p

- NEIFF, J.J. y A. POI de NEIFF. 1990. Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* in the Paraná river floodplain. *Hydrobiología* 203: 45-52.
- NEIFF, J.J. y E.R. VALLEJOS. 1993. Descomposición de la hojarasca en un bosque nativo y en una plantación de *Grevillea robusta* del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 3: 69-86.
- NEIFF, J.J. y H.J. REBORATTI. 1989. Estructura y dinámica de bosques de *Tessaria integrifolia*. II: análisis del crecimiento y productividad. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 26 : 39-43.
- NEIFF, J.J. 1986. Las grandes unidades de vegetación y ambiente insular del río Paraná en el tramo Candelaria-Itá Ibaté. *Rev. Cienc. Nat. Litoral* 17 : 7-30.
- NEIFF, J.J. 1990a. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15: 424-441.
- NEIFF, J.J. 1990b. Aspects of primary productivity in the lower Paraná and Paraguay riverine system. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 77-113.
- NEIFF, J.J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 167-180.
- NEIFF, J.J. 1997. Aspectos conceptuales para la evaluación ambiental de tierras húmedas continentales de América del Sur. *Anais do VIII Seminar. Regional de Ecología. UFSCAR (Brasil), Vol. VIII: 1-18.*
- NEIFF, J.J. 1999. El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. Pp. 97-145. En: Malvarez, A I y P Kandus (eds.): *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos. ORCYT-MAB (UNESCO) 224 p.*
- NEIFF, J.J. y C.A. Patiño. 1990. Plan de desarrollo de áreas anegables e inundables del Chaco Oriental. *Revista Medio Ambiente y Urbanización*, 30 : 94-107.P
- NEIFF, J.J., E.M. MENDIONDO y C.A. DEPETTRIS. 2000. ENSO Floods on River Ecosystems: Catastrophes or Myths?, In: F. Toenmsmann & M. Koch (eds.) "River Flood Defence", *Kassel Reports of Hydraulic Engineering*, No. 9/2000, Kassel, Herkules Verlag, Vol. I, Section F: Flood Risk, Floodplain and Floodplain Management, p. F 141 - F 152.
- NEIFF, J.J.; H.J. REBORATTI y N.T. ROBERTO. 1988. *Agropecuaria*, 54: 19-23. Alternativas de manejo y aprovechamiento de alisales nativos y probabilidades de implantación de cultivares de *Tessaria integrifolia* en condiciones de tierra firme.
- NEIFF, J.J.; A.S.G. POI de NEIFF y S. CASCO. 2001. The effect of extreme floods on *Eichhornia crassipes* growth in Paraná River floodplain lakes. *Acta Limnol. Brasiliensia*.
- NEIFF, J.J., IRIONDO, M.H. and CARIGNAN, R., 1994. Large tropical south american wetlands: an overview. Pp. 156-165. In: LINK, G.L. and NAIMAN, R.J. (eds.): *The Ecology and Management of Aquatic-terrestrial Ecotones*. Proceedings book, Univ. of Washington. 225 p
- NEIFF, JJ. 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. En: *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. V 2. Gopal, W.; J. Junk y J. A. Davis (Eds.). Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 60 p
- ORFEO, O., 1996. Geomorfología del sistema fluvial Paraguay-Paraná en el área de su confluencia. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Buenos Aires, *Actas* 4: 131-147.
- ORFEO, O. and J. STEVAUX (en prensa). Hydraulic and morphologic characteristics of middle and upper reaches of the Paraná River (Argentina and Brazil). *Geomorphology*. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- PLACCI, L.G. 1994. Estructura y funcionamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en

- bosques del Este de Formosa. Tesis Doctoral. Univ. Nac. de La Plata, Argentina. 220 p.
- POI de NEIFF, A. 1991. Descomposición y colonización del detrito de distintas especies de plantas en ambientes inundables del río Paraná. *Biología Acuática* 15 (2): 158-159.
- PRADO, D.E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South América?. II. A redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48: 615-628.
- RAGONESE, A.E. y J.C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Argentina de Bot.*, 11 (Supl. 1): 133-160.
- REBORATTI, H.J. y J.J. NEIFF. 1987. Distribución de los alisales de *Tessaria integrifolia* (Ruiz et Pavon) en los grandes ríos de la Cuenca del Plata. *Rev. Soc. Arg. Bot.* 25: 25-42.
- REBORATTI, H.J.; J.J. NEIFF y M. ROMANO. 1987. Estructura de los alisales de *Tessaria integrifolia*. I. Análisis poblacional de rodales típicos. *Rev. Asoc. Nat. Litoral* 18 : 77-83.
- ROSALES, J. (en prensa). Bosques de galería. En *Diversidad Biológica de Venezuela* (M. Aguilera, A. Azocar y Gonzalez Jimenez eds.). CONICIT y Fundación Polar, Caracas.
- ROSALES, J. 1996. Los bosques ribereños. Pp. 66-69. In: J. Rosales and O. Huber (eds.): *Ecología de la Cuenca del Río Caura*. Tomo I. Caracterización General. *Scientia Guaianae* N° 6. Venezuela: Ediciones Tamandúa.
- ROSALES, J.; C. KNAB-VISPO y G. RODRIGUEZ. 1997. Los bosques ribereños del bajo Caura entre el Salto Para y Los Raudales de La Mura: su clasificación e importancia en la cultura Ye'kwana. Pp. 171-213. En: J. Rosales y O. Huber (eds.): *Ecología de la Cuenca del Río Caura*, Tomo II. Estudios Específicos. *Scientia Guaianae* N° 7. Venezuela: Ediciones Tamandúa.
- SALO, J. 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphical data. *Ann. Zool. Fennici* 24: 203-211.
- SCHNACK, J.A.; F. DE FRANCESCO; C. GALLIARI; J.J. NEIFF; N. OLDANI; E. SCHNACK Y G. SPINELLI, 1995. Estudios ambientales regionales para el proyecto de control de inundaciones. Informe Final. Minist. del Interior (SUPCE), Buenos Aires, 149 p.
- TESKEY, R.O. Y T.M. Hinckley. 1977. Impact of water level changes on woody riparian and wetland communities. Vol. I: plant and soil responses to flooding. Biological Services Program. FWS/OBS-77/58. U.S. Department of the Interior. Fish and Wildlife Service. 30 p.
- TGCC. 1996. Vegetación del Sistema Paraguay-Paraná. En: *Diagnóstico de la Hidrovía Paraguay Paraná*. PNUD/ONU. Informe producido por el Consorcio Taylor-Golder-Consular-Connal, Capítulo 5, 206 p., tablas y figuras.
- TUCCI, C.E.M. y R.T. CLARKE, 1999. Environmental Issues in the la Plata Basin. *International Journal of Water Resources Development* Vol. 14 :157-173.
- WORBES, M. 1985. Structural and other adaptations to long term flooding by trees in Central Amazonia. *Amazoniana*, 9: 459-484.
- WORBES, M. 1997. The forest Ecosystema of the Floodplains: 223-265. En: Junk, W. (Ed): *The Central Amazon floodplain*. Springer & Verlag, *Ecological Studies*, 126: 1-525.



Patrón de paisaje de bosques del Chaco Oriental
Guillermo Placci¹ y Silvia Holz²

1. Fundación Vida Silvestre Argentina Av. Córdoba 464 Puerto Iguazú, Misiones, Argentina
guillermoplacci@ciudad.com.ar
2. Departamento de Ecología, Genética y Evolución; FCEyN, UBA

Resumen

El este de la provincia de Formosa (Argentina) se caracteriza por la alta heterogeneidad del paisaje, coexistiendo en pequeñas extensiones tipos de bosque estructural y funcionalmente contrastantes. Las disponibilidades de agua útil para los vegetales y la de nutrientes en el suelo, son reconocidas como los principales factores que determinan diferentes tipos de bosque bajo una misma condición climática. Las fluctuaciones en la disponibilidad hídrica dependen del clima y están reguladas por la topografía, tipo de suelo y profundidad de la napa freática. Por lo tanto, en un paisaje heterogéneo pero bajo un mismo clima, como el Chaco Oriental, la mayoría de los tipos de bosque estarían limitados por las condiciones topo-edáficas o de uso antrópico, mientras que sólo uno representaría un climax climático. En este trabajo se analizan los procesos ecológicos que regulan el funcionamiento y condicionan el patrón de distribución de bosques en el Chaco Oriental haciendo especial énfasis en las "selvas en galería".

A escala de paisaje se han identificado para la zona diferentes formaciones: (1) **Bosque de Inundación (BI)**, que abarca una pequeña porción de los bosques ribereños y (2) una secuencia de bosques ubicados en diferentes sectores de albardón, la cual incluye la mayor parte del bosque ribereño e isletas de bosque: **Bosque de Albardón Alto (BAa)**, **Bosque de Albardón Bajo (BAb)** y **Bosque de Transición Austro Brasileiro (BTAB)**. El BI presenta pocas especies, la mayoría de linaje extrachaqueño. En los demás bosques hay un recambio parcial de especies con disminución de linajes paranaenses y aumento de linajes chaqueños en el sentido **BAa→BAb→BTAB**. Este gradiente está regulado principalmente por la disponibilidad de agua en los suelos de los bosques.

La presencia de un sustrato de horizontes arcillosos de alta densidad aparente y bajísima permeabilidad combinada con pendientes prácticamente nulas, confieren al paisaje una escasa energía de drenaje.

Todas las unidades de bosque poseen distintos grados de limitantes topo-edáficas. El **BI** posee un tensor más frecuente e intenso, la inundación. Además, dada la baja capacidad de almacenamiento de agua útil del suelo, ante un período sin lluvias y sin inundación se seca rápidamente quedando sometido a un doble pulso de inundación y sequía. Pocas especies lo toleran, resultando en un bosque de baja diversidad y complejidad estructural. La sedimentación de limos en **albardones**, donde se asienta el **BAa**, favorece el desarrollo de suelos con buen drenaje, quedando exento de pulsos de anegamiento. Sin embargo, la alta pluviosidad ha favorecido la formación de un horizonte B_{2t} , que impide el buen desarrollo de raíces, limitando la explotación de agua a los horizontes por encima del mismo. El volumen de suelo útil disminuye hacia **BAb** y **BTAB**, aumentando la probabilidad de déficit hídrico. La baja probabilidad de que el **BAa** reciba aporte de agua por el río en momentos de déficit hídrico, sumado a su aleatoriedad, sugiere que este mecanismo **no** puede explicar las diferencias de diversidad y estructura entre los bosques estudiados. Estas, se deben principalmente a la capacidad de almacenamiento de agua útil para las plantas en los horizontes utilizados por las raíces, limitados por el horizonte B_{2t} y por la fluctuación de las napas colgantes durante los períodos húmedos. El **BAa** debería entonces ser considerado como la comunidad de Chaco Húmedo más cercana al climax climático.

Por lo tanto, el complicado patrón de paisaje del chaco oriental respondería principalmente a variaciones topográficas asociadas a diferencias en los suelos y pulsos de anegamiento. La coexistencia e interacciones de varios tipos de bosques con un ambiente herbáceo muy diverso hacen de éste un sistema muy particular. Tanto los pastizales como los bosques tienen gran importancia económica y el entender mejor su dinámica contribuye a mejorar el manejo.

Introducción

La vegetación del este de la provincia de Formosa

ha sido motivo de atención para varios autores, especialmente fitogeógrafos, que encuentran en esta región un complicado patrón de vegetación. A pesar de la aparente homogeneidad geológica, del relieve extremadamente llano y de la uniformidad climática, en pequeñas extensiones, coexisten desde bosques y selvas hidrófilas hasta sabanas, y arbustales achaparrados espinosos con características morfológicas xerofíticas. Mientras que los primeros se caracterizan por la presencia de especies del Dominio Amazónico ([Cabrera](#), 1976), los últimos se caracterizan por especies de linajes chaqueños. Así, los vínculos fitogeográficos del área son inciertos y los bosques de la región han sido reiteradamente incluidos y excluidos de la vegetación chaqueña. La información que se presentará en las páginas siguientes puede ayudar a entender este complejo problema.

Los estudios sobre la relación de la vegetación con variables ambientales, especialmente con el régimen hídrico, han permitido caracterizar e interpretar el funcionamiento y estabilidad de los bosques del Chaco Oriental ([Placci](#), 1995). En este trabajo se analizarán los procesos ecológicos que regulan el funcionamiento y condicionan el complicado patrón de distribución de estos bosques haciendo especial énfasis en las tradicionalmente llamadas "selvas en galería".

Para ello, en la primera parte de este trabajo se resumen los antecedentes más relevantes sobre la geología, climatología, fitogeografía, edafología e hidrología que contribuyen a la interpretación de la región. En una segunda parte se realiza una definición de las unidades de bosque y se analiza el déficit y/o exceso hídrico en cada unidad, se identifican los condicionantes físicos de cada una, y a partir de allí, se discute su ajuste con el clima. Finalmente se resumen las conclusiones más relevantes del trabajo y se discuten las posibles proyecciones de las mismas a escala regional analizando la posición fitogeográfica de estos bosques.

Características generales del área

Los bosques del este de la provincia de Formosa se

encuentran en el sector oriental de una gran región natural (en el sentido de Long, 1966, en [Morello y Adámoli](#), 1968) llamada "Gran Chaco". Esta es una vasta región llana, aparentemente homogénea, que cubre el centro-norte de Argentina, oeste de Paraguay, y sudeste de Bolivia cuyos límites son motivo de numerosas dudas y discusiones.

Geología

Una de las principales características de la gran región Chaqueña es quizás su homogeneidad geológica. Se asienta sobre el Escudo Brasileño Pre-Cámbrico hundido a gran profundidad. Los terrenos precámbricos fueron denudados poco antes del comienzo del Paleozoico con lo que se formó una gran penillanura sobre la cual se asentaron los sedimentos posteriores ([Teruggi](#), 1970). Este basamento cristalino sufrió un sistema de fracturas regmáticas paralelas al eje Paraná-Paraguay y otro sistema menor perpendicular al primero (Padula y Mingramm, 1966 en [Morello y Adámoli](#), 1974), que como se verá más adelante aún hoy tienen incidencia sobre la dinámica de la región.

Durante el Paleozoico la región tuvo tres ingresiones marinas ([Teruggi](#), 1970) y a fines del Jurásico se produjeron grandes derrames de lava, abarcando toda la porción Oriental del Paraguay, sur de Brasil y Uruguay afectando en nuestro país principalmente las provincias de Misiones, Corrientes y parte noreste de Entre Ríos. Los basaltos así formados, al igual que las areniscas Gondwánicas sufrieron una fuerte erosión a fines del Cretácico (cuando se produjo la fractura del supercontinente Gondwánico) y los detritos fueron depositados en la depresión Chaqueña ([Teruggi](#), 1970).

Al comenzar el levantamiento de los Andes a comienzos del Terciario se produjo un hundimiento de la llanura chaqueña mientras que la Mesopotamia argentina junto con el Paraguay Oriental se sobreelevaban imponiendo así un límite neto entre ambas regiones separadas de aquí en más por historias geológicas diferentes ([Teruggi](#), 1970).

Ya hacia fines del Terciario y durante el Cuaternario inferior, el Chaco recibió los materiales

provenientes de la erosión de los Andes ([Groeber](#), 1955). Esta sedimentación predominantemente eólica de materiales finos (*Loess*), se produjo en toda la gran llanura Chaco-Pampeana, dando lugar a una topografía prácticamente plana y sin pendiente. En la región oriental de Formosa, este depósito infracuartario fue rebajado y erosionado por acción hídrica prácticamente hasta desaparecer y sobre éste se depositaron arcillas de origen lacustre poco o nada estratificadas a las que [Groeber](#) (1955) llama depósitos Lujanenses. Este estrato de arcillas es muy impermeable y facilita la formación de espejos de agua casi permanentes de escasa profundidad (0,5 a 1 m) y cubiertos por vegetación palustre de hasta 4 m de altura, localmente llamados "esteros". Finalmente sobre el Lujanense se depositan los materiales modernos que varían a lo largo del Chaco según los procesos geomorfológicos predominantes.

Así queda constituida la llanura chaqueña definida por [Popolizio](#) (1970) como un área de poca energía y amplitud de relieve con pendiente general hacia el eje del Paraná-Paraguay y rumbo medio hacia el ESE; con cotas medias de 100 msnm a la altura de Sáenz-Peña y 55 msnm en Resistencia.

Clima

Existe un gradiente de disminución de las precipitaciones anuales en sentido E-W de aproximadamente 1 mm/Km, con valores máximos junto al eje Paraná-Paraguay (1200-1300 mm) y mínimos en una diagonal que va desde las Salinas Grandes en Córdoba hasta el límite de las provincias de Salta y Formosa (450 mm). Desde aquí hacia el oeste comienza a aumentar por efecto de las sierras subandinas.

Las precipitaciones son estacionales con un mínimo invernal y un máximo estival pero con una tendencia a un doble pico (a fines de primavera y otro mayor al comienzo del otoño). Las precipitaciones se originan en cuatro sistemas diferentes: el del Pacífico sur, el del Atlántico sur, el del Amazonas y el de lluvias locales ([Bruniard](#), 1962). Según el año, un área determinada recibe lluvias de los cuatro sistemas o sólo de uno o dos de ellos, lo

cual ocasiona una fuerte variabilidad pluviométrica interanual (20 y 30% de la media anual). En plena estación de crecimiento, cálida y húmeda, aparecen sequías cortas con consecuencias severas sobre la vegetación. Esto permite clasificar al clima del Chaco como muy cambiante con fuertes variaciones en períodos limitados de tiempo.

La temperatura sigue un gradiente perpendicular a las precipitaciones con disminución en sentido N-S. Prácticamente toda la región chaqueña está sometida a un régimen de heladas invernales pero con un largo período libre de heladas (más de 260 días al año) y muy pocas horas de frío efectivas (número de horas con temperatura menor a 7 °C entre los meses de mayo y octubre).

Como consecuencia de las características anteriores, existe un gradiente de déficit hídrico creciente con rumbo ESE-WNW y prácticamente toda la región está sometida a períodos de déficit hídrico. Si bien estas características climáticas rigen en toda la región Chaqueña, su importancia relativa no es uniforme y pueden encontrarse diferencias entre el Chaco Oriental y el resto de la región.

El este de Formosa puede caracterizarse como una zona de transición entre un clima subtropical húmedo con desarrollo de selva paranense al este y un clima subtropical semiárido con bosque chaqueño al oeste.

Suelos

Los suelos del Chaco Oriental han sido formados bajo procesos aluviales hidromórficos, en condiciones de clima húmedo que en épocas pasadas (entre 1000 y 8000 años) han sido aún más húmedos ([Groeber](#), 1955; [Burgos](#), 1970). En las áreas con escurrimiento moderado se encuentran suelos Castaños y Grumosoles desarrollados a partir de los remanentes de limos loésicos y vegetación de bosques ([Bonfils](#), 1970). Mientras que los primeros presentan perfiles moderadamente evolucionados, los segundos son arcillosos con alto coeficiente de expansión y contracción. En áreas con peor drenaje, los fenómenos de hidromorfismo han impedido que los suelos alcancen un equilibrio con el clima ([Pritchett](#), 1990), dando lugar a suelos

Semipantanosos, Grumosoles hidromórficos, Gley subhúmicos, Aluviales, etc. (Burgos, 1970; Bonfils, 1970).

Una descripción más detallada de los suelos del área de estudio fue aportada por Renzuli (comunicación personal) quien describió los perfiles de las posiciones topográficas altas y bajas. En un área de menos de 100 Ha se puede encontrar todo un gradiente de suelos cuyos extremos corresponderían a los descritos por Renzuli (1986). En las partes más altas del relieve el perfil corresponde a la serie Pilagá, a la que Renzuli (1986) clasifica como Argiudol óxico, familia limosa fina, mixta, hipertérmica. En superficie posee un contenido excesivo de materia orgánica que decrece a pobre en profundidad. Presenta un contenido alto en fósforo disponible, rico en potasio, calcio y magnesio. No presenta problemas de sales ni de sodio. Son suelos profundos con buen contenido de humedad. Su principal limitación es la susceptibilidad de erosión.

El suelo de los pastizales inundables es descrito por Renzuli (1986) como serie Cigüeña a la que clasifica como un Natracualf albico, familia limosa fina, mixta, hipertérmica. Posee buen contenido de materia orgánica en los primeros 7 cm que decrece a pobre en profundidad. Poseen un contenido medio a bajo de fósforo asimilable y normal en cuanto a potasio. A partir de los 50 cm de profundidad tienen un alto porcentaje de sodio de cambio. Su profundidad efectiva es muy somera y su principal limitación es la anegabilidad, acidez y contenido de sodio (moderadamente alcalino).

Hidrología

Cuando se compara la zona oriental del Chaco con el resto de esta región, llama la atención la extensa red hidrográfica de cursos de agua propios que comienzan aproximadamente en la isohieta de 700-800 mm y el gran número de cañadas y esteros. Esta diferencia ha sido utilizada para establecer el límite entre el Chaco Occidental y el Chaco Oriental (Ragonese y Castiglioni, 1970). Este último, abarcaría así unos 82.700 Km² de los cuales más de la mitad está sujeto a anegamiento periódico por lluvias locales y desbordes fluviales. La dinámica de escurrimiento es clave para comprender el funcionamiento del paisaje (Neiff, 1986b).

Hay un conflicto latente de desagües: el de la red fluvial local y el del Paraná-Paraguay. Cuando las dos redes crecen al mismo tiempo, el Paraná-Paraguay endica a sus tributarios los que desbordan produciendo inundaciones extraordinarias (Morello y Adámoli, 1974). Hay baja capacidad de evacuación hídrica, los suelos son impermeables y las lluvias abundantes, por lo que el sistema entra periódicamente en *stress* por acumulación de agua (Neiff, 1986a). Pequeñas diferencias topográficas condicionan el tiempo de permanencia del agua en el suelo que se reflejan en el patrón de vegetación.

Se trata de sistemas de buena recurrencia tanto en las fechas en que ocurren las crecientes y estiajes como en la magnitud que alcanza cada evento; esta predecibilidad hidrológica tiene gran importancia en el ajuste vegetación-ambiente. Las sequías e inundaciones extraordinarias se producen a intervalos de 5 a 10 años. En este medio se encuentran especies de mayor anfiterancia de modo que estas situaciones de *stress* no producen por si solas modificaciones drásticas en el paisaje (Neiff, 1986a).

Fitogeografía

La aparente homogeneidad de la llanura chaqueña se ve afectada no sólo por un gradiente climático sino también por la fracturación del basamento cristalino a que se

por Cabrera, quien la incluye en el Dominio homónimo. En este esquema, la Provincia Chaqueña limita al este con la Provincia Paranaense (perteneciente a un Dominio Amazónico) (Fig. 1). Según Cabrera los límites entre el



Fig. 1. Distribución del Chaco y ecoregiones adyacentes en Argentina, Paraguay y Brasil.

hizo referencia anteriormente. Los pequeños movimientos ascendentes y descendentes de los bloques así formados son aún evidentes en superficie a pesar de la enorme cantidad de sedimentos depositados sobre ellos. Repercuten sobre todo el sistema de drenajes del Chaco y han favorecido la acción de ciertos procesos geomorfológicos sobre otros (Morello y Adámoli, 1968; 1974). Las pequeñas diferencias de altitud entre bloques (del orden de la decena de metros) y el proceso geomorfológico dominante (erosión o sedimentación; eólico, fluvial o lacustre) junto con el gradiente climático, son los principales responsables de la alta heterogeneidad paisajística que existe en el Chaco y que ha llevado a diferentes clasificaciones y subdivisiones según el criterio empleado. A diferencia de otras regiones del país los factores ambientales que modelan al Chaco están mejor estudiados que la vegetación en sí y la relativa escasez de estudios fitosociológicos dificultan su clasificación (Prado, 1993a).

Los límites para la Provincia fitogeográfica Chaqueña han sido muy discutidos (Frenguelli, 1941; Cabrera, 1953, 1970, 1976; Ragonese y Castiglioni, 1970). Quizás los límites más aceptados sean los propuestos

Dominio Chaqueño y el Amazónico no son netos ni mucho menos y toda la región de la cuenca del río Paraguay constituye un inmenso ecotono, o zona de transición, en la cual se entreteteje un complicado mosaico de bosques intermedios, sabanas y esteros donde se mezclan elementos chaqueños y amazónicos. En 1980 Cabrera y Willink, desde una óptica biogeográfica, desplazan los límites de la Provincia Chaqueña hacia el este abarcando una angosta faja al este del río Paraguay y gran parte del territorio de Corrientes.

Prado (1991, 1993b) encuentra mayor similitud entre la selva de ribera y el monte alto o Urundayzal del Chaco Oriental (al que denomina **Bosque Transicional Austro Brasileño**) con el bosque pedemontano subandino (o bosque de transición en el NOA) que con el resto de los bosques típicamente chaqueños. Descarta completamente como vegetación chaqueña a las selvas de ribera, bosque en galería y al bosque pedemontano subandino, mientras que coloca al Bosque Transicional Austro-Brasileño como una unidad más emparentada a la Provincia Paranaense que a la Chaqueña. Considera al Bosque Transicional Austro-Brasileño como la comunidad climácica del Chaco Oriental,

mientras que los quebrachales, palmares, algarrobales y cardonales son considerados como comunidades pertenecientes al Chaco sub-húmedo que entran en este sector como comunidades edáficas. En su nueva propuesta establece el límite este de la Provincia Chaqueña en una línea paralela al eje Paraná-Paraguay a unos 100 Km al

aproximación, estos autores (1967; 1968) dividen a la región chaqueña en 5 subregiones: Chaco-serrana, Chaco-leñosa, Chaco de Parques y Sabanas Secas, Chaco de Pastizales y Sabanas y Chaco de Esteros, Cañadas y Selvas de Ribera. Las dos últimas están incluidas dentro del Chaco Oriental de [Ragonese y Castiglioni](#) (1970), mientras que la subregión

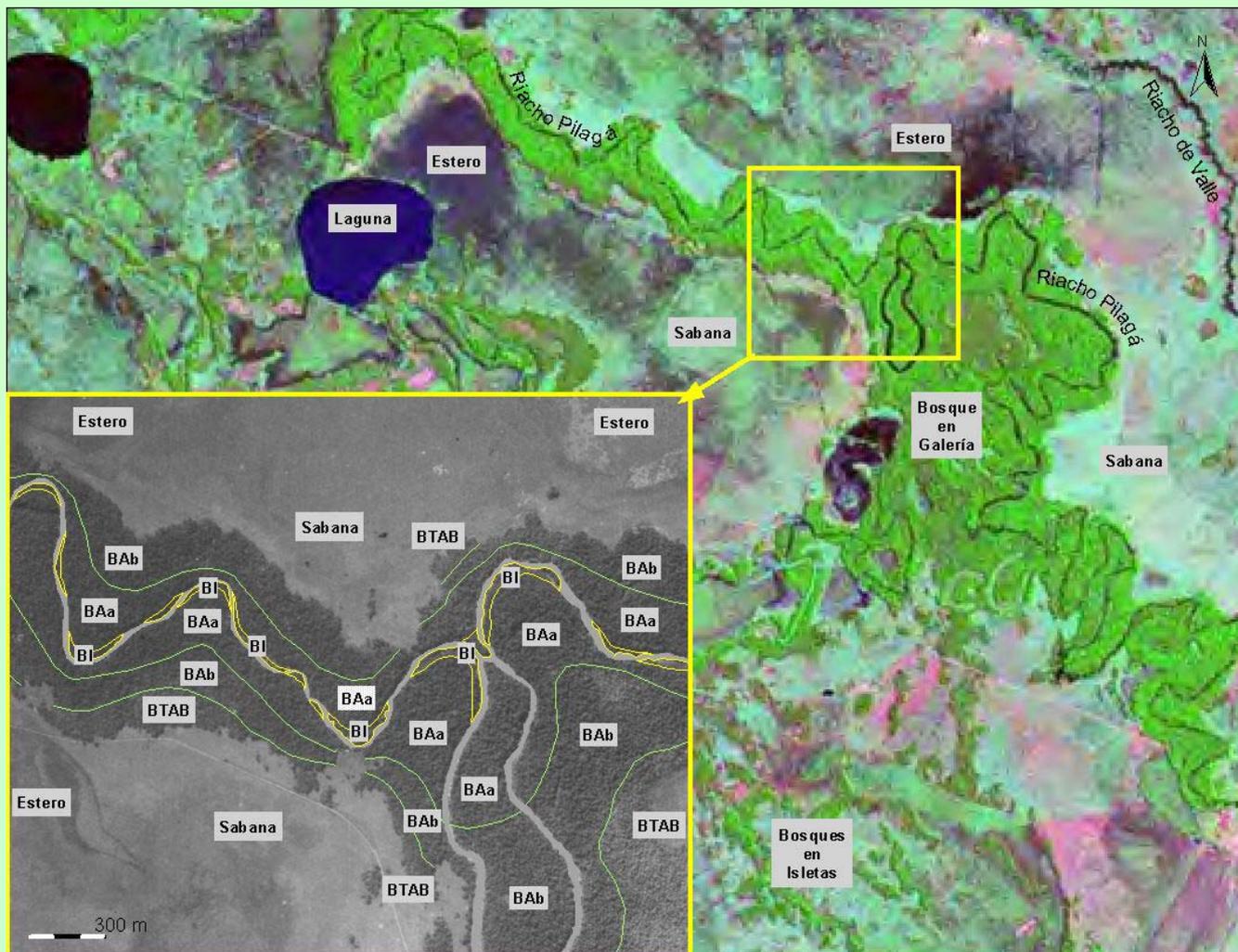


Fig 2. Unidades de vegetación en el sector estudiado del Chaco Oriental.

oeste del mismo.

[Morello y Adámoli](#) (1967; 1968; 1973; 1974) trabajando desde una perspectiva fitoecológica y considerando al Chaco como región natural, han dividido a la región de diferentes maneras a lo largo del tiempo. Colocan el límite este en el eje río Paraguay hasta su confluencia con el río Paraná, el borde occidental de los Esteros del Iberá en Corrientes (coincidiendo con el límite de las lavas volcánicas del Terciario) hasta encontrarse nuevamente con el río Paraná a los 29° S. En una primera

del Chaco de Parques y Sabanas Secas es lo que estos últimos autores consideran como zona de transición entre Chaco Oriental y Occidental. A su vez dividen al Chaco en 116 subunidades a las que llaman GUVAs (Grandes unidades de vegetación y ambiente) definidas como un área homogénea en que se repite un mismo modelo geomorfológico, de suelos, de vegetación, recursos, posibilidades y problemas. En contribuciones posteriores ([Morello y Adámoli](#), 1973; 1974) el Chaco aparece aún más subdividido.

Los bosques analizados en el presente trabajo corresponderían a la subregión de “esteros, cañadas y selvas en galería” propuesta por [Morello y Adámoli](#) (1973, 1974). A continuación se describe con mayor detalle la vegetación de los mismos.

Unidades de bosques húmedos del Chaco Oriental

Los bosques del este de la provincia de Formosa, ocupan el segundo lugar (después de la selva Misionera) en el rango de riqueza de árboles, entre los ecosistemas de bosques naturales de Argentina ([Brown et al.](#), 1993; [Placci y Giorgis](#), 1993). Su flora es muy rica en especies madereras por lo que han sido intensamente explotados.

Las descripciones de los diferentes bosques están basadas en los censos realizados por [Placci](#) (1995) en el riacho Pilagá. Los mismos fueron hechos en las siguientes unidades de paisaje: Bosque de Inundación, Bosque de Albardón e isletas de bosque. A partir del análisis florístico y estructural de los datos obtenidos, se pudieron determinar las siguientes unidades de bosque a) **Bosque de Inundación (BI)**, en las zonas bajas cercanas al río b) **Bosque Transicional Austro-Brasileño (BTAB)** que incluye a los bosques en isletas y a los del borde de los albardones, c) **Bosque de Albardón Alto** que abarca los bosques cercanos al río, ubicados en la zona más alta del albardón, d) **Bosque de Albardón Bajo**, donde se incluyen los bosques distribuidos entre los anteriores, es decir en el borde del albardón (Fig. 2 y 3).

La Tabla 1 reúne valores comparativos de diferentes parámetros estructurales para cada tipo de bosque e individuos mayores a 5 de DAP. En los apéndices 1 a 3 se presentan los valores de densidad, área basal e índice de valor de importancia de las especies registradas en cada uno de los tipos de bosques. A fin de discutir los vínculos fitogeográficos de estos bosques con otros del subtrópico sudamericano se indica la distribución de las especies ([Placci](#), 1995). A partir de estos datos se considera como especies chaqueñas a aquellas que, pudiendo o no estar en otras unidades, también se encuentran en el Chaco Occidental; especies del chaco húmedo a aquellas para las cuales el autor no conoce otra área de distribución y especies extrachaqueñas a aquellas que no se encuentran en el chaco seco y además de estar en el chaco húmedo, son frecuentes en otras unidades como la selva pedemontana de las Yungas, la Selva Paranaense o el arco pleistocénico (ver [Prado](#), 1991, 1993ab). Las especies consideradas como del Chaco Oriental probablemente también sean especies extrachaqueñas ya que, dada la baja diversidad del Chaco Occidental, difícilmente una especie pase desapercibida, mientras que la presencia de ellas en otros bosques húmedos podría fácilmente no ser registrada.

Bosque de inundación (BI).

Se distribuyen en franjas de un ancho de 20 a 100 m y largos variables, generalmente menores a 200 m (Figs. 2 y 3). Se encuentran en posiciones topográficas muy bajas,

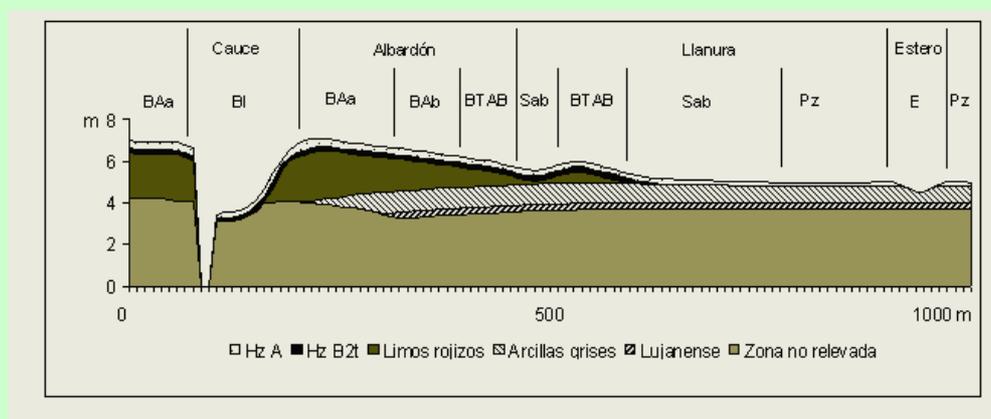


Fig. 3. Perfil idealizado y realizado (relación ejes X / eje Y = 1:100). Se indican los principales estratos del suelo y las unidades de vegetación asociadas a cada situación: **BI** = Bosque de Inundación; **BAA** = Bosque de Albardón Alto; **BAb** = Bosque de Albardón Bajo; **BTAB** = Bosque Transicional Austro-Brasileño; **Sab** = Sabana (incluye espartillares, algarrobales, raleras y palmares); **Pz** = pastizal inundable; **E** = estero ([Placci](#), 1995).

sometidas a inundaciones periódicas (Fig. 4) y sequías (Fig. 5), en la margen cóncava de los meandros del río, lo que sugiere su origen en procesos de sedimentación de bancos de

las demás unidades de bosque del área (Tabla 1). La mayoría de las especies que se encuentran en este bosque pueden ser consideradas como **exclusivas** del mismo.

Unidad de bosque		BI	BAa	BAb	BTAB
Sup. censada (m ²)		4.000	10.000	7.000	6.000
Densidad (ind/ ha)	Arboles	1190 ± 61	1767 ± 174	1769 ± 274	1520 ± 294
	Lianas	85 ± 55	172 ± 58	56 ± 44	22 ± 28
	Muertos	125 ± 30	53 ± 21	71 ± 48	55 ± 24
Area basal (m ² /ha)	Arboles	34 ± 12	36 ± 4	36 ± 8	28 ± 3
	Lianas	0,9 ± 0,7	0,9 ± 0,6	0,3 ± 0,3	0,1 ± 0,1
	Muertos	1,0 ± 0,6	1,4 ± 1,7	1,4 ± 1,2	1,9 ± 2
Nº de Sp en 0.1 ha		8 ± 1	18 ± 3	22 ± 5	27 ± 3
Nº de Sp Totales		13	46	47	54
'H (a partir de densidad)		1.3	2.8	3	3
'H (a partir de área basal)		1,8	1,6	2,7	3,2
Indice de complejidad		27,4	49,7	57,8	42,7
Altura máxima promedio		13,6	15,5	14,7	14,1

Tabla 1. Parámetros estructurales (promedio ± desvío estándar) de las cuatro unidades de bosque relevadas en el riacho Pilagá, Formosa, considerando individuos mayores o iguales a 5 cm de DAP. **BI:** Bosque de Inundación; **BAa:** Bosque de Albardón alto; **BAb:** Bosque de Albardón Bajo y **BTAB:** Bosque Transicional Austro-Brasileño (Placci, 1995).

arcillas.

Es un bosque denso de unos 13 m de altura y muy escasos emergentes que superan los 20 m, con un sotobosque muy abierto. El suelo está prácticamente desnudo y sólo crecen renovales de las especies arbóreas de esta unidad.



Fig. 4. Bosque de inundación sobre el Riacho Pilagá en creciente.

Se caracteriza por la presencia de pocas especies. El 70 % de las 13 especies son consideradas como extrachaqueñas y el 30% restante como especies del Chaco Oriental. Dos especies arbóreas (*Ocotea diospyrifolia* y *Pouteria glomerata*) aportan el 69.6% de la densidad total (Apéndices 1 a 3). Estas características le confieren una complejidad estructural y un índice de diversidad menor al de

Estos bosques presentan una mayor abundancia de individuos de categorías de DAP intermedias comparada con los demás bosques del área. Esto, junto a los bajos desvíos estandar de los valores de densidad y número de especies en 0.1 ha, indican una mayor homogeneidad espacial de su estructura comparada con aquellos.

Bosque de albardón alto (BAa).

Representa aproximadamente el 50% de la superficie del bosque de albardón y ocupa sus porciones más altas y cercanas al río (Fig. 2, 3 y 6). Igual que el **BAb** y el **BTAB** presenta una alta complejidad estructural dada por su elevada densidad, número de especies y altura del dosel, que junto a los índices de diversidad lo distinguen claramente del **bosque de inundación** (Tabla 1).

Es un bosque denso con un dosel de unos 15 m de altura y, en los sitios poco explotados, existen numerosos emergentes que alcanzan hasta 25 m. El sotobosque es muy abierto en los primeros dos metros de altura pero se hace muy denso entre los 2 y 7 m. El interior es muy umbrío, con el suelo casi desprovisto de vegetación herbacea y cubierto por una gruesa capa de hojarasca (Fig 7).

Bosque	BI (+)	BI (-)	BI-BAa	BAa	BAb	BTAB
Altura relativa (m)	4	5	6	7	6	5.5
Euphorbiaceae						
<i>Actinostemon sp</i>			*	***	**	
<i>Adelia spinosa</i>				*	***	*
<i>Sebastiania brasiliensis</i>					**	***
Myrtaceae						
<i>Psidium kennedianum</i>	***	**				
<i>Eugenia hyemalis</i>	*	***	*			
<i>Eugenia ovalifolia</i>			***	*	**	***
<i>Eugenia uniflora</i>			***	*	**	**
<i>Eugenia moraviana</i>			*	***	*	**

Tabla 2. Distribución de especies de Euphorbiaceae y Myrtaceae a lo largo del gradiente de bosques. * = rara; ** = frecuente; *** = muy importante. **BI (+)** (Bosque de Inundación Típico), **BI (-)** (Bosque de Inundación más alto, con menor pulso de inundación), **BI-BAa** (límite entre Bosque de Inundación y Bosque de Albardón Alto), **BAa** (Bosque de Albardón Alto), **BAb** (Bosque de Albardón Bajo) y **BTAB** (Bosque Transicional Austro-Brasileño (Placci, 1995).



Fig. 5. Bosque de inundación Sobre el Riacho Pilagá en un momento de sequía.

En este bosque, el 82,6% de las especies son consideradas como extrachaqueñas, el 15,2% como del Chaco Oriental y sólo el 2,2% restante como chaqueñas. Las especies de mayor importancia son: *Actinostemon sp*, *Calycophyllum multiflorum* y *Trichilia catigua*. En un segundo lugar aparecen: *Gleditsia amorphoides*, *Patagonula americana*, *Myrcianthes pungens* y *Chrysophyllum gonocarpum*. Presenta especies **exclusivas** que cuando se encuentran en otro tipo de bosque aparecen en densidades muy bajas como: *Phytolacca dioica*, *Pentapanax warmingiana* y *Casearia gossypiosperma*, *Casearia sylvestris*, *Fagara rhoifolia* y *Ficus luschnathiana*.

La distribución de la densidad en clases diamétricas indica una alta importancia de las clases de diámetros menores, lo que se debe principalmente a la presencia de un abundante estrato arbóreo inferior dominado por

Actinostemon sp (1070 ind. > a 5 cm de DAP por hectárea), acompañada por *Trichilia catigua* (215 ind. > a 5 cm de DAP por hectárea). Entre ambas aportan el 65 % de la densidad total del bosque.

Si bien más del 85% de los individuos de *Actinostemon sp* son menores a 10 cm de DAP, esta especie mantiene su importancia aún al considerar sólo los individuos



Fig. 6. Bosque de albardón alto sobre la margen convexa de un meandro del Riacho Pilagá.

mayores a 10 cm de DAP. Está presente en densidades menores en el **BAb** y como individuos aislados en el **BTAB**. Desaparece por completo en el **BI**, pudiendo considerarse como una especie **exclusiva** del bosque de albardón (Tabla

2).

Bosque de albardón bajo (BAb).

Este tipo de bosque representa el 40% de la superficie del bosque de albardón, ocupando sus partes medias y externas y quedando encerrado por el **BAa** por un lado y el **BTAB** o el pastizal alto por el otro (Fig. . 2, 3 y 7).

El 72,1% de las especies de esta unidad de bosque son consideradas como extrachaqueñas, el 18,6% como del Chaco Húmedo y el 9,3% restante como chaqueñas. Está conformado por especies **preferentes del BAa** y del **BTAB** pero con distintas dominancias. No tiene especies **exclusivas**.

El alto número de especies más la elevada densidad (1956 ind. de más de 5 cm de DAP por hectárea), confieren al **bosque de albardón bajo** la mayor complejidad estructural entre los bosques del área (Tabla 1). La densidad de *Actinostemon sp.*, si bien elevada, disminuye en más del 50% respecto del **BAa** y el sotobosque es compartido con *Trichilia catigua*, *Adelia spinosa*, *Eugenia uniflora* y *Sebastiania brasiliensis* (Tabla 2). Este estrato arbóreo inferior es cerrado entre los 0 y 2 m, lo que sumado a la aparición de parches de bromeliáceas terrestres, dificultan el desplazamiento (Fig. 8).



Fig. 7. Pastizal y borde externo del Bosque de Albardón Bajo.

Las especies más importantes del estrato arbóreo son: *Patagonula americana*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Gleditsia amorphoides*, *Ruprechtia laxiflora*, *Diplokeleba floribunda*, *Bumelia obtusifolia*, *Myrcianthes pungens*, *Tabebuia ipe* y *Terminalia triflora*. No existen especies claramente dominantes, sino más bien, hay una codominancia



Fig. 8. Interior del Bosque de Albardón Bajo. entre un número mayor de especies.

Bosque transicional austro-brasileño (BTAB).

Representa aproximadamente el 7% del bosque de albardón (sus porciones más externas) y junto con las isletas propiamente dichas alcanza aproximadamente el 25% de la totalidad de bosques del área de estudio (Fig. . 2, 3 y 9).

Es un bosque más abierto y bajo que los anteriores, con un dosel de 14 m y escasos emergentes, si bien estas características fisonómicas pueden ser consecuencia de la intensa explotación que han recibido (Fig. 10). El sotobosque es muy diverso, denso y espinoso con dominancia de *Celtis pubescens*, *Goldmania paraguayensis*, *Eugenia uniflora*, *Eugenia ovalifolia* y *Sebastiania brasiliensis* (Tabla 2). El suelo con abundante vegetación herbácea llega a estar totalmente cubierto por bromeliáceas terrestres.

Es la unidad de bosque con mayor proporción de especies chaqueñas; sin embargo, el 62,3% son extrachaqueñas, el 17% del Chaco Húmedo y el 20,8% restante chaqueñas. Las especies más características del dosel arbóreo son *Caesalpinia paraguariensis*, *Astronium balansae*, *Diplokeleba floribunda*, *Bumelia obtusifolia*, *Terminalia triflora*, *Pisonia zapallo* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Estas son acompañadas por especies compartidas con los otros tipos de bosque como *Phyllostylon rhamnoides*, *Ruprechtia laxiflora*, *Patagonula americana* y *Myrcianthes pungens*. El quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*) nunca es dominante y aparece con muy baja frecuencia.

La densidad, área basal y altura son menores a las

obtenidas para los bosques de albardón, otorgándole un menor índice de complejidad. Sin embargo, el elevado número de especies que lo componen, especialmente considerando los individuos mayores a 5 cm de DAP (27 ± 3 spp. por décimo de hectárea) le confieren el mayor índice de diversidad (Tabla 1).



Fig. 9. Isletas de Bosque Transicional Austrobrasileño.

Las unidades de bosque como gradiente continuo

La secuencia **BAa-BAb-BTAB** más que conformar una unidad homogénea, es en realidad un gradiente continuo, que ha sido dividido en tres sub-unidades. En el sentido **BAa→BAb→BTAB** de este gradiente se observa un aumento del número de especies de linajes chaqueños, pero con una permanencia de un buen número de especies de linajes paranaenses. Así, este gradiente de bosques parecería estar más fuertemente vinculado con la selva paranaense y el bosque pedemontano de las Yungas del N.O.A. que con la vegetación chaqueña (Brown *et al.*, 1993; Prado, 1993a,b). Más adelante se volverá sobre este tema para discutir la posición de estos bosques en un contexto regional.

Una porción de 50 Ha de bosque ribereño puede quedar dividida hasta en cuatro tipos de bosques (incluyendo al bosque de inundación). Esta subdivisión, por demás minuciosa para una unidad fisonómica de bosque tan pequeña en extensión (en escala de paisaje) como es el bosque ribereño, pretende dar un marco de referencia preciso para todo el análisis posterior, pero siempre deberá tenerse en cuenta que la misma persigue un objetivo meramente práctico y que los vínculos florísticos entre las

distintas porciones del gradiente **BAa-BAb-BTAB** son muy grandes inclusive entre sus extremos.



Fig. 10. Árboles emergentes sobre un dosel de especies arbóreas bajas típicas de sitios con explotación maderera.

La elevada densidad de árboles que presentan estos bosques, en todas sus categorías de diámetro, sumadas a su elevada diversidad, manifiestan el buen estado de conservación de los mismos a pesar de la explotación maderera sufrida. Esto sugiere una dinámica forestal de alta resiliencia a un régimen de disturbios.

Cambio de especies del sotobosque a lo largo del gradiente

El cambio de especies a lo largo de las unidades de bosque descriptas incluye algunos grupos de especies de una misma familia o género que ocupan una posición similar en la estructura del bosque pero en diferentes sectores del gradiente.

A lo largo del gradiente **BAa-BAb-BTAB** se observa que *Actinostemon sp* es una Euforbiácea dominante del sotobosque en el **BAa** que si bien se mantiene hacia el **BAb** tiende a ser reemplazada por otra Euforbiácea, *Adelia spinosa*, y ésta a su vez es reemplazada casi por completo en el **BTAB** por otra Euforbiácea de sotobosque, *Sebastiania brasiliensis* (Tabla 2).

Un caso aún más marcado en cuanto a los límites de distribución a lo largo del gradiente se ve en especies de Mirtáceas acompañantes del sotobosque; en las porciones más inundables del **BI** se encuentra *Psidium kennedianum*; en **BI** algo más elevados y con pulso de inundación menos frecuente aparece con mayor frecuencia *Eugenia hyemalis*; ya en el límite del **BI** con **BAa** donde las inundaciones son

muy poco frecuentes aparecen *Eugenia uniflora* y *Eugenia ovalifolia*. La Mirtácea de sotobosque más común en el **BAa** es *Eugenia moraviana* mientras que en el **BAb** y **BTAB** vuelven a ser más comunes *E.uniflora* y *E.ovalifolia* (Tabla 2).

Disponibilidad hídrica de las distintas unidades de bosque

En los bosques de tierras bajas de América tropical la distribución de las lluvias y la evapotranspiración determinan un gradiente hídrico que resulta en la secuencia: bosque pluvial tropical → bosque siempreverde estacional → bosque deciduo → bosque espinoso → arbustal espinoso → arbustal desértico (Beard, 1955). A lo largo de este gradiente disminuye la altura de los árboles, la densidad y la complejidad del bosque y aumentan las adaptaciones morfo-fisiológicas para resistir o evitar el estrés hídrico (Medina, 1983).

La transición de tipos de bosques que comprende desde la Selva Paranaense en Misiones hasta el Monte Chaqueño árido en el oeste del Chaco y Formosa puede analogarse a la secuencia descrita por Beard (1955), sin embargo en este caso no solo responde al gradiente hídrico sino también al aumento de los fríos invernales (Sarmiento, 1972). En el área correspondiente al Chaco Húmedo, a pesar de que las características climáticas pueden considerarse como homogéneas, se encuentra un complicado patrón de vegetación que comprende bosques fisonómicamente diferentes incluyendo los descriptos anteriormente.

Estudios sobre ecología de sabanas y bosques tropicales revelan que la disponibilidad de nutrientes y de agua en el suelo útil para los vegetales constituyen los factores claves que determinan la vegetación de un sitio (Huntley y Walker, 1982; Sarmiento, 1984). Esta última, si bien depende de las características locales del clima, está a su vez regulada por la topografía, el tipo de suelo y la profundidad de la napa freática (Ricklefs, 1973; Lugo, 1982, 1983, 1990; Lugo *et al.*, 1990ab; Frangi, 1983; Medina, 1983; Crawley, 1986; Kangas, 1990; Burnett *et al.*, 1997;

Clark *et al.*, 1998).

Otro nivel de factores que influyen produciendo cambios importantes sobre el tipo de vegetación asentada en un sitio, comprende a las interacciones planta-herbívoro, los disturbios naturales y la actividad humana (Frost *et al.*, 1985).

En el Chaco Oriental, los tradicionalmente llamados **bosques en galería** están conformados por dos unidades, **BI** y el gradiente **BAa-BAb-BTAB**, cuyas diferencias en composición y estructura sugieren distintos vínculos con el régimen hidrosedimentológico del río. El gradiente **BAa→BAb→BTAB** estaría regulado principalmente por: a) una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil para las plantas (disminución de la profundidad del suelo), b) una disminución en el drenaje del exceso de agua y por c) un aumento de la influencia de napas colgantes (menor profundidad de las arcillas de base). Todas estas variables, que se analizan a continuación, están directamente relacionadas con la altura topográfica de cada sitio.

Relación entre topografía y la vegetación

La figura 3 representa un perfil esquematizado y sobrealzado del área de estudio (relación eje X / eje Y = 1:100), en el que se muestra la posición topográfica relativa de las unidades de bosque. En esta figura se destaca que la posición topográfica más elevada (7 m, llegando en ciertos casos a 7,50 m) se encuentra en la cumbre del albardón a ambas márgenes del río desde donde desciende hacia el fondo del cauce (cota 0) y en el otro sentido hasta el fondo del estero hasta cota 4,50 m.

En el área comprendida entre la cumbre del albardón y el fondo del cauce se presentan situaciones topográficas diferentes a cada margen del río. En la margen convexa de cada meandro, el río va erosionando al albardón, produciendo una barranca abrupta, con raíces expuestas (Fig. 6) y árboles caídos. En la margen cóncava en cambio, se producen bancos de sedimentación en forma de media luna a lo largo del meandro con un ancho que raramente

supera los 50 m y una altura de 3 a 4 m sobre el fondo del cauce del río.

La pendiente entre la cumbre del albardón (con bosque de albardón alto) y estas planicies (con bosque de inundación) oscila entre el 50 y 100%; así, la transición entre ambas comunidades es una angostísima faja paralela al río de importancia prácticamente despreciable. Desde esta planicie hasta el fondo del cauce, la caída es abrupta.

El resto del paisaje, desde la cumbre del albardón hasta el fondo del estero, puede ser separada en tres sectores topográficamente bien definidos:

- i. **Albardón:** comprende desde la cumbre del albardón (7 a 7,50 m) hasta el borde externo del mismo (6 a 5,50 m) con un ancho que oscila entre los 200 y 500 m (pendiente entre 0,5 y 1%). La vegetación de este gradiente topográfico comprende todas las unidades de bosque que en las descripciones realizadas en los párrafos anteriores fueron llamadas **bosque de albardón alto (BAa)**, **bosque de albardón bajo (BAb)** y **bosque transicional austro-brasileño (BTAB)** agrupadas en el gradiente **BAa-BAb-BTAB**. Además comprende algunos sectores de **"espartillares"**, comunidad dominada por *Elionurus muticus*, que tendrían su origen en procesos antrópicos (Eskuche, 1992).
- ii. **Llanura:** comprende desde el límite externo del albardón (5,50 a 6 m) hasta el borde del estero (5,00 m). Es el sector más variable en cuanto a su extensión en el paisaje pudiendo abarcar varios kilómetros. En el caso particular del área de estudio, en que se encuentra un estero cercano al albardón, la pendiente oscila entre 0,1 y 0,3%; cifras que pueden llegar a una pendiente prácticamente nula en otras áreas. Este sector del gradiente topográfico que no es objeto de análisis en este trabajo, ha sido caracterizado como un complicado gradiente de comunidades herbáceas asociadas a las pequeñas diferencias de nivel que regulan el tiempo de permanencia del anegamiento por lluvia o desbordes del río (Morello y Adámoli,

1967; Morello, 1970b). Entre éstas se destacan los **"pajabobales"** con dominancia de *Paspalum intermedium* en los sitios más bajos, el **"pajonal de paja amarilla"** (dominado por *Sorghastrum agrostoides*) y los **"palmares"** de *Copernicia alba* en los sitios más altos (Fig 11). Salpicados a manera de isletas en la matriz de pastizal pueden existir pequeñas elevaciones (hasta 5,50 o 5,75 m) con **"raleras"**, **"algarrobales"** o **"quebrachales"**.

- iii. **Esteros:** Comienza en el borde del estero (5,00 m)



Fig. 11. Variación vegetacional asociada a un gradiente topográfico: estero con achirales (adelante), pastizal con palmars (medio) y Bosque de Albardón Bajo (fondo).

desde donde cae al fondo del estero (4,50 m), con pendiente de 1 a 5% (elevada para el área). Este gradiente incluye los **"peguajosales"** o **"achirales"** de *Talia* sp, **"pirizales"** de *Scirpus* sp, *Cyperus* sp y *Typha* sp, **"carquejales"** de *Baccharis* sp (Morello y Adámoli, 1967).

Probabilidad de inundación

Los bosques de inundación se encuentran en la margen del río entre 3,5 y 4,5 m por encima del fondo del cauce. Cuando el río alcanza dichas cotas comienzan a inundarse, llegando a tener hasta 3 m de agua (cota 6,5 m). Los bosques de inundación están sometidos a una inundación promedio de 108 días al año para cota 3,5 m y 78 días al año para cota 4.5 m con un máximo registrado de 242 y 198 días respectivamente (valores calculados para el período de 15 años comprendido entre 1978-1992); sin embargo existen años en que no se inundan. El pico de máxima probabilidad de inundación es en el mes de mayo y el de mínima durante agosto y septiembre.

Por encima de la cota de 5 m, el nivel alcanza el de los pastizales inundables. A medida que el río aumenta su nivel, encajonado entre los albardones a cada margen, aumenta el reflujo de agua desde el río hacia los esteros y pastizales a través de los canales que sirven de drenaje durante los períodos de estiaje. Por esta razón la probabilidad de inundación disminuye rápidamente por encima de esta cota.

En 1982 gran parte de la región estuvo afectada a importantes inundaciones. No obstante, entre los meses de noviembre y diciembre el río se mantuvo por encima de cota 6,5 m durante 7 días; situación que se repitió durante las inundaciones de 1986 (abril a junio) en que el río superó dicha cota durante 16 días. En ninguna de estas ocasiones el río superó la cota de 6,75 m. Dado que la cumbre del albardón se encuentra en los 7 m, el río no llegó a bañar al bosque de albardón alto; sólo una pequeña franja de este bosque, que se encuentra entre la cumbre del albardón y el bosque de inundación, es afectada por estas inundaciones extraordinarias. Sin embargo esta franja no constituye un **BAa** típico y más bien debe ser considerado como una franja ecotonal.

Nivel freático

El estero, podría ser considerado como un cuerpo de agua permanente, y solo ausente durante sequías muy prolongadas. La cota del espejo de agua en el mismo (5 m), se encuentra a sólo **50 cm por debajo** del nivel en que comienzan a aparecer las unidades de Bosque Transicional Austro-Brasileño (5,50 m) y de albardón pero entre **1 y 1,50 m por encima** del nivel del Bosque de Inundación. Esto indicaría a priori una freática con pendiente desde el estero hacia el cauce del río (Fig. 3). Así, El Bosque Transicional Austro-Brasileño tendría mejor acceso a la freática que al bosque de albardón alto.

Se ha comprobado que durante la época seca no existe aporte de agua por freática. Por el contrario, durante el período húmedo se detectó la aparición de napas freáticas colgantes en el pastizal, consecuencia de la elevada

impermeabilidad del sustrato (Placci, 1995).

Estratificación del sustrato

Aproximadamente a cota 3,5 m existe un sedimento arcilloso de color blanquecino correspondiente a lo que Groeber (1955) llamó Lujanense. Esta capa sedimentaria (que se presenta a lo largo de todo el gradiente), puede considerarse como un estrato de base sobre el que se han apoyado los depósitos que marcan las diferencias entre los bosques. Este estrato de base se encuentra a sólo 1,50 m de profundidad en los pastizales inundables y a más de 3 m en el albardón (Fig. 3).

Por encima del estrato Lujanense se encuentra una capa de arcillas color gris plomizo de aproximadamente 50 cm de espesor. Esta también fue hallada a lo largo de todo el gradiente topográfico.

El estrato siguiente superior está constituido por arcillas de color gris oscuro con un espesor que oscila entre los 30 y 60 cm. Es el estrato más superficial que se encuentra a lo largo de todo el gradiente topográfico. Su techo está a sólo 50 cm de profundidad en el pastizal inundable y a una cota de 4,5 m. En el albardón, aparece recién a los 3 m de profundidad y a una cota de cota 4 m. En la Fig. 3 estas arcillas se han graficado junto con las anteriores bajo el nombre de “arcillas grises”.

Por encima de estas arcillas gris oscuro y hasta los 50 a 75 cm de profundidad, aparece un estrato de arcillas y limos rojizos que constituyen el horizonte C de los suelos de los bosques aquí estudiados. Este sería el material depositado por el río que crea los relieves positivos: isletas y albardones. Mientras que en las primeras representa un estrato principalmente arcilloso de entre 30 y 50 cm, en los albardones alcanza hasta 2,50 m de espesor. Los 50 cm más profundos son arcillosos mientras que el resto es *limo-francoso*.

Agua del suelo

Desarrollo de los suelos

El suelo del Bosque de Inundación (**BI**) presenta marcadas diferencias con respecto a los suelos de los demás bosques, parecería no poseer un desarrollo de horizontes bien diferenciados. Al definir horizontes en relación a la abundancia de raíces se pueden reconocer, en éste y en los demás suelos, tres horizontes (Fig. 12). Posiblemente lo que en el **BI** se ha denominado A₂ y B_{2t}, en realidad sea un horizonte C arcillo-francoso con densidad aparente no tan elevada como en los otros bosques.

En el resto del gradiente, **BAa-BAb-BTAB**, se encontró un horizonte B_{2t} arcillo-francoso que comienza a una profundidad de 40 cm en el **BAa** y 25 cm en el **BTAB** con un espesor de 20 a 25 cm respectivamente (Fig. 12). Su elevada densidad aparente (1.7) se mantiene prácticamente constante a lo largo del gradiente. Si bien se han encontrado raíces hasta 2,5 m de profundidad, la densidad de las mismas es bajísima y posiblemente limitada a unas pocas especies que logran atravesarlo.

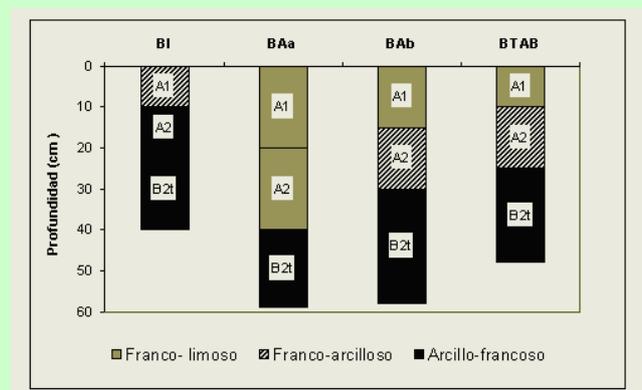


Fig. 12. Profundidad y textura de los horizontes utilizados por las raíces (A₁, A₂ y B_{2t}) en las cuatro unidades de bosque estudiadas. **BI** = Bosque de Inundación; **BAa** = Bosque de Albardón Alto; **BAb** = Bosque de Albardón Bajo y **BTAB** = Bosque Transicional Austro-Brasileño (Placci, 1995).

Por encima del horizonte B_{2t} se encuentra un horizonte A₂ que en **BAa** es de textura franco-limoso y de 20 cm de espesor mientras que en **BAb** y **BTAB** es de textura franco-arcillosa y con un espesor de 15 cm (Fig. 12). La densidad aparente de 1.55 en **BAa** y **BAb** disminuye significativamente a 1.4 en **BTAB**.

El horizonte A₁, que posee la mayor densidad de raíces, es de textura franco-limoso en todo el gradiente y su espesor varía desde 20 cm en el **BAa** y 15 cm en **BAb** a sólo

10 cm en **BTAB** (Fig. 12). Su densidad aparente es significativamente menor que la de los demás horizontes y varía desde 1.1 en **BAa** a 0.75 en **BAb** y **BTAB**.

Disponibilidad de agua

En todos los bosques existe un significativo aumento tanto de la capacidad de campo como del punto de marchitez permanente hacia los estratos más profundos, debido a la mayor proporción de arcillas.

El suelo del **BAa** tiene significativamente mayor capacidad de almacenar agua útil que los suelos de los otros bosques. Esta diferencia se debe al espesor y textura de los horizontes A₁ y A₂. El suelo del **BAb** puede almacenar más agua útil que el suelo del **BTAB** en el horizonte A₁ y si bien este último puede almacenar un poco más de agua útil en el horizonte B_{2t} (debido a su mayor espesor) esta diferencia es prácticamente despreciable comparada con las diferencias de los horizontes A₁ y A₂. El suelo del **BI** tiene la menor capacidad de almacenar agua útil.

Ante una intensa sequía todos los bosques presentan déficit hídrico. En las cuatro unidades de bosque, este déficit aumentará significativamente desde A₁ hacia B_{2t}. El suelo que presentará mayor déficit es el del **BI** seguido en orden decreciente por el **BTAB**, **BAb** y **BAa**.

Cuando el período de sequía es de menor intensidad, los suelos de los bosques **BAa** y **BAb** disponen de buena cantidad de agua útil (significativamente mayor en el **BAa**) y el **BTAB** presenta déficit hídrico en los tres horizontes.

Balance hídrico

Los meses de mayor humedad del suelo son abril y mayo, donde todos los bosques del gradiente **BAa-BAb-BTAB** tienen una probabilidad muy similar de disponer de agua útil (por encima del punto de marchitez permanente) y una probabilidad de 60 a 70% de tener un suelo saturado en capacidad de campo (Placci, 1995). Al comienzo de la primavera (septiembre), es donde se notan las mayores diferencias entre los suelos. La Tabla 3 resume la

probabilidad de déficit hídrico para cada uno de los bosques a lo largo del año. Los meses de verano, enero y febrero, pueden considerarse como los más deficitarios en la disponibilidad de agua para las plantas estos bosques. Cabe destacar que inclusive en enero, considerado como el más seco, la probabilidad de déficit es inferior a la de disponibilidad de agua (Placci, 1995). En el mes de marzo tienden a disminuir las probabilidades de déficit hídrico y a incrementar las diferencias entre los bosques.

Estaciones del año	BI	BTAB	BAb	BAa
Otoño	< 10	< 10	< 10	< 10
Invierno	< 10	< 10	< 10	< 10
Primavera	58	37	32	15
Verano	52	49	46	40

Tabla 3. Probabilidad de déficit hídrico (%) en las diferentes estaciones para cada una de las unidades de bosque: Bosque de Inundación (**BI**), Bosque da Albardón Alto (**BAa**), Bosque de Albardón Bajo (**BAb**) y Bosque Transicional Austro- Brasileño (**BTAB**) (Placci, 1995).

Análisis funcional de los bosques del chaco oriental

El complicado patrón de vegetación del Chaco Oriental responde principalmente a variaciones topográficas asociadas a diferencias en los suelos y pulsos de anegamiento. La presencia de un sustrato de horizontes arcillosos de alta densidad aparente y bajísima permeabilidad (Lujanense, arcillas plumizas y arcillas grises), a los que por comodidad se ha llamado arcillas de base, combinada con pendientes prácticamente nulas, confieren al paisaje una escasa energía de drenaje. De esta manera, pequeñas diferencias de nivel (del orden de la decena de centímetros) condicionan el tiempo de permanencia del anegamiento, originado tanto de la elevada pluviosidad durante los períodos húmedos, como de los desbordes del río (Popolizio, 1970; Neiff, 1986a). Se crea así un paisaje de *wetlands* o **humedales** (Lugo, 1983, 1990). En esta región se concentra la mayor oferta de humedales del Chaco, la cual representa una importante superficie dentro del conjunto de humedales Chaco-Pantanal (Adámoli, 1999).

En este contexto, la sedimentación de materiales limosos a ambas márgenes del río ha generado una situación muy particular en el paisaje: **los albardones**. El origen local y fósil de estos materiales (Renzuli, com.pers.), sumado a la

presencia de un perfil de suelo bien desarrollado (con horizonte B_{2t}) y una altura topográfica superior a la máxima alcanzada por el río, aún durante las inundaciones extraordinarias, sugiere que los albardones han sido formados durante períodos de mayor pluviosidad que la actual como los propuestos por Groeber (1955) para hace 1000 a 8000 años. Su situación topográfica de cumbre, favorece el desarrollo de suelos con buen drenaje y escurrimiento del exceso de agua. El bosque que se desarrolla sobre este suelo está, entonces, exento de pulsos de anegamiento.

Dinámica hídrica del Bosque de Inundación

El Bosque de Inundación se desarrolla en las posiciones topográficas más bajas, en el borde mismo del cauce del río y sometido a un pulso promedio de 110 días de inundación al año. Durante las inundaciones, el agua que baña al **BI** circula con la corriente del río. Constituye así, un **bosque de humedales de agua dulce corriente** o *freshwater riverine forested wetland* (Brown y Lugo, 1982). Su dinámica es entonces muy diferente a los demás ambientes inundables del área (pastizales, ralaras, algarrobales, palmares) que constituyen **ambientes de humedales de agua dulce estancada** o *freshwater basin wetlands* (Brown y Lugo, 1982).

Es de esperar entonces que en el **BI** las condiciones de oxigenación se mantengan más constantes y no haya tanta acumulación de compuestos tóxicos provenientes de la acción de organismos anearóbicos como ocurre en los ambientes de agua estancada. En el bosque de inundación pueden encontrarse renovales en perfectas condiciones, luego de haber permanecido 60 días completamente sumergidos.

Dada la baja capacidad de almacenamiento de agua útil del suelo del **BI**, ante un período sin lluvias y sin inundación se seca rápidamente. Posiblemente, este proceso de desecamiento se vea acelerado por la buena posibilidad de drenaje que brinda el canal del río en aguas bajas. La vegetación del **BI** queda así sometida a un doble pulso de

inundación y sequía. Pocas especies toleran este doble pulso, resultando en un bosque de baja diversidad y complejidad estructural (Lugo, 1978; Brown y Lugo, 1982; Frangi, 1983); característica compartida con la mayoría de los bosques de humedales (Cintrón, 1983; Brinson, 1990; Lugo *et al.* 1990b).

Dinámica hídrica del gradiente de bosques BAa-BAb-BTAB

Agua de lluvia

En las posiciones topográficas más altas, con mayor permeabilidad, (albardones e isletas), la alta pluviosidad ha favorecido la formación de un horizonte B_{2t} (de 20 a 25 cm de espesor y densidad aparente por encima de 1,65). Este impide el buen desarrollo de raíces; muy pocas especies logran atravesarlo y la mayoría está limitada a la explotación de agua por encima del mismo (horizontes A₁ y A₂) y en menor escala del B_{2t}. Así, la aptitud de estos suelos para el desarrollo de la vegetación depende principalmente de las características de los horizontes por encima de este "piso de maceta".

Las diferencias en capacidad de almacenamiento de agua útil (para una especie modelo) encontradas en los suelos a lo largo del gradiente **BAa-BAb-BTAB** son relativamente pequeñas (en el orden de los 20 mm). No obstante, el balance hidrológico muestra una mayor probabilidad de períodos de déficit hídrico en el **BTAB** que en el **BAa**, que puede ser suficiente para ejercer una influencia controladora sobre la vegetación (Anderson, 1981). Cabe destacar que esta probabilidad de déficit también es baja (menor al 50% durante el mes más seco en el **BTAB**, y del 27% si se considera un déficit mayor a 50 mm).

Durante el mes de agosto el suelo comienza a secarse y el suelo del **BTAB** dispondría de menor cantidad de agua útil que la explicable a partir de sus características físicas y del balance hidrológico. Si bien este fenómeno no ha sido aún estudiado, es posible que sea una consecuencia de la estructura y fenología del bosque más que un factor determinante de la misma. La ausencia de un estrato denso de sotobosque (como el producido por *Actinostemon* sp en

el **BAa**) y la mayor caducifoliedad del estrato superior permitirían una mayor entrada de luz al suelo aumentando así la evaporación de agua. Además, el estrato de bromeliáceas terrestres que se desarrolla en el sotobosque del **BTAB**, con gran capacidad de interceptar y almacenar el agua de lluvia, podría provocar una considerable disminución de la cantidad de agua que llega al suelo especialmente durante lluvias de baja intensidad como en general son las lluvias invernales.

Agua freática

Durante los períodos de sequía y con niveles bajos del río, no existe aporte de agua por freáticas superficiales que permita paliar el estrés hídrico de los bosques estudiados. Durante los períodos húmedos (luego de cada lluvia intensa) se forma un nivel freático colgante en el nivel de las arcillas de base. Estos estratos casi impermeables se encuentran a más de 2,5 m de profundidad en el **BAa** (por debajo de un estrato de limos) mientras que en el **BTAB** se encuentra a sólo 70 cm de profundidad (por debajo de horizontes arcillosos). El nivel freático temporario formado sobre estas arcillas constituye otro factor limitante (además del horizonte B_{2t}) para el desarrollo de raíces a mayor profundidad en el **BTAB** (Pritchett, 1990). Su existencia no ha sido aún comprobada para el **BAa** pero dada la profundidad a que se encontraría no tendría importancia como limitante para las raíces. Esta freática colgante podría interpretarse como un reservorio de agua para el suelo, en cuyo caso estaría más fácilmente disponible para el **BTAB** que para el **BAa**. Dado que ésta no está presente durante los períodos de déficit hídrico su importancia hipotética radicaría en la disminución del período de déficit por ascensos capilares, sin embargo los cambios texturales y de densidades aparentes entre los horizontes constituyen verdaderas barreras para el movimiento ascendente del agua por capilaridad (Pritchett, 1990).

Agua del río

Dado que el nivel del río no alcanza a bañar la cumbre del albardón, la única manera en que podría ocurrir

un aporte de agua al mismo sería por medio de infiltración. Ya se ha insistido sobre la bajísima permeabilidad de las arcillas de base, quedando la probabilidad de infiltración limitada al estrato limoso por encima de ellas, es decir cuando el río supera la cota de 4,5 m. Un hipotético aporte de estas características en un momento en que los suelos se encuentran saturados no cambiaría la situación hídrica del suelo del **BAa** ya que el exceso de agua puede escurrir hacia sitios más bajos. Sin embargo este proceso de escurrimiento sumado a los desbordes del río que ocurren en los momentos de hiperhumedad ocasionaría un elevamiento del nivel de las napas colgantes aumentando la probabilidad de sobresaturación y anoxia del suelo del **BTAB**.

La única situación que podría explicar un aporte extra de agua al suelo del **BAa** respecto de los otros suelos, es entonces cuando el río se encuentra por arriba de la cota de las arcillas de base durante un período en que el suelo se encuentra en déficit hídrico o por lo menos por debajo de su capacidad de campo. La bajísima probabilidad de ocurrencia de este tipo de eventos sumado a su aleatoriedad sugiere que este mecanismo no puede explicar las diferencias de diversidad y estructura de los bosques estudiados. Más bien cabe argumentar que dichas diferencias se deben principalmente a las capacidades de almacenamiento de agua útil para las plantas en los horizontes mayormente utilizados por las raíces (A_1 y A_2) cuya profundidad está limitada por la presencia de un horizonte B_{2t} y por la limitante que significa la elevación de las napas colgantes durante los períodos húmedos.

Dinámica hídrica del paisaje

Se trata entonces de una situación en la que todas las unidades de bosque se encuentran en mayor o menor grado limitadas por las características topo-edáficas. De todos ellos el **BI** es el que posee un tensor más frecuente e intenso, quedando más limitado en diversidad y complejidad estructural ([Erangi y Lugo, 1985](#)). En el otro extremo, el **BAa** es el menos limitado por las características del suelo. No posee problemas de exceso hídrico y la probabilidad de

déficit es baja. Debería entonces ser considerada como la comunidad de Chaco Húmedo más cercana al clímax climático.

Estas limitantes se reflejan en el abrupto cambio de diversidad y complejidad estructural entre el **BI** y el gradiente **BAa-BAb-BTAB**. En cambio, las diferencias en los valores de diversidad y complejidad estructural entre las distintas unidades del gradiente **BAa-BAb-BTAB**, son más bien pequeñas. El aumento observado hacia el **BTAB** podría explicarse a partir de su carácter transicional. En él se encuentran la mayoría de las especies características del **BAa** (extrachaqueñas) que pueden tolerar la situación hídrica del **BTAB** pero en densidades menores. A éstas se les suman las especies más típicamente chaqueñas que penetran en estos ambientes desde sitios vecinos pero que prácticamente desaparecen por completo hacia el **BAa**.

El modelo desarrollado por Sennhauser y Adámoli ([Sennhauser, 1991ab](#); [Adámoli et al., 1990](#)) para una situación de menores precipitaciones, en el centro sur de la provincia de Formosa, predice que ante una migración del río o abandono del cauce, la selva de ribera se transforma con el tiempo en un bosque chaqueño xerofítico. La estructura de la selva descripta correspondería prácticamente a la del **BTAB** descrito en este capítulo.

Este modelo asume que la presencia de selva de ribera está asociada a un aporte extra de agua por el río. Si bien no se realizaron estimaciones de la disponibilidad hídrica de cada suelo, la necesidad de un aporte extra de agua para mantener la estructura se infiere, en este caso, a partir de censos realizados en situaciones de abandono de cauce. Este modelo en un principio parecería contraponerse con lo expuesto anteriormente; sin embargo las características topo-edáficas son diferentes. A medida que el clima se hace más seco tienden a desaparecer las características hidromórficas de los suelos, que constituyen la mayor limitante en la zona más húmeda del Chaco.

En el Chaco Subhúmedo la mayor permeabilidad de los suelos permitiría por un lado un mejor ajuste de la vegetación con el clima en la áreas pluviodependientes y por otro la infiltración de agua desde el río y por lo tanto el

mantenimiento de comunidades edáficas de características más húmedas en las áreas fluviosubsidiadas.

Dicho de otra manera, en el Chaco Húmedo el principal tensor es el exceso de precipitaciones que no puede ser drenado por las características del relieve y la naturaleza de los sedimentos. Este ha llevado a la formación de suelos hidromórficos y por lo tanto con limitaciones en la profundidad útil para las raíces. La intensidad de déficit hídrico durante los períodos secos que sufre cada unidad de vegetación es inversamente proporcional a la profundidad de suelo útil. En el Chaco Subhúmedo y Seco, en cambio, el principal tensor es la deficiencia de precipitaciones. Todo aporte extra de agua permite el desarrollo de comunidades más diversas. Donde esto no existe, el fuego pasa a ser el factor más importante en la regulación de la estructura de la vegetación (Morello, 1970b; Morello y Adámoli, 1974).

Conclusiones

Las principales conclusiones de este trabajo pueden sintetizarse en los siguientes puntos:

- i. El este de la provincia de Formosa presenta una elevada heterogeneidad ambiental, con pequeños parches de distintos tipos de bosques distribuidos en una matriz de pastizal.
- ii. Hay dos tipos estructural y funcionalmente bien diferentes de bosque: el bosque de inundación, **BI** y un gradiente de bosques no inundables por el río que a su vez ha sido dividido en tres unidades secuenciales, altamente vinculadas entre sí y llamadas bosque de albardón alto, bosque de albardón bajo y bosque transicional austro-brasileño (**BAa-BAb-BTAB**).
- iii. El **BI**, caracterizado por su baja diversidad y complejidad estructural, se encuentra sometido a un pulso de inundación promedio de 110 días anuales y al bajar el nivel del agua su suelo se seca rápidamente; queda así sometido a un doble pulso

de inundación y sequía.

- iv. A lo largo del gradiente **BAa-BAb-BTAB** hay un recambio parcial de especies con disminución de linajes paranaenses y aumento de linajes chaqueños en el sentido **BAa→BAb→BTAB**. Este gradiente estaría regulado principalmente por: a) una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil para las plantas (disminución de la profundidad del suelo), b) una disminución en el drenaje del exceso de agua y por c) un aumento de la influencia de napas colgantes (menor profundidad de las arcillas de base). Todas estas variables, están directamente relacionadas con la altura topográfica de cada sitio.
- v. La capacidad diferencial de almacenamiento de agua en los distintos suelos cobra mayor importancia en la determinación de las comunidades vegetales por ser el Chaco húmedo una región con variabilidad climática donde las sequías no siempre son predecibles y ocurren durante períodos de crecimiento vegetativo.
- vi. El **BAa** no recibe ningún aporte de agua extra desde el río que permita explicar las diferencias estructurales con el **BTAB**. Tales diferencias se deben, más bien, a las limitaciones en la disponibilidad hídrica que imponen las características topo-edáficas en el **BTAB**.
- vii. El **BAa** debe ser considerado, entonces, como la comunidad más cercana al clímax climático del Chaco húmedo.
- viii. La coexistencia e interacciones de los varios tipos de bosque con un ambiente herbáceo muy diverso hacen del Chaco Oriental un sistema muy particular. Ambos tipos fisonómicos tienen gran importancia económica y un mejor entendimiento de su dinámica y coexistencia contribuye a mejorar

el manejo. Esta heterogeneidad ambiental, en la que cada unidad presenta fluctuaciones temporales en la disponibilidad y producción de recursos ajustadas a pulsos diferentes (inundación, anegamiento, sequía), conforma un ambiente en continuo cambio pero con alta diversidad de oportunidades para su biota. Este posiblemente sea el principal factor que permite la coexistencia de un gran número de especies y formas de vida contrastantes, como posiblemente no exista otro sitio en Argentina.

Proyección a escala regional

La elevada heterogeneidad del paisaje del Chaco Oriental puede ser interpretada como la respuesta de la vegetación a las intensas precipitaciones en un área de escasa energía de drenaje sumada a la presencia de períodos de déficit hídrico no siempre previsible. Este doble pulso, soportado sólo por especies anfitolerantes, favorece la formación de pajonales y pastizales con o sin palmar, comunidades edáficas que sin lugar a dudas dominan el paisaje del Chaco Oriental. Sólo en las situaciones con mejor drenaje (topográficamente más altas y en su mayoría creadas por sedimentación antigua o actual de los ríos), donde la vegetación escapa en mayor o menor grado de este doble pulso, se favorece la colonización por leñosas. Estas aparecen entonces como pequeñas isletas salpicando la matriz de pastizal o bien surcando el mismo a lo largo de los albardones de los ríos.

Todas las comunidades boscosas del Chaco Oriental poseen limitantes edáficas (profundidad de suelo limitada por horizontes impermeables y por napas colgantes de gran fluctuación), siendo la situación del **BAa** la que más se asemeja a la de un hipotético bosque desarrollado bajo las condiciones climáticas del Chaco Oriental pero sin limitantes edáficas. Si bien esta situación es hipotética para el Chaco húmedo, no lo es en la margen oriental del río Paraguay. Allí, bajo las mismas condiciones climáticas que las aquí analizadas, pero con una topografía algo quebrada

por la presencia del macizo brasileño, se forma un bosque continuo muy similar al **BAa** pero aún más enriquecido en especies (Placci, datos no publicados). En los valles con drenaje impedido como el de Carapeguá (25°55'S 57°15'W), reaparece la sabana salpicada con algarrobales y quebrachales.

Esta forma de interpretar el paisaje del Chaco húmedo nos plantea los siguientes interrogantes: 1) debe el Chaco Oriental seguir siendo considerado como Chaco?, 2) debe ser considerado como una nueva unidad? 3) o más bien, representa una subunidad más vinculada a la vegetación Paranaense?. Este hipotética unidad estaría caracterizada por la presencia de comunidades boscosas cercanas a un clímax climático, correspondientes a la Provincia Paranaense; sin embargo, por las restricciones edáficas antes mencionadas, tendría una dominancia paisajística de pajonales y sabanas, es decir de comunidades en clímax edáficos de linajes chaqueños.

[Placci](#) (1995) al igual que lo propuesto por [Prado](#) (1991, 1993b) considera que el Chaco Oriental debería ser excluido de la Provincia Chaqueña y que el límite occidental (si bien sigue siendo una zona de transición) se encontraría entre las isohietas de 900 y 1000 mm anuales, donde el tensor principal comienza a ser el déficit hídrico. Este límite coincide aproximadamente con el límite oriental de distribución del quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis quebracho-colorado*) que constituye la especie más característica de la provincia chaqueña, asociada con los suelos bien desarrollados.

Vale insistir en que el quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*) cuya presencia ha sido utilizada para definir los límites del Chaco, ocupa en el Chaco Oriental los suelos descabezados.

Los avances realizados en este sentido por [Prado](#) (1991, 1993b), Brown, Placci y Morales (datos no publicados) sugieren la existencia de una unidad que vincula al Chaco Oriental con los bosques pedemontanos (actualmente considerados como distrito de las Yungas) y ambos, más fuertemente vinculados con la selva Paranaense que con el Chaco. Estos bosques, caracterizados por la

presencia de muchas especies en común (especies transchaqueñas de [Morello y Adámoli](#), 1974) habrían tenido continuidad durante períodos más húmedos del pleistoceno a través de un arco por el norte del Chaco, "Arco Pleistocénico", el que a su vez se continuaría hasta la Caatinga ([Prado](#), 1991) y/o a través del mismo Chaco ([Brown](#), 1986).

Bibliografía

- ADÁMOLI, J.; E. SENNHAUSER; J.M. ACERO Y A. RESCIA .1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography*, 17: 491-500.
- ADÁMOLI, J. 1999. Los humedales del Chaco y Pantanal. En: Malvárez, A. I. (Ed.), *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. MAB-UNESCO- Universidad de Buenos Aires, 85-93 p.
- ANDERSON, A.B. 1981. White-sand vegetation of brasilian Amazonia. *Biotropica*, 13: 199-210.
- BEARD, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation-types. *Ecology*, 36: 89-100.
- BONFILS, C.G. 1970. Los recursos edáficos. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 11(supl.1): 103-109.
- BRINSON, M.M. 1990. Riverine Forests. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world 15*. Elsevier, Amsterdam, 87-142 p.
- BROWN, A.D. 1986. Autoecología de bromeliáceas epífitas y su relación con *Cebus apella* (Primates). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 474 p.
- BROWN, A.D.; L.G. PLACCI Y H.R. GRAU. 1993. Ecología y diversidad de las selvas subtropicales de Argentina. En: *Elementos de Política Ambiental* (F. Goin y R. Goñi, eds.) Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires, 215-222 p.
- BROWN, S. Y A. E. LUGO. 1982. A comparision of structural and functional characteristics of saltwater and freshwater forested wetlands. En: *Proceedings of the firts international wetlands conference* (B. Gopal, R.E. Turner, R.G. Wetzel y D.F. Whigham, eds) National Institute of Ecology, Jaipur y International Scientific Publications. Jaipur, India, 109-130 p.
- BRUNIARD, E. 1962. Geografía pluviométrica de la provincia del Chaco. Nordeste, Fac. de Humanidades, Univ. Nacional del Nordeste, 4: 45-92.
- BURGOS, J.J. 1970. El clima de la región Noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11 (Supl.1): 37-101.
- BURNETT, M. R.; AUGUST, P. V.; BROWN, J. H. Y K. T. KILLINGBECK. 1997. The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. I. A patch-scale perspective. *Conservation Biology*, 12: 363-370.
- CABRERA, A.L.. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista del Museo de Ciencias Naturales de la Ciudad Eva Perón*, 8 (Nueva Serie), Bot. 33: 87-168.
- CABRERA, A.L.. 1970. La vegetación del Paraguay en el cuadro fitogeográfico de América del Sur. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11 (Supl.1): 121-132.
- CABRERA, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2ºed. *Enc. Arg. Agricultura y Jardinería*. ACME S.A.C.I., Buenos Aires, 85 p.
- CABRERA, A.L. Y A. WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. 2º ed. *Monografías Científicas, Serie de Biología*, Secr. Gral. OEA, Washington, D.C., 122 p.
- CINTRÓN, B.B. 1983. Coastal freshwater swamp forest: Puerto Rico's most endangered ecosystems?. En: *Los Bosques de Puerto Rico* (A.E. Lugo, ed.) US Department of Agriculture Forest Service, Institute of Tropical Forestry, and Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, Puerto Rico, 249-282 p.
- CLARK, D. B.; CLARK, D. A. Y J. M. READ. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 86: 101-112.
- CRAWLEY, M.J. 1986. The structure of plant communities. En: *Plant ecology* (M.J. Crawley, ed) Blackwell scientific publications, Oxford, 1-50 p.
- ESKUCHE, U. (1992). Sinopsis cenosistemática preliminar de los pajonales mesófilos semi-naturales del nordeste de la Argentina, incluyendo pajonales pampeanos y puntanos. *Phytocoenologia*, 21: 237-312.
- FRANGI, J.L. 1983. Las tierras pantanosas de montaña

- puertorriqueña. En: Los Bosques de Puerto Rico (A.E. Lugo, ed.) US Department of Agriculture Forest Service, Institute of Tropical Forestry, and Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, Puerto Rico. Pp: 233-247.
- FRANGI, J.L. Y A.E. LUGO. 1985. Ecosystem dynamics of a subtropical floodplain forest. *Ecological Monographs*, 55: 351-369.
- FRENGUELLI, J. 1941. Rasgos principales de la fitogeografía argentina. *Rev. Mus. La Plata*, 3 (Bot.13): 65-181.
- FROST, P.; J.C. MENAUT; B. WALKER; E. MEDINA; O. SOLBRIG Y M. SWIFT. (1985). Responses of savanas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative programme of research. *Biology International*, Special Issue 10, 82 p.
- GROEBER, P. 1955. Bosquejo geológico y climatológico de Formosa. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 60: 265-284.
- HUNTLEY, B.J. Y B.H. WALKER. 1982. *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin.
- KANGAS, P.C. 1990. Long-term development of forested wetlands. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 25-51 p.
- LUGO, A.E. 1978. Stress and ecosystems. En: *Energy and environmental stress in aquatic systems* (J.H. Throp and J.W. Gibbons, eds.) *DOE Symposium Series (CONF-771114)*. National Technical Information Service, Springfield, Va, 62-101 p.
- LUGO, A.E. 1982. Some aspects of the interaction among nutrient cycling, hidrology and soils in wetlands. *Water International*, 7: 178-184.
- LUGO, A.E. 1983. Definición, clasificación, funcionamiento y valor ecológico de tierras pantanosas. En: *Los Bosques de Puerto Rico* (A.E. Lugo, ed.) US Department of Agriculture Forest Service, Institute of Tropical Forestry, and Puerto Rico Department of Natural Resources, San Juan, Puerto Rico, 226-232 p.
- LUGO, A.E. 1990. Introduction. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 1-14 p.
- LUGO, A.E.; S. BROWN Y M.M. BRISON. 1990a. Concepts in wetland ecology. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 53-85 p.
- LUGO, A.E.; M.M. BRISON Y S. BROWN. 1990b. Synthesis and search for paradigms in wetland ecology. En: *Forested Wetlands* (A.E. Lugo, M.M. Brison y S. Brown, eds.) *Ecosystems of the world* 15.Elsevier, Amsterdam, 447-460 p.
- MEDINA, E. 1983. Adaptations of tropical trees to moisture stress. En: *Tropical Rain Forest Ecosystem, A. Structure and Function*. (F.B. Golley, ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 225-237 p.
- MORELLO, J.H. 1970b. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco Argentino. *IDIA*, Diciembre, 1970, 31-52 p.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1967. Vegetación y ambiente del nordeste del Chaco argentino. Guía de viaje, tramo Resistencia-Puerto Pilcomayo. *IX Jorn. Arg. Bot. INTA*, Centro Regional Chaqueño, E.E.A., Cnia. Benitez, mimeog., 75 p.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del chaco argentino. Primera parte: Objetivos y metodología. *Serie fitogeográfica N°10*, INTA, Buenos Aires, 125 p.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1973. Subregiones ecológicas de la provincia del Chaco. *Ecología*, 1: 29-23.
- MORELLO, J.H. Y J. ADÁMOLI. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la Provincia del Chaco. *Serie Fitogeográfica N°13*, INTA, Buenos Aires, 130 p.
- NEIFF, J.J. 1986a. Sinopsis ecológica y estado actual del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical*, 1: 5-35.
- NEIFF, J.J. 1986b. Aspectos metodológicos y conceptuales

- para el conocimiento de las áreas anegables del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical*, 1: 1-4.
- PLACCI, L.G. Y P.A. GIORGIS. 1993. Estructura y diversidad de la selva del Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Actas de las VII Jornadas Técnicas sobre Bosque Nativo. Uso, Manejo y Conservación. Eldorado, Misiones*, 253-266 p.
- PLACCI, L. G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 150 p.
- POPOLIZIO, E. 1970. Algunos rasgos de la geomorfología del nordeste argentino. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11(Supl.1): 17-35.
- PRADO, D.E. 1991. A critical evaluation of the floristics links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Ph.D. Thesis, University of St. Andrews.
- PRADO, D.E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea*, 48: 145-172.
- PRADO, D.E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea*, 48: 615-629.
- PRITCHETT, W.L. 1990. *Suelos Forestales. Propiedades, conservación y mejoramiento*. Edit. Limusa, México, 634 p.
- RAGONESE, A.E. Y J.C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11(Supl.1): 133-160.
- RENZULI, M. 1986. Los suelos de la Provincia de Formosa. *Boletín de la Sociedad Rural de Formosa*, 5: 12-23.
- RICKLEFS, R.E. 1973. *Ecology*. Chiron Press, Oregon, 861 p.
- SARMIENTO, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology*, 60: 367-410.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecoogy of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 235 p.
- SENNHAUSER, E.B. 1991a. Composición y dinámica de los bosques fluviales de la Cuenca inferior del río Bermejo. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- SENNHAUSER, E.B. 1991b. The concep of stability in connection with the gallery forests of the chaco region. *Vegetatio*, 94: 1-13.
- TERUGGI, M.E. 1970. Bosquejo geológico del Paraguay y de la provincia de Corrientes. *Bol. Soc. Argent. de Bot.*, 11:(Supl.1): 1-15.

Apéndice 1

Especies características de las situaciones de mayor disponibilidad hídrica. Se indican los valores de densidad, área basal e I.V.I. (Índice de valor de Importancia) para cada especie y el total de cada unidad de bosque: bosque de inundación (BI), bosque de albardón alto (BAa), bosque de albardón bajo (BAb) y bosque transicional austro-brasileño (BTAB) en el Riacho de Pilagá, Formosa. En las columnas de la derecha se indican las áreas en que se encuentra la especie (según Adámoli, 1973; Prado, 1990, 1993b y Placci, 1995): Chaco Occidental (CH), Chaco Oriental (O), Bosque pedemontano de las Yungas (Y), Selva Paranaense (P) y Arco Pleistocénico (A).

Especie	Densidad (Árboles.ha ⁻¹)				Area basal (m ² ha ⁻¹)				I.V.I.				Distribución				
	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	Baa	BAb	BTAB	CH	O	Y	P	A
<i>Muelleria fluvialis</i>	5				0,042				1,6					O			
<i>Cynometra bahuinifolia</i>	5				0,092				1,7					O			
<i>Desconocido 1</i>	100				4,398				30,3					O			
<i>Psidium kennedianum</i>	150	1			0,96	0,003			27,6	0,2				O			
<i>Ocotea diospyrifolia</i>	310	3			20,2	0,684			103	2,5				O		P	
<i>Geoffroea striata</i>	10				0,055				3,1					O	Y		A
<i>Crataeva tapia</i>	120				0,638				19,9					O			A
<i>Pouteria glomerata</i>	410				4,998				65					O			A
<i>Cathormion polycephallum</i>	15	1	4	10	1,014	0,02	0,287	0,4	7,4	0,3	1,6	3,2		O	Y		A
<i>Randia armata</i>	35			13	0,304			0,035	10,1			2,1		O	Y	P	A
<i>Inga uruguensis</i>	15	4			1,137	0,305			6,6	1,7				O	Y	P	A
<i>Picramnia sellowii</i>	5	3		10	0,032	0,015		0,078	1,6	0,5		1,1		O		P	
<i>Rollinia emarginata</i>	10	2			0,027	0,006			1,9	0,5				O		P	
<i>Sapindus saponaria</i>		1				0,006				0,2				O	Y		A
<i>Guarea macrophylla</i>		7				0,261				1,4				O	Y	P	
<i>Pilocarpus pennatifolius</i>		2				0,006				0,3				O		P	
<i>Genipa americana</i>		1				0,013				0,3				O			
<i>Casearia gossypiosperma</i>		9				0,203				2,1				O		P	
<i>Ficus luschnathiana</i>		2	1			0,14	0,087			0,8	0,5			O		P	
<i>Phytolaca dioica</i>		11				1,394				6,3				O		P	A
<i>Pentapanax warmingiana</i>		8				0,253				2,3				O		P	A
<i>Casearia sylvestris</i>		3				0,019				0,7				O	Y	P	A

<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	4				0,266				1,6				O Y P A
<i>Fagara rhoifolia</i>	3	1			0,119	0,044			0,8	0,4			O Y P A
<i>Fagara sp</i>	5		2		0,045		0,01		0,7		0,3		O
<i>Actinostemon sp</i>	1120	469	7		6,85	2,189	0,015		93,4	40,3	1,3		O
<i>Calycophyllum multiflorum</i>	80	117			3,998	2,077			22,1	18			O Y
<i>Trichilia catigua</i>	212	174	22		2,353	0,849	0,08		31,2	19,9	3		O Y P
<i>Gleditsia amorphoides</i>	55	57	12		5,977	3,408	0,445		25,6	17	3,6		O Y P A
<i>Maclura tinctoria</i>	6	4	17		0,527	0,067	0,019		2,6	1	1,3		O Y P A
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	33	4	32		1,023	0,088	0,184		9	1	4,8		O Y P A
<i>Pterogine nitens</i>	3		2		0,118		0,15		1		0,8		O Y P A
Total sin lianas	1190	1767	1769	1520	33,9	35,684	35,678	28,813					
Total con lianas	1275	1939	1824	1542	34,797	36,562	35,998	28,915	300	300	300	300	

Apéndice 2

Especies características de las situaciones intermedias de disponibilidad hídrica. Se indican los valores de densidad, área basal e I.V.I. (Índice de valor de Importancia) para cada especie y el total de cada unidad de bosque: Bosque de Inundación (BI), Bosque de Albardón Alto (BAa), Bosque de Albardón Bajo (BAb) y Bosque Transicional Austro- Brasileño (BTAB) en el Riacho de Pilagá, Formosa. En las columnas de la derecha se indican las áreas en que se encuentra la especie (según [Morillo y Adámoli](#), 1973; [Prado](#), 1990, 1993b y [Placci](#), 1995): Chaco Occidental (CH), Chaco Oriental (O), Bosque pedemontano de las Yungas (Y), Selva Paranaense (P) y Arco Pleistocénico (A).

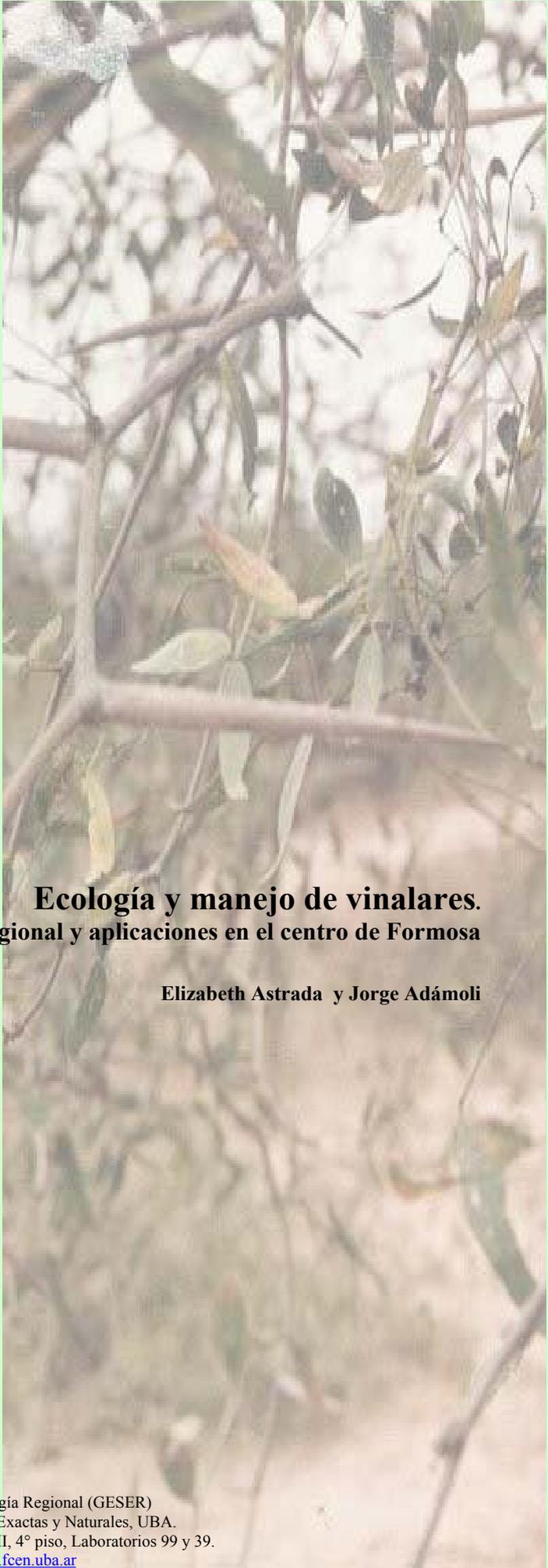
Especie	Densidad (Árboles.ha ⁻¹)				Area basal (m ² ha ⁻¹)				I.V.I.				Distribución				
	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	CH	O	Y	P	A
<i>Eugenia moraviana</i>		15	10	17	0,069	0,032	0,063		2,5	1,4	2,1		O		P		
<i>Holocalix balansae</i>		7	10	2	0,86	0,559	0,023		3,9	3,2	0,4		O		P		
<i>Peltophorum dubium</i>		7	16		0,934	0,945			4,1	4,9			O		P		A
<i>Capparis flexuosa</i>		13	16	3	0,107	0,062	0,01		2,9	2,6	0,6		O				A
<i>Myrcianthes pungens</i>		44	160	125	1,245	2,064	1,036		11	22,8	17,2		O	Y	P		A
<i>Patagonula americana</i>		25	81	68	2,45	5,345	1,093		11,6	25,3	12,6		O	Y	P		A
<i>Ruprechtia laxiflora</i>		17	84	93	1,064	2,711	1,779		6,2	19,1	18,5		O	Y	P		A
<i>Crysophyllum marginatum</i>		6	33	15	0,093	0,314	0,095		1,6	5,9	2,4		O	Y	P		A
<i>Fagara naranjillo</i>		3	4	2	0,073	0,044	0,023		0,9	0,7	0,4		O	Y	P		A
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>		17	43	128	1,989	1,673	2,839		8,6	11,3	26		O	Y			
<i>Tabebuia ipe</i>		7	23	27	0,732	1,04	0,495		3,6	6,8	5,9		O		P		A
<i>Adelia spinosa</i>		6	21	5	0,208	0,193	0,017		1,7	3,8	1		O				
<i>Guazuma ulmifolia</i>			4	3		0,135	0,038				1,1	0,7	O				
<i>Diplokeleba floribunda</i>		2	33	70	0,69	1,884	2,147		2,3	10	16,9		O				

<i>Astronium balansae</i>	1	19	17	0,018	0,837	0,514	0,3	4,9	4,2	O			
<i>Eugenia uniflora</i>	3	157	163	0,009	0,706	0,644	0,7	17,1	20,1	O	Y	P	A
<i>Terminalia triflora</i>	1	87	102	0,055	1,678	1,785	0,4	14,4	19,5	O	Y	P	A
<i>Pisonia zapallo</i>	1	4	17	0,003	1,123	0,964	0,2	3,9	6,1	O	Y	P	A
<i>Celtis pubescens</i>	4	3	28	0,055	0,015	0,103	1	0,6	4,1	O	Y		A
<i>Opuntia schultzei</i>	3	10	7	0,03	0,135	0,042	6	2	1,3	O		P	
<i>Arecastrum romanzoffianum</i>	3	4	15	0,182	0,179	0,405	1,2	1,3	3,7	O		P	
<i>Brumelia obtusifolia</i>	3	19	32	0,218	3,069	2,566	1,3	11,7	13,4	CH	O	Y	A
<i>Sorocea sprucei</i>		4	28		0,042	0,304		0,9	5,6	O			
<i>Guettarda uruguensis</i>		1	35		0,008	0,138		0,3	5,6	O			
<i>Eugenia ovalifolia</i>		3	43		0,011	0,131		0,5	5,4	O		P	
<i>Coccoloba cordata</i>		3	8		0,012	0,049		0,5	1,7	O	Y	P	
<i>Allophylus edulis</i>		1	12		0,004	0,04		0,3	2,2	O	Y	P	
<i>Goldmania paraguayensis</i>		1	17		0,026	0,117		0,3	3,2	O			A
<i>Sebastiania brasiliensis</i>		58	190		0,345	0,99		6,8	22,3	O	Y	P	A
<i>Achatocarpus praecox</i>		7	28		0,099	0,226		1,4	4,7	CH	O	Y	P
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>		7	43		1,037	4,927		4,2	23,9	CH	O	Y	
<i>Capparis retusa</i>			10			0,045			2	CH	O	Y	

Apéndice 3

Especies características de las situaciones de menor disponibilidad hídrica. Se indican los valores de densidad, área basal e I.V.I. (Índice de valor de Importancia) para cada especie y el total de cada unidad de bosque: Bosque de Inundación (BI), Bosque de Albardón Alto (BAa), Bosque de Albardón Bajo (BAb) y Bosque Transicional Austro- Brasileño (BTAB) en el Riacho de Pilagá, Formosa. En las columnas de la derecha se indican las áreas en que se encuentra la especie (según [Morillo y Adámoli](#), 1973; [Prado](#), 1990, 1993b y [Placci](#), 1995): Chaco Occidental (CH), Chaco Oriental (O), Bosque pedemontano de las Yungas (Y), Selva Paranaense (P) y Arco Pleistocénico (A).

Especie	Densidad (Árboles.ha ⁻¹)				Area basal (m ² .ha ⁻¹)				I.V.I.				Distribución				
	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	BI	BAa	BAb	BTAB	CH	O	Y	P	A
<i>Schinopsis balansae</i>			4	3			0,236	0,298			1,2	1,6		O			
<i>Maythenus ilicifolia</i>				2				0,008				0,3		O		P	
<i>Erythroxylon cuneifolium</i>				5				0,015				0,8		O	Y	P	
<i>Scutia buxifolia</i>			1	2			0,003	0,005			0,3	0,3		O	Y		A
<i>Pithecellobium scalare</i>				5				0,108				1,3		O	Y		A
<i>Chorisia speciosa</i>				3				1,448				5,4		CH	O	Y	
<i>Zizyphus mistol</i>				2				0,304				1,4		CH	O	Y	
<i>Cereus stenogonus</i>			1	2			0,016	0,003			0,3	0,3		CH	O		P
<i>Schinus fasciculatus</i>				3				0,021				0,7		CH	O		P
<i>Tabebuia nodosa</i>				5				0,128				1,3		CH	O		
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>				15				1,366				7		CH	O		
<i>Prosopis alba</i>				3				0,036				0,7		CH	O		
Lianas	85	172	56	22	0,897	0,877	0,32	0,101	20,1	25,2	8,6	3,1					



**Ecología y manejo de vinalares.
Perspectiva regional y aplicaciones en el centro de Formosa**

Elizabeth Astrada y Jorge Adámoli

Grupo de Estudios Sobre Ecología Regional (GESER)
Dpto de Cs. Biológicas, Fac. de Cs. Exactas y Naturales, UBA.
Dirección: Cdad Universitaria, Pabellón II, 4° piso, Laboratorios 99 y 39.
e-mail: eli@biolo.bg.fcen.uba.ar

Resumen

El presente capítulo trata de aspectos ecológicos tales como la situación ambiental previa al dominio del vinal (*Prosopis ruscifolia*) y los primeros indicios del proceso de colonización; los antecedentes de investigación sobre vinales; el deterioro ambiental de las últimas décadas y de las comunidades dominadas por vinal. En relación con el manejo de estos sistemas se analizan los modelos productivos tradicionales, la degradación de los ecosistemas naturales y los factores que posibilitan la instalación del vinal; se presentan los estudios sobre manejo sustentable de otros ecosistemas chaqueños, la definición de modelos alternativos y la aplicación del Modelo Silvopastoril a vinales del centro de Formosa. En este último punto se detallan los resultados obtenidos en el análisis de la arquitectura, la evaluación del peso total maderable por individuo, el análisis del crecimiento diamétrico, el potencial maderero, el uso ganadero y el rendimiento en la obtención de productos forestales.

Situación ambiental previa al dominio del vinal y los primeros indicios del proceso de colonización.

Describir hoy el Chaco sin mencionar las profundas modificaciones generadas por la acción antrópica, es omitir un elemento sustancial tanto en relación con el paisaje como con respecto a la vida del hombre. La expansión de la frontera agrícola, los peladares peridomésticos, la sustitución de pastizales pirógenos y del estrato herbáceo de los bosques por diversas comunidades leñosas, son algunos ejemplos de gran relevancia. En este marco la notable expansión del vinal (*Prosopis ruscifolia*) (Fig.1) ocupa una posición destacada, particularmente crítica por haber afectado gravemente a terrenos productivos: antiguas chacras y tierras de pastoreo. Para comprender los procesos que han desarrollado esta transformación y la dimensión que en la actualidad tiene esta problemática, es importante considerar la situación a partir de los tiempos en que esta especie no era considerada plaga para la agricultura.

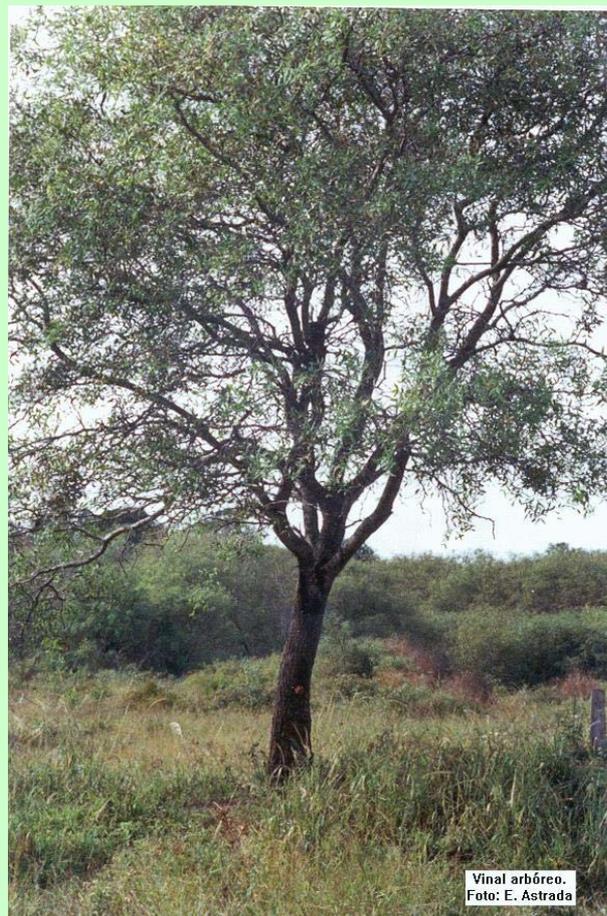


Fig. 1: Ejemplar de Vinal de mediana edad con porte arbóreo.

Numerosos son los autores que desde hace décadas han descripto los ecosistemas del Chaco aluvional en general y las comunidades vegetales en particular ([Ragonese y Castiglioni](#), 1968; [Morello y Adámoli](#), 1968 y 1974; [Morello](#), 1970; [Morello et al.](#), 1973; [Cabrera y Willink](#), 1980; [INTA](#), 1982, Red Agroforestal Chaco, 1999). En una breve síntesis puede decirse que la vegetación dominante en la región, es del tipo bosque xerófilo semicaducifolio en tierras mejor drenadas, con un componente sabánico y de fisonomías herbáceas asociado a la mayor disponibilidad hídrica. En la provincia de Formosa pueden reconocerse tres sectores principales: oriental o húmedo, central o de transición y occidental o seco. Las diferentes comunidades se ubican espacialmente muy vinculadas a las variaciones topográficas locales, determinadas en gran medida por la morfología fluvial.

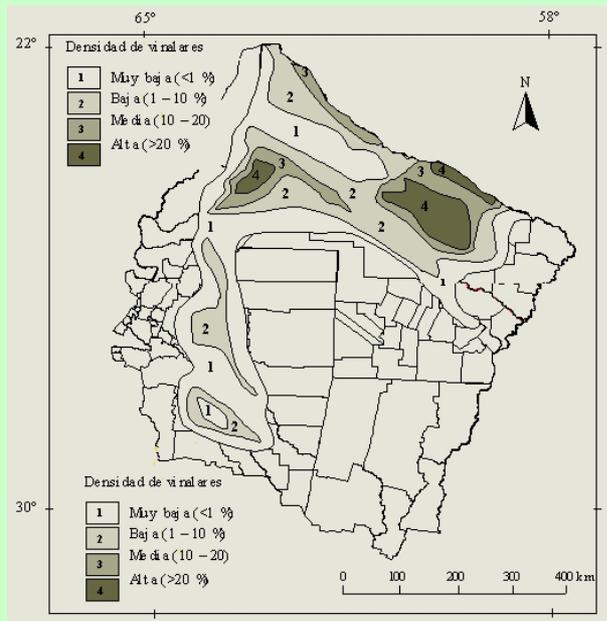


Fig. 2. Distribución del Vinal según grados de densidad

En el centro de la provincia de Formosa han ocurrido los mayores procesos de arbustificación, principalmente en ambiente de media loma, que originalmente estaba dominada por sabanas. Dentro de las especies más frecuentes que dominan estos sistemas, el vinal tiene un lugar preponderante. Su carácter de especie colonizadora está exacerbado y es generalmente considerada una maleza o plaga. Sin embargo, no es una especie exótica sino que “desde la Colonia hasta principios de nuestro siglo, el vinal era una especie leñosa que dominaba en algunas comunidades riparias en el Chaco semiárido, por ejemplo, siempre ocupó porciones de llanuras aluviales en toda la faja del bosque xerófilo” (Morello *et al.* 1973). Morello (1973) detalla que en los últimos 40 años la especie comenzó a moverse explosivamente hacia las sabanas y pastizales de la faja de bosque tropófilo llegando a cubrir enormes superficies en la Argentina y en el Chaco Paraguayo. Según dicho autor el avance del vinal no se produce homogéneamente, sino en determinadas porciones o tramos de la secuencia topográfica que caracteriza los distintos sistemas de relieve del Chaco de parques y sabanas secas. En la década del 60 ya estaba instalada la fisonomía de arbustal denso (Morello *et al.* 1973).

El análisis del estado de conservación de los recursos

naturales en la Región Chaqueña debe considerar un elemento esencial: los sistemas de producción primitivos han afectado tanto a los componentes de flora y fauna, como a las propiedades físicas y químicas de los suelos. La productividad de bosques y pastizales decrece debido a que las condiciones de degradación del suelo en tierras sobrepastoreadas y en chacras abandonadas, afectan a los contenidos de materia orgánica de los suelos y determinan menor disponibilidad de nutrientes. Esto afecta también a la estructura de los suelos, lo que determina una menor capacidad de infiltración y acumulación de agua en el perfil. Un aumento en los vectores de escurrimiento y de transpiración, afecta asimismo a la productividad del sistema.

Amplias superficies del Centro-oeste de la provincia de Formosa son consideradas económicamente improductivas pues están ocupadas por vinales. Es de destacar que el área colonizada por vinal abarca grandes sectores de cuatro provincias argentinas (Fig. 2). En la gran mayoría de los campos de pequeños productores existe una superficie de tamaño variable que ha sido invadida por esta leñosa, disminuyendo aún más los escasos recursos disponibles.

Las condiciones y procesos que participaron de estos cambios son algunos de los elementos que se analizan en las siguientes secciones de este capítulo.

Modelos productivos tradicionales, la degradación de los ecosistemas naturales y los factores que posibilitan la instalación del vinal

El hombre interviene con fines productivos en los ecosistemas naturales de diversos modos, tanto a través de la extracción de recursos naturales (madera, pastos y animales silvestres) o a través de actividades sustitutivas (como los desmontes para agricultura). En muchos casos el resultado de estas acciones es un disturbio sobre el sistema natural que puede conducir a la pérdida o deterioro del mismo.

Los ecosistemas del Chaco argentino fueron afectados por la actividad humana desde principios de siglo (Morello 1970).



Fig. 3: Detalle de hojas y espinas de vinal. Se aprecia el carácter leñoso de éstas últimas y su longitud (10 a 20 cm).

En la región chaqueña se han aplicado diversos sistemas productivos, algunos de los cuales implicaron una depredación de los recursos, tras lo cual se abandonó la actividad. Los sistemas de producción dominantes en el Chaco Seco son la explotación forestal "minera", la ganadería de monte, y en las zonas con mayor disponibilidad hídrica, la agricultura "oportunistista". Difícilmente estas actividades puedan ser calificadas como sustentables si se tienen en cuenta sus componentes sociales, económicos y ambientales. Ejemplos de estos sistemas indeseables ubicados en los extremos de ineficiencia productiva son:

a) La explotación forestal tradicional denominada de tipo "minera" que "considera al recurso como si fuera un depósito de tipo mineral del que deberían extraerse todas las especies de valor forestal". La explotación de los recursos forestales es una de las actividades económicas básicas de la provincia de Formosa la que tiene un 78 % de superficie cubierta por bosque nativos. A pesar de esto, la dificultad en la aplicación de políticas de manejo adecuadas compromete el uso a perpetuidad de esos recursos. Estos bosques, desde hace décadas, ofrecen al mercado maderas duras de alta calidad, como el quebracho, algarrobo, palo santo, urunday y lapachos. En 1997 se extrajeron más de 148.000 toneladas de rollizo y 48.000 postes (Martínez, 2000).

La explotación tradicional consiste en una serie de procesos que conducen a la paulatina pérdida del

capital forestal, cuya consecuencia es, la mayoría de las veces, un bosque degradado. Esta actividad se basa en la selección no sólo de la clase diamétrica y especie sino también de la forma y estado sanitario. El 85 % del volumen corresponde a quebracho colorado y algarrobo (Martínez, 2000). Esta selección resulta negativa para el bosque ya que las especies valiosas quedan con poblaciones de ejemplares enfermos y fustes no maderables (Morello y Horta, 1987). Se perjudica el repoblamiento porque: se extraen tanto los árboles portagranos como los fustes que con criterios silviculturales deberían dejarse para el próximo ciclo de corta; se dejan los individuos deformes y enfermos porque disminuye su rendimiento industrial; los vacunos eliminan a gran parte de los renovales porque, debido a la ausencia de potreros alambrados, no existe manejo que permita establecer turnos de exclusión.

En síntesis, son afectados los aspectos básicos de la recuperación del sistema: la tasa de crecimiento que es superada por la de extracción, y la regeneración de las especies comerciales, que se ve comprometida por los factores antes mencionados.

b) Los establecimientos ganaderos generalmente manejados con un puesto y sin apotramiento constituyen otro de los sistemas productivos tradicionales. En el Chaco Salteño (ecológicamente equivalente al oeste formoseño) se analizaron 135 puestos ganaderos, con superficies de 3.000 a 5.000 ha, que presentaban rebaños de 80 a 100 animales. Tan baja carga ganadera se explica porque los recursos forrajeros presentaban un marcado nivel de deterioro (Adámoli *et al.*, 1989), situación que sigue siendo vigente aún hoy. El intenso sobrepastoreo al que fueron sometidos los campos en las primeras décadas del siglo, promovió el desarrollo de dos respuestas diferentes en sistemas con diferente disponibilidad hídrica. En zonas con muy bajos recursos hídricos como el caso analizado en el Chaco salteño, aparecieron ambientes con cobertura herbácea casi nula, localmente llamados "peladares". En las áreas con mayor disponibilidad hídrica, se produjo un marcado desequilibrio en la relación herbáceas/leñosas, que determinó un fuerte incremento del estrato arbustivo y la virtual desaparición

del estrato gramíneo, dando lugar a diversas comunidades de leñosas invasoras, entre ellas se encuentran los "vinales" (comunidades arbustivas dominadas por "vinal") muy extensos en el centro oeste de Formosa). Ambas respuestas provocaron una caída vertical en la receptividad de los campos, que en muchos casos pasaron de 3-5 ha/UA a 10 a 20 ha/UA en ambientes de vinales y del orden de 20-40 ha/UA en el Chaco semiárido ([Adámoli et al.](#), 1989).

c) La agricultura denominada aquí como "oportunist" se basa en cultivos comerciales o de renta, principalmente el algodón, que sufren marcadas oscilaciones de precio de modo que en los años promisorios se incorporan nuevas parcelas a esta actividad, que luego de una o unas pocas cosechas son abandonadas. Así, áreas que eran de bosques o pastizales nativos quedan desprovistos de vegetación y son invadidas por especies heliófilas colonizadoras.

Este tipo de manejo ha beneficiado a varias especies, entre ellas el vinal, que ocupa un lugar preponderante. El valor forrajero de su fruto ([Morello et al.](#), 1971; [Saravia Toledo](#), 1985 a) conduce a un importante transporte endozoico lo que en parte determina que en 2 ó 3 años sin laboreo se produzca la colonización. Los productores generalmente prefieren abandonar la parcela y ocupar una nueva antes que asumir los costos de su rehabilitación ([Morello et al.](#), 1973). De este modo, el vinal ha ido ocupando tanto zonas donde hubo pastizales sobrepastoreados como chacras abandonadas, convirtiéndolos en áreas improductivas para estas actividades.



Fig. 4: Ejemplar de vinal de mediana edad. Se aprecia la escasa altura de las primeras ramificaciones y la ausencia de herbáceas bajo el mismo.

Existen otros factores naturales o inducidos por la actividad del hombre que pueden producir la degradación del ambiente de manera de posibilitar la instalación del vinal en el centro de Formosa. El sobrepastoreo ha favorecido la compactación superficial del suelo y la erosión, proceso que generó la colmatación de esteros, lo que hace que estos ambientes sean susceptibles a la colonización por vinal. La eliminación de la cobertura herbácea produjo además la eliminación del fuego como pulsación natural que tendía a restablecer el predominio de las herbáceas controlando las leñosas. La sustitución de la vegetación natural por cultivos, con el posterior abandono de los mismos produjo similar efecto. Intensas sequías (como la gran sequía del 36-37) parecen desencadenar procesos que benefician el desarrollo de estas comunidades, particularmente a través del abandono de las parcelas cultivadas o potenciando los efectos del sobrepastoreo ([Morello](#), 1970).

En síntesis, distintos disturbios posibilitan o inciden en las diferentes fases de instalación del vinal: la dispersión de semillas es potenciada por la actividad ganadera realizada sin apotreramiento, a través de la ingesta de las vainas y el transporte endozoico; el establecimiento de las plántulas es favorecido por la escarificación de las semillas producida en el tracto digestivo del vacuno; la competencia con otras especies, principalmente por la luz debido a que se trata de una especie heliófila, está disminuida por el sobrepastoreo, la agricultura discontinuada y la extracción forestal que disminuyen la cobertura vegetal. Características de la especie tales como su espinosidad y la baja palatabilidad

de sus hojas, hacen que la herbivoría no sea un factor de control. Esto se suma al rápido crecimiento y dominio del espacio potenciados por su arquitectura ramificada.

Con base en todo lo expuesto queda claro porqué su instalación y desarrollo es tan efectivo principalmente frente a los modelos de manejo tradicionales.



Fig. 5: Sector con alta incidencia de luz junto a un ejemplar de vinal joven. Se destaca la cobertura del suelo con especies espinosas.

Primeros estudios sobre vinalares

El vinal es una especie considerada “plaga nacional para la agricultura” declarada así en el año 1941 por el Poder Ejecutivo Nacional, Decreto N° 35.584 y normativas de la Ley 4.863.

Con base en esta normativa, hacia fines de 1968 se firmó un convenio entre el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) y el gobierno de la provincia de Formosa cuyo objetivo fundamental se plasmó en el Programa “Difusión, Ecología y Control del Vinal“. Dicho programa, mencionado habitualmente como PLAN VINAL fue interrumpido en el año 1974, dejando varias investigaciones inconclusas y sin publicación (Israel Feldman com. pers.). Durante su desarrollo se invirtieron importantes esfuerzos

económicos y científicos en el análisis de la vegetación y en experiencias de control y erradicación del vinal, así como también en ensayos de aprovechamiento de su madera. Los estudios se desarrollaron en el campo experimental del INTA, en Bartolomé de las Casas, Formosa.

El análisis de ambientes y vegetación se analiza en detalle en la siguiente sección de este capítulo por estar íntimamente relacionado con los aspectos que allí se tratan.

En relación con las experiencias de control y erradicación fueron implementados diversos tratamientos tendientes a la eliminación de la población en la superficie tratada. Entre ellos se destacan: a) desmontes mecánicos con tractores o topadoras (de elevado costo por lo que se recomendaron sólo para tareas específicas); b) desmontes químicos por medio de pulverizaciones aéreas con Tordón M 125 (que requieren de la contratación de una empresa especializada) y de inyecciones sobre las plantas en pié o tratamiento de tocones con esterbutoxietílico 2,4,5 -T en gasoil (que fue en alguna medida la técnica más adoptada por medianos productores de la zona); c) por inundación de áreas bajas cercanas a esteros; etc. En síntesis, muchos estudios fueron realizados para erradicarla, con dudosos resultados a largo plazo y elevados costos, tanto económicos como ambientales.

El análisis de recuperación del suelo y de las pasturas del Plan Vinal produjo una serie de documentos e informes originales que se encuentran en la biblioteca del INTA de El Colorado, Formosa. Si bien estos trabajos no tienen rigurosidad estadística, se exponen aquí algunos valores indicativos. Un resumen de esa información ([Guevara, 1970](#)) destaca que fueron sembradas 15 forrajeras puras o combinaciones de ellas sobre parcelas con 4 diferentes tratamientos mecánicos, y un conjunto de parcelas testigo (es decir con tratamiento mecánico pero sin labranza ni siembra). El conjunto de las especies no presentó diferencias entre los diferentes tratamientos. Dentro de las diferentes especies el sorgo negro (*Sorghum almum*) fue la de mayor rendimiento (con un promedio de 24.300 Kg materia verde /ha) permitiendo cuatro cortes

en el período del ensayo. En dos de los tipos de tratamientos las parcelas testigo con recuperación natural de herbáceas tuvieron el segundo lugar en producción con valores del 75 % respecto del sorgo. En las otras dos alcanzaron el cuarto lugar con valores del 50 %. El promedio para las especies nativas fue de 15.000 Kg materia verde /ha. Se destacan la aparición de gramíneas de valor forrajero y la necesidad de clausuras no menores a un año.

Por su parte, el carbón de vinal es apreciado por los habitantes del Chaco y varios investigadores analizan diversos aspectos de la producción de carbón en informes internos del Plan Vinal. Las cualidades del material obtenido con diferentes tipos de horno, excelentes en la mayoría de los casos, han hecho que hasta la fecha éste sea el único uso comercial que se le ha dado a esta madera. Sin embargo, este reconocimiento local de la calidad del carbón de vinal no se ha traducido en una comercialización diferenciada. Entre estas actividades se presentó un trabajo sobre un “horno experimental, metálico, desarmable y de descarga automática” para la obtención de carbón vegetal, con posibilidades en la industria siderúrgica como Altos Hornos Zapla.

Un estudio del aprovechamiento de la madera fue realizado por el Consejo Federal de Inversiones (CFI, 1974) en relación con su potencial para celulosa papelería, carbón y parquet. Sus principales resultados son comentados a continuación.

La leña de vinal tiene buen poder calorífico (promedio de 4.400 cal/kg). Sin embargo, su utilización directa tiene inconvenientes por su alto contenido de ácido piroleñoso, que ataca las chapas y calderas. Empleando un horno especial de laboratorio (tipo retorta con capacidad de 12 Kg de leña), se obtuvo carbón con las siguientes características: rendimiento de 25 - 40 % en peso; densidad de 0,54 Kg/m³; 66,2 % de carbono fijo y poder calorífico de 6.520 cal/Kg. Se considera que los valores de rendimiento están dentro de los de otras especies similares (algarrobo, quebracho colorado y blanco); la densidad es más baja que en otros casos y puede deberse a la alta velocidad de

carbonización por el tipo de horno empleado. El carbono fijo y el poder calorífico son comparables al carbón bituminoso, con potencial aplicación similar como combustible industrial. En resumen, se concluye que el vinal es apto para la producción de carbón vegetal, no resultando factible la obtención de subproductos (alquitrán, ácidos y alcoholes).

En relación con el tipo de industria más adecuada a la realidad de Formosa en aquellos tiempos (algunos de cuyos rasgos no han cambiado sustancialmente en estas tres décadas) “se estima conveniente llevar adelante una industria pequeña, tipo familiar, desarrollando los hornos bóveda de cuatro cámaras, que poseen un sistema de recuperación calórica, cuyo costo no resulta elevado, al mismo tiempo que posibilita la reubicación de la planta a medida que el bosque retrocede, lo que permitirá operar sin un mayor costo de transporte de la materia prima, en este caso los troncos de vinal.” (CFI, 1974).

Dentro de los usos potenciales de la madera de vinal, la fabricación de tableros aglomerados y parquet ha sido evaluada técnicamente con resultados satisfactorios (CFI, 1974). Los ensayos mecánicos y físicos se ajustaron a las normas IRAM (9552 - 9501), que detallan las condiciones y requisitos especiales para establecer los grados de calidad. Según esta norma el vinal corresponde al Grupo G-4, junto con los algarrobos y el caldén. Los citados ensayos físico-mecánicos resaltan cualidades excepcionales de esta madera, como su resistencia a la tracción y su dureza. De este modo, la madera resulta “apta para parquets, postes, piezas torneadas y eventualmente muebles”.

Estos datos muestran que si bien eran conocidas las buenas características de la madera, el vinal no era percibido como recurso importante, sino como una plaga a erradicar.

Características de la especie y las comunidades dominadas por vinal

El vinal es una especie que en condiciones naturales puede alcanzar una altura de 15 metros. Presenta numerosas ramificaciones retorcidas de diámetro pequeño y fuertes espinas de 10 a 20 centímetros de longitud (Figs.

3 y 4). Pertenece a la familia de las Fabáceas y al mismo género que los algarrobos (*Prosopis*) por lo que presenta algunas características comunes a ellos: sus vainas son ricas en proteínas (10 al 15 gr./100 gr.), azúcares (15 a 25 gr./100 gr.), calcio (100 a 350 mg/100 g) y hierro (de 200 a 400 mg/kg), (Charpentier, 1995), su harina es muy semejante a la del algarrobo negro; su madera tiene alta dureza y densidad (0,7 a 0,8 Kg/dm³), y fibra corta (1,03 mm) (CFI, 1974), en líneas generales es muy parecida a la del algarrobo aunque de color más claro.

Además de su alta velocidad de instalación en nuevas tierras, esta especie tiene un crecimiento importante (considerando el tipo de madera que produce) tanto en altura como en volumen, semejante al del algarrobo blanco (*Prosopis alba*), aunque repartido en numerosas ramificaciones. Forma comunidades vegetales casi puras de muy alta densidad, con escasa diversidad y casi nulo desarrollo del estrato herbáceo (Fig. 5) (salvo en el caso de los vinalares de borde de estero).

Por sus características de colonizadora esta especie se desarrolla diversas en situaciones ambientales como: márgenes de rellenamiento de esteros o con erosión laminar; áreas abiertas disturbadas por el hombre como pastizales sobrepastoreados y cultivos abandonados; pastizales y pajonales que han perdido sus pulsaciones naturales de fuego e inundación (Morello *et al.*, 1971); bajos de transición entre esteros y media loma (Fassola y Moreyra, 1985). También penetra bosques de algarrobo y quebracho blanco y de quebracho chaqueño (Morello *et al.*, 1971). Puede ser encontrado en bosques en formación y en raleras o bosques degradados (Fassola y Moreyra, 1985). Solamente no invade ecosistemas ubicados en los extremos del gradiente: zonas de cumbre y los bajos con saturación hídrica permanente. Además se han señalado distintos ecotipos potenciales, que podrían variar formando un gradiente ecológico o cline (Morello *et al.*, 1971).

Varios trabajos realizados en las décadas del 60' y 70' brindan amplia información ecológica de estos

sistemas. De esas observaciones se rescatan aquí valiosas descripciones resumidas en Morello *et al.*, (1973).

a) En el área del bosque tropófilo aparecen distintas comunidades con *Prosopis ruscifolia*, siempre de menor diversidad forestal que los quebrachales o urundaizales, que son los bosques más maduros y complejos del área. Corresponden a etapas de desarrollo entre estos bosques y los pajonales inundados.

b) La intensidad y la forma como se realiza la ocupación del terreno por plantas leñosas es fuertemente dependiente del patrón geomorfológico. En la porción oeste de la provincia de Formosa, se localizan en bajo fondos en los que se forma un espejo de agua durante parte del año, ocupando el tramo más corto del gradiente topográfico. Hacia el este el vinalar ocupa un amplio tramo del gradiente topográfico, también de bajo fondo. Estos sistemas son afectados por inundaciones esporádicas. La situación topográfica más elevada para el vinal es la periferia de bosques semicaducifolios o caducifolios donde no son influidos por pulsaciones regulares de fuego ni sujetos a inundación sino de períodos mucho más largos (décadas o más). El área basimétrica de los *Prosopis* (*P. ruscifolia* y *P. vinalillo*) oscila entre 10 y 12 m²/ha y la pirámide de clases diamétricas (edades relativas) de las poblaciones de vinales en estas comunidades es muy particular y refleja un alto número de ejemplares viejos con relación a los muy jóvenes. Se trata de una población estabilizada sin desarrollo exagerado de las porciones jóvenes de la pirámide (Gómez *et al.*, 1973).

c) En la porción intermedia y sólo disturbados por pulsaciones de fuego, se ubican los vinalares puros viejos. Son sabanas con invasión antigua, cuyo inicio fue datado en 1937 - 40, y relacionado con un disturbio catastrófico: la sequía de 1937. Estos vinalares presentan 3 a 5 ejemplares maduros cada 400 m² y abundantes ejemplares jóvenes y coetáneos. La pirámide de clases diamétricas permite describir el proceso mencionado.

Estas observaciones indican que el vinal es una especie de comportamiento muy complejo: interviene como un componente natural en ciertos ambientes y tramos del gradiente topográfico pero puede adoptar un

hábito agresivo frente a disturbios naturales (como la colmatación de esteros) o antrópicos (como el sobrepastoreo) e incluso ante la eliminación del disturbio (como en el caso de los pulsos de inundación y fuego).

Estudios sobre manejo sustentable de otros ecosistemas chaqueños aplicables a los vinalares del centro de Formosa

Diversos científicos y grupos de investigación han realizado importantes contribuciones al conocimiento de la ecología y el manejo de ecosistemas naturales en el Chaco. Con base en ellos, en los últimos años se ha puesto especial énfasis en la generación de modelos productivos alternativos que tienden a la diversificación como camino hacia la sustentabilidad.

Investigaciones realizadas desde la década del 50 en el Chaco salteño describen tanto el ambiente natural como las actividades antrópicas, presentando las bases para un modelo de manejo silvopastoril muy novedoso para esa época ([Morello y Saravia Toledo](#), 1959 a y b) así como pautas para el manejo del bosque y de la ganadería en Salta Forestal y Campos del Norte en Salta ([Saravia Toledo](#), 1984; 1985 a y b; 1989; [Saravia Toledo et al.](#), 1985 y [Del Castillo y Saravia Toledo](#), 1985; [Del Castillo y Zapater](#), 1985).

La región chaqueña y principalmente en las Provincias de Salta y Chaco fueron caracterizadas desde el punto de vista ecológico y productivo por una serie de trabajos realizados a partir de la década del '60 ([Morello y Adámoli](#), 1968, 1973 y 1974; [Morello](#), 1970; [Adámoli](#), 1973 y [Adámoli et al.](#), 1972). Dichos trabajos abordaron también aspecto productivos y sus relaciones con los recursos naturales ([Morello](#), 1963; 1975 y [Morello y Hortt](#), 1987). En la Provincia de Córdoba se realizaron numerosas investigaciones sobre modelos productivos de uso múltiple del bosque ([Ayerza, R et al.](#) 1988; [Karlin et al.](#), 1992, 1993 y 1994). Una muy extensa lista de proyectos en desarrollo y publicaciones científicas abarcan los aportes de instituciones gubernamentales tales como: las Universidades de Córdoba, Santiago del Estero y Formosa, las direcciones de Bosques de los gobiernos provinciales, el INTA (con

sus Estaciones Experimentales en las provincias de Salta, Santiago del Estero, Chaco y Formosa). Son de destacar también los aportes realizados por organizaciones no gubernamentales como: INCUPO, Fundapaz, Árboles de vida, y el Proyecto Agroforestal del NOA conducido por la GTZ, más relacionados con actividades productivas y sociales.

Los aportes arriba mencionados han generado diversos modelos productivos que pueden ser sintetizados en dos Modelos de manejo alternativos generales:

Modelo forestal: consiste en aplicar un plan de ordenamiento que incluya turnos de corta debidamente calculados, potreros alambrados para evitar la pérdida de renovales por el pastoreo vacuno, conducción del renoval, una planificación de las vías de saca, un esquema de aprovechamiento integral de la madera y modernos recursos de transformación (aserraderos, muebles, carbonización), con personal estable y nucleado en torno a la actividad de transformación.

Modelo silvopastoril: se trata de un sistema de producción mixta basado en la reducción del estrato arbustivo y la disminución de la densidad de árboles usando criterios selectivos (extracción de individuos sobremaduros y enfermos, etc.) y ajustando las poblaciones a curvas de "J" invertida (Ley de Liocourt). De este modo es posible lograr un denso estrato gramíneo nativo o implantado y una buena representación de las distintas clases diamétricas. Este tratamiento mejora a su vez la sanidad de la masa boscosa. El modelo debe acompañarse de un esquema de apotreramiento que permita rotar, descansar o diferir el pastoreo, según las necesidades de manejo del recurso forestal o forrajero, complementado por una estratégica distribución de aguadas y un rebaño de razas o cruza adaptadas a las características de la región.

El vinal en el sector central de formosa

En 1993 se comenzó una serie de estudios en el sector más húmedo del área vinalera de la provincia de Formosa, en las cercanías de la localidad de Bartolomé de las Casas. El objetivo consistió en conocer aspectos sobre

Astrada E. y J. Adámoli

la biología de la especie que permitieran elaborar propuestas tecnológicas tendientes a plantear acciones de manejo forestal y ganadero del vinalar y posibilitar su inserción en nuevos mercados (parquet, tableros, enchapados, etc.) además de los ya tradicionales de leña y carbón. La estrategia respecto de este sistema consiste en aprovechar las características biológicas y de crecimiento que presenta la especie dominante (vinal), favoreciendo el desarrollo de un fuste arbóreo y aumentando el volumen maderable a través de tratamientos de raleo y poda. Estas mismas acciones tienden a incrementar la disponibilidad de luz y agua para los estratos inferiores y con ello la biomasa forrajera.

Los temas o líneas centrales de este conjunto de investigaciones fueron: análisis de la arquitectura del vinal, evaluación del peso total maderable, análisis del crecimiento diamétrico a través de anillos de crecimiento y dendrómetros, potencial productivo y uso ganadero y rendimiento en la obtención de productos forestales: carbón y parquet. Los estudios se condujeron en dos situaciones frecuentes: un vinalar maduro, con desarrollo amplio en antiguos terrenos de pastoreo con sectores anegables, y un vinalar joven que ha crecido sobre una chacra abandonada. Ambos casos fueron tratados de manera semejante: se alambró una superficie de 1,5 y 2,5 hectáreas respectivamente, dentro de las cuales se ubicaron al azar parcelas testigo y parcelas con tratamiento. El mismo consistió en la extracción de arbustos, el raleo de la población de vinal (disminución de la alta densidad que caracteriza a estas comunidades) y la poda de los ejemplares remanentes (poda de conducción).

Análisis de la arquitectura

La arquitectura o morfología externa del vinal se analizó en poblaciones de distinta edad y en diferentes condiciones ecológicas. La arquitectura de las especies vegetales hace referencia al arreglo y disposición espacial de las partes que las componen (fuste o tallo, ramas, copa) y es el resultado del equilibrio entre los procesos endógenos (genéticos) y

exógenos (ambientales) que influyen sobre su crecimiento. Aspectos ecológicos tales como la estructura de la comunidad y la disponibilidad de recursos (relacionada con la intercepción de luz y precipitaciones) están vinculados con la arquitectura de las especies leñosas. Otros aspectos fuertemente condicionados por esta característica son el potencial productivo y los diferentes tipos de usos a los que se puede destinar la biomasa vegetal.

Para el análisis de la arquitectura del vinal se consideraron las diferencias entre las poblaciones (vinalar maduro de densidad media ubicado en media loma baja y vinalar joven de densidad alta que se desarrolla en media loma alta) y entre clases diamétricas. Se realizaron mediciones de la morfología externa de ejemplares que incluyeron variables tales como: diámetro a la base, altura de la primera ramificación, número de ramas de primer y segundo orden (que nacen directamente del eje principal y de las de primer orden respectivamente) y diámetro mayor y menor de la copa. Se calcularon variables de integración tales como: grado de ramificación (a través de la proporción de ramas de 1^{er} y 2^{do} orden; y de la altura de la primera ramificación sobre el fuste) así como la forma y tamaño de la copa.

Los principales resultados obtenidos indican que el grado de ramificación en los ejemplares juveniles de las dos poblaciones es semejante y se puede caracterizar por la altura de la primera ramificación a los 9,5 cm, su ubicación en el primert tercio del individuo, los que cuentan, en promedio, con 5 ramas de 1^{er} orden y 7 u 8 de 2^{do} orden. Se observan diferencias entre las clases de edad dentro de la población madura, principalmente en la altura de la primera ramificación (9,5, 68 y 76 cm para individuos juveniles, adultos y seniles respectivamente. Respecto de la copa, entre los juveniles de vinalar joven y maduro hay diferencias en tamaño (80 y 117 cm prespectivamente) pero no en forma, siendo en ambos casos casi esférica. Considerando las clases de edad del vinalar maduro se obtuvieron diferencias en todos los aspectos: mayor tamaño de copa y menor esfericidad (Tabla [1](#)).

Tabla 1
Tamaño y forma de copa de ejemplares del vinalar maduro.

	Juveniles	Adultos	Seniles
Diámetro mayor (DM)	120 cm	360 cm	470 cm
Diámetro menor (dm)	115 cm	190 cm	230 cm
Relación dm/DM	0,96	0,53	0,49

En síntesis, se observa que: el número de ramificaciones tiene baja dependencia de la edad del individuo y de la población en que se encuentre; la altura de la primera ramificación es función directa de la edad (aumenta al crecer el individuo) a pesar de lo cual mantiene la proporción dentro del individuo (en todos los casos se mantiene en el primer tercio). Por su parte, la copa presenta mayor tamaño en los juveniles de sistemas más maduros y a su vez menos densos; aumenta en superficie y va perdiendo su esfericidad con la edad.

El manejo de estos sistemas a través de métodos de raleo tiende a recrear una fisonomía más abierta donde los individuos podrán desarrollarse de modo más semejante al observado en el vinalar maduro pero manteniendo la presencia de individuos de las tres clases de edad. Las tareas de poda (Fig. 6) disminuyen el grado de ramificación y tamaño de copa teniendo además influencia en el crecimiento diamétrico, analizado más adelante en este capítulo.



Fig 6

Peso total maderable

Se estimó el peso maderable por individuo y se definió de un método sencillo de estimación del peso para árboles en pie. El manejo de ecosistemas leñosos basado en actividades extractivas bien planificadas requiere de la estimación de la cantidad y calidad de recurso disponible. Para ello es importante considerar que numerosos parámetros económicos se basan en valores de volumen y peso de madera disponible en la masa forestal. Resulta de suma utilidad obtener una estimación del peso a través de medidas sencillas que, tomadas sobre el monte en pie, permitan saber el potencial maderable del mismo.

Como primera aproximación a la estimación requerida se eligió la sección basal a fin de relacionarla con el peso correspondiente. Es de destacar que una vez obtenidas las relaciones matemáticas adecuadas (del tipo de regresiones lineales sobre datos originales o su transformación logarítmica) (Cornejo-Oviedo *et al.*, 1991 y 1992) es posible calcular las variables complejas por medio de mediciones simples como diámetro basal y altura o longitud.

Para este análisis se seleccionaron 23 individuos dominantes de ambas poblaciones (joven y madura), ubicados fuera de cada clausura. Los criterios seguidos fueron semejantes a los de Araujo y Lencinas (1994) y Hampel (com. pers.). Se consideran "dominantes" a vinales con:

- altura total mayor o igual que sus vecinos (en parcelas de 5 y 10 metros de radio)
- buen desarrollo de copa en forma y volumen, con baja superposición
- buena vitalidad (ausencia o bajo porcentaje de ramificaciones muertas, exudados y deformaciones originadas por insectos y hongos, etc.)

Fueron registrados datos de la arquitectura de los individuos seleccionados y de sus vecinos más cercanos: el diámetro a la base y el número y diámetro de ramas a 1,30 m; se obtuvo la sección basal de los 23 ejemplares muestreados. Los individuos dominantes fueron apeados y trozados de modo de facilitar su carga en la balanza y determinar el peso del material maderable (fustes y ramas de diámetro superior a 7 cm.). De cada uno se consideró:

Astrada E. y J.Adámoli

- el peso en kg (por medio de una balanza electrónica) y
 - el estado sanitario (se lo clasificó en perfecto, regular e imperfecto, con base en la importancia de deformaciones y perforaciones originadas por insectos y

Análisis del crecimiento diamétrico

Esta línea de investigación se llevó a cabo a través de dos metodologías complementarias: anillos de crecimiento y dendrómetros que permitieron determinar el

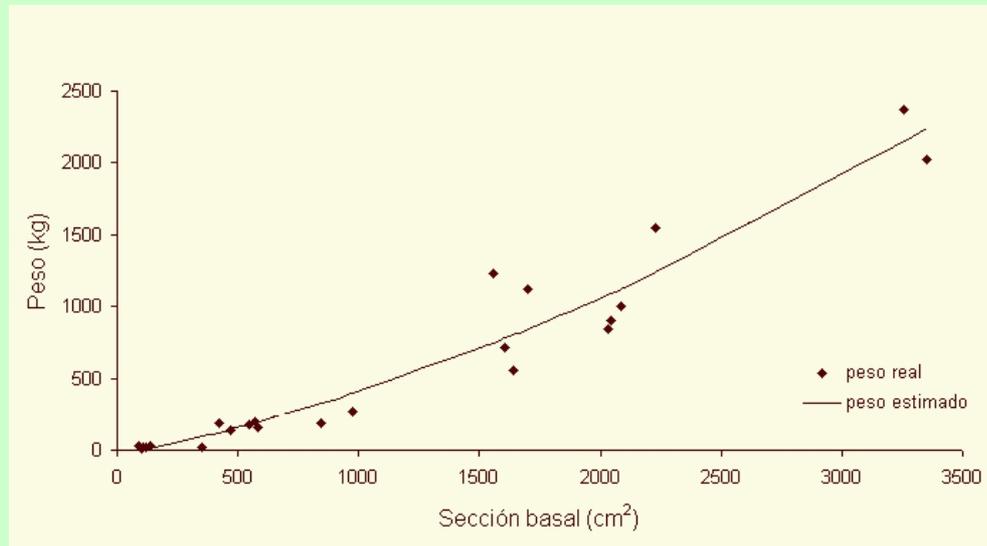


Fig 7

hongos).

Los valores de peso total maderable llegaron a superar en algunos individuos del vinalar maduro las 2 toneladas. Se destaca que estos ejemplares no son representativos de la población en general sino de aquellos que han crecido superando a sus vecinos aún en las condiciones normales de densidad y disponibilidad de recursos. El análisis de la población se realiza más adelante.

Los valores de peso total por individuo se relacionaron con la sección basal a través de un modelo de regresión. La Sección Basal (SB) resultó un buen estimador del Peso total maderable a través de la siguiente ecuación (Fig. 7):

$$\text{Peso (Kg)} = -42.0589 + 0.3553 \text{ SB} + 9 \text{ e}^{-5} \text{ SB}^2$$

$$r^2 = 92,8 \%$$

Esta relación ha sido aplicada luego a inventarios forestales como estimaciones iniciales del potencial maderable. Sin embargo, su máxima utilidad radica en la posibilidad de realizar estimaciones del crecimiento en peso de ejemplares en los sistemas bajo manejo.

incremento diamétrico en poblaciones de distinta edad y su respuesta al manejo. La primera permite contar con un alto número de registros aunque no permite el seguimiento de individuos en pie pues es de tipo destructivo; la segunda tiene por ventaja el no ser destructiva y por lo tanto es aplicable a individuos en parcelas de raleo y poda.

Para el análisis de los anillos de crecimiento se tomaron 22 muestras obtenidas de los individuos apeados para la evaluación del peso maderable (nueve pertenecen a individuos de un vinalar joven y trece a un vinalar maduro). Es importante destacar que los ejemplares de vinal estudiados se presentan predominantemente ramificados, por lo que las tortas en las que se midieron los espesores de anillos corresponden a secciones transversales completas extraídas a la altura del pecho para cada una de las ramificaciones. Por este motivo, no es adecuado hablar de edad del individuo, sino el número de anillos, identificándose con el número 1 a la médula.

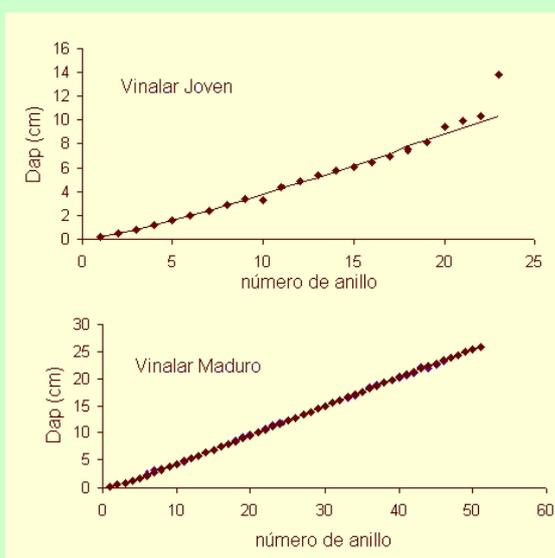


Fig 8

Para el análisis estadístico fueron empleados los modelos de Prodan y Chapman-Richards. El primero de ellos no proporcionó buenos ajustes. El modelo de Chapman-Richards mostró buen ajuste entre diámetro a la altura del pecho (DAP) y número de anillos (n) (Fig. 8). De este modo es posible estimar el diámetro que alcanzará un ejemplar o ramificación transcurridos un número de años determinado a partir de la siguiente ecuación: $DAP = a(1 - e^{-b \cdot n})^c$, donde los coeficientes son diferentes para cada población y tienen los siguientes valores:

Vinalar joven:

a = 76,9534;
b = 0,010541;
c = 1,307236

Vinalar maduro:

a = 91,214994;
b = 0,008854;
c = 1,243508

Tanto en los vinales jóvenes (aproximadamente 20 años) como en los maduros (más de 50 años), se advierte la coincidencia en la evolución del DAP, alcanzando el máximo incremento anual aproximadamente a los 12 cm de diámetro que corresponde a 26 anillos (Fig. 9). Se advierte que el vinalar joven no ha llegado aún al máximo.

El análisis del crecimiento a través de dendrómetros se basó en instrumentos colocados en mayo de 1994, tanto a la base como a la altura del pecho en 118 ejemplares de vinal de las poblaciones joven y madura. Se registró así, sobre árboles en pie, el diámetro correspondiente durante los meses de mayo de los años 1994 a 1998.

Para la obtención de un DAP único en árboles ramificados, se utilizó la siguiente ecuación:

$$DAP = \text{Raíz} (\Sigma (\text{DAP de cada rama})^2)$$

El crecimiento de cada individuo se estimó como diferencia de este diámetro entre años consecutivos.

Los valores de incremento medio anual de las diferentes situaciones considerando el período 1994-1998 son los siguientes: vinalar joven testigo y raleado, 0,84 y 0,96 cm, respectivamente y vinalar maduro testigo y raleado, 0,27 cm y 0,40 cm. Mediante un ANOVA de medidas repetidas se observó un crecimiento significativamente mayor en los individuos de las parcelas tratadas frente a las testigo y en la población joven respecto de la madura. El incremento medio anual entre las cuatro situaciones definidas por edad y tratamiento presenta diferencias significativas.

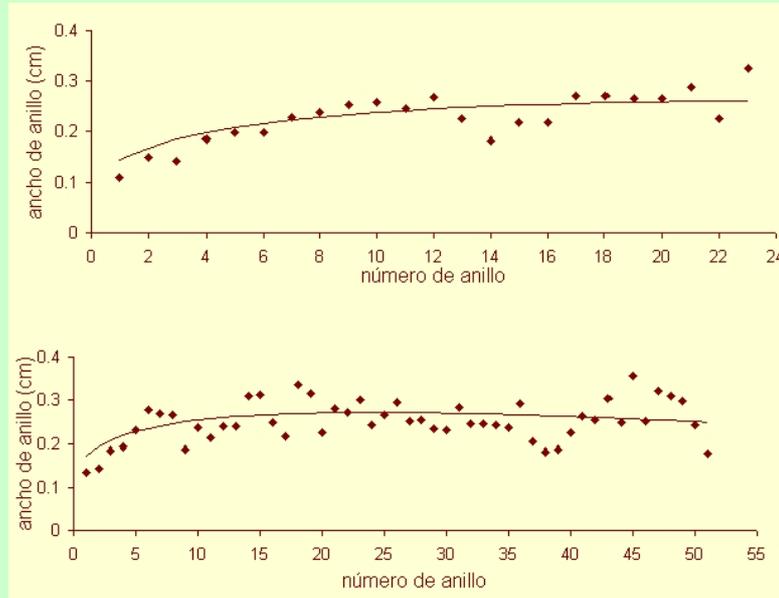


Fig 9

El análisis de las variaciones temporales muestra importantes diferencias entre los períodos considerados, principalmente en el vinalar joven (Fig. 10). Las mismas son atribuibles a las variaciones de las precipitaciones locales.

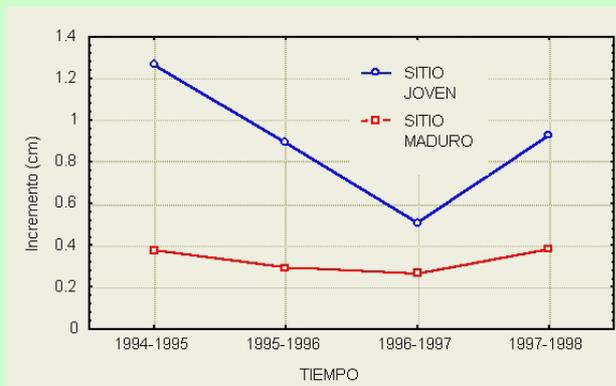


Fig. 10: Incrementos anuales en diámetro los individuos de vinal.

Análisis del potencial productivo y su habilitación para uso ganadero.

El potencial forestal del sistema silvopastoril fue estimado sobre una superficie de 10 hectáreas en un vinalar maduro. En julio de 1996 se realizó un inventario forestal con una intensidad de muestreo de 4,8 %, es decir, 48 parcelas de 10 x 10 metros en las 10 hectáreas del lote. Se relevaron parámetros forestales básicos tales como diámetro a la base, número de ramas

y diámetro de cada una a la altura del pecho, etc.

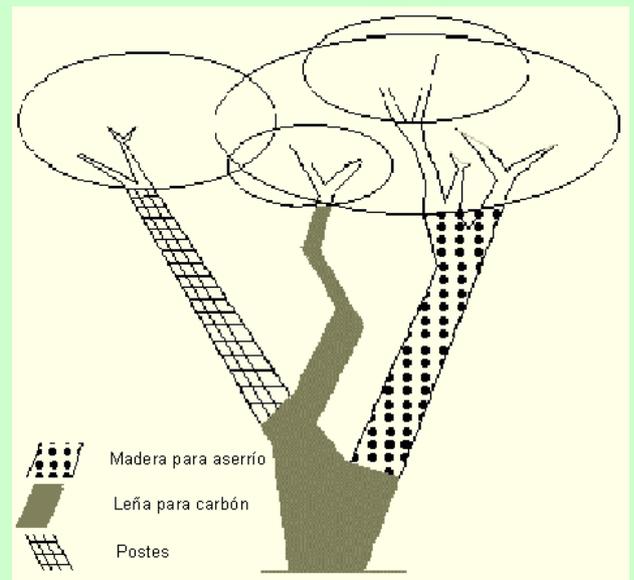


Fig. 11: Usos potenciales de los posibles tramos de cada individuo .

Además se tuvieron en cuenta, dentro de cada individuo, los usos potenciales (incluyendo postes, madera para aserrío y carbón) en función de los cuales se consideraron los posibles sectores (Fig. 11). Se tomaron medidas de diámetro y longitud de cada sector evaluando además la rectitud (recto, levemente curvo y curvo) y su sanidad (buena, regular y mala). Los aspectos sanitarios están relacionados con el ataque de taladros de la madera (principalmente *Torneutes pallidipennis* (Reich, Di Iorio, 1996) y fueron considerados en forma cualitativa sobre la base de observación de exudados y heridas (Fiorentino y

Bellomo, 1995; [Almirón y Adámoli](#), 1996). En todos los casos se priorizó la obtención de madera para aserrío, clasificándose como leña aquellos de condición sanitaria inferior. Sobre la base de esto y al uso tradicional en la zona, se estableció una clasificación de sectores (Tabla 2).

Tabla 2
Clasificación de los tramos de individuos de vinal en pié.

	diámetro	longitud	sanidad	rectitud
carbón	> a 10 cm	sin restricción	sin restricción	sin restricción
poste	entre 10 y 20 cm	> a 2 m	buena a regular	recta
aserrío	> a 20 cm	> a 1 m	buena	recta a levemente curvo

De este modo se estimaron el número de postes y los volúmenes de madera y carbón que se podrían obtener de cada individuo y el volumen total por individuo (como la sumatoria de los volúmenes por sectores calculados sobre la base del diámetro y longitud). El volumen total por hectárea se estimó sobre la base del volumen por individuo. Aplicando la ecuación de peso en función de la sección basal a todos los individuos, se calculó el peso total maderable por individuo que luego se llevó a su correspondiente valor por hectárea.

Tabla 3
Cobertura porcentual de formas de vida de herbáceas en relación con la palatabilidad de las especies.

Vinalar	Tratamiento	Gramíneas palatables	Latifoliadas palatables	Latifoliadas No palatables	Suelo desnudo
Joven	Testigo	8 %	28 %	52 %	12 %
	CON raleo	34 %	34 %	32 %	0 %
Maduro	Testigo	35 %	43 %	16 %	6 %
	CON raleo	61 %	20 %	19 %	0 %

A partir de los datos obtenidos sobre los 190 ejemplares de vinal censados, se estimaron parámetros forestales clásicos cuyos valores son:

Densidad: 396 individuos/ha

área basal: 31,19 m²/ha

área normal: 17,14 m²/ha

diámetro a la base del árbol medio: 32,1 cm

individuos tiene un DAB menor a 25 cm: 50 % (Fig. 12)

ejemplares con una única rama a 1,30 m.: predominantes (Fig. 13)

peso total maderable por hectárea: 108 toneladas

volumen total maderable por hectárea: 108,3 m³

volumen con condiciones mínimas para aserrío: 28 %

volumen para leña y carbón: 32%

postes por hectárea: 391 postes

Es de destacar que la evaluación de la sanidad realizada por medio de signos externos es una buena aproximación a la misma, a pesar de lo cual, los valores obtenidos en el monte en pié puede estar sobreestimando el monto real disponible para aserrío. El producto menos exigente en tamaño, forma y sanidad es el carbón, por lo cual podría absorber el material catalogado aquí para los otros usos. En este sentido, si se quisiera destinar toda la madera para carbón se dispondría de aproximadamente 75 toneladas por hectárea.

El análisis de la composición específica y cobertura del estrato herbáceo varía con la edad de la población y el tratamiento aplicado (Figs. 14, 15, 16 y 17). Las diferentes especies fueron consideradas en relación con su valor forrajero para ganado mayor. Al cabo de los dos años de tratamiento se verificó aumento de tres componentes herbáceos:

cobertura vegetal (frente al suelo desnudo que disminuye hasta 0 %) (Tabla 3)

cobertura de gramíneas palatables (Tabla 3)

producción de biomasa total (Tabla 4)

carga animal promedio en vinales sin tratamiento: 5.47 ± 0.89 ha/U.G./año

carga promedio regional: 5 y 7 hectáreas por Unidades ganaderas

producción de carne regional: 20 kg/ha año

La disponibilidad de forraje resultante del tratamiento de raleo y poda es 1,5 veces el valor de las parcelas solo clausuradas en el vinalar joven y 4,5 veces en la población madura (Tabla 5). El número de unidades

Tabla 4
Materia seca de herbáceas en kg/ha.

Vinalar	Tratamiento	Gramíneas	Latifoliadas	Biomasa total
Joven	Testigo	81,6	1117,6	1199,2
	CON raleo	757,6	1139,2	1896,8
Maduro	Testigo	665,3	276,8	942,1
	CON raleo	3357,3	858,6	4216,0

ganaderas por hectáreas varió permitiendo pasar de bajos valores en ambientes sin clausura ni tratamiento (0,23 y 0,18 UG/Ha) a valores superiores, tanto para el vinalar joven (0,36) como para el vinalar maduro (0,81) (Tabla 5) y la producción de carne de 20 kg/ha año a 40 y 119, con

un promedio de 77 kg/ha año.

Considerando en conjunto ambos componentes del sistema silvopastoril resulta que un vinalar maduro sin tratamiento presenta un importante potencial forestal y una vez aplicado el tratamiento de poda y raleo, un importante aumento del valor forrajero.

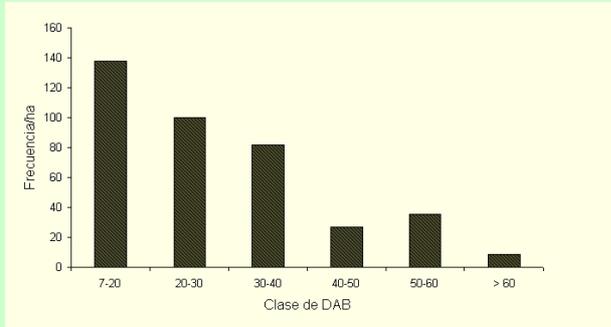


Fig. 12: Distribución de frecuencias de vinales por clases diamétricas en vinalares maduros..

Evaluación del rendimiento en la obtención de productos forestales: carbón y parquet.

Con base en los conocimientos previos sobre

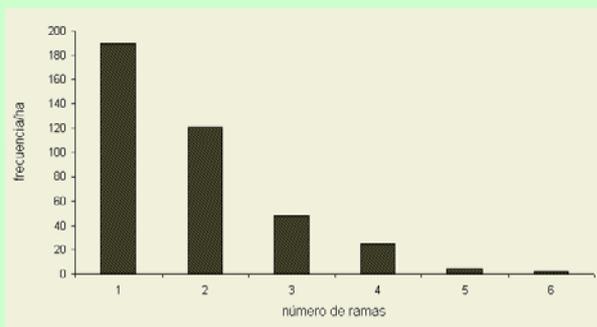


Fig. 13: Distribución de frecuencias del grado de ramificación en el vinalres maduros.

las buenas condiciones de la madera de vinal para carbón y parquet se consideró importante evaluar el rendimiento en la obtención de estos productos. La experiencia realizada ha sido basada en ciertas premisas generales. Por una parte se ha considerado que, dados los antecedentes de laboratorio, nuevos ensayos sólo serían válidos siendo desarrollados con los condicionantes naturales de la especie (sin descortezar la leña ni seleccionarla por sanidad y/o forma).



Fig. 14: Aspecto de un sector de bosque de mediana edad con reciente aplicación de tratamientos de raleo y poda. Se destaca la abundancia de hojarasca y la escasez de cobertura herbácea..

Por otra parte, se seleccionó un horno especial fabricado por Tecknycampo, Reconquista, Santa Fe (Fig. 18). Las principales características de esta herramienta son: está construido en metal, es de fácil manejo y transportable, baja capacidad (3 a 3,8 ton) pero proceso de carbonización corto. Fue seleccionada por varias razones, entre las más importantes se destacan las siguientes:

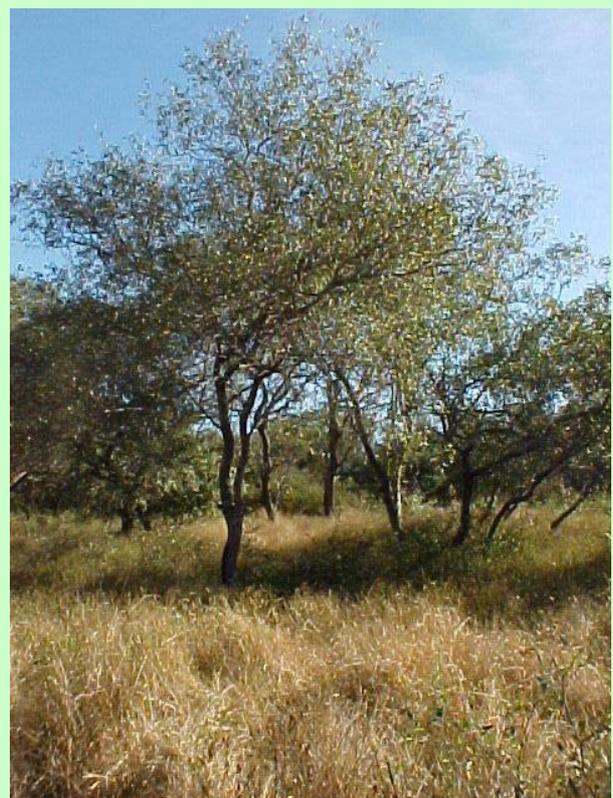


Fig. 15 : Aspecto de un bosque de vinal joven con aplicación de tratamientos de raleo y poda y exclusión de ganado durante 3 años. Se destaca la recuperación del estrato herbáceo forrajero

- presenta características que le confieren una ductilidad preferencial para el tipo de sistema natural que está bajo manejo,

- tiene en cuenta limitaciones importantes en la zona respecto de la factibilidad y costos del transporte de la leña al horno disminuyéndolo en un 80 %,
- permite plantear el aprovechamiento múltiple del bosque bajo el Modelo Silvopastoril y
- se adecua a las posibilidades de los pequeños productores rurales de Formosa que emplean mano de obra no especializada y muchas veces familiar.

Un hecho importante es también que la presente evaluación fue encarada a través del manejo de las carbonizaciones por productores de la zona, con diversa experiencia en la elaboración de este producto. De este modo se obtienen datos adaptados al potencial real del proceso y simultáneamente se puede evaluar la aceptación de la herramienta tecnológica en la zona.

Los primeros 10 ensayos realizados a fines de agosto de 1995 en Bartolomé de las Casas, se sintetizan en la tabla 6. Fueron registradas además las experiencias respecto del tamaño y estacionamiento de la leña, forma de cargado del horno, tiempo de quema, tiempo de enfriamiento, consumo de combustible de la motosierra para el troceado de la leña, dificultades encontradas y sugerencias.

Los resultados de rendimiento indican que el mismo varía aproximadamente entre el 20 y 30 %. En



Fig. 16 : Aspecto de un bosque de vinal de mediana edad con aplicación de tratamientos de raleo y poda y exclusión de ganado durante 3 años.

Se destaca la recuperación del estrato herbáceo forrajero . los hornos convencionales de mampostería tipo “media naranja”, los rendimientos son levemente inferiores (carbón/leña: 200 - 250 Kg/ton, ó 7 m³/ton), según la experiencia de la zona y de ensayos realizados por el

Plan Vinal (Informes internos anónimos y sin fecha, carpetas 65 y 90).



Fig. 17 : Aspecto de un bosque maduro de vinal con aplicación de tratamientos de raleo y poda y exclusión de ganado durante 3 años. Se destaca la recuperación del estrato herbáceo forrajero.

Es de destacar además, que el oreado de la leña no parece haber sido determinante del rendimiento, sin embargo influye de modo importante en la cantidad de horas de quema y en la facilidad con que se reconoce la finalización de la carbonización, a través del color y cantidad de humo que sale por las chimeneas.

Otro dato interesante es el referido a las horas necesarias para el enfriamiento del horno: varían mucho

Tabla 5: Productividad ganadera.

Vinalar	Tratamiento	Disponibilidad Kg./ha	UG/ha	Ha/UG
Joven	Testigo	839,44	0,23	4,35
	CON raleo	1327,20	0,36	2,75
Maduro	Testigo	659,49	0,18	5,88
	CON raleo	2951,20	0,81	1,11

con la época del año y el viento dominante durante ese proceso. Así entre octubre y diciembre son necesarias entre 24 y 48 horas, mientras que en enero y febrero se requirieron tres días.

Para la evaluación industrial de la obtención de parquet de vinal se puso especial énfasis en la selección del tipo de aserradero que desarrollaría la experiencia, ya que es necesaria una mentalidad especial para el aprovechamiento de una madera no tradicional, y con limitaciones respecto del tamaño y forma de los rollos. En el establecimiento elegido (Aserradero Dianda, de Col. J. J. Castelli, provincia de Chaco) se realizaron las tareas de aserrío y elaboración del parquet, con los residuos de material se elaboró carbón.

El informe presentado por el industrial consigna que fueron enviadas al aserradero industrial 24 toneladas de madera, previamente seleccionadas a campo por su calidad aparente (rectitud del fuste, diámetro y sanidad); de ellas fueron seleccionadas 19



Fig. 19: Demostración de la producción de tablas tipo “aserrío” con motosierra, desarrollada en el marco de la capacitación realizada en Bartolomé de Las Casas, Formosa, en 1995.. toneladas, descartando el resto por presentar diámetros no aserrables (menores a 20 centímetros) y/o mala

sanidad (principalmente por taladros). Con el material apto se obtuvieron 154 m² de parquet de primera calidad.

Se informó que la factibilidad económica de la industrialización de la madera de vinal para parquet sólo puede ser adecuada si se lo considera como subproducto de la industria tradicional o si se hace en el campo una selección previa rigurosa.



Fig. 18. Horno metálico para la producción de carbón construido por TeknyCampo. Demostración y capacitación realizada en Bartolomé de Las Casas, Formosa, en 1995.

El análisis realizado por el CFI (1974) aclara que, aunque la madera es “apta para parquet, postes, piezas torneadas y eventualmente muebles”, su uso es factible “salvando problemas de maderabilidad, debido a la forma de desarrollo” de la especie. Para este tipo de industrialización la selección de la materia prima en cuanto a diámetros y forma resulta determinante del rendimiento obtenido.

Dentro de las conclusiones finales a las que arribó dicho estudio se resalta para la madera aserrada que:

Tabla 6: Resultados de los ensayos de carbonización con horno metálico realizados a fines de agosto de 1995 en Bartolomé de las Casas, Formosa

Nombre del productor	Tipo de leña	Tiempo de secado	Leña (Kg.)	Carbón (Kg.)	Tipo de carbón	Rendimiento carbón/leña (Kg/tn)
Ensayo	mezcla	6 semanas	3509	672	liviano	191
Pernoichichi	fina y corta	11 semanas	2650	512	liviano	193
Avico	fina y corta	11 semanas	3004	840	pesado	280
Molina	fina y corta	12 semanas	2500	760	pesado	304
Pernoichichi	fina y larga	14 semanas	2600	674	liviano	259
Molina	fina y larga	16 semanas	2406	700	pesado	291
Avico	mezcla	1 día	2945	600	pesado	203
Avico	mezcla	1 día	2500	780	pesado	312
Grupal	fina y corta	1 semana	3000	650	liviano	216
Grupal	mezcla	2 semanas	3000	800	pesado	266

- por el reducido tamaño de los troncos, tanto de diámetro como de longitud recta, se estima poco conveniente el desarrollo de una industria aserril de grandes proporciones, ya que las tablas, tirantes, etc., obtenidos serán de dimensiones bastantes reducidas;



Fig. 20: Jornada de intercambio y reflexión sobre manejo integral del bosque junto a los campesinos de Ibarreta, Formosa, en 1998..

- se cree factible la instalación de una planta aserradora de pequeña capacidad de producción, para obtener material apto para la fabricación de productos de menores dimensiones, como por ejemplo parquet, tablillas para mueblería, etc., ya que por su aspecto y resistencia ofrecen buenas características.

En amplia coincidencia con estas apreciaciones, las observaciones del Ing. Dianda describen la problemática del uso del vinal en la industria tradicional. Las maquinarias empleadas para este ensayo, son las mismas que para el algarrobo. Puede considerarse la implementación de sierras especiales y hasta pequeños aserraderos portátiles, sin

embargo, varias razones de índole económica y de infraestructura local hacen muy poco factible estas modificaciones.

Conclusiones

La perspectiva de estos sistemas es prometedora. El uso diversificado del recurso, que emplea el raleo y la poda de ejemplares permite, en primer lugar, pagar los costos de la limpieza (poda y raleo) con la producción y venta del carbón, leña y postes. Lo fundamental es el ordenamiento del sistema, porque se favorece el crecimiento futuro de fustes así como también se facilita el posterior manejo silvopastoril. El sistema bajo manejo puede destinarse a la producción de parquet, cuya calidad y duración son semejantes e inclusive superiores a las del algarrobo. Este producto puede alcanzar precios del orden de 12 a 15 dólares el metro cuadrado y constituye una de las mejores alternativas económicas que ofrecen estos bosques. La transformación "in loco" de la madera bruta en tablas (Fig. 19), parquet, carpintería de obra y muebles, permitirá mejorar los ingresos de los pequeños productores rurales (Fig. 20).

Sobre la base de todos los ensayos en estudio es de resaltar que bajo las condiciones de manejo de los Modelos sustentables se pueden incorporar al sector productivo áreas que actualmente se hallan fuera del mismo por el gran deterioro de sus recursos. Políticas de "no intervención" aplicadas sobre estos sistemas degradados no conducen ni a la restauración del sistema

original ni para la preservación de ambientes de valor ecológico. La recuperación productiva de ambientes degradados exige un esfuerzo de restauración. La mejor alternativa para recuperar estos ecosistemas es

manejarlos adecuadamente sobre la base del conocimiento de sus aspectos ecológicos, con criterios de experimentación adaptativa.

Agradecimientos

Los trabajos conducidos por los autores en el Grupo de Estudios Sobre Ecología Regional (GESER), Fac. de Cs. Exactas y Naturales, UBA contaron con la financiación del Programa BID-CONICET (1993-1995) y luego por el FMAM – GEF y el Programa UBACyT. Deseamos agradecer al personal del Campo Anexo de la Estación Experimental Agropecuaria del INTA El Colorado, Bartolomé de Las Casas, Formosa, donde se realizaron trabajos de campo con la colaboración de Adolfo Cabral, INTA - El Colorado y personal del INSIMA, Fac de Cs Forestales, UNSE . Agradecemos también al Aserradero Dianda, de Col. J. J. Castelli, provincia de Chaco donde se realizaron las tareas de aserrío y elaboración del parquet, y al Ing. Ernesto Stahringer, de INCUPO, por su aporte al inicio de la experiencia de carbonización con el horno de Teknycampo.

Bibliografía

- ADÁMOLI, J.; J. ACERO; A. DORADO y A. RESCIA. 1989. Análisis del deterioro ambiental en puestos ganaderos del Chaco Salteño y su posterior impacto productivo en zonas de expansión de la frontera agrícola. Informe del Subsidio Anual, Universidad de Buenos Aires.
- ADÁMOLI, J. 1973. Frecuencia, confinamiento y transgresividad en especies del Chaco Argentino. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica Vol. XV, N° 1 (Enero 1973) 1-11
- DÁMOLI, J.; R. NEUMANN; A. RATIER DE COLINA y J. MORELLO. 1972. El Chaco aluvional Salteño. Revista de investigaciones agropecuarias. INTA. Serie 3, vol. IX, n°5. pp: 165-238.
- ALMIRÓN, M y J. ADÁMOLI. 1996. Arquitectura del vinal en distintas comunidades vegetales y bajo diferentes historias de manejo en el chaco formoseño. Manejo forestal en el centro oeste de Formosa. Informe final. Proyecto 453-92. Programa BID – CONICET.
- ARAUJO, P. y J. LENCINAS. 1994. Crecimiento diamétrico y ciclo de corta para quebracho colorado. Publicación interna del INSIMA, Facultad de Cs. Forestales. Univ. Nac. de Santiago del Estero.
- AYERZA, R; R. DÍAZ y U. KARLIN. 1988. Manejo de Prosopis arbóreas en sistemas de producción ganaderos en el Chaco seco de Argentina. Gaceta Agronómica, Vol. VIII, Nro. 42.
- CABRERA, A. Y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Monografía N° 13. OEA. 122 pp.
- CHARPENTIER, M. 1998. Valores nutricionales de las plantas alimenticias silvestres del norte argentino. INCUPO, Santa Fe, Argentina. 181 pp.
- CONSEJO FEDERAL DE INVERSIONES, 1974. Aprovechamiento industrial de la madera de vinal. Serie Técnica N° 25.
- CORNEJO-OVIEDO, E.; J. MEYER and P. FELKER. 1991. Thinning dense sapling stands of mesquite to optimize timber production and pasture improvement. For. Ecol. and Management 46: 189 – 200.
- CORNEJO-OVIEDO, E.; S. GRONSKI y P. FELKER. 1992. Mature mesquite stand description and preliminary effects of understorey removal and fertilization on growth. J. of Arid Environments 22 : 339 – 351.
- DEL CASTILLO, E. M y C. J. SARAVIA TOLEDO. 1985. Manejo silvo-pastoril en el Chaco Noroccidental de Argentina II- Regeneración forestal en suelos de la unidad Jume Pozo. IV RITZAS/I Abr. 1985 Salta.
- DEL CASTILLO, ZAPATER DE, M. A. 1985. Esquema fitogeográfico de la provincia de Salta. Secretaria de estado de asuntos agrarios. Dirección general agropecuaria. Departamento de Suelo, riego y clima.
- DI IORIO, O.R. 1996. Torneutini (Coleoptera: Ceramicidae) of Argentina. Part I. Species related to the South American area of Prosopis and xerophilous species of Acacia Miller (Mimosaceae). G. it Ent. 8: 125 – 155.
- FASSOLA H. y A. MOREYRA. 1985. Proyectos piloto en sistemas agroforestales. Perfiles y programación. Proyecto protección hidrológica forestal y rehabilitación de áreas afectadas por las inundaciones. Documento de trabajo n°8. FAO-IFONA. 15 pp.
- FIORENTINO D. y V. BELLOMO. 1995. Insectos plaga de especies forestales nativas. III Congreso Argentino de Entomología, Mendoza, Argentina. 26 pp.
- GOMEZ, I; I. MALVAREZ, J. MORELLO, G. ALBERTELLA y G. GOLDSTEIN. 1973. Caracterización estructural de la población de vinal. Rev. de Invest. Agronómicas, INTA. Serie 2. Biología y Producción vegetal, Vol. X N° 4.
- GUEVARA, J. 1970. Control de leñosas invasoras y habilitación de tierras. Informe para técnicos. Plan Vinal, EEA El Colorado, Formosa.

- INTA. 1982. Regionalización ecológica de la República Argentina, Publicación, N° 173. 109 pp.
- KARLIN, U.; L. CATALÁN y R. COIRINI. 1994. La naturaleza y el hombre en el Chaco Seco. Colección Nuestros ecosistemas. Proyecto GTZ, Salta. 163 pp.
- KARLIN, U.; R. COIRINI y P. MACCAGNO. 1993. Sistemas de uso múltiple para pequeños productores del Chaco Arido. Evaluación económica y social. Curso de postgrado Sistemas agroforestales para pequeños productores de zonas áridas.
- KARLIN, U.; COIRINI, R.; PIETRARELLI, L. y E. PERPIÑAL. 1992. Caracterización del chaco árido y propuesta de recuperación del recurso forestal. En: Sistemas Agroforestales para pequeños productores de Zonas Aridas; Proyecto Desarrollo Agroforestal, GTZ.
- MARTINEZ, U. 2000. Propuesta de implementación de un proceso de certificación del manejo sustentable en los bosques de Formosa. Tesis de grado. Fac. de Agronomía. UBA.
- MORELLO, J y C. SARAVIA TOLEDO. 1959a. El bosque Chaqueño I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. Revista Agronómica del Noroeste Argentino. Vol. III Números 1-2.
- MORELLO, J y C. SARAVIA TOLEDO. 1959b. El bosque Chaqueño II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. Revista Agronómica del Noreste Argentino 3 (1-2): 209-258.
- MORELLO, J y G. HORTT. 1987. La naturaleza y la gran frontera agropecuaria en el Gran Chaco Sudamericano. Revista de Economía Política 12: 109-130.
- MORELLO, J y J. ADÁMOLI. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Primera Parte: objetivos y metodología. Serie Fitogeográfica, N° 10. 125 pp.
- MORELLO, J y J. ADÁMOLI. 1973. Subregiones ecológicas de la Provincia del Chaco. Asociación Argentina de Ecología 1 : 29-33
- MORELLO, J y J. ADÁMOLI. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. Serie fitogeográfica N° 13.
- MORELLO, J. 1963. Informe sobre uso de recursos naturales. Reunión para el estudio y desarrollo de las regiones áridas y semiáridas de la República Argentina. IDIA Número especial. Agosto: 14-20.
- MORELLO, J. 1970. Ecología del Chaco. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. Vol XI (Supl.) pp. 161-174.
- MORELLO, J. 1975. El punto de vista ecológico y la expansión pecuaria. Ciencia e Investigación T.31 Julio-Agosto-Septiembre: 168-180.
- MORELLO, J.; FELDMAN, I e I. GÓMEZ. 1973. La integración de la actividad agro-silvo-pastoril en el centro oeste de Formosa (Chaco Argentino). IDIA Mayo 305: 17-37.
- MORELLO, J.; N. CRUDELLI y M. SARACENO. 1971. Los vinalares de Formosa, República Argentina. Serie Fitogeográfica N° 11. INTA. 111 pp y láminas.
- MORELLO, J; PROTOMASTRO, J; SANCHOLUZ, L y C. BLANCO. sin fecha. Estudio macroecológico de los llanos de La Rioja. APN. págs 7-27 y anexos.
- RAGONESE, A. y J. CASTIGLIONI. 1968. La vegetación del parque Chaqueño. Boletín de la Sociedad Argentina de Bot. Vol XI. Suplemento. 133-160
- SARAVIA TOLEDO, C. 1984. Manejo silvopastoril en el Chaco noroccidental de la Argentina. III RITZAS Abril, 1984 Catamarca.
- SARAVIA TOLEDO, C. 1985a. Bases para el manejo agrosilvopastoril en tres ambientes de la cuenca del río de la Plata. Proyecto protección hidrológica forestal y rehabilitación de áreas afectadas por las inundaciones. Documento de trabajo n°2. FAO.
- SARAVIA TOLEDO, C. 1985b. La tierra pública en el desarrollo futuro de las zonas áridas: Estado actual y perspectivas. IV RITZAS/I Abr. 1985 Salta.
- SARAVIA TOLEDO, C. 1989. Compatibilización de manejo de pastizales, bosque y fauna en los sistemas agrosilvopastoriles del Chaco Semiárido. Curso Taller Internacional. Forrajeras y cultivos adecuados

para la región Chaqueña Semiárida. FAO (99-105).
SARAVIA TOLEDO, C. J; DEL CASTILLO E.M. y H.
ZELARRAYÁN. 1985. Manejo silvopastoril en el
Chaco Noroccidental de Argentina I- Resultados

preliminares de regeneración forestal en suelos de la
unidad Piquete Cabado. IV RITZAS/II Abr. 1985
Salta.



Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo xx

Natalia B. Biani ^{1y2}, José L. Vesprini ³ y Darién E. Prado ¹

1 Cátedra de Botánica, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, C.C. N° 14, S2125ZAA Zavalla, Prov. Santa Fe, Argentina. email: dprado@fcagr.unr.edu.ar

2 Dirección actual: School of Biological Sciences, College of Natural Sciences, University of Texas at Austin, Austin (Tx), USA.

3 Cátedra de Biología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, C.C. N° 14, S2125ZAA Zavalla, Prov. Santa Fe, Argentina.

Resumen

En el cuadro fitogeográfico sudamericano se ha aplicado el término Gran Chaco a una vasta extensión de vegetación consistente en bosques xerofíticos y espinosos densos, abiertos y hasta sabanas, generalmente dominados por especies del género *Schinopsis*. En los últimos tiempos su posición fitogeográfica ha recibido profundos desafíos, mientras que recientemente se están generando numerosos estudios ecológicos. Aunque la base de conocimientos florísticos, de diversidad y dinámica se incrementa, ésta es aún fragmentaria y demasiado concentrada regionalmente. Por ejemplo, conocemos mucho mejor la ecología del reclutamiento de juveniles en los 'quebrachales' que la composición florística de algunos bosques a pocos kilómetros de los anteriores, donde se ha identificado una nueva unidad de vegetación. Ciertos aspectos de economía ecológica y del proceso de colonización han recibido contribuciones muy recientes. Mientras que la fisiología de sus especies es virtualmente desconocida, los aportes sobre biología reproductiva ofrecen una nueva visión sobre estos ecosistemas. Existe una revisión de todo lo conocido hasta 1990 sobre el Gran Chaco, pero resulta obvio que los estudios sobre estos bosques y sus especies han tenido un importante impulso y desarrollo en la última década del siglo XX, por lo que dicha revisión ha sido superada rápidamente. Por otra parte, urge que se complete la flora regional chaqueña.

Introducción

En el cuadro fitogeográfico sudamericano se ha aplicado el término Chaco o Gran Chaco a la vasta extensión de vegetación que cubre la planicie centro-norte de Argentina, oeste del Paraguay (Fig 1) y sureste de Bolivia, ocupando alrededor de 800.000 km² (Hueck, 1972). El Gran Chaco es una de las pocas áreas del mundo en que la transición de los trópicos a las zonas templadas no consiste en un desierto sino en bosques semiáridos y sabanas (Morello, 1967; Morello y Adámoli, 1968).

Hasta fines de la década del 80 el concepto prevaleciente en Argentina de la provincia fitogeográfica del Chaco fue aquél de Morello y Adámoli (1968, 1974), Cabrera (1976) y Cabrera y Willink (1980), el cual no había variado sustancialmente desde los trabajos liminares de la primera mitad del siglo XX (Hauman, 1931; Kanter, 1936; Parodi, 1945). Esta idea superpone la visión del Chaco como una región geográfica integral sobre la unidad fitogeográfica, pero este hecho fue ignorado por casi un siglo y destacado sólo por Castellanos y Pérez Moreau (1944). Así, esta noción del Chaco en sentido amplio comprendía desde los bosques cercanos al Río Paraná en el este hasta el Chaco Serrano en el oeste, e incluía en algunos casos hasta el bosque de 'palo blanco' (*Calycophyllum multiflorum*) del noroeste argentino (hoy excluidos del Chaco).

Es recién al comienzo de la década del 90 que esta concepción recibe sus primeros desafíos formales (Prado, 1991, 1993a), con un tratamiento más detallado unidad por unidad de vegetación y con un estudio florístico comparativo entre ellas y con otras ajenas a la región, para así establecer sobre bases más sólidas la pertenencia o exclusión de cada tipo de bosque al Chaco *sensu stricto* (Prado, 1993b). Sin embargo, y a los fines específicos de esta revisión, particularmente por tratarse de una virtual continuación de otra anterior (Prado, 1993a), mantendremos la visión más convencional sobre el Gran Chaco, subdividiéndolo en aquellos grandes sectores ya establecidos en la literatura: Chaco Serrano, Chaco Árido y Occidental (cuyos límites y diferenciación son extremadamente ambiguos), y finalmente el Chaco Oriental. Hasta la fecha, los mapas de Morello y Adámoli proveen el sistema de subdivisiones fitogeográficas más ajustado a la variación ambiental y florística de la región chaqueña (Morello y Adámoli, 1968) como de la provincia política del Chaco (Morello y Adámoli, 1973, 1974).

La vegetación del Chaco consiste fundamentalmente de bosques xerofíticos y espinosos densos, abiertos y hasta sabanas (Fig. 2), dominados por especies arbóreas del género *Schinopsis*, conocidas como

‘quebrachos’, frecuentemente acompañadas por *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bulnesia sarmientoi*, y diversas especies de los géneros *Prosopis* y *Acacia* (Morello y Adámoli, 1968, 1974). Los bosques de las planicies más húmedas del este, frecuentemente sometidas a largos períodos de anegamiento, consisten a veces en formaciones casi monoespecíficas del único



Fig 1: Bosque chaqueño con *Ceiba chodatii* y *Stetsonia coryne* entre Filadelfia y Loma Plata, Dto Boquerón, Paraguay.

miembro del género *Schinopsis* con hojas simples, *S. balansae*; sin embargo, esta valiosa especie normalmente no forma parte de aquellas comunidades de mayor riqueza florística del sector oriental del Chaco. Las planicies más secas del centro y oeste del Chaco consisten de bosques usualmente dominados por *Schinopsis quebracho-colorado*, con hojas compuestas imparipinnadas de numerosos folíolos lanceolados. Mientras tanto, el piso inferior de vegetación boscosa de las Sierras Pampeanas consiste, entre otras, de comunidades dominadas por *S. haenkeana* (Sayago, 1969), con hojas similares a las anteriores pero con folíolos más bien ovados u ovado-lanceolados. Existen además varias comunidades leñosas azonales que muestran una fuerte dominancia de una única especie, e incluso tienden a ser monoespecíficas, tales como: a) ‘algarrobales’ de *Prosopis* spp. (Lewis y Pire, 1981), también llamados ‘raleras’ (Morello y Adámoli, 1974); b) ‘cardonales’ de *Stetsonia coryne* (Fig 3) (Sayago, 1969; Adámoli *et al.*, 1972; Lewis y Pire, 1981); c) ‘palmares’ de *Copernicia alba* (Morello y Saravia Toledo, 1959a; Ragonese y Castiglioni, 1970; Lewis y

Pire, 1981); y d) ‘vinalares’ de *Prosopis ruscifolia* (Morello *et al.*, 1971). Prado (1993a) realizó una revisión de todo lo conocido hasta ese momento (aprox. 1990) sobre el Gran Chaco, pero parece hoy que los estudios sobre los bosques chaqueños y sus especies han tenido un importante impulso y desarrollo en los últimos 10 años y aquella revisión pretendidamente exhaustiva ha sido superada rápidamente.

La estructura geomorfológica y geológica del Chaco, y los diversos gradientes climáticos y edafológicos que lo cruzan de este a oeste, fueron descritos y revisados anteriormente (Prado, 1993a). No obstante deben destacarse algunos trabajos muy relevantes; por ejemplo, Mazarino *et al.* (1991a y b) estudiaron los factores que afectan la dinámica del nitrógeno en suelos del Chaco Árido. Es probablemente de una gran trascendencia el estudio de Iriondo y García (1993), quienes describen las variaciones climáticas sufridas por la llanura Chaco-Pampeana en los últimos 18.000 años. Estas oscilaciones habrían ejercido un profundo efecto sobre la composición florística y estructura de los bosques secos estacionales deciduos y semideciduos que circundan al Chaco argentino (algunos de los cuales estuvieron fitogeográficamente asimilados al Chaco por Cabrera, 1976). El llamado ‘Arco Pleistocénico Residual de Sud América’ propuesto por Prado y Gibbs (1993), parece ajustarse muy particularmente al modelo de oscilaciones climáticas propuesto por Iriondo y García (op.cit.). La contribución de estos últimos autores no sólo permite mejorar la comprensión del bosque chaqueño actual en función de su pasado y de la distribución geográfica de sus especies, sino además postular escenarios hipotéticos ante posibles cambios climáticos globales.

Álvarez y Lavado (1998), por su parte, postulan que dicho cambio climático tendría efectos más profundos sobre el nivel de Carbono orgánico de los suelos pampeanos que sobre los chaqueños, pues a igualdad de incremento de temperatura (2,5-5°C, según Burgos *et al.*, 1991) los efectos en el ecosistema chaqueño serían menos pronunciados. Basándose en la tasa teórica de formación

de arcillas [Álvarez y Lavado](#) (1998) establecen además una edad no mayor a 10.000 años para nuestros suelos chaco-pampeanos, lo cual concuerda cronológicamente en general con una transición desde una etapa climática fría y seca a otra subtropical y húmeda (con pedogénesis y dinamismo fluvial activos) postulada por [Iriondo y García](#) (1993).

El fuego, como parte del medio físico, tiene un gran impacto tanto sobre la vegetación como sobre el suelo, aunque lógicamente deja sentir su efecto predominantemente sobre la vegetación herbácea antes que sobre la leñosa. Con respecto a este último tipo de vegetación, los bosques deciduos y marcadamente estacionales (v.g. el Chaco) pueden ser los más afectados, aunque los incendios propagados por copas son relativamente excepcionales ([Adámoli](#), 1993) y se concentran básicamente en el estrato herbáceo. La región chaqueña presenta una marcada diferencia sectorial en la cantidad y modalidad de incendios (fundamentalmente de pastizales): en el Chaco Oriental éstos son aleatorios y ocurren en alto número, mientras en el Chaco Árido y Occidental son relativamente escasos y siguen un modelo contagioso condicionado por la dirección de los desecantes vientos del Norte ([Adámoli](#), 1993). Es posible entonces que la incidencia más marcada del fuego en los bosques del Chaco argentino consista en la restricción del reclutamiento de leñosas juveniles entre aquellas especies más tolerantes ([Adámoli](#), 1993).

Ciertos aspectos de economía ecológica y del proceso de colonización del Chaco han recibido contribuciones muy recientes. Se ha demostrado que el deterioro de los recursos naturales y de las condiciones de vida de la población indican que la interacción bosque-ganadería y la economía ecológica del sistema son poco entendidas o no se las toma adecuadamente en cuenta. En este sentido, [Costanza y Neuman](#) (1993, 1997) desarrollan una metodología para simular, evaluar y optimizar emprendimientos rurales ecológicamente sustentables pero a la vez económicamente rentables en el Chaco Oriental. [Bitloch y Sormani](#) (1997) historian el

proceso de colonización y explotación forestal en el Chaco Oriental a partir del siglo XIX y hasta la década del 50, cuando cierran las fábricas de tanino y comienza una nueva etapa de explotación rural en la región: extracción destructiva de postes, leña y madera (fundamentalmente para la producción de carbón de leña), conjuntamente con ganadería extensiva y extremadamente ineficiente.

Diversidad, estructura y dinámica de los bosques chaqueños

Chaco Oriental

El sector oriental del Gran Chaco argentino es probablemente el que ofrece mayores dificultades para su comprensión, tanto desde el punto de vista de su vegetación, fitogeografía como su ecología, debido a su notable heterogeneidad ambiental. Sometido en general a un clima subtropical húmedo, sufre ciclos de anegamiento-sequía que constituyen la clave racional para la comprensión de la dinámica de su vegetación. La elevada heterogeneidad del Chaco Oriental puede ser interpretada como la respuesta de la vegetación a las intensas precipitaciones en un área de escasa energía de drenaje (y el consecuente hidromorfismo de los suelos), sumada a la ocurrencia de déficits hídricos no siempre previsible. A pesar de la aparente homogeneidad geológica y de relieve, en pequeñas extensiones coexisten desde bosques y selvas hidrófilas constituidos por especies del Dominio Amazónico (*sensu* [Cabrera y Willink](#), 1980), hasta sabanas y arbustales achaparrados espinosos con características xerofíticas conformados por especies de linaje chaqueño ([Prado](#), 1993a; [Placci](#), 1995).

[Sennhauser](#) (1991) estudió la dinámica de 'Bosques en Galería' en la cuenca inferior del Río Bermejo, que sufre intensas migraciones de cauce e inundaciones, a diferentes escalas espacio-temporales. Localmente las crecientes son impredecibles, afirma esta autora, produciendo cambios florísticos complejos que posibilitarían al sistema recobrar su estructura una vez que la alteración haya cesado, lo que daría a estos ecosistemas la característica de ser resilientes. Sin embargo, dado que

el tiempo necesario para la regeneración de la comunidad suele ser mayor que el período entre dos migraciones de curso, sería muy difícil entonces que el sistema alcance su estabilidad. Consecuentemente, a esta escala de análisis, estos bosques parecerían ser **resilientes e inestables** al mismo tiempo ([Sennhauser](#), 1991, p.13). Regionalmente las migraciones son consideradas como un fenómeno regular y permanente (altamente predecible) y constituyen parte de la dinámica interna del sistema, responsables de la elevada heterogeneidad espacial. El agua proveniente de cursos alóctonos es la principal ruta de reclutamiento de las especies que constituyen los Bosques en Galería, dado que transporta semillas, frutos y plantas jóvenes de linaje amazónico desde los bosques montanos de las Sierras Subandinas, ubicados en la parte superior de la cuenca. La composición florística de estos bosques está íntimamente relacionada con la estabilidad geomorfológica de los lechos de los ríos y la historia fluviodinámica de cada albardón ([Adámoli et al.](#), 1990). El modelo desarrollado por [Adámoli et al.](#) para la cuenca inferior del Río Bermejo (1990) asume que la presencia de los Bosques en Galería está asociada a un aporte extra del río. Esto en principio parecería contraponerse con los resultados de [Placci](#) para el este de Formosa (1995, ver comentarios más abajo). Sin embargo, las características topoedáficas son diferentes a este último caso, dado que el clima es algo más seco, por lo tanto los suelos presentan menor hidromorfía y mayor permeabilidad, permitiendo la infiltración de agua desde el río y el mantenimiento de comunidades edáficas más húmedas en las áreas fluviosubsidiadas.

En su tesis doctoral, [Placci](#) (1995) estudia los bosques del este de Formosa, y postula la existencia de dos tipos estructural y funcionalmente diferentes: el Bosque de Inundación (BI) por una parte, y un gradiente de bosques no inundables subdividido en tres unidades secuenciales, altamente vinculadas entre sí, llamadas Bosque de Albardón alto, Bosque de Albardón bajo y Bosque Transicional Austro-Brasileño (BAa-BAb-

BTAB). El BI está sometido a un doble pulso de inundación y sequía, dando como resultado diversidad y complejidad estructural bajas. Por el contrario, el gradiente BAa-BAb-BTAB se caracteriza por su elevada diversidad florística, alta complejidad estructural y elevada densidad de árboles de gran porte. En ese sentido el gradiente está regulado principalmente por una disminución de la capacidad del suelo de almacenar agua útil (disminución de la profundidad efectiva del suelo), una disminución en el drenaje del exceso de agua y un aumento de la influencia de los acuíferos. Todas estas variables están directamente relacionadas con la altura topográfica, y la respuesta de la vegetación se traduce en una disminución de especies de linaje paranaense y un aumento de las de linaje chaqueño. El BAa no recibe ningún aporte de agua extra desde el río que permita explicar las diferencias estructurales ni de composición florística con el BTAB; tales diferencias, concluye [Placci](#) (1995), se deben a las limitaciones en la disponibilidad hídrica que imponen las características topográficas del BTAB.

[Morello](#) (1970) considera al equivalente del BAa y del BAb como la comunidad climácica del Chaco Oriental. Sin embargo, otros autores han considerado a estos bosques como comunidades edáficas ([Ragonese y Castiglioni](#), 1970; [Lewis y Pire](#), 1981; [Prado](#), 1991), por lo que han sido descartados como miembros de la vegetación chaqueña *sensu stricto* ([Prado](#), 1993b). En cambio, según [Placci](#) (1995.), el BI es el que posee un 'tensor' más frecuente e intenso, y en el otro extremo, el BAa es el menos limitado por las características del suelo, no posee problemas de exceso hídrico y la probabilidad de déficit es apenas superior a la estimada para un bosque hipotético sin limitantes edáficas. Por lo tanto, el 'Bosque de Albardón alto' (BAa) debe ser considerado como la comunidad del Chaco Oriental húmedo más cercana al climax climático ([Placci](#), 1995., p. 137).

En una de las contribuciones más importantes de los últimos tiempos, [Lewis](#) (1991) establece la existencia de tres niveles de variación florística en los bosques del

Chaco Oriental. El primer nivel refiere a la relación lineal entre el incremento de la riqueza florística del estrato arbóreo hacia el norte, con la disminución de la latitud, el cual explica la gran variación biogeográfica de la región en su totalidad. El rango de distribución de las especies puede ser correlacionado con un gradiente geográfico de temperatura N-S, y en menor grado con un gradiente de humedad E-W. El segundo nivel de variación relaciona los tipos de comunidades y sus tipos de dominancia específica con el gradiente de elevación del terreno; para ejemplificarlo [Lewis](#) (1991.) discierne el pajonal de *Panicum prionitis* con palmares de *Copernicia alba* (Fig. 4) en el fondo de valles, hacia arriba del gradiente un cinturón de *Prosopis nigra* var *ragonesei* ('algarrobal'), luego el 'quebrachal' (Fig. 5) de *Schinopsis balansae* y en la parte más elevada el llamado 'bosque fuerte' (asimilable al Bosque Transicional Austro Brasileño de [Prado](#), 1993a y [Placci](#), 1995)



Fig 2 Algarrobal de *Prosopis nigra*, Ea El Bagual, Formosa, Argentina.

Esta distribución de comunidades sigue claramente un gradiente de humedad y salinidad correlacionado con la posición topográfica, y la riqueza de especies en el estrato arbóreo también aumenta hacia los sitios de mayor elevación. Mientras el 'algarrobal' es una comunidad muy homogénea, el 'quebrachal' y el 'bosque fuerte' tienen una gran heterogeneidad interna relacionada con la heterogeneidad de microzonas ([Lewis](#), 1991); éstos constituyen el tercer nivel de variación, de acuerdo con el microrrelieve, el grado de humedad y la presencia de poblaciones densas de Bromeliáceas,

generándose así distintos ambientes que pueden ser colonizados o no por las diferentes especies leñosas del bosque chaqueño. En particular, el microrrelieve es el resultado de la historia fisiográfica pero también de interacciones vegetación-suelo y animal-suelo (v.g.: los hormigueros de *Atta wollenwondierii*). El resultado es una alta heterogeneidad ambiental que provee nichos de regeneración o 'sitios seguros' ('safe sites') caracterizados por distintas dimensiones ([Lewis](#), 1991), entre ellas el tipo de suelo, el tamaño de los 'claros' ('gaps') y los diversos mecanismos de dispersión para las diferentes especies.



Fig . 3: Cardonal degradado de *Stetsonia coryne* en el centro del Chaco argentino; cerca de Pozo del Tigre, Formosa, Argentina.

[Lewis et al.](#) (1994) realizan un estudio de nueve sitios de lo que denominan 'Bosque denso mixto', o 'Bosque Chaqueño' según la terminología empleada en [Lewis y Pire](#) (1981). Puntualizan que no existen marcadas diferencias entre el 'bosque chaqueño' y el 'quebrachal' en el sur de la región (Cuña Boscosa Santafesina), y que ambos tipos de bosques se enriquecen hacia el norte tanto en estructura como en composición florística. *Schinopsis balansae*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. son bastante abundantes en el 'quebrachal' y en los rodales meridionales del 'bosque chaqueño', pero se tornan más raros en los sitios del último más al norte. Reconocen además la existencia de un bosque subtropical semideciduo de linaje paranaense-amazónico, más higrófilo, dominado por *Holocalyx balansae*, *Patagonula americana*, *Ficus luschnathiana* entre otras, ubicado en una particular posición topográfica y denominado por [Prado et al.](#) (1989) 'Bosque del Escarpe

Occidental del Río Paraná’.

Desafortunadamente [Lewis et al.](#) (1994) no proveen información geográfica sobre dónde fueron tomadas estas muestras, ni tampoco se indica a qué se refieren los valores numéricos que acompañan a cada especie censada (aunque se puede postular que se refieran a valores de IVI). Sin embargo resulta evidente, a partir de los datos proporcionados, que no se trata de un gradiente latitudinal de vegetación dentro de un mismo tipo de bosque, sino que algunos de sus sitios corresponden a ‘quebrachales’ de *S. balansae*, que prosperan sobre suelos más bajos y alcalinos, mientras que el resto a unidades del Bosque Transicional Austro-Brasileño (*sensu* [Prado](#), 1993a y b), situados en posiciones topográficas más elevadas y suelos más evolucionados. Esto se ve reforzado por sus propios análisis numéricos ([Lewis et al.](#), 1994, p. 164), en los cuales ambos grupos de sitios aparecen claramente segregados del modo que aquí se postula. Las mejores especies indicadoras de esta solución de continuidad a nivel de comunidades boscosas son: *Ruprechtia laxiflora*, *Eugenia uniflora* y *Scutia buxifolia* ([Lewis et al.](#), 1994). En resumen, se trata de dos comunidades diferentes determinadas por el tipo de suelo y la posición topográfica, y no un único tipo de bosque florísticamente empobrecido hacia el sur. Este análisis realizado aquí encuentra además fuerte apoyo en las conclusiones de [Placci](#) (1995), quien distingue sin dificultad aparente las unidades involucradas.

Uno de los bosques chaqueños mejor conocidos desde el punto de vista fitosociológico, dinámico y ecológico es la Cuña Boscosa Santafesina, ubicada dentro del Chaco Oriental. De entre las comunidades arbóreas de este sector, la mejor conocida es también la de mayor relevancia económica: el 'quebrachal' de *Schinopsis balansae*. [Lewis et al.](#) (1997) describen, esquematizan (por medio de perfiles y diagramas cartográficos) y analizan detalladamente la estructura, fisonomía y composición florística de estos bosques abiertos. La mayoría de sus especies leñosas presentan

espinas y hojas pequeñas y caducas.

La heterogeneidad espacial y la distribución de las especies leñosas del 'quebrachal' fue analizada por [Barberis et al.](#) (1998), tomando como base una subdivisión espacial del sustrato en 'microzonas' en función de su microrelieve y grado de acumulación de humedad. Los individuos presentan una distribución agrupada en suelos altos y bien drenados, hecho que les permite concluir que la heterogeneidad del suelo es el factor más importante que determina la distribución espacial de las especies.

Otras comunidades del Chaco santafesino estudiadas recientemente son los matorrales de *Allenrolfea vaginata* ([Pire y Lewis](#), 1993) y los ‘mogotes’ de 'palo azul' ([Lewis y Pire](#), 1996), arbustales dominados por *Cyclolepis genistoides*, *Tessaria dodoneaefolia* y *Lycium americanum* (erróneamente *sub L. tenuispinosum* en [Lewis y Pire](#), 1991). Ambos matorrales muestran una frecuente presencia de leñosas arbóreas como *Geoffroea decorticans*, *Prosopis kuntzei*, *Prosopis* spp., etc., y se ubican sobre montículos de origen incierto (la hipótesis de ser éstos hormigueros activos o abandonados no pudo ser comprobada) de hasta 0,50 m de altura en una matriz de suelos muy alcalinos del Chaco santafesino.

En recientes estudios sobre la vegetación boscosa de los alrededores de la Laguna El Cristal (proximidades de Calchaquí, sureste del Chaco Santafesino; [Biani et al.](#), 1999; [Biani](#), 2000), se distinguen tres comunidades:

- i. El ‘Bosque de Albardón’ de *Rapanea laetevirens* y *Ruprechtia laxiflora*, acompañadas por *Carica quercifolia*, *Hexachlamys edulis* y *Enterolobium contortisiliquum*, del cual no existen antecedentes en la literatura ([Lewis y Collantes](#), 1974; [Lewis y Pire](#), 1981; [Lewis](#), 1991; [Prado](#), 1993a y b; [Lewis et al.](#), 1994). Esta comunidad se ubica en las posiciones más elevadas del paisaje ('albardones') y sobre suelos más evolucionados, es más rica y diversa que los bosques chaqueños de la Cuña Boscosa, y que los bosques bajos y abiertos del Espinal ([Biani](#), 2000);

- ii. El 'Quebrachal' de *Schinopsis balansae*, acompañado por *Ximenia americana* y el cactus arborescente *Stetsonia coryne*, conformando un bosque más abierto, sobre suelo suelto y arenoso, con estrato herbáceo poco conspicuo y frecuentemente ausente; y
- iii. El 'Espinillar' de *Acacia caven*, *Prosopis affinis*, 'chañares', 'algarrobos' y especies presentes en la vegetación de las islas del Río Paraná, como *Tessaria integrifolia*; esta comunidad se desarrolla sobre suelos arenosos en el borde de la laguna y consecuentemente está expuesta a pulsos de anegamiento de mayor intensidad y duración que las otras comunidades.



Fig . 4: Palmar de *Copernicia alba*, Ruta Transchaco, Dto Pte Hayes, Paraguay.

[Biani](#) (2000) destaca la abundancia en los Bosques de Albardón de especies higrófilas de las selvas riparias del Río Paraná, tales como *Rapanea laetevirens* y *Hexachlamys edulis*. Por otra parte, existen evidencias paleobotánicas, de fauna y de procesos pedogenéticos que confirman la ocurrencia de sucesivos ciclos climáticos húmedo-seco en Sudamérica durante los últimos 18.000 años ([Iriando y García](#), 1993). Estos ciclos habrían provocado la consiguiente contracción de la selva húmeda y expansión de la vegetación semiárida, y dado que la zona pertenece a la unidad geomorfológica 'Bajo de los Saladillos', conformada por paleocauces del lecho del Río Paraná durante el Holoceno (Iriando, 1987), podría postularse que estos bosques constituyen un testimonio de bosques más húmedos del pasado



Fig 5: Quebrachal joven de *Schinopsis balansae*, Las Gamas, Dto Vera, Santa Fe, Argentina..

geológico reciente. En cambio, algunas de las especies del 'Bosque de Albardón', tales como *Phytolacca dioica*, *Ruprechtia laxiflora*, *Enterolobium contortisiliquum* y *Carica quercifolia* presentan una distribución geográfica en Sudamérica que coincide con el patrón observado para el 'Arco Pleistocénico' ([Prado y Gibbs](#), 1993), es decir, bosques tropicales y subtropicales deciduos y semideciduos de linaje amazónico que sufren una estación seca definida.

Este análisis de la vegetación de la Laguna 'El Cristal' aporta evidencia adicional del carácter transicional de la faja de vegetación que bordea los Ríos Paraguay y Paraná y que constituye un gran ecotono entre dos de los Dominios más importantes de la Región Neotropical, el Chaqueño y el Amazónico ([Biani](#), 2000). Los bosques de esta zona reflejan la característica del Chaco Oriental de ser un punto de encuentro de elementos florísticos diferenciados, tales como comunidades chaqueñas xerófiticas y especies tropicales y subtropicales más higrófilas ([Prado](#), 1993a y b).

Chaco Occidental y Árido

Aunque los límites Monte-Chaco fueron detalladamente estudiados y establecidos por [Morello](#) (1958, pp.130-139), éstos fueron sometidos a escrutinio más recientemente ([Cabido et al.](#), 1993) a lo largo de una transecta de 300 km. Ésta se extiende desde Chancaní (Córdoba) hasta San Juan, siguiendo un claro y marcado gradiente decreciente este-oeste de precipitaciones, de 500

mm a 90 mm. El análisis florístico muestra un ordenamiento de la vegetación desde los bosques siempreverdes de *Aspidosperma quebracho-blanco*, especie esta última generalmente acompañada por *Prosopis flexuosa*, en el límite oeste de la expansión de los bosques chaqueños, hasta matorrales o arbustales de desierto ('jarillales' de *Larrea*) y comunidades de terófitas. Se establece así que la transición Chaco-Monte en esta zona ocurre en coincidencia con un régimen de 200-250 mm de precipitaciones anuales, resultado que concuerda con el límite fijado por [Morello](#) (1958) para la provincia del Monte en esta zona. A su vez destacan el empobrecimiento florístico y estructural hacia el oeste, significativamente correlacionado con la disminución de precipitaciones ([Cabido et al.](#), 1993). Por otra parte, [Cabido et al.](#) (1994) describen las poco conocidas comunidades del Chaco Árido que se extienden por las planicies y bolsones occidentales del NW de Córdoba; la comunidad clímax del Chaco Árido es el bosque de *Aspidosperma quebracho-blanco*, a la que encuentran profundamente degradada y sustituida por los matorrales de *Larrea divaricata*.

[López de Casenave et al.](#) (1995) comparan la estructura de la vegetación entre el interior del bosque y su borde externo, en el bosque chaqueño de la Reserva Natural de Copo (Santiago del Estero). Establecen que en el borde del bosque existe una mayor riqueza de especies y mayor densidad total de tallos, aunque estos son preponderantemente de menor diámetro. Hacia el interior del bosque hay mayor abundancia de árboles de tronco grueso, y consecuentemente una mayor área basal del estrato arbóreo, acompañado de una menor área basal del estrato arbustivo. La mayoría de las especies de borde son colonizadoras o pioneras; v.g. *Prosopis nigra*, *Acacia furcatispina*, *Mimosa detinens* y *Cercidium australe* (= *C. praecox*?; ver comentarios en [Burkart](#), 1952, p. 181), las cuales se encuentran casi exclusivamente en ese ambiente, y son típicas de bosques degradados y rápidamente invaden las áreas abiertas formando 'fachinales'. La asociación de algunas

especies con el ambiente de borde podría estar favorecida por una tasa de dispersión diferencial por vertebrados, especialmente aves. El borde del bosque chaqueño, concluyen estos autores, es estructural y florísticamente similar a zonas modificadas o perturbadas de la región. Los efectos de borde son un componente importante de la dinámica del paisaje en bosques fragmentados, tal como ocurre en el Chaco actual. Coincidentemente, [López de Casenave et al.](#) (1998) estudiaron la influencia del ambiente de borde sobre los conjuntos de poblaciones de aves, en esa misma localidad; encontraron diferencias notorias en diversidad y abundancia entre el interior del bosque y el borde. La distribución de pájaros entre estos hábitats parece reflejar las restricciones de uso del ambiente impuestas por la estructura de la vegetación, y también podría estar relacionada con la distribución diferencial de reservas de alimentos, especialmente frutos de las leñosas chaqueñas.

Chaco Serrano

El nivel de detalle con que conocemos las comunidades leñosas del Chaco Serrano se ha incrementado mucho desde la contribución de [Cabido et al.](#) (1994), donde se estudian fitosociológicamente los bosques de *Schinopsis haenkeana*, los de *Lithraea ternifolia* y otras formaciones del Departamento de Pocho en el NW de Córdoba. Más recientemente [Cabido et al.](#) (1998) profundizan la visión crítica sobre la fitogeografía chaqueña al realizar un estudio corológico de la vegetación de las sierras de Córdoba, incluidas por [Cabrera](#) (1976) en su concepto del Chaco Serrano. Determinan la pertenencia del conjunto de la flora serrana en un gradiente altitudinal de 1000 a 2600 m s.n.m. (673 especies) dentro de seis grupos o categorías fitogeográficas ('corotipos'), y establecen que la discontinuidad fitogeográfica más acentuada se encuentra a 1850 m de altitud. Como podría ser esperable, cuanto mayor sea la altitud relativa en la que aparezca una determinada comunidad, mayor será la proporción del corotipo andino en su flora. Pero es precisamente este factor, corroborado por un análisis

numérico objetivo, el que permite a dichos autores concluir que las comunidades serranas por encima de dicha cota no deben ser consideradas chaqueñas, reforzando además la exclusión de los bosquetes de *Polylepis australis* ya anticipada por [Prado](#) (1993a y b). Este grupo de trabajo ha realizado además importantes contribuciones para el conocimiento de la estructura, fitosociología y ecología de los pastizales serranos ([Díaz et al.](#), 1992, 1994a y b; [Funes y Cabido](#), 1995; [Cabido et al.](#), 1997).

Aspectos funcionales

Los aspectos funcionales de los bosques chaqueños constituyen una de las áreas de estudio de más reciente desarrollo. Este hecho se debe probablemente a la aceptación por parte de la comunidad científica de la importancia que tiene en el conocimiento de la estructura de los ecosistemas, el estudio de los procesos que los generan y perpetúan. De este modo se manifiesta la relevancia de conocer procesos más que las especies. Por ejemplo, [Kalin Arroyo](#) (1979) enfatiza que la comprensión de los procesos reproductivos puede ayudar a entender las pautas de diversidad y distribución espacial de especies tropicales y subtropicales. Se reseñan las áreas de conocimiento que han sido desarrolladas hasta el año 2000 en relación a los aspectos funcionales de los bosques chaqueños.

Regeneración de Bosques

En su trabajo de tesis, [Barberis](#) (1998) estudió con profundidad la regeneración de un 'quebrachal' de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa Santafesina. En cuanto a la dispersión de propágulos la mayoría de las especies son endozoócoras, aunque la anemocoria se presenta en una proporción importante y en las especies dominantes (fundamentalmente *Schinopsis balansae* y *Aspidosperma quebracho-blanco*). Estas evidencias sobre dispersión concuerdan con lo encontrado por [Protomastro](#) (1988) en la Reserva Natural de Copo (Santiago del Estero) para el Chaco Occidental, donde el

68% de las especies son dispersadas por vertebrados. La emergencia de plántulas se origina fundamentalmente de las semillas del año, y las plántulas de todas las especies arbóreas se concentran casi exclusivamente en aquellos sectores ('microzonas') de mayor elevación microtopográfica y de suelos mejor drenados. El reclutamiento de juveniles es muy bajo y su crecimiento se encuentra suprimido por períodos prolongados ([Barberis](#), 1998).

Por otra parte, [Barchuk et al.](#) (1998) realizaron un estudio experimental de la tasa de supervivencia de plántulas de *Prosopis flexuosa* y *Aspidosperma quebracho-blanco* bajo un matorral de *Larrea divaricata*, la comunidad dominante en ambientes altamente antropizados del Chaco Árido. Estos autores encontraron resultados dispares para ambas especies, dado que mientras el 'quebracho blanco' se ve favorecido bajo el matorral, las plántulas de 'algarrobo' parecen tener una mayor tasa de supervivencia en espacios abiertos. No se han realizado estudios recientes sobre la incidencia del fuego en la regeneración del bosque, y permanece para ser probada la hipótesis de [Adámoli](#) (1993) sobre un posible efecto del fuego sobre la restricción del reclutamiento de leñosas juveniles entre aquellas especies más tolerantes.

Fenología

El conocimiento sobre la fenología de los bosques chaqueños comienza con el trabajo pionero de [Ledesma y Medina](#) (1969) sobre 10 leñosas santiagueñas, mientras que fue mucho más completo y sistemático el cuerpo de observaciones fenológicas volcadas en la tesis de [Protomastro](#) (1988), tomadas sobre 16 especies arbóreas y arbustivas de la Reserva Natural de Copo. La producción de hojas alcanza su máximo al comienzo del período húmedo, con un pico menor dos meses antes de la llegada de las lluvias; la caída de las hojas de las especies caducifolias no es disparada por la sequía sino que se acentúa con las heladas ([Protomastro](#), 1988, p. 20). El pico de floración se produce a comienzos de la época húmeda (setiembre-octubre).

En los bosques del este de Formosa, [Placci](#) (1995) encuentra que los ritmos fenológicos de las distintas unidades de bosques son claramente diferentes; el bosque de inundación (BI) presenta grandes variaciones de un año a otro y la fluctuación fenológica intra-anual no sólo está influenciada por las condiciones climáticas, sino también por el pulso de inundación (Fig. 6). El complejo de bosques: Bosque de Albardón alto (BAa) - Bosque de Albardón bajo (BAb) - Bosque Transicional Austro-Brasileño (BTAB) se manifiesta en un gradiente de respuestas fenológicas, existiendo una mayor similitud del BAb con el BTAB. El BI y el BAa pueden definirse como perennifolios, el BTAB como semicaducifolio, mientras que el BAb es un intermedio entre ambas fisonomías ([Placci](#), 1995). Según Placci, es de esperar que muchas poblaciones de vertebrados presenten migraciones de un parche a otro reguladas por sus patrones fenológicos; de esta manera, la presencia de unidades de bosques con patrones fenológicos diferentes amortiguaría las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos, pudiendo mantener una mayor diversidad faunística de la que cada una podría por sí misma.



Fig 6: Selva ribereña y comunidades hidrófilas de un estero, Ea El Bagual, Formosa, Argentina

En sus estudios sobre fenología en el Chaco Occidental, [Juárez](#) (1999) encontró que la fructificación y la dispersión de los frutos del quebracho colorado (*Schinopsis quebracho-colorado*) y del guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), se producen entre los meses de Marzo a Octubre, cuando el balance hídrico

presenta los menores índices de deficiencia. La maduración de los frutos y dispersión de las semillas de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) tiene lugar durante el período seco. En algarrobo blanco y negro (*Prosopis* spp.), mistol (*Ziziphus mistol*), brea (*Cercidium praecox*), garabato (*Acacia praecox*) y atamisqui (*Capparis atamisquea*), la maduración de los frutos ocurre desde Octubre a Marzo. Los datos fenológicos de la mayoría de las especies estudiadas por [Juárez](#) (1999) concuerdan con lo observado previamente por [Protomastro](#) (1988).

Biología reproductiva

Los estudios sobre biología reproductiva de especies chaqueñas no registran antecedentes antes de la década del 90; en realidad sólo existen un par de trabajos precursores en *Prosopis* ([Burkart](#), 1937; [Palacios y Genise](#), 1986). El desarrollo ulterior de los estudios sobre aspectos reproductivos en el Chaco abarca diversos niveles de organización, desde especies individuales o un género completo hasta trabajos en los que la comunidad es la unidad de estudio.

Como representantes de estudios a nivel de especies en el Chaco podemos citar el trabajo de [Cocucci et al.](#) (1992), en el que se describe el síndrome floral esfingófilo de *Caesalpinia gilliesi* como novedad para el género y la Tribu *Caesalpinieae* (Leguminosas). La Rhamnacea *Colletia paradoxa* fue caracterizada por [D'Ambrogio y Medan](#) (1993) como xenógama polinizada principalmente por dípteros. [Baranelli et al.](#) (1995) establecen que la reproducción de *Acacia caven*, al igual que en muchas Mimosoideas, conlleva un gran sacrificio de recursos florales. La anatomía del espolón de *Tropaeolum pentaphyllum* fue estudiada por [Fabbri y Valla](#) (1998), quienes confirman su naturaleza ornitófila. [Eynard y Galetto](#) (1999) encontraron que *Geoffroea decorticans* tiene una estructura floral estable, aunque algunos caracteres son variables tales como el tamaño floral y cantidad de estomas del nectario.

Un género muy estudiado en cuanto a sus aspectos reproductivos es *Prosopis* (Mimosoideae, Leguminosae), con varias contribuciones sobre la biología floral y de la polinización de algunas de sus especies chaqueñas. [Burkart](#) (1937) realizó los primeros estudios morfológicos y etológicos para este género. [Genise et al.](#) (1990, 1991) describen la microfenología floral y reportan los principales polinizadores, mientras que [Hoc et al.](#) (1994) describen trimorfismo estilar para cuatro especies del suroeste chaqueño.

A nivel comunitario [M. Aizen y P. Feinsinger](#) (1994a y b) publican dos importantes trabajos sobre biología floral y de la polinización en el Chaco Serrano, en los que evalúan el impacto de la fragmentación del hábitat boscoso sobre las poblaciones de polinizadores. La fragmentación del bosque chaqueño conduce a una disminución de hasta un 20% en los niveles de polinización y de producción de semillas ([Aizen y Feinsinger](#), 1994a), y a una dominancia de la abeja exótica *Apis mellifera*. Las visitas de esta especie constituyen hasta el 82% de las visitas totales sobre una de las especies más paradigmáticas del Chaco: el 'algarrobo negro', *Prosopis nigra*. La frecuencia de visitas y la diversidad taxonómica de las especies nativas de polinizadores declina notoriamente con la disminución del tamaño del fragmento boscoso ([Aizen y Feinsinger](#), 1994b).

En estudios sobre un rodal dominado por *Schinopsis balansae*, [Vesprini et al.](#) (1998) realizan un análisis numérico de los caracteres florales de 22 especies leñosas. Los resultados permiten concluir que las especies estudiadas forman tres grupos relativamente bien definidos. Un primer grupo que incluye leñosas mimosoideas con inflorescencias de tipo 'cepillo' polinizadas principalmente por abejas ([Genise et al.](#), 1991; [Baranelli et al.](#), 1995); otro grupo comprende Bignonáceas con flores de tipo 'tubo', de las cuales dos son melitófilas y una es ornitófila. El grupo restante no muestra un patrón común, dado que abarca un conjunto numeroso de especies con flores pequeñas, poco

conspicuas, que son visitadas por un amplio rango de polinizadores. Coincidentemente, [Morales y Galetto](#) (2000) analizan el coeficiente de variación para diversos caracteres florales en 31 especies de Chaco Serrano, y concluyen que las fuerzas selectivas sobre estos caracteres florales favorecen sistemas de polinización generalizados.

En observaciones sobre antesis floral, [Vesprini et al.](#) (1998) encuentran en siete árboles/arbustos y una liana que éstos abren sus flores en forma predominantemente crepuscular o nocturna, lo cual probablemente obedece a las altas temperaturas diurnas del Chaco, y los visitantes florales son de actividad nocturna. Si bien se observa una gran cantidad de insectos visitantes durante el día, usualmente esta actividad no responde a actividades de polinización sino a una búsqueda indiscriminada de alimentos (fundamentalmente avispas). Tres de las especies estudiadas presentan antesis vespertino-nocturna: *Myrcianthes cisplatensis*, *Capparis retusa* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Otras cuatro especies muestran antesis vespertino-nocturna con una reducida proporción diurna: *Tabebuia nodosa*, *Schinopsis balansae*, *Acacia praecox* y *Geoffroea decorticans*. Por el contrario, las ornitófilas *Cleistocactus baumannii* ([Vesprini y Prado](#), 1997) y *Dolichandra cynanchoides* tienen antesis diurna ([Vesprini et al.](#), 1998) (Fig. 7).



Fig 7: *Cleistocactus baumannii*, cactus ornitófilo de la Provincia Fitogeográfica del Chaco.

Se ha realizado una serie de estudios sobre las recompensas florales y su relación con la biología de la polinización sobre especies o familias del Chaco Serrano. Algunos trabajos abordan temas tales como la estructura de los nectarios y la química del néctar. La mayoría de los

nectarios nupciales descriptos para especies chaqueñas se encuentran en la base del ovario o rodeando al mismo, y la salida del néctar tiene lugar usualmente por medio de estomas (Galetto *et al.*, 1990; Galetto, 1995; Lin y Bernardello, 1999; Rivera, 2000b). En cambio, en las Bromeliáceas los nectarios son septales (Bernardello *et al.*, 1991). Si bien todos los néctares estudiados contienen azúcares, en algunas especies se han encontrado aminoácidos (Galetto *et al.*, 1990; Galetto *et al.*, 1998; Torres y Galetto, 1998) y son escasas las especies que presentan fenoles (Galetto *et al.*, 1990; Torres y Galetto, 1998) o lípidos (Galetto *et al.*, 1990).

Se supone que la composición de azúcares podría estar relacionada con el potencial agente polinizador (Baker y Baker, 1983), pero las evidencias acumuladas hasta el presente no permiten definir un patrón para las especies chaqueñas. El tipo de azúcares encontrado es variable; en las Bignoniáceas estudiadas, la mitad de las especies producen néctar dominante en hexosas y la otra mitad con néctares dominantes en sacarosa (Galetto, 1995). Las especies estudiadas de Apocináceas presentan néctar dominante en sacarosa (Galetto, 1997). Lin y Bernardello (1999), en su trabajo sobre *Aspidosperma quebracho-blanco*, reportan que los individuos de las poblaciones estudiadas no producen néctar (a pesar de la existencia de un nectario nupcial) y que esta especie es polinizada por engaño. En las Bromeliáceas la composición de azúcares varía entre las subfamilias; las especies de la subfamilia *Pitcairnioideae* producen néctar con un balance entre disacáridos y monosacáridos, *Tillandsioideae* produce néctar dominante en sacarosa y la subfamilia *Bromelioideae* produce néctar dominante en hexosas (Bernardello *et al.*, 1991).

Otros aspectos estudiados son los patrones de secreción de néctar a lo largo de la vida de la flor y los efectos de las extracciones sucesivas de néctar. La tendencia general encontrada es que los azúcares producidos aumentan con la edad de la flor (Galetto y Bernardello, 1992a). En el género *Mandevilla* (Torres y

Galetto, 1998 y 1999) se encontró que la remoción aumenta la producción total de azúcares, mientras que en *Puya spathacea* (Galetto y Bernardello, 1992a) y *Ligaria cuneifolia* (Rivera *et al.*, 1996) la producción de azúcares se inhibe con la extracción de néctar.

Morales (1999) estudió el sistema reproductivo en 32 especies de Chaco Serrano encontrando que el 61,5 % son autocompatibles, una especie es parcialmente autocompatible y el resto (34,6%) autoincompatibles. La producción de frutos fue mayor en las especies autocompatibles, pero siempre fue dependiente de la visita de los polinizadores. En estudios sobre el sistema reproductivo de especies de sotobosque de un 'quebrachal' santafesino, Bianchi *et al.* (2000) demuestran que seis de siete especies son autoincompatibles. El tipo de incompatibilidad ha sido estudiado por Gibbs y Bianchi (1999) en dos Bignoniáceas, *D. cynanchoides* y *Tabebuia nodosa* y en la Capparácea *Capparis retusa* (Bianchi y Gibbs, 2000). Estas especies poseen autoincompatibilidad tardía, lo que implica que existe un mecanismo genético post-zigótico de rechazo de los óvulos autopolinizados.

Descomposición de la Materia Orgánica

Siguiendo un gradiente fitogeográfico y ecológico desde el Monte al Chaco Serrano, Pérez Harguindeguy *et al.* (1997) estudian la tasa experimental de descomposición foliar de un rango amplio de grupos funcionales de plantas. La tasa de descomposición más rápida corresponde a la hojarasca de las especies leñosas caducifolias (e.g. *Acacia* spp., *Celtis* spp., *Prosopis flexuosa*, *Schinopsis haenkeana*, *Ziziphus mistol*), mientras que la hojarasca de las especies arbóreas y arbustivas perennifolias es de tasa de descomposición lenta (e.g. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Larrea divaricata*, *Capparis atamisquea*); las tasas más lentas de todo este grupo de especies chaqueñas corresponde a las suculentas (e.g. *Maytenus vitis-idaea* y Cactáceas) y áfilas (e.g. *Senna aphylla*; Pérez Harguindeguy *et al.*, 1997).

En la Cuña Boscosa Santafesina, ubicada dentro del Chaco Oriental, se encuentra bajo estudio la tasa de

producción y de descomposición de la materia orgánica en un 'quebrachal' de *Schinopsis balansae* ([Carnevale y Lewis](#), 1997); la hojarasca de la especie dominante es precisamente aquella de más lenta tasa de descomposición entre las arbóreas más relevantes de estos bosques ([Lewis et al.](#), este volumen).

Herbivoría

[Protomastro](#) (1988, p. 23) encontró, en la Reserva Natural de Copo (Santiago del Estero), y en lo que quizás sea uno de los hallazgos más novedosos de esta tesis, que la producción de hojas jóvenes en algunas especies chaqueñas tiene un pico muy relevante hacia el final de la estación seca, y antecediendo a las lluvias en alrededor de dos meses. Estas especies son: *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Ziziphus mistol*, *Celtis pallida*, *Achatocarpus praecox*, *Acacia praecox*, *Maytenus spinosa*, *Capparis salicifolia*. Su hipótesis es que el adelanto relativo de la foliación se relaciona con el escape a los herbívoros, dado que los insectos defoliadores son más dependientes de las lluvias estacionales que las leñosas, que pueden usar ventajosamente la escasa humedad del suelo. Sin embargo, existe una interpretación alternativa del valor adaptativo de la foliación adelantada a las lluvias: al tener una cutícula bien desarrollada estas hojas no pierden nutrientes por lixiviación (G. Goldstien, com. pers. sobre datos inéditos). Otro de los resultados relevantes del trabajo de [Protomastro](#) (1988) es que las defensas cualitativas (fenoles, saponinas, alcaloides, glucosinolatos, etc.) son no sólo importantes en hojas jóvenes sino también en hojas maduras, contraponiéndose así a la teoría prevaleciente en el tema. Las defensas de tipo cuantitativo (taninos, fibras, estructuras duras, sílice) tienen en algunas especies chaqueñas valores muy elevados, v.g. los valores de taninos en hojas jóvenes ([Protomastro](#), 1988, p. 90) son varias veces superiores a los encontrados por [Coley](#) (1983) en su trabajo clásico sobre defensas contra herbivoría.

El comportamiento acentuadamente defensivo en las plantas del Chaco, y el probablemente elevado gasto energético en defensas, podrían explicar también el valor adaptativo del escape temporal de las hojas jóvenes de las leñosas chaqueñas, conformando así un conjunto de estrategias defensivas no descritas para otros ecosistemas ([Protomastro](#), 1988, p. 115). Curiosamente, algunas especies chaqueñas no revelan poseer taninos en su follaje; tal es el caso de *Prosopis nigra*, que en cambio presenta abundantes caracteres anatómicos de síndrome xerofítico ([Vilela](#), 1993). Tampoco tienen taninos las hojas de *Capparis retusa* ([Protomastro](#), 1988), y sus estructuras anatómicas presentan similar adaptación al xerofitismo ([Di Sapio et al.](#), 1998).

La hipótesis que implícitamente adelantaba [Protomastro](#) en su tesis (1988, p. 60-61), sobre que la hormiga nectarívora *Camponotus blandus* pudiera actuar eliminando o alejando insectos defoliadores de aquellas leñosas chaqueñas con nectarios extraflorales, se vio reforzada por [Farji Brener et al.](#) (1992). Estos autores determinaron que la ausencia de *C. blandus* permitió mayores visitas de *Acromyrmex striatus* sobre *Capparis retusa*, que posee nectarios extraflorales en los brotes nuevos ([Protomastro](#), 1988, p. 61). Estas estructuras están siendo actualmente sometidas a escrutinio anatómico por [Di Sapio et al.](#) (1998), en el marco de un estudio exomorfológico y taxonómico del género *Capparis* para la Sudamérica extratropical. Posteriormente [Folgarait et al.](#) (1994) encontraron una relación inversa entre las visitas de *C. blandus* y la actividad recolectora de *A. striatus* para aquellas especies vegetales que ofrecen néctar, estableciendo además una relación positiva entre la abundancia de las especies del bosque chaqueño y su proporción en la dieta de las hormigas cortadoras. Sorprendentemente, [Folgarait et al.](#) (1994) no pudieron encontrar una correlación positiva entre la herbivoría de esta hormiga cortadora y la presencia de defensas químicas o mecánicas de estas plantas. [Galletto y Bernardello](#) (1991) describen la presencia de nectarios extraflorales que atraen hormigas en seis especies de Bromeliáceas y [Rivera](#)

(2000b) describe los nectarios extranupciales en Bignoniáceas arbóreas y lianas.

Las hormigas cortadoras de hojas han sido señaladas como probablemente los herbívoros más importantes del Chaco moderno ([Bucher, 1987](#)), en el cual muestran una alta diversidad específica y abundancia. En cambio, los grandes herbívoros son particularmente escasos en este bioma, lo cual se contrapone a su vez con: a) alta diversidad de grandes herbívoros en el Pleistoceno, hoy extintos (Gomphoteridae, Equidae, Mylodontidae, Toxodontidae, Megatheridae, Glyptodontidae, Macraucheniiidae); b) la enorme abundancia de caracteres defensivos en leñosas, tanto de corte estructural (espinas, etc.), químico o fenológico, hasta cierto punto anacrónicos con respecto a la fauna actual del Chaco ([Bucher, 1987, p. 272](#)). La presencia e importancia de los hormigueros de *Camponotus punctulatus* en el Chaco fue estimada por [Lewis et al. \(1991\)](#), y además se midió el efecto de éstos sobre la riqueza florística de comunidades herbáceas en Santa Fe ([Pire et al., 1991](#)); sin embargo, lamentablemente no se han desarrollado estudios similares en comunidades boscosas chaqueñas.

Manejo

El impacto de la ganadería moderna sobre los ecosistemas chaqueños es profundo. La cría de ganado vacuno se expande por avance de la frontera agrícola-ganadera hasta llegar a un pico de saturación hacia 1940 ([Adámoli et al., 1990](#)). A partir de entonces se produce una crisis por sobreexplotación y degradación del recurso forrajero, con consecuente disminución del número de cabezas y menor eficiencia de producción. Las áreas más intensamente degradadas se encuentran en las áreas peridomésticas de los 'puestos', con eliminación del estrato herbáceo y limitación acentuada de la presencia de renovales de especies leñosas ([Morello y Saravia Toledo, 1959a y b](#)). El efecto del sobrepastoreo sobre las especies arbustivas es críticamente negativo para la explotación agropecuaria, pues se favorece la

germinación de sus semillas por escarificación en el tracto digestivo del vacuno y la ausencia de la competencia casi excluyente de las gramíneas. De este modo se fue generando gradualmente un cambio del paisaje chaqueño: de bosques y sabanas hacia parches de bosques y arbustales a veces impenetrables ([Adámoli et al., 1990](#)). [Pensiero y Marino \(1998\)](#) estudiaron la correlación entre la densidad del estrato superior en 'quebrachales' jóvenes de la Cuña Boscosa Santafesina y el tipo de comunidad herbácea que se desarrolla en cada caso, y encontraron que en el bosque abierto y en el latizal predominaban los 'canutillares', mientras que en el fustal dominaban los 'flechillares'. Asimismo existe una relación entre estas comunidades y la topografía del área y el régimen de pastoreo, el cual afecta la abundancia relativa de las especies del flechillar.

Una reciente obra de divulgación sobre pautas de manejo y desarrollo agroforestal del Chaco Árido es el libro de [Karlin et al. \(1994\)](#), el que luego de definir al Chaco como región geográfica integral, y describir los factores físicos y recursos naturales que lo caracterizan, destina el mayor esfuerzo editorial y didáctico en ofrecer abundantes e ingeniosas alternativas de producción para las zonas más áridas del Chaco. Al mismo tiempo se están realizando una serie de trabajos que directa o indirectamente permiten estimar las posibilidades de regeneración del bosque nativo del Chaco Árido en áreas hoy deforestadas y degradadas, para lo cual algunas especies del género *Prosopis* parecen ser particularmente adecuadas ([Karlin y Díaz, 1984](#)). Por ejemplo, [Aiazzi et al. \(1996\)](#) encontraron que la economía de carbono y nitrógeno en plántulas de *Prosopis chilensis*, noduladas experimentalmente con la raza nativa de *Rhizobium* Pr IV ([Abril y González, 1994](#)), mejoraba sustancialmente con respecto a las no noduladas, lo cual abre un panorama mucho más alentador para la implantación de especies nativas en estos ambientes con suelos tan degradados.

En línea con las conclusiones de [Aizen y Feinsinger \(1994a y b\)](#) sobre el efecto de la fragmentación de bosques sobre las poblaciones de polinizadores (ver

más arriba), [Gardner et al.](#) (1995) observaron que la diversidad de artrópodos en un bosque del Chaco Árido disminuye cuanto más simple sea la estructura del hábitat a causa de actividades antrópicas. Estos resultados no sólo son relevantes para el bosque chaqueño y el éxito reproductivo de sus especies arbóreas, sino que deben servir de llamado de alerta para conservacionistas y planificadores institucionales de todo el país, en cuanto a las chances de supervivencia de nuestros bosques ante la tasa creciente de deforestación que enfrentan ([Bucher](#), 1999).

En otro sentido, existe una nueva tendencia y enfoques novedosos para el estudio y aprovechamiento de especies maderables chaqueñas, en particular de los quebrachos. Se ha establecido fehacientemente la presencia y ataque de *Crimissa cruralis* sobre *S. quebracho-colorado* ([Diodato y Darchuk](#), 1994). La formación de leño de *S. balansae* está siendo especialmente estudiada ([Streit y Fengel](#), 1994a y b), al igual que el crecimiento radical con técnicas modernas ([Prause et al.](#), 1991), mientras que la micropropagación de esta última especie se está emprendiendo con éxito ([Angeloni et al.](#), 1993).

Conclusiones

Se ha intentado brindar aquí un panorama actualizado de lo que se sabe hoy de los bosques chaqueños de la Argentina. Los estudios sobre estos bosques y sus especies han tenido un importante impulso y desarrollo en los últimos 10 años del siglo XX. Algunas conclusiones se vuelven evidentes: por ejemplo, en su carácter de imprescindible herramienta de trabajo, urge que se complete la flora regional chaqueña, de la cual sólo existen algunas contribuciones dispersas.

Con respecto al ambiente físico chaqueño, sigue vigente lo indicado por [Prado](#) (1993a, p. 167) sobre que se conocen bien los factores ambientales que modelan al Chaco, ya que no hubo en la última década nuevos aportes que hayan cambiado el estado de ese conocimiento. Asimismo, sería deseable la promoción de

estudios sobre el impacto del cambio climático global sobre los bosques chaqueños.

La posición fitogeográfica del Chaco ha recibido profundos desafíos recientes, a la vez que numerosos estudios fitosociológicos se están generando en la última década, especialmente para el sector santafesino. La comunidad leñosa chaqueña más integralmente conocida actualmente es sin dudas el 'quebrachal' de *Schinopsis balansae* de Santa Fe. Aunque se incrementan los conocimientos florísticos, de diversidad y dinámica, éstos son aún fragmentarios y demasiado concentrados regionalmente. Instamos al desarrollo de conocimientos sobre otras comunidades boscosas chaqueñas, tal como arbitrariamente se podrían mencionar: los 'palmares' de *Copernicia alba* y los 'palosantales' de *Bulnesia sarmientoi*. Al igual que muchos otros ecosistemas leñosos del país y del mundo, estos bosques desaparecen y el paisaje es transformado (Fig. 8). sin que se hayan publicado, en casos extremos, ni siquiera una mera lista florística de ciertas comunidades. Por ejemplo, recién en el año 2000 se identificó una nueva unidad de vegetación para la región chaqueña ([Biani](#), 2000).



Fig. 8: Bosque chaqueño degradado en Isla Poí, entre Filadelfia y Loma Plata, Dto Boquerón, Paraguay

Los estudios sobre aspectos funcionales son los de más reciente desarrollo, y tal vez el tipo de trabajo que tiene mayor impacto; es deseable que su número se incremente en el futuro. En su mayoría se desarrollan en áreas geográficas restringidas del Chaco. Si bien algunos procesos o mecanismos que se describen pueden ser extrapolables a otros bosques o a otras poblaciones de las

mismas especies, la repetición de estos trabajos en distintos ambientes permitiría validar allí esas conclusiones y determinar cuán universales son esos resultados. Mientras que la fisiología de las especies leñosas es virtualmente desconocida, se está comenzando a desarrollar una interesante base de conocimientos sobre la biología reproductiva de las mismas; algunos aportes en curso ofrecen una nueva visión sobre la biología de estos ecosistemas, pero es mucho más lo que queda por conocerse sobre este aspecto.

Por lo tanto, la existencia de un espacio para la divulgación de trabajos en los que se describan comunidades todavía casi desconocidas, y para la difusión del conocimiento empírico de los bosques chaqueños sigue siendo de fundamental importancia.

Bibliografía

- ABRIL, A. y C. GONZÁLEZ. 1994. Aporte de la simbiosis *Rhizobium-Prosopis* a la preservación y recuperación del Chaco Árido Argentino. *Rev. Arg. Microb.* 26: 1-8.
- ADÁMOLI, J. 1993. Análisis ecológico del fuego a escalas regional y local. Doc. inédito, Seminario Taller 'Ecología y manejo del fuego en ecosistemas naturales y modificados', Santiago del Estero.
- ADÁMOLI, J.; NEUMANN, R.; DE COLINA, A. D. R. y J. MORELLO. 1972. El Chaco aluvional salteño (Convenio INTA-Prov. Salta). *Rev. Inv. Agropec., INTA, Serie 3, Clima y Suelo* 9: 165-237.
- ADÁMOLI, J.; SENNHAUSER, E. B.; ACERO, J. M. y A. RESCIA. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *J. Biogeogr.*, 17: 491-500.
- AIAZZI, M. T.; ARGÜELLO, J. A. y A. ABRIL. 1996. Nodulated and non-nodulated *Prosopis chilensis* (Mol.) St. seedlings: economy of carbon and nitrogen. *Forest Ecology and Management* 89: 25-29.
- AIZEN, M. A. y P. FEINSINGER. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- AIZEN, M. A. y P. FEINSINGER. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications*, 4: 378-392.
- ÁLVAREZ, R. y R. S. LAVADO. 1998. Climate, organic matter and clay content relationships in the Pampa and Chaco soils, Argentina. *Geoderma*, 83: 127-141.
- ANGELONI, P. N.; PICCOLI, A. B. y L. A. MROGINSKI. 1993. Micropropagación de quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*). *Actas XX Reunión Arg. Fisiol. Veg., Bariloche*: 296-297.
- BAKER, H.G. y BAKER, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. *En*: JONES, C.E. y LITTLE, R.J. (eds), *Handbook of experimental pollination biology*. New York, 117-141.
- BARANELLI, J. L.; COCUCCI, A. A. y A. M. ANTON. 1995. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina. *Bot. J. Linn. Soc.*, 119: 65-76.
- BARBERIS, I. M. 1998. Regeneración del quebracho de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa santafesina. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Agronomía, UBA. Buenos Aires.
- BARBERIS, I. M.; PIRE, E. F. y J. P. LEWIS. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 46: 515-524.
- BARCHUK, A. H.; DÍAZ, M. P.; CASANOVES, F.; BALZARINI, M. G. y U. O. KARLIN. 1998. Experimental study on survival rates in two arboreal species from the Argentinean Dry Chaco. *Forest Ecology and Management* 103: 203-210.
- BERNARDELLO, G.; GALETTO, L. y H. R. JULIANI. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinean Bromeliaceae. *Ann. Bot.* 67: 401-411.
- BIANCHI, M.B., GIBBS, P.E., PRADO, D. y J.L. VESPRINI (2000). Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in NE Argentina. *Flora* 195 (4): 339-348.
- BIANCHI, M. B. y P. E. GIBBS. 2000. Late-acting self-incompatibility in *Capparis retusa* (Capparaceae), a species of Chaco woodland in NE Argentina. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (4): 393-398.

- BIANI, N. 2000. Comunidades Leñosas y Zonificación del Complejo de Reservas de la Laguna El Cristal (Pcia. de Santa Fe, Argentina). Tesis Magister Scientiae, III Maestría en Conservación y Gestión del Medio Natural, Espacios Naturales y Uso Público. Universidad Internacional de Andalucía, Sede Iberoamericana Santa María de La Rábida.
- BIANI, N.; MATURO, H. M.; PRADO, D. E. y N. DI LEO. 1999. Análisis de la posición fitogeográfica de las comunidades leñosas de la Laguna El Cristal (Dto Vera, Prov. Santa Fe). Resúmenes II Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía, Buenos Aires.
- BITLLOCH, E. y H. A. SORMANI. 1997. Los enclaves forestales de la región chaqueño-misionera. *Ciencia Hoy* 7 (37): 41-52.
- BUCHER, E. H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 60: 265-273.
- BUCHER, E. H. 1999. Conservación y uso de fauna en el Chaco: situación actual, limitantes y perspectivas. Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán: 23.
- BURGOS, J. J.; FUENZALIDA PONCE, H. y L. MOLION. 1991. Climate change prediction for South America. *Clim. Change* 18: 223-239.
- BURKART, A. 1937. Estudios morfológicos y etológicos en el género *Prosopis*. *Darwiniana* 3: 27-47.
- BURKART, A. 1952. Las Leguminosas Argentinas Silvestres y Cultivadas. 2da edición, ACME Agency S.R.L., Buenos Aires.
- CABIDO, M.; CARRANZA, M. L.; ACOSTA, A. y S. PÁEZ. 1991. Contribución al conocimiento fitosociológico del Bosque Chaqueño Serrano en la provincia de Córdoba, Argentina. *Phytocoenologia* 19: 547-566.
- CABIDO, M.; GONZÁLEZ, C.; ACOSTA, A. y S. DÍAZ. 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109: 5-14.
- CABIDO, M.; MANZUR, A.; CARRANZA, L. y C. GONZÁLEZ ALBARRACÍN. 1994. La vegetación y el medio físico del Chaco Árido en la provincia de Córdoba, Argentina Central. *Phytocoenologia* 24: 423-460.
- CABIDO, M.; ATECA, N.; ASTEGIANO, M. y A. ANTON. 1997. Distribution of C3 and C4 grasses along an altitudinal gradient in Central Argentina. *J. Biogeogr.* 24: 197-204.
- CABIDO, M.; FUNES, G.; PUCHETA, E.; VENDRAMINI, F. y S. DÍAZ. 1998. A chorological analysis of the mountains from Central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco?. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. XII. *Candollea* 53: 321-331.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. 2º ed. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. ACME S.A.C.I., Buenos Aires.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. 2º ed. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, DC.
- CARNEVALE, N. J. y J. P. LEWIS. 1997. Producción y descomposición de hojarasca en un quebrachal de *Schinopsis balansae*. Resúmenes XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires.
- CASTELLANOS, A. y R. A. PÉREZ-MOREAU. 1944. Los tipos de vegetación de la República Argentina. Monografía N°4, Inst. Est. Geográficos, Fac. Fil. y Letras, Univ. Nac. Tucumán.
- COCUCCI, A.; GALETTO, L. y A. SERSIC. 1992. El síndrome floral de *Caesalpinia gilliesii* (Fabaceae-Caesalp.). *Darwiniana* 31: 111-135.

- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecol. Mon.* 53: 209-233.
- COSTANZA, V. y C. E. NEUMAN. 1993. Manejo productivo sustentable en campos con monte de la Región Chaqueña. *Gac. Agrón.* XII (72): 166-194.
- COSTANZA, V. y C. E. NEUMAN. 1997. Managing cattle grazing under degraded forests: An optimal control approach. *Ecological Economics* 21: 123-139.
- D'AMBROGIO, A y D MEDAN,. 1993 Comportamiento reproductivo de *Colletia paradoxa* (Rhamnaceae). *Darwiniana* 32 (1-4): 1-14.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. y M. CABIDO. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *J. Veget. Sci.* 3: 689-696.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. y M. CABIDO. 1994a. Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos* 70: 287-295.
- DÍAZ, S.; ACOSTA, A. y M. CABIDO. 1994b. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *J. Veget. Sci.* 5:483-488.
- DIODATO, L. y E. DARCHUK. 1994. Presencia de *Crimissa cruralis* Stall 1858 (Coleoptera, Chrysomelidae) sobre quebracho colorado en Santiago del Estero, Argentina. *Quebracho* 2: 75-77.
- DI SAPIO, O. A.; GATTUSO, M. A. y D. E. PRADO. 1998. Estudio anatómico de los órganos vegetativos y del complejo axilar de *Capparis retusa* Griseb. (Capparaceae). Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto: 122.
- EYNARD, C. y L. GALETTO. 1999. Estructura floral y variabilidad intraespecífica de *Geoffroea decorticans* (Fabaceae). *Darwiniana* 37 : 219-228.
- FABBRI, L. T. y J. J. VALLA. 1998. Aspectos de la biología reproductiva en *Tropaeolum pentaphyllum* (Tropaeolaceae). *Darwiniana* 36: 51-58.
- FARJI BRENER, A. G.; FOLGARAIT, P. y J. PROTOMASTRO. 1992. Asociación entre el arbusto *Capparis retusa* (Capparidaceae) y las hormigas *Camponotus blandus* y *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.* 40: 341-344.
- FOLGARAIT, P. J.; FARJI BRENER, A. G. y J. PROTOMASTRO. 1994. Influence of biotic, chemical and mechanical plant defenses on the foraging pattern of the leaf-cutter ant (*Acromyrmex striatus*) in a subtropical forest. *Ecología Austral* 4: 11-17.
- FUNES, G. y M. CABIDO. 1995. Variabilidad local y regional de la vegetación rupícola de las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 24: 173-188.
- GALETTO, L. 1995. Nectary structure and nectar characteristics in some Bignoniaceae. *Pl. Syst. Evol.* 196: 99-121.
- GALETTO, L. 1997. Flower structure and nectar chemical composition in three Argentine Apocynaceae. *Flora*. 192: 197-207.
- GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. y H. R. JULIANI. 1990. Acerca del nectario, néctar y visitantes florales en *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Darwiniana* 30 : 155-161.
- GALETTO, L. y BERNARDELLO, G. 1992 a. Nectar secretion pattern and removal effects in six Argentinean Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Botanica Acta* 105: 292-299.
- GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. y SOSA, C. 1998. The relationship between floral nectar composition and visitors in *Lycium* (Solanaceae) from Argentina and Chile. *Flora* 193: 303-314.
- GARDNER, S. M.; CABIDO, M.; VALLADARES, G. R. y S. DÍAZ. 1995. The influence of habitat

- structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *J. Veget. Sci.* 6: 349-356.
- GENISE, J.; PALACIOS, R. A.; HOC, P. S.; CARRIZO, R.; MOFFAT, L.; MOM, M. P.; AGULLÓ, M. A.; PICCA, P. y S. TORREGROSA. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II. Fases florales y visitantes en el distrito chaqueño serrano. *Darwiniana* 30: 71-85.
- GENISE, J.; PALACIOS, R. A.; HOC, P. S.; AGULLÓ, M. A. y P. PICCA. 1991. Some new aspects of the floral biology of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae): behaviour of the main insects visitors in west-Chaco. *Bull. IGSM* 19: 130-145.
- GENTRY, A. 1990. Evolutionary patterns in Neotropical Bignoniaceae. *Mem.N.Y.B.G.* 55: 118-129.
- GIBBS, P. E y M. B. BIANCHI, M.B. 1999. Does late-acting self-incompatibility (LSI) show family clustering?. Two more species of Bignoniaceae with LSI: *Dolichandra cynanchooides* and *Tabebuia nodosa*. *Annals of Botany* 84: 449-457.
- HAUMAN, L. 1931. Equisse phytogéographique de l'Argentine subtropical et de ses relations avec la Géobotanique sudaméricaine. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 64: 20-64.
- HOC, P. S.; AGULLÓ, M. A. y R. A. PALACIOS. 1994. Styler trimorphism in four functionally andro-monoecious *Prosopis* species (Mimosaceae). *Pl. Syst. Evol.* 190: 143-156.
- HUECK, K. 1972. As florestas da América do Sul. Ecología, composição e importância econômica. Trad. H. Reichardt. Universidade de Brasília y Editora Polígono, São Paulo.
- IRIONDO, M. H. 1987. Geomorfología y Cuaternario de la Provincia de Santa Fe (Argentina). *D'Orbignyana* 4: 1-54.
- IRIONDO, M. H. y N. O. GARCÍA. 1993. Climatic variations in the Argentine plains during the last 18,000 years. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 101: 209-220.
- JUÁREZ, M.L. 1999. Fructificación y dispersión de las principales especies nativas del bosque Chaqueño seco. Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán: 232.
- KALIN ARROYO, M.T. 1979. Comments on breeding systems in neotropical forest. En: LARSEN, K. y HOLM-NIELSEN, L.B. (eds), *Tropical Botany*. Academic Press, London, pp. 371-380.
- KANTER, H. 1936. Der Gran Chaco und seine Randgebiete. *Univ. Abhandl. aus Gebiet der Auslankskv. Naturwiss.* XII, Hamburgo.
- KARLIN, U. O. y R. DÍAZ. 1984. Potencialidad y manejo de Algarrobos en el Árido Subtropical Argentino. SECYT, Programa Nacional de Recursos Nat. Renovables, Argentina, 50 pp.
- KARLIN, U. O.; CATALÁN, L. A. y R. O. COIRINI. 1994. La naturaleza y el hombre en el Chaco Seco. Proyecto GTZ-Desarrollo Agroforestal en Comunidades Rurales del Noroeste Argentino, y Facultad de Ciencias Agropecuarias (UNCórdoba). Salta, 163pp.
- LEDESMA, N. R. y J. C. MEDINA. 1969. Fenología de la comunidad forestal chaco-santiagueña. *Actas 1º Congr. Forestal Arg., C III (129):* 801-806.
- LEWIS, J. P. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *J. Veget. Sci.* 2: 125-130.
- LEWIS, J. P. y M. B. COLLANTES. 1974. La vegetación de la provincia de Santa Fe. I. Reseña general y enfoque del problema. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 15: 343-356.
- LEWIS, J. P. y E. F. PIRE. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco Santafesino. Serie Fitogeográfica nº 18, INTA, Buenos Aires.
- LEWIS, J. P. y E. F. PIRE. 1996. Los mogotes de Palo

- Azul (*Cyclolepis genistoides* Don) de áreas deprimidas de la región chaqueña. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 27: 109-117.
- LEWIS, J. P.; FRANCESCHI, E. A. y S. L. STOFELLA. 1991. Effect of ant-hills on the floristic richness of plant communities of a large depression in the Great Chaco. Rev. Biol. Trop. 39: 31-39.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y J. L. VESPRINI. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco VIII. Candollea 49: 159-168.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y I. M. BARBERIS. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. Rev. Biol. Trop. 45: 1013-1020c.
- LIN, S. y G. BERNARDELLO. 1999. Flower structure and reproductive biology in *Aspidosperma quebracho-blanco* (Apocynaceae), a tree pollinated by deceit. International Journal of Plant Sciences 160 (5): 869-878.
- LÓPEZ DE CASENAVE, J.; PELOTTO, J. P. y J. PROTOMASTRO. 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. Forest Ecol. y Managem. 72: 61-69.
- LÓPEZ DE CASENAVE, J.; PELOTTO, J. P.; CAZIANI, S. M.; MERMOZ, M. y J. PROTOMASTRO. 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a Chaco semiarid forest in Argentina. The Auk 115: 425-435.
- MAZZARINO, M. J.; OLIVA, L.; ABRIL, A. y M. ACOSTA. 1991a. Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). Plant Soil 138: 85-98.
- MAZZARINO, M. J.; OLIVA, L.; NUÑEZ, A.; NUÑEZ, G. y E. BUFFA. 1991b. Nitrogen mineralization and soil fertility in dry Chaco ecosystem (Argentina). Soil Sci. Soc. Am. J. 55: 515-522.
- MORALES, C.L. 1999. Sistemas reproductivos en una comunidad de plantas del Chaco Serrano. Implicancias sobre su éxito reproductivo. Resúmenes XIX Reunión Argentina de Ecología, Tucumán: 106.
- MORALES, C.L y GALETTO, L. 2000. Selección de caracteres florales por polinizadores en especies del Chaco Serrano, Argentina. Gayana Botanica 57: 39-40.
- MORELLO, J. 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana 2: 5-155.
- MORELLO, J. 1967. Bases para el estudio fitoecológico de los grandes espacios (el Chaco argentino). Cien. e Invest. 23: 252-267.
- MORELLO, J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras en el Chaco Argentino. IDIA (Dic./70): 31-52.
- MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1968. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: Objetivos y Metodología. Serie Fitogeográfica N° 10. INTA, Buenos Aires, 125 pp.
- MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1973. Subregiones ecológicas de la provincia del Chaco. Ecología 1: 29-33.
- MORELLO, J. y J. ADÁMOLI. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: Vegetación y Ambiente de la Provincia del Chaco. Serie Fitogeográfica N° 13. INTA, Buenos Aires, 130 pp.
- MORELLO, J., N. E. CRUDELLI y M. SARACENO. 1971. Los vinalares de Formosa (Rep. Argentina). La colonizadora leñosa *Prosopis ruscifolia* Gris. Serie Fitogeográfica N° 11. INTA, Buenos Aires, 116 pp.
- MORELLO, J. y C. SARAVIA TOLEDO, 1959a. El bosque chaqueño. I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta.

- Rev. Agron. Noroeste Argent. 3: 5-81.
- MORELLO, J. y C. SARAVIA TOLEDO, 1959b. El bosque chaqueño. II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. Rev. Agron. Noroeste Argent. 3: 209-258.
- PALACIOS, R. A. y J. GENISE. 1986. Biología floral de algunas especies de *Prosopis*. Resúmenes IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Medellín: 305.
- PARODI, L. R. 1945. Las regiones fitogeográficas argentinas y sus relaciones con la industria forestal. En: F. Verdoorn (ed.), Plants and Plant Science in Latin America: 127-132. Waltham, Mass., USA.
- PENSIERO, J. F. y G. D. MARINO. 1998. Relevamiento florístico de los quebrachales jóvenes de la Cuña Boscosa santafesina. Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto: 275.
- PÉREZ HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; J. H. C. CORNELISSEN y M. CABIDO. 1997. Comparación experimental de la tasa de descomposición foliar de especies vegetales del centro-oeste de Argentina. Ecología Austral 7: 87-94.
- PIRE, E. F. y J. P. LEWIS. 1993. Los matorrales de *Allenrolfea vaginata* (Gris.) O.K. del Chaco Santafecino. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 24 y 25: 1-8.
- PIRE, E. F.; TORRES, P. S.; ROMAGNOLI, O. D. y J. P. LEWIS. 1991. The significance of ant-hills in depressed areas of the Great Chaco. Rev. Biol. Trop. 39: 71-76.
- PLACCI, L. G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Fac. Cs. Naturales y Museo, Univ. Nac. de La Plata, La Plata.
- PRADO, D. E. 1991. A critical evaluation of the floristic links between Chaco and Caatingas vegetation in South America. Ph.D. thesis, University of St. Andrews, St. Andrews, Escocia.
- PRADO, D. E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America?. I. A review. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco V. Candollea 48: 145-172.
- PRADO, D. E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America?. II. A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco VII. Candollea 48: 615-629.
- PRADO, D. E. y P. E. GIBBS. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 902-927.
- PRADO, D. E.; FRANCESCHI, E. A. y M. B. BIANCHI. 1989. El bosque del escarpe occidental del Río Paraná (Argentina). Composición florística y estructura. Acta Bot. Brasil. 3 (2, supl.): 99-108.
- PRAUSE, J.; BREZONI, E. D.; MARINICH, M. J. y S. H. BATTAGLIA. 1991. Evaluación del horizonte de mayor actividad en *Schinopsis balansae* Engl. mediante metodología radioisotópica. VI Jornadas Técnicas Inventario, Modelos de Producción y Crecimiento forestales: 182-188, Eldorado (Misiones).
- PROTOMASTRO, J. 1988. Fenología y mecanismos de interacción en el bosque de quebracho colorado, blanco, y mistol. Tesis doctoral, Facultad Cs. Exactas y Naturales, UBA, Buenos Aires.
- RAGONESE, A. E. y J. C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. Bol. Soc. Arg. Bot. 11 (Supl.): 133-160.
- RIVERA, G.L., GALETTO, L. y BERNARDELLO, G. 1996. Nectar secretion pattern, removal effects and breeding system of *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). Canadian Journal of Botany 74: 1996-2001.

- RIVERA, G.L. 2000a. Nectarios extranupciales florales en especies de Bignoniaceae de Argentina. *Darwiniana* 38: 1-10.
- RIVERA, G.L. 2000b. Nuptial nectary structure of Bignoniaceae from Argentina. *Darwiniana* 38: 227-239.
- SAYAGO, M. 1969. Estudio fitogeográfico del norte de Córdoba. *Bol. Acad. Nac. Córdoba* 46: 123-427.
- SENNHAUSER, E. B. 1991. The concept of stability in connection with the gallery forests of the Chaco region. *Vegetatio* 94: 1-13.
- STREIT, W. y D. FENGEL. 1994a. Heartwood formation in quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.): tannin distribution and penetration of extractive into the cell walls. *Holzforschung* 48: 361-367.
- STREIT, W. y D. FENGEL. 1994b. On the changes of the extractive composition during heartwood formation in quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.). *Holzforschung* 48 (Suppl): 15-20.
- TORRES, C y L. GALETTO. 1998. Patterns and implications of floral nectar secretion, chemical composition, removal effects and standing crop in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae) *Botanical Journal of the Linnean Society* 127: 207-223.
- TORRES, C y L. GALETTO. 1999. Factors constraining fruit set in *Mandevilla pentlandiana* (Apocynaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 187-205.
- VESPRINI, J. L. y D. E. PRADO. 1997. Reproductive biology of a hummingbird-pollinated cactus (*Cleistocactus baumannii*) in the Argentine Chaco: preliminary results. Annual Meeting of the Association for Tropical Biology, San José de Costa Rica.
- VESPRINI, J. L.; PRADO, D. E.; BIANCHI, M. B; BARBERIS, I. M y P. E. GIBBS. 1998. Análisis de síndrome y antesis floral de una comunidad leñosa chaqueña santafesina: resultados preliminares. Resúmenes XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto: 300.
- VILELA, A. E. 1993. Anatomía foliar de *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae): estrategias adaptativas a diferentes ambientes en *Prosopis nigra*. *Darwiniana* 32: 99-107.

Estructura y funcionamiento de los bosques del Chaco Húmedo Santafesino: el Quebrachal de la Cuña Boscosa

Juan Pablo Lewis 1,2, Ignacio Martín Barberis 1,2, Eduardo Félix Pire 1,2 y Nélica Josefina Carnevale 1,3

1. Cátedra de Ecología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, c.c. 14, S2125ZAA Zavalla, Santa Fe, Argentina.

2. CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas)

3. CIUNR (Consejo de Investigaciones de la UNR)

e-mail: juanplewis@ciudad.com.ar.



Resumen

En este capítulo se hace una breve reseña de los distintos bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe y se describen algunos aspectos de la estructura y la dinámica de los quebrachales de *Schinopsis balansae* que son los bosques más importantes de este espacio. El Chaco Santafesino está formado por la Cuña Boscosa en el este, los Bajos Submeridionales, cubiertos de pajonales y sabanas en el centro y el Dorso Occidental Subhúmedo con sabanas y bosques en el oeste. La vegetación de la Cuña Boscosa está formada por bosques, abras gramíneas y esteros. En las partes más bajas del gradiente de altura topográfica se encuentran comunidades higrófilas flanqueadas de palmares de *Copernicia alba* y algarrobales de *Prosopis nigra* var. *ragonesei*, luego quebrachales de *Schinopsis balansae* y en la parte más alta bosques mixtos densos. La riqueza florística aumenta hacia el norte. En el quebrachal el estrato arbóreo es discontinuo y agrupado, alternando micrositios umbríos con claros de distinto tamaño cubiertos de un estrato herbáceo denso. La deposición de la materia orgánica varía a lo largo del año y su descomposición es función exponencial negativa del tiempo. La lluvia de semillas y germinación de árboles es distinta en los distintos años. Aparentemente no hay banco permanente de semillas de leñosas pero se forma un banco de juveniles. Estos bosques han sido intensamente explotados en el pasado para la extracción de tanino. En la actualidad se extrae madera para combustible y se somete a intenso pastoreo. Se proponen algunas pautas de manejo que deben ser analizadas.

Introducción

El Gran Chaco es una de las unidades fitogeográficas más grandes de la región Neotropical que ocupa más de 1.000.000 de km² en el este de Bolivia, oeste del Paraguay, norte de la Argentina y una pequeña parte del sur del Brasil entre los paralelos 15° y 35°S ([Cabrera y Willink](#), 1980). El río Pilcomayo divide el

Chaco Austral del Chaco Boreal y la mayoría de los autores reconocen un sector seco al oeste y otro húmedo al este ([Ragonese y Castiglioni](#), 1970; [Ramella y Spichiger](#), 1989). La porción más austral del sector oriental penetra por el norte de la provincia de Santa Fe y llega aproximadamente hasta el paralelo 30°30'S que es el límite austral de distribución de *Schinopsis balansae* ([Lewis y Collantes](#), 1973).

En el Chaco Santafesino se distinguen tres espacios contrastantes, dispuestos en paralelo de E a W, que se diferencian entre sí por la composición florística y sobre todo por la fisonomía de la vegetación. En el este se encuentra la Cuña Boscosa cubierta por bosques, sabanas y esteros. En el centro están los Bajos Submeridionales, que tienen un paisaje de tipo pampeano muy monótono, caracterizado por la escasez de árboles, con pajonales de *Spartina argentinensis* y sabanas de *Elyonurus muticus*. Por último, hacia donde se pone el sol se encuentra el Dorso Occidental Subhúmedo de Santa Fe, el cual está cubierto por bosques y sabanas y se puede considerar como una zona de transición entre el Chaco húmedo y el Chaco seco ([Lewis y Pire](#), 1981).

La población humana del norte de Santa Fe es poco densa y sus actividades más importantes son la ganadería extensiva y la extracción de madera para leña y para la fabricación de carbón ([MAGIC](#), 1971; [Gräfe et al.](#), 1991). En los Bajos Submeridionales, además del pastoreo, los principales disturbios son las inundaciones que se producen frecuentemente al final del verano y el otoño y los incendios provocados por el hombre para estimular el rebrote de las matas de *Spartina* y mejorar su calidad forrajera. En la Cuña Boscosa y en el Dorso Occidental Subhúmedo los incendios e inundaciones son menos frecuentes y los principales disturbios son la ganadería y la explotación forestal.

En este capítulo se hará una breve reseña de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina y se describirán con más detalles algunos de los aspectos sobresalientes de la ecología de los quebrachales de *Schinopsis balansae*

que podrían considerarse los bosques emblemáticos de ese área.

Cuña boscosa santafesina

La Cuña Boscosa de Santa Fe es la porción más austral del Chaco Oriental que se encuentra entre el escarpe que delimita el valle del río Paraná y los Bajos Submeridionales de Santa Fe, de los que está separado por las lagunas encadenadas que forman el sistema del arroyo Golondrinas y Calchaquí. Hacia el sur llega aproximadamente hasta Gobernador Crespo (30°30'S) y hacia el N no se extiende mucho más allá de Basaíl en la provincia del Chaco. Es una llanura con suave pendiente de NO a SE y mesorrelieve muy irregular, formada sobre una cuenca sedimentaria de loess y limos loessicos depositados durante el Cuaternario (Popolizio *et al.*, 1978). El clima es templado cálido húmedo con lluvias estivales de 800 a más de 1000 mm anuales y por un período seco invernal de duración variable. Hay un gradiente térmico de N a S y uno hídrico de E a O (Burgos, 1970). Predominan suelos con fuertes rasgos halo-hidromórficos que forman mosaicos muy complejos (Espino *et al.*, 1983).

fuego y del hombre combinadas; y los esteros son vías de escurrimiento senescentes donde el suelo está sometido a largos períodos de inundación por lo que la vegetación es muy higrófila.

Las comunidades boscosas más importantes se distribuyen formando cenoclinas (Fig. 1), esto es, varían gradualmente asociadas al gradiente de elevación topográfica relativa (Lewis y Pire, 1981; Lewis, 1991), y esta distribución se da en todo este espacio, aunque hay variaciones locales en los distintos tipos de bosques que obedecen a distintos factores. La Cuña Boscosa está cruzada por innumerables esteros, que como ya se dijo, son vías de avenamiento senescentes, el agua circula por ellos muy lentamente y su nivel varía con la estación del año. En la estación lluviosa los esteros se llenan y derraman descabezando los suelos más elevados de sus bordes, y al retornar el agua hacia la vía de desagüe arrastra sedimentos hacia el centro del estero, que como resultado produce su ensanchamiento y colmatación acompañados de una importante disminución de la velocidad de escurrimiento. Los esteros alternan con tierras más altas y mejor drenadas. Por lo tanto hay una serie de gradientes ambientales asociados a la diferencia

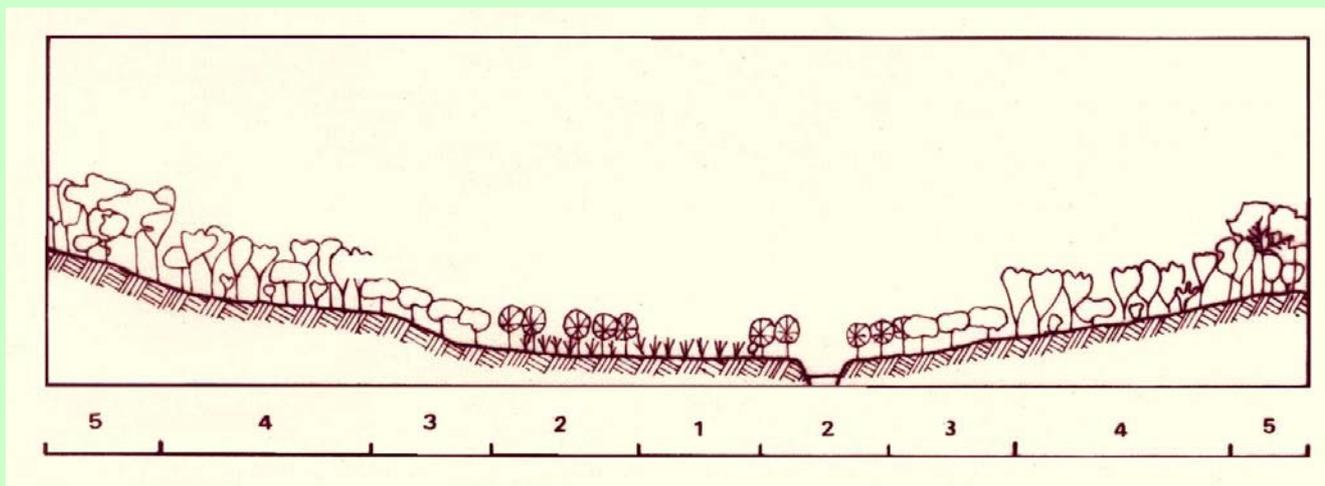


Fig. 1. Diagrama idealizado de la distribución de la vegetación a lo largo de gradientes asociados a la altura topográfica perpendicular a un estero de la Cuña Boscosa. 1) Comunidades higrófilas sobre el lecho del estero, 2) Pajonal de *Spartina argentinensis* o *Panicum prionitis*, 3) Algarrobal de *Prosopis nigra* var. *ragonesei*, 4) Quebrachal de *Schinopsis balansae*, 5) Bosque mixto denso. (Redibujado de LEWIS, 1995).

La vegetación predominante fisonómicamente, como su nombre lo indica, son bosques. Estos alternan con abras gramíneas y esteros. Las abras se encuentran en terrenos más bajos o son el resultado de la acción del

de altura topográfica. El más importante es un gradiente de humedad edáfica, en el estero se acumula agua y permanece anegado todo, o la mayor parte del año, en cambio las partes más altas y mejor drenadas nunca sufren

inundación. La parte intermedia del gradiente en muchos lugares se encharca, y el grado de anegamiento o drenaje es muy variable. Correlacionado con la humedad edáfica hay también un gradiente de salinidad. Las zonas del gradiente topográfico mal drenadas, que se encharcan y se secan alternativamente sufren un proceso de salinificación, debido a que las sales son arrastradas verticalmente por capilaridad hacia la superficie cuando se evapora el agua del suelo.

Bordeando los esteros, sobre suelos salinos se encuentran los algarrobales, que son franjas estrechas de bosques de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* a veces con palmeras (*Copernicia alba*) y estrato herbáceo halófilo o pajonal de *Spartina argentinensis* o *Panicum prionitis*. Siguiendo el gradiente, inmediatamente después, se encuentran los quebrachales de *Schinopsis balansae* que son bosques abiertos de densidad variable y que se extienden sobre grandes extensiones en suelos de drenaje lento y en general halo-hidromórficos. En los suelos más altos y bien drenados se encuentran los bosques que como no tienen una especie dominante o característica, alguna vez denominamos bosques chaqueños (Lewis y Pire, 1981) aunque paradójicamente son los menos chaqueños de la región, por lo que más tarde los denominamos bosques mixtos densos (Lewis et al., 1994). Estos bosques tienen una gran riqueza florística, que aumenta de sur a norte siguiendo el gradiente térmico de la región; un estrato arbustivo pobre y el estrato herbáceo es casi inexistente. En él, sobre todo hacia el norte se encuentran muchas especies de linaje amazónico (Lewis et al., 1994). Además de estos bosques hay cardonales de *Stetsonia coryne*, vinalares de *Prosopis vinalillo* y otros bosques de menor importancia.

Bosque Chaqueño o Bosque mixto denso

Estos bosques tienen un canopeo casi continuo con pequeños claros de diferentes tamaños, resultantes de la distribución agrupada de los árboles, de la presencia de pequeñas depresiones sin árboles y de la caída de éstos.

Tienen una gran riqueza florística que aumenta hacia el norte (Apéndice 1). En estos bosques, *Schinopsis balansae* es una especie periférica, es decir, se encuentra en los bordes externos e internos (alrededor de pequeñas lagunas internas). Además no se ven ejemplares jóvenes de *Schinopsis balansae* dentro de estos bosques por lo que suponemos que no hay regeneración de esta especie dentro de ellos. Por lo tanto si bien puede haber algún quebracho colorado, esta especie no parece ser un componente del bosque chaqueño. En el sur las especies de este bosque son principalmente de linaje chaqueño, pero hacia el norte cuando se vuelven más ricos incorporan algunas especies de linaje amazónico (sensu [Cabrera y Willink, 1980](#)) o más precisamente especies Austro-Brasileñas como *Arecastrum romanzoffianum*, *Holocalyx balansae*, *Allophylus edulis*, *Tabebuia heptaphylla*, *Ficus monckii*, etc. La ausencia o escasez de *Schinopsis balansae* unido a la presencia de muchas especies de linaje amazónico indicarían que estos bosques, o por lo menos sus stands más septentrionales, no son verdaderos bosques chaqueños, sino bosques de transición con los bosques austrobrasileños ([Prado, 1993 a, b](#)).

La estructura de estos bosques es compleja, tienen un estrato arbóreo alto mixto de más de 10 metros de altura de las especies dominantes y un estrato arbóreo bajo de alrededor de 5 metros de altura con *Eugenia uniflora* frecuentemente acompañada por renovales de la mayoría de las especies arbóreas. Por debajo del estrato arbóreo inferior hay un estrato con arbustos y los renovales más jóvenes de las especies arbóreas. A veces todos los estratos están unidos y no son fácilmente distinguibles unos de otros y las leñosas forman un continuum vertical. En algunos lugares de los stands más septentrionales *Ficus monckii* es una epífita sobre los árboles, crece sobre ellos y finalmente mata a su huésped ocupando su lugar y formando un estrato arbóreo emergente. El estrato herbáceo es inexistente o muy pobre, y en algunas zonas umbrías pueden ser abundantes las bromeliáceas como *Bromelia serra*. Las lianas y epífitas en general son poco abundantes ([Lewis et al., 1994](#)).

Quebrachal de Schinopsis balansae

La riqueza florística de estos bosques es inferior a la del bosque mixto denso. La vegetación arbórea es discontinua de modo que alternan zonas de bosque muy denso con abras que pueden ser muy extensas, lo que hace que a pesar de su relativamente escasa riqueza florística sean bosques muy heterogéneos. Los rodales relativamente bien recuperados, tienen dos estratos de árboles que en algunos lugares no se pueden segregar uno de otro y en otros alguno de ellos está ausente. El estrato superior está formado por *Schinopsis balansae*, *Sideroxylon obtusifolium* y *Aspidosperma quebracho-blanco* y el estrato inferior está compuesto por *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. También hay dos estratos arbustivos, uno alto en que se encuentran *Achatocarpus praecox*, *Maytenus vitis-idaea* y *Celtis pallida* acompañados de ejemplares jóvenes de las especies arbóreas, y otro bajo cuya especie más importante suele ser *Grabowskia duplicata* (Lewis *et al.*, 1997). Hay una ligera variación florística siguiendo el gradiente térmico de sur a norte, pero mucho menos perceptible que en el caso de los bosques mixtos densos y es muy raro que aparezcan especies austro-brasileñas en ellos. Aquellos quebrachales muy deteriorados por la explotación forestal esquilmante se convierten en densos arbustales de las especies mencionadas o en vinalares de *Prosopis vinalillo* o tuscales de *Acacia aroma*. Hay algunos quebrachales jóvenes, es decir, que después de una explotación maderera intensa han sido abandonados en época relativamente reciente, que tienen un estrato arbóreo muy denso y no muy alto de *Schinopsis balansae*, acompañado de muy pocos individuos de otras especies, salvo quizá, individuos de mimosoideas espinosas.

El estrato herbáceo de los quebrachales también es muy heterogéneo. En las partes más umbrías del bosque el estrato herbáceo es muy pobre o está invadido por bromeliáceas espinosas, *Aechmea distichanta* o *Bromelia serra*, y rara vez las dos especies juntas. Con frecuencia las zonas más sombreadas son usadas como dormitorios

por el ganado, por lo que pierden completamente el estrato herbáceo, ya sea por pisoteo o por sobrepastoreo. En las discontinuidades grandes del canopeo donde penetra mucha luz y los suelos son muy húmedos y se encharcan, el estrato herbáceo es un tapiz muy denso cuya dominante puede ser *Paspalum* spp., *Pennisetum frutescens*, *Leersia hexandra*, o alguna otra gramínea y ciperáceas. En las partes más sombreadas las gramíneas son menos conspicuas y son frecuentes algunas compuestas (*Eupatorium clematidium*, *E. ivaefolium*, *E. candolleanum*, etc.) y otras latifoliadas (*Iresine difussa* y *Dicliptera tweediana* entre otras).

Hay algunas enredaderas (*Pithecoctenium cynanchoides*, *Dolichandra cynanchoides*, *Forsteronia glabrescens*, *Muehlenbeckia sagittifolia*, y muy pocas otras especies) pero no son muy abundantes y entre las pocas especies de epífitas predominan las bromeliáceas sobre todo del género *Tillandsia*, y los líquenes que pueden ser muy abundantes.

Este bosque es muy distinto al quebrachal del chaco paraguayo descrito por [Ramella y Spichiger](#) (1989) y no puede considerarse el bosque climax del Chaco Oriental como sostiene [Cabrera](#) (1994), ya que si bien son los bosques más abundantes de la región, se encuentran sobre suelos azonales frecuentemente halo-hidromórficos y los bosques densos mixtos son mucho más evolucionados que el quebrachal. Aunque la riqueza florística de estos bosques no es muy grande, los estratos leñosos forman un complicado mosaico que los hace muy heterogéneos ([Lewis y Pire](#), 1981; [Lewis](#), 1991).

Algarrobales

Los algarrobales son bosques que se encuentran flanqueando los esteros, sobre suelos que se inundan al fin del verano y que tienen un fuerte carácter halófilo. Tienen un estrato arbóreo casi continuo de *Prosopis nigra* var. *ragonesei* acompañado a veces de *Geoffroea decorticans* (chañar) y algunas palmeras (*Copernicia alba*). Los arbustos son muy escasos y en el estrato herbáceo, que desaparece casi totalmente si el período seco invernal es

muy riguroso, se encuentran algunas especies halófilas, *Portulaca criptopetala*, *Sporobolus pyramidatus*, *Spergularia platensis*, etc. y en algunos lugares pajonales de *Spartina argentinensis*. Cuando comienzan las lluvias en suelos que se inundan, rebrota *Echinochloa helodes* que a fines del verano forma un denso césped con *Leersia hexandra*, *Ludwigia peploides* y otras especies higrófilas. Dada la pobreza florística del estrato de leñosas, contrariamente con lo que ocurre con los otros bosques ya mencionados, no se percibe ninguna variación que responda al gradiente térmico de sur a norte.

En los años muy lluviosos en que la inundación del fin del verano es mayor que la normal y dura más tiempo, el estrato arbóreo se seca totalmente y el estero avanza sobre él. También el algarrobal crece o se retrotrae siguiendo la dinámica y evolución del estero. Cuando alguna porción del estero se colmata, es invadido por el estrato leñoso de algarrobo y chañar, pero si la vegetación herbácea del estero debido a la humedad crece mucho y luego se seca debido al frío o a la sequía invernal, se pueden producir grandes conflagraciones que limitan el desarrollo de los algarrobos y el avance de sus bosques. De cualquier manera el área ocupada por los algarrobales, comparada con la de los quebrachales, es muy pequeña.

Palmares

En algunos esteros no muy profundos o entre el estero y el algarrobal se instalan palmares de *Copernicia alba*, como así también en el ecotono entre la Cuña Boscosa con los Bajos Submeridionales. Estos palmares son de densidad variable, continuos, agrupados o muy dispersos. El estrato herbáceo suele ser un pajonal de *Panicum prionitis* o *Spartina argentinensis*. Estos pajonales sufren frecuentes incendios que aunque quemen totalmente las copas de las palmeras, de ninguna manera les producen la muerte, por lo que rápidamente el palmar se regenera. Cerca de Reconquista, en suelo alto, hay un palmar no muy extenso de *Syagrus yatay* donde las palmeras están distribuidas en forma dispersa, y cuyo estrato herbáceo prístino no se puede identificar porque ha

sido cultivado. Mientras los palmares de *Copernicia alba* son característicos de suelos bajos anegables de la Cuña Boscosa y todo el Chaco Oriental, el de yatay es único en la región y puede considerarse como una rareza al oeste del Paraná ([Ragonese y Covas, 1942](#)), aunque son o fueron muy comunes en Entre Ríos y Corrientes.

Otros bosques de la Cuña Boscosa

Además de los bosques descritos arriba hay otros bosques menores dentro de la Cuña Boscosa. En suelos muy salobres hay cardonales de *Stetsonia coryne*, que tienen un estrato arbóreo disperso de esta cactácea acompañada de *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis* spp. y algunos arbustos con un estrato herbáceo muy pobre, que dejan gran cantidad de suelo desnudo. Estos bosques son muy pequeños, de unas pocas hectáreas, y no son demasiado frecuentes. En esteros rellenados hay espinillares de *Acacia caven* y algunos bosques muy degradados son reemplazados por vinalares de *Prosopis vinalillo* o tuscales de *Acacia aroma*.

Ecología del quebrachal

De los bosques descritos, el quebrachal de *Schinopsis balansae* es el que ocupa mayor superficie en la Cuña Boscosa Santafesina y es distinto de otros bosques del Chaco donde puedan aparecer especies del género *Schinopsis* (Figs. 2 y 3). Por el espacio que ocupa y por su singularidad puede considerarse que es el bosque típico de esta parte del Chaco.

Composición florística y estructura del quebrachal

Las especies arbóreas constantes de estos bosques son *Schinopsis balansae*, *Prosopis* spp., *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Acacia praecox* y algunos arbustos como *Maytenus vitis-idaea*, *Grabowskia duplicata* y *Schinus fasciculatus*, pero además suelen ser frecuentes *Myrcianthes cisplatensis*, *Sideroxylon obtusifolium*, *Geoffroea decorticans*, *Achatocarpus praecox* y *Celtis pallida*. En el Apéndice 2 se listan las especies del quebrachal a la altura de Vera (paralelo

29°S). Hacia el sur los quebrachales se empobrecen y finalmente desaparece *Schinopsis balansae* y pierden su identidad continuándose en los bosques del espinal, y si bien hacia el norte se enriquecen, nunca llegan a ser tan ricos como los que aquí se han denominado Bosques mixtos densos o más impropriadamente Bosque Chaqueño.

La mayoría de las leñosas de estos bosques son caducifolias, aunque hay algunas perennifolias, y el grado de caducidad de las hojas es variable entre las especies. Las leguminosas arbóreas tienen hojas grandes, pero compuestas de folíolos o foliolulos muy pequeños y la mayoría de las otras especies tienen hojas pequeñas, membranosas, aunque *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Jodina rhombifolia* tienen hojas coriáceas y *Maytenus vitis-idaea* y *Holmbergia tweedii* tienen hojas carnosas. La mayoría de las especies tienen estructuras espinosas, *Schinopsis balansae* solamente en los estadios juveniles y tanto *Aspidosperma quebracho-blanco* como *Jodina rhombifolia* tienen sus espinas en las hojas ([Lewis et al., 1997](#)).



Fig. 2. Quebrachal de *Schinopsis balansae* cerca de Las Gamas en la Cuña Boscosa Santafesina

En general las flores son de colores claros, amarillas o blancas, de tamaño mediano o pequeño, en inflorescencias no muy grandes, salvo en el caso de las especies de *Capparis*, cuyas flores son relativamente grandes y llamativas. Los individuos de especies con flores poco vistosas o pequeñas contrarrestan la humildad de sus flores con una profusa floración o producen perfumes muy fragantes que atraen a los polinizadores.

Los frutos de la mayoría de las especies son carnosos, pero los de *Schinopsis balansae* son sámaras y los de *Aspidosperma quebracho-blanco* son cápsulas con semillas aladas. Las características del fruto y las semillas están asociadas con el síndrome de dispersión de las especies. Las de frutos carnosos son ornitócoras, o sea dispersadas por las aves, mientras que las de frutos o semillas aladas son anemócoras, es decir, dispersadas por el viento. En realidad, en muchos casos opera más de un agente de dispersión simultáneamente, los propágulos de algarrobos (*Prosopis* spp.) y garabatos (*Acacia praecox*) son dispersados por su propio peso, arrastrados por el agua, por insectos y aún por el ganado.

La heterogeneidad del bosque de Schinopsis balansae

La distribución espacial de los individuos de las especies arbóreas es agrupada, de modo que el dosel del bosque no es continuo y quedan claros de distinto tamaño. La discontinuidad de los estratos leñosos es un reflejo de la heterogeneidad del terreno asociada a la microtopografía y humedad del mismo. Así como la mayoría de los distintos tipos de bosques de la región es fundamentalmente una respuesta a gradientes ambientales asociados a la altura topográfica, estos bosques son un mosaico que responde a variaciones correlacionadas con la microtopografía a una escala mucho más fina que en el caso de la región ([Palmer y Dixon, 1990](#); [Lewis 1991](#)). El terreno no es homogéneo, hay partes relativamente elevadas y bien drenadas, y otras deprimidas, cóncavas o planas, que se encharcan o permanecen anegadas durante mucho tiempo. Esto hace que la superficie pueda dividirse en microzonas con distintas características. La mayor parte de las leñosas se agrupa en las microzonas mejor drenadas, mientras que en las partes más húmedas el dosel leñoso se interrumpe y el suelo está cubierto por un estrato denso de pastos y ciperáceas. Donde el estrato arbóreo es muy denso, con frecuencia, aunque no siempre, el sotobosque es colonizado por *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* que imprimen características especiales al ambiente ([Lewis y Pire, 1981](#); [Barberis et al., 1998](#)). También, pero

a escala más grosera, hay mosaicos relacionados con el grado de degradación o recuperación del bosque.

En los sectores elevados se observan individuos de la mayoría de las especies leñosas y las especies dominantes pueden ser tanto arbóreas (*Acacia praecox*, *Myrcianthes cisplatensis*) como arbustivas (*Celtis pallida*, *Capparis retusa*). Por el contrario, sobre terrenos más húmedos y que se encharcan con frecuencia sólo crecen unas pocas especies arbóreas (*Geoffroea decorticans*, *Prosopis* spp. y *Acacia caven*) (Lewis y Pire, 1981; Barberis et al., 1998; Barberis et al., 2002).



Fig. 3. Ejemplar de *Schinopsis balansae* dentro del bosque de la figura 2.

La microtopografía del terreno es el resultado de la historia fisiográfica de la región y las interacciones entre el suelo y los organismos que habitan en él. La deflación por el viento, es decir, la erosión eólica producida en períodos geológicos secos, y procesos pseudokarsticos, fenómeno común de la llanura chaco-pampeana (Popolizio, com. pers.) que implica la

disolución y lixiviación de material del perfil del suelo, sobre todo carbonato de calcio, formaron depresiones de distinto tamaño aunque no demasiado grandes. Contrariamente, la acumulación eólica e hidráulica pueden haber producido un microrelieve convexo. Además se pueden sumar interacciones con la biota. La hormiga *Atta wollenweideri* construye hormigueros de varios metros de diámetro y 0,5 m de altura (Bucher, 1980) que cuando la colonia decae, se derrumban las cámaras donde cultivan sus hongos, creando una microtopografía muy irregular. También el ganado en su deambular modifica el microrelieve y los árboles caídos y tocones actúan como barrera de contención de los sedimentos arrastrados por el agua además de las alteraciones que producen al ser arrancados por el viento y caer (Beatty y Stone, 1986). Todos estos hechos pueden de alguna manera contribuir al desarrollo de la heterogeneidad ambiental que se refleja en la complejidad de la vegetación (Lewis, 1991).

Fenología del bosque de *Schinopsis balansae*

La fenología del bosque chaqueño es muy compleja. Estos bosques son fuertemente estacionales ya que sufren un marcado periodo seco invernal de duración variable y en ese período se producen heladas fuertes. Si bien hay patrones estacionales generales, el comportamiento fenológico de las especies es distinto y dentro de la mayoría de las especies los individuos se comportan diferencialmente entre sí.

La mayoría de las especies arbóreas y arbustivas de estos bosques son caducifolias, pero *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Jodina rhombifolia*, *Maytenus vitis-idaea* y *Holmbergia tweedii* son perennifolias. El grado de caducidad de las hojas es variable entre las especies, por un lado *Acacia praecox* y *Prosopis* spp. pierden las hojas antes que *Schinopsis balansae*, por otro lado aunque *Aspidosperma quebracho-blanco* conserva parte de su follaje todo el año, en la estación fría pierde una parte importante del mismo, variable según la rigurosidad de la misma.

La caída de las hojas se produce en un tiempo prolongado, comenzando a fines de febrero, aunque no es realmente importante hasta mayo y termina a mediados de setiembre. El pico de caída de las hojas y acumulación de hojarasca en el suelo se produce en junio, julio y agosto según los años. La mayor parte de las especies de hojas

decorticans y las especies de *Acacia*, son las de floración más temprana, luego siguen las mirtáceas y por último las anacardiáceas (Tabla 1). Los individuos de la mayoría de las especies concentran su esfuerzo reproductivo en un año, invirtiendo en desarrollo vegetativo y acumulando reservas con poca o nula actividad reproductiva el o los

Especie / mes	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre
<i>Acacia praecox</i>					1	11	111	1111	11111	11	1	
<i>Geoffroea decorticans</i>									11111111			
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	1									1111	11	11
<i>Schinopsis balansae</i>	111	1										1111

Tabla 1. Floración de cuatro de las especies leñosas presentes en la cuña boscosa.

pinnadas pierden paulatinamente sus foliolulos hasta que por último se desprende el pecíolo. Las heladas fuertes aceleran todo el proceso, pero afectan de distinta manera a los ejemplares según su ubicación y grado de protección dentro de la comunidad y el paisaje. Los ejemplares más protegidos por otros, así como los que están en lugares más húmedos, en los bordes de las charcas internas, mantienen las hojas activas durante más tiempo, y la caída se puede prolongar hasta el rebrote con picos durante vientos fuertes o luego de heladas intensas. Si la intensidad de una helada es muy grande, las hojas activas se secan abruptamente y permanecen adheridas al árbol durante un largo tiempo que se puede extender hasta la primavera cuando se produce el rebrote.

El rebrote después del invierno de la mayoría de las especies es explosivo, y está fuertemente condicionado por las temperaturas. Todos los individuos de una misma especie y a veces varias especies distintas rebrotan simultáneamente. La formación de nuevas ramas, hojas y yemas se produce luego del rebrote primaveral culminando al fin del verano. Si ha habido una importante producción de frutos el desarrollo de nuevo follaje durante el verano es menor. Intensas defoliaciones producidas por orugas de lepidópteros u otros insectos provocan un rebrote posterior, pero si el ejemplar no tiene reservas suficientes o el proceso de defoliación se repite, las ramas inferiores de los grandes ejemplares o algunos individuos medianos se secan.

En general todas las leñosas florecen en primavera y verano. Las fabáceas, y entre ellas *Geoffroea*

años siguientes; esta estrategia trae como consecuencia que aún ejemplares espacial o ecológicamente próximos, es decir, dentro del territorio de los mismos polinizadores, solamente intercambien material genético los años en que coinciden sus ciclos e historias. En muchas especies durante su época de floración, hay individuos que florecen más temprano o más tarde que otros, lo que parecería ser una estrategia que permite aprovechar épocas favorables que ocurren no siempre en el mismo tiempo durante todos los años.

Los años secos o los que por lo menos tienen una primavera seca aparentemente favorecen la floración que en ese caso se concentra en los meses de noviembre, diciembre y enero, y en estos años es mayor el cuajado de los frutos, especialmente en los algarrobos (*Prosopis* spp.). No obstante esto, el hecho de que siempre algunos de los ejemplares de cada especie tenga una importante producción de frutos a pesar de las condiciones ambientales, asegura la presencia permanente de propágulos, que pueden aprovechar, si luego se dan, las condiciones que permiten su germinación y establecimiento. Muy pocas son las especies cuya floración está fuertemente favorecida por condiciones de alta humedad y las que lo están, como *Tabebuia nodosa* y *Sapium haemathospermum*, florecen todos los años varias veces, con muchas o pocas flores de acuerdo al estado general del individuo.

La polinización dentro de estos bosques es generalmente entomófila, producida por insectos

principalmente generalistas, aunque, si bien no los conocemos, es posible que haya polinizadores específicos o estrechas relaciones entre especies vegetales y ciertas especies de insectos. En las mimosoideas los polinizadores son atraídos en parte por el fuerte color amarillo o anaranjado de sus flores, pero en la mayoría de las especies las flores son muy humildes y poco vistosas. Durante el día la actividad de los polinizadores pareciera escasa, pero al anochecer es notable la fragancia del bosque y la actividad de los polinizadores. La época de maduración de los frutos y la rapidez de su dispersión varía con las especies. Los frutos de *Schinopsis balansae* maduran y caen muy rápidamente en un breve período durante el verano, en contraste con los frutos de *Aspidosperma quebracho-blanco* que tardan mucho en madurar, abrirse y liberar sus semillas, que pueden quedar retenidas por la planta madre hasta fines del invierno.

Circulación de la materia orgánica y nutrientes

La dinámica general del bosque, como la de cualquier comunidad vegetal está dada por la síntesis y descomposición de la materia orgánica, o lo que es lo mismo, por su circulación. En el proceso fotosintético se fija dióxido de carbono del aire que junto con el agua y los nutrientes absorbidos por las raíces constituyen la materia orgánica vegetal. Una parte de la materia orgánica sintetizada por los estratos leñosos y el estrato herbáceo es canalizada hacia las raíces y otra es acumulada en la parte aérea de las plantas. Esta materia orgánica es la energía almacenada por el ecosistema, que permite su funcionamiento. Una fracción de la materia orgánica, posiblemente pequeña, es consumida por los herbívoros, en su mayoría insectos y otros invertebrados en el estrato leñoso y además vertebrados, sobre todo ganado, en el estrato herbáceo. La mayor parte del follaje cae en el invierno, junto con ramas y aún árboles enteros que entran en decrepitud o son volcados por el viento en cualquier estación, y además la materia seca del estrato herbáceo que se seca, se acumula sobre el suelo como broza. Esta materia orgánica que se deposita sobre el suelo es

descompuesta, o se quema en grandes incendios, devolviendo el dióxido de carbono al aire y los nutrientes al suelo. Los vegetales extraen sus nutrientes del suelo y del aire según el caso, pero en realidad, el gran reservorio de nutrientes del bosque maduro es la materia orgánica que compone la biomasa vegetal. El crecimiento y la productividad del bosque, como su decaimiento, son la consecuencia directa de la circulación de la materia orgánica a través de la biota.

La deposición de la hojarasca vegetal es la vía más importante en la transferencia de nutrientes y energía desde el canopeo hacia el suelo del bosque. Al analizar la hojarasca caída se puede determinar su variación, almacenaje, composición y descomposición (Hart, 1995), la tasa de producción de materia orgánica, la fenología de las distintas especies que componen la comunidad y además se puede cuantificar la disponibilidad de nutrientes y su capacidad de reciclaje, que varía según las especies (Proctor, 1983; Montagnini *et al.*, 1993).

Todos los años un tercio o más de la mitad de la energía y carbono fijado en los bosques llega a la superficie del suelo como hojarasca de los estratos leñosos y broza del estrato herbáceo. Este aporte de materia orgánica al suelo, varía tanto espacial como temporalmente. La caída de hojas y por lo tanto la acumulación de hojarasca sobre el suelo obedece a cambios estacionales, y es consecuencia de la fenología del bosque. La cantidad total de hojarasca caída no varía de manera significativa de un año a otro, y su rango de deposición fue de 230 g/m²/año a 270 g/m²/año. Pero espacialmente hay diferencias significativas entre los distintos micrositios; en aquellos lugares donde la cubierta arbórea es continua el promedio anual de hojarasca caída es de 31,7 g/m², donde la cobertura es intermedia es de 14,8 g/m² y en las abras gramíneas, donde la cobertura de leñosas es nula, el promedio anual es de tan solo 4,9 g/m² ya que viene arrastrada por el viento desde las áreas vecinas (Carnevale y Lewis, 2001). El estrato herbáceo también contribuye a la deposición de materia orgánica sobre la superficie del suelo como broza, y posiblemente

sea importante en las abras gramíneas y menos relevante en el sotobosque, pero no hay datos que apoyen esta suposición.

La descomposición de la hojarasca en el suelo es una función exponencial negativa del tiempo transcurrido como ocurre en otros ecosistemas (Olson, 1963). La tasa de descomposición de la hojarasca (k), es decir, la cantidad de materia seca que se descompone por gramo y por año, no es constante, y puede variar de acuerdo a su composición florística, a los factores ambientales donde se descomponga y a la microfauna del suelo. En el quebrachal las tasas de descomposición son significativamente diferentes entre las especies (Carnevale, 2002). Las tasas anuales de descomposición (k) de dos de las especies arbóreas, *Schinopsis balansae* y *Acacia praecox*, que se registraron son bajas (0,03 y 0,04 respectivamente), lo que significa que la descomposición es muy lenta y por lo tanto la reposición de nutrientes al sistema también. En cambio en dos de las especies arbustivas que se estudiaron, *Maytenus vitis-idaea* y *Achatocarpus praecox*, la tasa de descomposición (k) es mucho mayor (0,13 y 0,14 respectivamente). Contrariamente a lo que se podría suponer, las tasas de descomposición no varían significativamente en los distintos micrositios del bosque.

La composición química de las hojas de *Schinopsis balansae* y *Acacia praecox* son similares entre sí, pero distintas a las de *Maytenus vitis-idaea* y *Achatocarpus praecox* que entre sí también son similares. Los arbustos tienen una mayor concentración de Ca y Mg en sus hojas que los árboles y además *Achatocarpus praecox* tiene un mayor contenido de K que cualquiera de las otras tres especies (Carnevale, 2002). La hojarasca de los arbustos tiene mayor tasa de descomposición que las especies arbóreas, lo cual coincide con el mayor contenido de nutrientes en los tejidos de los arbustos que en los de los árboles (Carnevale, 2002). La correlación entre el contenido de nutrientes y la tasa de descomposición de la hojarasca podría indicar que el contenido de nutrientes influye más que el microambiente en la velocidad de

descomposición de la hojarasca de las especies analizadas, como ocurre en otros bosques (Day, 1983; Facelli y Pickett, 1991; Álvarez Sánchez y Becerra Enríquez, 1996; Scott y Binkley, 1997).

Regeneración del quebrachal

La regeneración del bosque está determinada por varios procesos: la dispersión de propágulos, la germinación de las semillas, la emergencia de plántulas y el reclutamiento de plántulas hacia el canopeo. Todas las especies tienen un síndrome de dispersión determinado. Por ejemplo, las principales leñosas anemócoras son *Schinopsis balansae* cuyo fruto es una sámara y *Aspidosperma quebracho-blanco* que tiene semillas aladas, pero la mayoría son endozoócoras como por ejemplo *Myrcianthes cisplatensis* que tiene frutos carnosos (Barberis, 1998). La especie de mayor dispersabilidad parece ser *Schinopsis balansae*. La lluvia de semillas varía cualitativamente y cuantitativamente en los distintos años (Barberis, 1998).

Aparentemente no hay un banco importante de propágulos de leñosas en el suelo y la mayor parte de las plántulas que emergen en un año provienen de semillas que han sido dispersadas en ese año. Las semillas no se distribuyen homogéneamente sobre el terreno y además posiblemente no germinan en cualquier lugar. La cantidad de propágulos que germinan anualmente varía de manera considerable. La heterogeneidad topográfica de este bosque tiene una marcada influencia sobre la regeneración de leñosas. En las microzonas elevadas y mejor drenadas la emergencia de juveniles es muy elevada, mientras que en las planas húmedas y deprimidas la misma es prácticamente nula (Barberis, 1998). La distribución de la emergencia de plántulas entre distintas microzonas topográficas es similar en la mayoría de los años.

Se observan asimismo diferencias marcadas en la composición específica de cada cohorte anual de juveniles. Sin embargo, en la mayoría de los años la mayor proporción de plántulas que emergen pertenecen a unas pocas especies (*Acacia praecox*, *Myrcianthes cisplatensis*,

Sideroxylon obtusifolium, *Schinus fasciculatus* y *Schinopsis balansae*) ([Barberis](#), 1998).

Una vez establecidas las plántulas de leñosas, la mortalidad de las mismas es relativamente baja ([Barberis](#), 1998). El crecimiento de las mismas es muy escaso y se encuentra suprimido por lo que debajo del canopy se forma un banco o reservorio de plántulas, desde el cual se reclutarían los individuos que reemplazarían a los más viejos de los estratos arbóreos y arbustivos cuando ellos decaen y mueren. El balance anual total e individual del reclutamiento de plántulas de la mayoría de las especies es casi siempre positivo, por lo que el número de individuos tiende a incrementarse a través de los años ([Barberis](#), 1998), pero como este crecimiento no puede ser indefinido, probablemente existan mecanismos, como inundaciones o sequías extraordinarias que provoquen la mortandad masiva de plántulas y limiten el tamaño del banco de juveniles. El reclutamiento de juveniles hacia el canopy aparentemente es muy pequeño y los factores que lo determinan en estos bosques no son conocidos aún.

No hay áreas que hayan sido deforestadas y repobladas recientemente con el bosque nativo. Hay algunas forestaciones que ocupan una minúscula parte de lo que fue quebrachal que han sido repobladas con especies exóticas, sobre todo con especies de *Eucalyptus* y *Pinus*. El resto del área intensamente explotada para la extracción de tanino sufrió toda clase de manejo, pero donde fue abandonada o dedicada a la ganadería el bosque se regeneró o está en vías de regenerarse a pesar que sufre con frecuencia severa extracción maderera para distintos fines. No sabemos cual ha sido el camino que ha seguido la sucesión de todos estos bosques en el medio siglo que siguió al abandono de la industria taninera.

Lo que si es fácil comprobar, es que en los suelos que se encharcan pero no se inundan por largos períodos, la regeneración espontánea de *Schinopsis balansae* es abundante y hay grandes poblaciones de pequeños ejemplares de esta especie. En estos bosques muy jóvenes de quebracho, la penetración de luz es muy grande. En cambio, en los bosques muy densos de suelos

altos, bien drenados, la penetración de luz es escasa y no hay regeneración de quebracho colorado ([Wenzel y Hampel](#), 1998). Este hecho nos lleva a considerar a *Schinopsis balansae* como una especie pionera en contraposición a las especies de bosques densos y umbríos que podrían considerarse especies climáticas ([Swaine y Whitmore](#), 1988; [Whitmore](#) 1990). En esos quebrachales jóvenes los principales acompañantes de *Schinopsis balansae* son principalmente *Acacia praecox* y *Prosopis* spp., en cambio *Myrcianthes cisplatensis* se instala tardíamente en el bosque.

Mucho más complejo es el caso de los mosaicos de bosques muy degradados y arbustales que es posible que se regeneren, pero nunca hemos analizado este problema.

Manejo del quebrachal

Estos bosques han sido intensamente explotados en el pasado para la extracción de tanino y ganadería. En la década del 50 cerraron las fábricas de tanino y desde entonces los bosques se utilizaron para extraer postes, leña y madera para la fabricación de carbón ([Aguerre y Denegri](#), 1996; [Bitlloch y Sormani](#), 1997). También es importante en la actualidad la actividad ganadera extensiva para la cría de vacunos y en mucho menor grado caprinos de los que hay algunos hatos domésticos.

Se efectuaron numerosos desmontes para realizar agricultura, fundamentalmente algodón, girasol y sorgo, y pasturas de Grama de Rhodes (*Chloris gayana*) y trébol de olor (*Melilotus alba*). Sin embargo la agricultura en el interior de la Cuña Boscosa no se ha extendido mucho y es más bien espasmódica, contrariamente a lo que ocurre a lo largo de la RN 11 en la parte más elevada de la región, donde el bosque ha desaparecido casi totalmente y se ha instalado una importante zona agrícola y azucarera.

El manejo del pastizal del bosque varía desde el sobrepastoreo hasta una adecuada alternancia de períodos de pastoreo y períodos de descanso. El sobrepastoreo es generalmente consecuencia de un pastoreo continuo que agudiza la presión en las zonas de circulación y cercanas a

las aguadas y es altamente selectivo de especies y de parte de ellas. La alternancia de períodos de pastoreo y descanso implica descansos prolongados y se considera adecuado cuando permite que las especies más palatables recuperen las reservas necesarias, aumenten su biomasa, fructifiquen y dispersen. Estos períodos de descanso deben ir combinados con momentos de alta presión de pastoreo o fuegos que disminuyan la competencia de arbustos y otras especies indeseables. Este proceso varía con las dominantes de las comunidades involucradas, la biomasa acumulada y la disponibilidad de hacienda, pero generalmente se debe realizar una vez cada tres a cinco años.

La explotación forestal, ya sea la extracción de madera para leña o carbón o la obtención de postes suele ser esquilante, y la mayoría de los bosques actuales son el resultado de la recuperación de áreas intervenidas, aunque hay algunos relictos que no se han explotado forestalmente durante mucho tiempo. Se encuentran rodales que están relativamente bien conservados o en un avanzado estado de recuperación con gran cantidad de renovales de *Schinopsis balansae* y otras especies arbóreas y otros que se encuentran en estado final de degradación por la excesiva extracción de leña posterior a la extracción del quebracho y el pastoreo continuo, que en la actualidad están cubiertos por un matorral arbustivo y vinalares de *Prosopis vinalillo*.

No se han desarrollados sistemas de explotación racional de estos bosques, ni hay trabajos sobre las tasas de producción de sus especies más valiosas, y solamente se pueden dar algunas pautas que debieran ser estudiadas y debidamente analizadas antes de su recomendación (Pire y Prado, 2000).

Dejando de lado el desmonte y la agriculturización de la región, que probablemente no sea el camino más sustentable, el bosque ofrece un recurso maderero y forrajero importante. Aparentemente una extracción selectiva de leña no sólo puede ser absorbida por el bosque sino que puede mejorar la calidad y cantidad de madera para aserrar pero es necesario establecer la

forma y tasa de extracción en orden de que la explotación sea sustentable. La extracción de madera o postes es mucho más compleja ya que son bosques muy heterogéneos, con especies cuya tasa de crecimiento y producción es muy dispar, por lo cual es muy difícil establecer estrategias de explotación o turnos de corte, pero en líneas generales deben dejarse los mejores ejemplares como semilleros. La dificultad de establecer turnos de corte y ordenamiento de estos bosques se incrementa desde el momento que no solamente son bosques florísticamente mixtos, sino que también sus rodales y aún dentro de un mismo bosque conviven varias cohortes de cada una de las especies. La extracción por recepado con el uso de sustancias protectoras y hormonas para el rebrote también puede ser una herramienta para recuperar la funcionalidad del sistema radicular remanente de estas especies de tan lento crecimiento. El manejo adecuado del pastoreo y los fuegos durante los primeros años luego de una gran aparición de renovales puede permitir el aumento del número de ellos en algunos rodales.

El valor forrajero de uno de estos bosques depende del tamaño de sus abras y esteros. En las abras, que generalmente se encuentran en depresiones más húmedas, hay un importante estrato herbáceo que penetra en las partes más insoladas del bosque. En las áreas más umbrías se encuentran cardales de bromeliáceas espinosas que capturan el agua de lluvia, por lo que el suelo es relativamente seco, e impiden el desarrollo de los pastos y la circulación del ganado. El pastoreo continuo y con alta carga produce la degradación del tapiz herbáceo, provocando erosión del suelo y enmalezamiento con hierbas sufruticosas y lo que es más grave con malezas arbustivas leñosas, generando un importante estrato bajo impenetrable cuyos individuos tienen mecanismos de resistencia a la herbivoría por grandes mamíferos, espiniscencia, impalatabilidad y toxicidad. La proliferación de las leñosas arbustivas y el sobrepastoreo diferencial producen la degradación del recurso forrajero.

Una forma de incrementar el valor forrajero de un lugar, es ampliar sus abras y permitir una mayor penetración de la luz a través de su estrato de leñosas. Para esto se puede recomendar la desarbustización por un lado y el raleo del bosque por otro. El desmalezamiento periódico permite consolidar el tapiz herbáceo disminuyendo las sendas de circulación y atemperar el efecto desastroso de los fuegos sobre los árboles. Pero la desarbustización disminuye la protección contra el viento y modifica la circulación del ganado. El raleo del bosque es muy difícil de realizar porque puede producir varios hechos contraproducentes: proliferación del estrato arbustivo, desprotección de los árboles de sombra o madera remanentes, que crecieron con un hábito determinado por la densidad, y que a causa del desmonte selectivo genera un aumento de su vulnerabilidad al viento, también puede inducir incendios muy perjudiciales dado el aumento del desarrollo del estrato herbáceo, etc.

Bibliografía

- ÁLVAREZ SÁNCHEZ, J. y R. BECERRA ENRÍQUEZ. 1996. Leaf decomposition in a Mexican Rain Forest. *Biotropica* 28: 657-667.
- AGUERRE, M y G. DENEGRÍ. 1996. Deforestation in the chaqueña region in Argentina. En: PALO, M. y G. Mery (eds.), Sustainable forestry challenges for developing countries. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 275-288.
- BARBERIS, I. M. 1998. Regeneración del quebrachal de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa santafesina. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- BARBERIS, I. M.; PIRE, E. F. y J. P. LEWIS. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 46: 515-524.
- BARBERIS, I. M.; BATISTA, W. B.; PIRE, E. F.; LEWIS, J. P. y R. J. C. LEÓN. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. *J. Veg. Sci.* 13: 607-614.
- BEATTY, S. W. y E. L. STONE. 1986. The variety of soil microsites created by treefalls. *Can. J. For. Res.* 16: 539-548.
- BITLLOCH, E. y H. A. SORMANI. 1997. Los enclaves forestales de la región chaqueño-misionera. *Ciencia Hoy* 7: 41-52.
- BUCHER, E. H. 1980. Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur* 7: 111-221.
- BURGOS, J. J. 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 37-101.
- CABRERA, A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2° Ed, 1° Reimpresión, Editorial Acme, S.A.C.I., Buenos Aires. 85 p.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie de Biología, Secretaría General de la O.E.A., Washington D.C. 122 p.
- CARNEVALE, N. J. 2002. La caída de hojarasca y su descomposición en un quebrachal de *Schinopsis balansae* del Chaco Oriental. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba.
- CARNEVALE, N. J. y J. P. LEWIS. 2001. Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of the eastern Chaco (Argentina). *Rev. Biol. Trop.* 49: 203-212.
- DAY, F. P. Jr. 1983. Effects of flooding on leaf litter decomposition in microcosmos. *Oecologia* 56: 180-184.
- ESPINO, L. M.; SEVESO, M. A. y M. A. SABATIER. 1983. Mapa de suelos de la Prov. de Santa Fe. Tomo II. MAG Santa Fe-INTA EERA Rafaela. 220 p.
- FACELLI, J. M. y S. T. A. PICKETT. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: 2-32.
- GRÄFE, W.; BRASSIOLO, M.; SIMÓN, M.; FUMAGALLI, A. y R. RENOLFI. 1991. Explotación eficaz y protección de recursos en la región de la Cuña boscosa, Departamento Vera, Provincia de Santa Fe. Estudio de prefactibilidad. Área de sistemas silvopastoriles de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina.
- HART, D. M. 1995. Litterfall and decomposition in the Pilliga State Forests, New South Wales, Australia. *Austr. J. Ecol.* 20: 266-272.
- LEWIS, J. P. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *J. Veg. Sci.* 2: 125-130.
- LEWIS, J. P. 1995. La Biosfera y sus Ecosistemas. Una Introducción a la Ecología. *Ecosur*, Rosario. 209 p.
- LEWIS, J. P. y M. B. COLLANTES. 1973. El espinal periestépico. *Ciencia e Investigación* 29: 360-377.

- LEWIS, J. P. y E. F. PIRE. 1981. Reseña sobre la vegetación del Chaco santafesino. Serie Fitogeográfica N° 18. INTA, Buenos Aires. 42 p.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y J. L. VESPRINI. 1994. The mixed dense forest of the Southern Chaco. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco VIII. *Candollea* 49: 159-168.
- LEWIS, J. P.; PIRE, E. F. y I. M. BARBERIS. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1013-1020c.
- MAGIC, Ministerio de Agricultura, Ganadería, Industria y Comercio de la Provincia de Santa Fe. 1971. Promoción económica social del norte santafesino. Área piloto de la Cuña Boscosa. Estudios técnicos, Santa Fe, Argentina.
- MONTAGNINI, F.; RAMSTAD, K. y F. SANCHO. 1993. Litterfall, litter decomposition and the use of four indigenous tree species in the Atlantic lowlands of Costa Rica. *Agrofor. Syst.* 23: 39-61.
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- PALMER, M. W. y P. M. DIXON. 1990. Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *J. Veg. Sci.* 1: 57-65.
- PIRE, E. F. y D. E. PRADO. 2000. Pautas empíricas para un manejo sustentable de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina. En: BERTONATTI, C. y J. CORCUERA (eds.), Situación Ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, pp. 257-260.
- POPOLIZIO, E.; SERRA, P. Y. y G. O. HORTT. 1978. Bajos Submeridionales. Grandes unidades taxonómicas de Santa Fe. Centro de Geociencias Aplicadas, Serie C - Investigación. Resistencia, Chaco, Argentina.
- PRADO, D. E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco V. *Candollea* 48: 145-172.
- PRADO, D. E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco VII. *Candollea* 48: 615-629.
- PROCTOR, J. 1983. Tropical forest litter. I. Problems of data comparison. En: SUTTON, S. L.; WHITMORE, T. C. y CHADWICK A. C. (eds.), Tropical Rain Forest Ecology and Management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 267-285.
- RAGONESE, A. E. y G. COVAS. 1942. Las palmeras. Flora de la provincia de Santa Fe (Rep. Argentina). *Darwiniana* 4: 285-302
- RAGONESE, A. E. y J. C. CASTIGLIONI. 1970. La vegetación del parque chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 11 (Supl.): 133-160.
- RAMELLA, L. y R. SPICHIGER. 1989. Interpretación preliminar del medio físico y de la vegetación del Chaco Boreal. Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco. I. *Candollea* 44: 639-680.
- SCOTT, N. A. y D. BINKLEY. 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111: 151-159.
- SWAINE, M.D. y T.C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species group in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- WENZEL, M. y H. HAMPEL. 1998. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco húmedo argentino. *Quebracho* 6: 5-18.
- WHITMORE, T.C. 1990. An introduction to tropical rainforests. Clarendon Press, Oxford.

Apéndice 1

Especies leñosas de los bosques densos mixtos de la Cuña Boscosa.

Especies	Familia
<i>Acacia caven</i> (Mol.) Mol.	Fabaceae
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.	Apocynaceae
<i>Prosopis</i> spp.	Fabaceae
<i>Tabebuia nodosa</i> (Gris.) Gris.	Bignoniaceae
<i>Acacia aroma</i> Gill. ex Hook. et Arn.	Fabaceae
<i>Acacia praecox</i> Gris.	Fabaceae
<i>Acanthosyris falcata</i> (Mart. et Eichler) Gris.	Santalaceae
<i>Achatocarpus praecox</i> Gris.	Achatocarpaceae
<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	Fabaceae
<i>Capparis retusa</i> Gris.	Capparidaceae
<i>Celtis pallida</i> Torrey	Ulmaceae
<i>Jodina rhombifolia</i> Hook. et Arn.	Santalaceae
<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Camb.) Berg.	Myrtaceae
<i>Patagonula americana</i> L.	Boraginaceae
<i>Phytolacca dioica</i> L.	Phytolaccaceae
<i>Prosopis vinalillo</i> Stuck.	Fabaceae
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meissn.	Polygonaceae
<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Schinus fasciculatus</i> (Gris.) Johnston	Anacardiaceae
<i>Zizyphus mistol</i> Gris	Rhamnaceae
<i>Allophylus edulis</i> (Camb.) Radlk.	Sapindaceae
<i>Arecastrum romanzoffianum</i> (Cham.) Becc	Arecaceae
<i>Aspidosperma triternata</i> Rojas Acosta	Apocynaceae
<i>Astronium balansae</i> Engl	Anacardiaceae
<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	Solanaceae
<i>Carica quercifolia</i> (St. Hil.) Hieron	Caricaceae
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae
<i>Eugenia pyriformis</i> Camb.	Myrtaceae
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae
<i>Fagara hyemalis</i> (St. Hil) Engl	Rutaceae
<i>Fagara naranjillo</i> (Griseb.) Engl	Rutaceae
<i>Ficus monckii</i> Hassler	Moraceae
<i>Gleditsia amorphoides</i> (Gris) Taub.	Fabaceae
<i>Hexachlamis</i> sp.	Myrtaceae
<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Fabaceae
<i>Pisonia zapallo</i> Grisebach	Nyctaginaceae
<i>Pithecellobium scalare</i> Grisebach	Fabaceae
<i>Psidium</i> sp.	Myrtaceae
<i>Rapanea lorentziana</i> Mez.	Myrsinaceae
<i>Scutia buxifolia</i> Reissek	Rhamnaceae
<i>Tabebuia heptaphylla</i> (Vell.) Tol.	Bignoniaceae
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	Combretaceae
<i>Aloysia gratissima</i> (Gill. et Hook.) Tronc.	Verbenaceae
<i>Banara umbraticola</i> Arechav.	Flacourtiaceae
<i>Celtis iguanea</i> (Jacquin) Sargent	Ulmaceae
<i>Coccoloba argentinensis</i> Speg.	Polygonaceae
<i>Erythroxylum microphyllum</i> St. Hil.	Erythroxilaceae
<i>Grabowskia duplicata</i> Arnott	Solanaceae
<i>Holmbergia tweedii</i> (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae
<i>Lycium cuneatum</i> Dammer	Solanaceae
<i>Maytenus vitis-idaea</i> Gris.	Astereae
<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i> (Willd.) Irwin et Barneby	Fabaceae
<i>Tessaria dodoneaefolia</i> (Hook. et Arn.) Cabr.	Astereae

Apéndice 2Especies leñosas de los bosques de *Schinopsis balansae* cerca de Vera, Santa Fe (Argentina).

Especies	Familia
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schlecht.	Apocynaceae
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) Pennington	Sapotaceae
<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart	Fabaceae
<i>Patagonula americana</i> L.	Boraginaceae
<i>Schinopsis balansae</i> Engl.	Anacardiaceae
<i>Acacia praecox</i> Gris.	Fabaceae
<i>Geoffroea decorticans</i> (Hook. et Arn.) Burkart	Fabaceae
<i>Prosopis</i> spp.	Fabaceae
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meissn.	Polygonaceae
<i>Zizyphus mistol</i> Gris.	Rhamnaceae
<i>Acacia aroma</i> Gill. ex Hook. et Arn.	Fabaceae
<i>Acacia caven</i> (Mol.) Mol.	Fabaceae
<i>Acanthosyris falcata</i> (Mart. et Eichler) Gris.	Santalaceae
<i>Myrcianthes cisplatensis</i> (Camb.) Berg.	Myrtaceae
<i>Jodina rhombifolia</i> Hook. et Arn.	Santalaceae
<i>Tabebuia nodosa</i> (Gris.) Gris.	Bignoniaceae
<i>Sapium haemospermum</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Achatocarpus praecox</i> Gris.	Achatocarpaceae
<i>Coccoloba argentinensis</i> Speg.	Polygonaceae
<i>Celtis iguanea</i> (Jacquin) Sargent	Ulmaceae
<i>Banara umbraticola</i> Arechav.	Flacourtiaceae
<i>Capparis retusa</i> Gris.	Capparidaceae
<i>Celtis pallida</i> Torrey	Ulmaceae
<i>Maytenus vitis-idaea</i> Gris.	Celastraceae
<i>Schinus fasciculatus</i> (Gris.) Johnst.	Anacardiaceae
<i>Aloysia gratissima</i> (Gill. et Hook.) Tronc.	Verbenaceae
<i>Senna pendula</i> var. <i>paludicola</i> (Willd.) Irwin et Barneby	Fabaceae
<i>Erythroxylum microphyllum</i> St. Hil.	Erythroxilaceae
<i>Grabowskia duplicata</i> Arnott	Solanaceae
<i>Holmbergia tweedii</i> (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae
<i>Lycium cuneatum</i> Dammer	Solanaceae
<i>Tessaria dodoneaefolia</i> (Hook. et Arn.) Cabr.	Astereae

Uso y manejo sustentable de los bosques nativos del Chaco Arido

Karlin, U., Catalán, L., Coirini, R. y Zapata, R.

Manejo de Agrosistemas Marginales, F.C.A - U.N.C., CC:509, 5000 Córdoba
e-mail: mam@agro.uncor.edu



Resumen

El Chaco Árido Argentino, ocupa la porción Sudoeste del Gran Chaco Americano siendo su expresión más seca y menos productiva. Sus límites están bien definidos por montañas de 1000 y 3000 metros de altura, creando amplias cuencas cerradas. Los cursos de agua intermitentes y estacionales, terminan en áreas arcillosas y salinas. Su clima es subtropical seco y los suelos varían en textura.

El bosque con dominancia de *Aspidosperma quebracho blanco* es considerado la comunidad clímax, actualmente se reduce a lugares protegidos o a escasos sitios poco perturbados. En su lugar, si su degradación no ha sido muy severa, dominan bosques de *Prosopis flexuosa*. Acompañan esta especie algunos quebrachos blancos aislados y un estrato arbustivo abundante.

Los bosques nativos remanentes se encuentran en su mayoría degradados por siglos de explotación forestal selectiva y por daños directos e indirectos debido a la ganadería. Tienen escaso valor en su estado actual, pero enriqueciéndolos pueden alcanzar gran valor económico - ambiental.

Las características económicas, sociales y ambientales de la región, hace que sea difícil implementar estructuras productivas alternativas. Los sistemas de uso múltiple, califican como propuestas productivas enmarcadas dentro del concepto de desarrollo sostenible y generadas utilizando los recursos forestales nativos.

Introducción

El Chaco Árido Argentino ocupa una superficie de unos 8 millones de hectáreas, correspondiendo a la porción Sudoeste del Gran Chaco Americano y es su expresión más seca y menos productiva. Sus límites están en general bien definidos por montañas de 1000 y 3000 metros de altura, creando una serie de amplias cuencas cerradas. Los cursos de agua intermitentes y estacionales, terminan en derrames arcillosos y salinos. Su clima es subtropical seco y los suelos varían en textura según distancia de las montañas, siendo más finos hacia las partes bajas.

El bosque con dominancia de *Aspidosperma quebracho blanco* es considerado la comunidad "clímax" por diversos autores para el Chaco Árido. La superficie cubierta actualmente por este quebrachal se reduce a lugares protegidos o a escasos sitios poco perturbados. En su lugar, si el disturbio no ha sido muy severo, dominan bosques de *Prosopis flexuosa*. Acompañando esta especie, se observan algunos quebrachos blancos aislados y un estrato arbustivo abundante. En los medanales, bajos y áreas de derrame, y en las zonas más bajas del perfil toman mayor importancia otro tipo de especies.

Los bosques nativos remanentes se encuentran en su mayoría degradados por siglos de explotación selectiva para madera y energía (leña y carbón) y por daños directos e indirectos debido a la ganadería. Por lo tanto tienen escaso valor en su estado y uso actual, pero enriqueciéndolos pueden tener un gran valor económico y ambiental.

Las características económicas, sociales y ambientales de la región, hace que sea difícil implementar estructuras productivas alternativas. Los sistemas de uso múltiple, califican como propuestas productivas enmarcadas dentro del concepto de desarrollo sostenible y generadas en base a los recursos forestales nativos.

La puesta en marcha de estos sistemas productivos requiere tanto del conocimiento integral de las características sociales, económicas y ambientales como de sus respuestas a diferentes manejos.

Descripción del chaco árido

El Chaco Árido Argentino posee una superficie cercana a los 8 millones de hectáreas que se extienden desde los 64° 30' a los 67° 30' de longitud Oeste, y desde los 28° 30' a los 33° 00' de latitud Sur ([Morello et al.](#), 1985). Ocupa la porción Sudoeste del Gran Chaco Americano y es su expresión más seca y menos productiva.

Sus límites están en general bien definidos por montañas cuyas alturas alcanzan o superan los 2000 m, (Fig. 1) creando una serie de amplias cuencas cerradas

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi y J.F. Goya

(Morello *et al.*, 1985). El contacto entre las planicies y las montañas se realiza a la altura general de 800- 700 m en la cuña del valle central de Catamarca al norte y algo mas bajo al sur (500 m sobre el nivel de mar). El nivel más bajo esta representado por las Salinas Grandes, las cuales se encuentran a 150 m sobre el nivel del mar (Capitanelli, 1979; Karlin y Diaz, 1984; Morlans y Guichon, 1995).

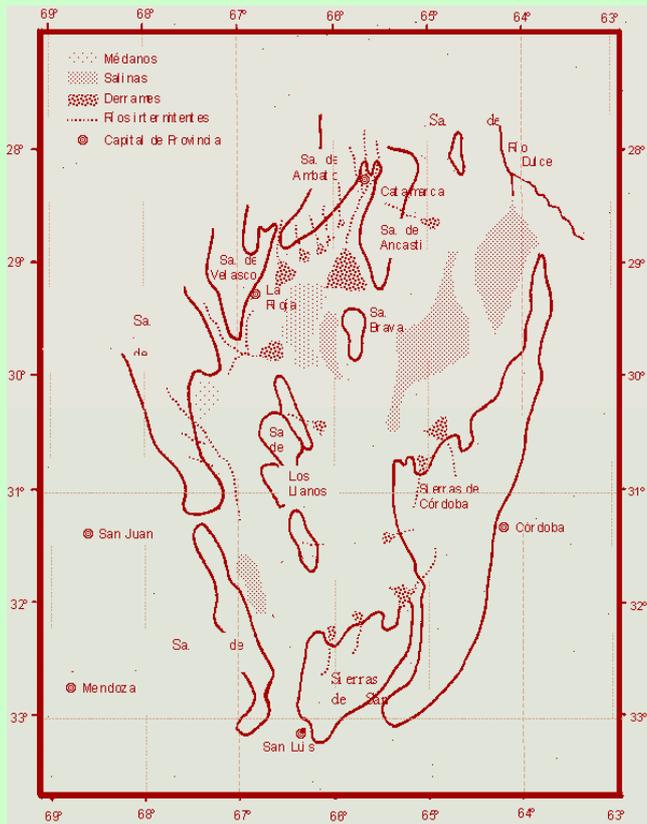


Fig. 1: Mapa fisiográfico del Chaco Árido

El clima es subtropical seco. Las temperaturas en verano son elevadas, con una temperatura media de 26° C al sur y 30° C al norte. El verano comienza a principios de Octubre y termina a fines de Marzo o comienzos de Abril (Capitanelli, 1979; Morlans y Guichon, 1995). Suelen presentarse 20 a 25 días con temperaturas superiores a los 40° C y máximas absolutas que sobrepasan los 45° C. Gran parte del Chaco Árido forma parte del "polo" de calor de Sudamérica (Prohaska, 1959). Los inviernos son templados, la media mensual del mes más frío es aproximadamente de 12° C (Capitanelli, 1979; Morlans y Guichon, 1995), aunque suele haber heladas (5 a 10 días en el año) que comienzan a partir del mes de Marzo (Capitanelli, 1979; Karlin y Díaz, 1984). La duración del período libre de heladas oscila entre 7 a 10 meses al año.

Las precipitaciones oscilan entre los 500 mm en su franja Este a los 300 mm en su límite Oeste (Morello *et al.*, 1985). El régimen pluviométrico es marcadamente estival, concentrándose el 70 % de las lluvias en los 4 meses más cálidos (Noviembre a Febrero). El índice hídrico (Thorntwaite) es menor de -20 en toda la región, la evapotranspiración anual supera los 1000 mm y el déficit medio anual de agua supera los 500 mm (Capitanelli, 1979; Karlin y Díaz, 1984).

Los suelos varían en textura según distancia de las montañas, siendo más finos hacia las partes más alejadas y bajas. Excluyendo las áreas salinas, las dunas y los ambientes de montaña los suelos se han desarrollado sobre materiales fluviales y eólicos, son de buena permeabilidad, de color pardo, textura franca y estructura granular. Tienen bajos tenores de materia orgánica (0,5 % en suelos desnudos a 3 % en aquellos con cobertura arbórea), un contenido de nitrógeno total de 0.05 % en suelos desnudos a 0.15 % en suelos bajo cobertura, la cantidad de fósforo es relativamente alta (10 a 30 ppm), buena capacidad de intercambio catiónico y con un pH entre 7,0 a 8,5. Dominan los suelos del orden ARIDISOL y ENTISOL de regiones áridas según la clasificación de Soil Taxonomy (1998) (Serenio y Hang, 1989; Zamora, E., 1990; Mazzarino *et al.*, 1991; Hang y Sereno, 1994; Hang *et al.*, 1994; Bachmeier y Buffa, 1992).

La napa freática al pie de las montañas, se encuentra entre los 80 y 170 metros de profundidad, disminuyendo hacia la zona baja hasta los 8-12 metros. La calidad del agua, considerando el porcentaje de sales, es buena cerca de las montañas y disminuye hacia las zonas bajas (Mazza, 1962).

Los cursos de agua intermitentes y estacionales, terminan en derrames arcillosos y salinos (Morello *et al.*, 1985). Los caudales medios anuales (módulos) de los arroyos y ríos son de escasa importancia (0,3 a 2 m³/seg.). Durante las lluvias pueden presentarse crecientes de hasta 50 veces el módulo, mientras que durante el invierno llevan hasta 100 veces menos agua que su caudal medio.

Los ríos y arroyos se insumen generalmente a poca distancia de abandonar las montañas, llevando agua Karlin, U., L. Catalán., R. Coirini. y R Zapata,

superficial hacia los bajos sólo después de lluvias intensas. Los ríos más caudalosos como el Río del Valle del valle central de Catamarca, el Río Grande de la cuenca de La Rioja, Río Cruz del Eje de la provincia de Córdoba y algunos menores son casi en su totalidad tomados para consumo urbano y áreas bajo riego, disminuyendo así la cantidad de agua que llega a los llanos ([Victoria y Bordas, 1962](#)).

El Chaco Árido puede ser analizado bajo el concepto de cuenca donde su unidad es una pequeña cuenca hidrográfica de unos 500 km². A modo de simplificación se puede generalizar que esta unidad presenta distintas situaciones (Fig. 2): comienza con una parte alta de poca superficie que es recolectora de agua, recibe escasas lluvias y termina en una quebrada por donde corre un arroyo o un río de bajo caudal (A). En la boca de la quebrada o cercana a ella (B) se ubica el poblado con cultivos aledaños regados con agua de la fuente. Le sigue la zona de piedemonte (o pie de sierras) que es un plano levemente inclinado (C) y luego empieza el llano o planicie propiamente dicha (D) ([Karlin et al., 1994](#)).

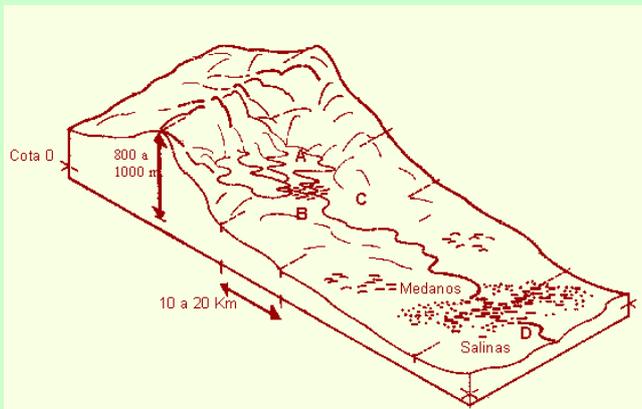


Fig. 2: Perfil de cuenca del Chaco Árido

El área serrana (A y B) es una zona de muy baja densidad poblacional con puestos ganaderos y con pequeños parches de cultivo. El área del pie de monte (C) alberga la mayor densidad humana relativa, puesto que se aprovecha la acumulación de agua recolectada por los faldeos. Localidades, pueblos y ciudades están asociados a sistemas de captación de agua, alimentados por los torrentes de las precipitaciones estivales. La cantidad de población está en función de la disponibilidad de agua. El llano (D) es netamente un área ganadera ([Morello et al., 1977](#)).

Vegetación

La parte alta de la cuenca está constituida por sierras que bordean todo el Chaco Árido o que se ubican en su interior. En ella se presentan los elementos del Chaco Serrano del distrito de la Sierras pampeanas, disponiéndose en cinturones o pisos cada uno de los cuales presenta una estructura y composición particular. Típicamente se encuentra un primer piso correspondiente a una fisonomía de bosque (Bosque serrano) seguido de un piso de arbustos y pastos con pocos árboles y luego un pastizal puro (pastizal de altura). Los rangos altitudinales ocupados por cada piso varían en función de la latitud, de la longitud y de las condiciones microclimáticas como la exposición de las laderas.

Los límites altitudinales de los tipos de vegetación no son netos, presentándose siempre áreas de transición. A modo de orientación puede citarse para la provincia de Catamarca que el Pastizal de altura se encuentra por sobre los 2000-1800; el Arbustal - pastizal por arriba de los 1600-1500 y hasta los 1800 a 2000; y el Bosque serrano entre los 1600-1500 a 800-700 ([Morlans, 1995](#)). Para la provincia de Córdoba, el Pastizal de altura se encuentra por sobre los 1700 pudiendo descender hasta los 1300 - 1000 en las Sierras de Pocho y las Sierras de San Luis; el Arbustal - pastizal (romerillal) entre 1700 - 1300; y el Bosque serrano entre los 1350 a 500 m. s. m ([Luti et al., 1979](#)).

Los árboles más abundantes del Bosque serrano son el molle (*Lithraea ternifolia*), el coco (*Fagara coco*), el orco-quebracho (*Schinopsis haenkeana*) y el manzano del campo (*Ruprechtia apetala*). Entre los árboles de llanura que ascienden por los faldeos y se integran al bosque serrano se puede mencionar el algarrobo blanco (*Prosopis alba*); el algarrobo negro (*Prosopis nigra*), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho blanco*) y el chañar (*Geoffrea decorticans*) entre otros. Más al norte también se presentan el mato (*Myrcianthes cisplatensis*), el yuchán o palo borracho (*Chorisia insignis*), el viscote (*Acacia visco*) y el terebinto (*Schinus areira*).

Es frecuente encontrar cardones columnares como el ucle (*Cereus validus*) y cardón (*Stetsonia coryne*). También se mencionan para algunos sectores arbolitos mas

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi y J.F. Goya

pequeños como el peje (*Jodina rhombifolia*), el duraznillo de la sierra (*Kageneckia lanceolata*) y la palta (*Maytenus viscifolia*). Una gran cantidad de especies constituyen el estrato arbustivo de este bosque, además de gramíneas y diversas latifoliadas en el estrato herbáceo ([Sayago](#), 1969; [Anderson et al.](#), 1970; [Ragonese y Piccinini](#), 1976; [Cabrera](#), 1976; [Luti et al.](#), 1979; [Paredes](#), 1983; [Carranza et al.](#), 1992; [Morlans](#), 1995).

Los faldeos de las sierras y los piedemontes (entre los 900-600 a 500-200 al norte y 500 a 370 msm al sur) se caracterizan por procesos que tiene su origen en la vecindad de la montaña, ésta aporta sus materiales aluvionales en proceso de degradación dando origen a antiguos conos aluviales estabilizados y a actuales abanicos aluviales. Estos dan lugar a una suave bajada y a un gradiente de texturas. Esta zona presenta gran heterogeneidad de la vegetación originada por el gradiente altitudinal, la exposición de las laderas, por la densidad de asentamientos humanos y por los cursos de agua que originan acumulaciones fluviales ([Morello et al.](#), 1977; [Cabido et al.](#), 1994). Su vegetación presenta especies de transición donde conviven elementos serranos y de la llanura, por lo tanto aparecen especies arbóreas como el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho blanco*), el orco-quebracho (*Schinopsis haenkeana*), el mistol (*Zizyphus mistol*), el tala árbol (*Celtis tala*), el chañar (*Geoffrea decorticans*) y especies del género *Prosopis*, como *P. flexuosa*, *P. chilensis*, *P. nigra*, *P. pugionata* ([Carranza et al.](#), 1992; [Cabido et al.](#), 1994) acompañados de ejemplares con características intermedias ([Verga](#), 1995).

En el piedemonte del noroeste aparecen además el palo cruz (*Tabebuia nodosa*), el palo borracho o yuchán (*Chorisia insignis*), el viraró (*Ruprechtia spp*) ([Morlans](#), 1995) y en algunos sectores el arca o viscote (*Acacia visco*) ([Paredes](#), 1983). También hacia al norte y/o en áreas con mayor disponibilidad hídrica algunas especies toman un mayor desarrollo presentado portes arbóreos, como la uña de gato (*Acacia praecox*), el retamo (*Bulnesia retama*), la sombra de toro (*Jodina rhombifolia*), la brea (*Cercidium praecox*) y otras especies de los géneros *Prosopis* y *Acacia* ([Morlans](#), 1995; [Cabido et al.](#), 1994). Son también notables pequeños manchones con palmares de *Trithrinax campestris* y *T. schizophylla*.

El estrato arbustivo es el predominante en cobertura con abundante diversidad de especies, entre las que se destacan, por su mayor representatividad y su amplia distribución, se pueden mencionar la tusca (*Acacia aroma*), el garabato macho, el teatín (*Acacia furcatispina*), el garabato hembra (*Acacia praecox*), el palo amarillo (*Aloysia gratissima*), el jaboncillo (*Bulnesia bonariensis*), la jarilla negra (*Bulnesia foliosa*), el retamo (*Bulnesia retama*), el atamisqui (*Capparis atamisquea*), la pichana (*Cassia aphylla*), el mistol del zorro (*Castela coccinea*), diversas especies de talas arbustivos del género *Celtis*, la brea (*Cercidium praecox*), el piquillín (*Condalia microphylla*), el manea caballo (*Cordobia argentea*), la jarilla pispá (*Larrea cuneifolia*), la jarilla (*Larrea divaricata*), diversas especies del género *Lycium*, el abriboca o palta (*Maytenus spinosa*), el garabato blanco o garabato hembra (*Mimosa detinens*), otro garabato blanco o garabato hembra (*Mimosa farinosa*), la lata (*Mimozyanthus carinatus*), el tintitaco (*Prosopis torquata*), el usillo o manca caballo (*Trichomaria usillo*) y el albarillo (*Ximenia americana*) entre otras.

Estas especies suelen predominar o estar ausentes según la ubicación latitudinal y longitudinal del piedemonte del Chaco Árido ([Morlans et al.](#), 1995; [Marquez et al.](#), 1996; [Morello et al.](#), 1985; [Carranza et al.](#), 1992; [Cabido et al.](#), 1994). Los estratos de leñosas están acompañados por epifitas, trepadoras, cactáceas, un diverso estrato herbáceo y un estrato muscinal ([Cabido et al.](#), 1994; [Carranza et al.](#), 1992).

El llano se caracteriza por su relieve homogéneamente plano, por la ausencia de procesos erosivos o de sedimentación reciente y por un suelo que presenta la máxima estructura a nivel regional ([Morello et al.](#), 1977). Para el Chaco Árido de llanura, el bosque de *Aspidosperma quebracho blanco* es considerado la comunidad final por diversos autores (Roig, 1963; [Sayago](#), 1969; [Anderson et al.](#), 1970; [Ragonese y Castiglione](#), 1970; [Morello et al.](#), 1977; [Luti et al.](#), 1979; [Morello et al.](#), 1985). Este bosque tendría una estructura y composición florística similar a la que se presenta en un sector de la Reserva Forestal Chancaní, Córdoba y fue descrito por Karlin, U., L. Catalán., R. Coirini. y R Zapata,

[Carranza et al.](#) (1992) de la siguiente manera: "La fisonomía general de la comunidad es un bosque abierto con un dosel de copas discontinuo a muy localmente continuo. El estrato arbóreo alcanza hasta 15 m de altura y, además del "quebracho blanco" se presentan en él escasos ejemplares de "algarrobo negro" (*Prosopis flexuosa*) y de "mistol" (*Zizyphus mistol*), generalmente más bajos (5-7 m) de aquél. El estrato arbustivo alcanza hasta 4 m de altura y frecuentan en él numerosos arbustos entre los cuales *Larrea divaricata*, *Mimozyanthus carinatus* y *Acacia furcatispina* son los que presentan más altos valores de abundancia-cobertura. El estrato herbáceo se manifiesta en plenitud en el período de precipitaciones. La mayor parte de la biomasa de este estrato está representada por gramíneas perennes como *Trichloris crinita*, *Gouinia paraguariensis* y varias especies de *Setaria* y *Pappophorum*...".

La superficie cubierta actualmente por el quebrachal de *Aspidosperma quebracho blanco* se reduce a lugares protegidos o a escasos sitios poco perturbados. En su lugar (si el disturbio no ha sido muy severo) se presentan los bosques de *Prosopis flexuosa*. En éstos predomina esta especie acompañada por algunos quebrachos blancos aislados y por un estrato arbustivo casi impenetrable ([Cabido et al.](#), 1994).

Así, la composición y abundancia del estrato arbóreo dependen del grado y tipo de degradación. En la actualidad, y en forma muy general, puede mencionarse que las especies más abundantes y de mayor porte son el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho blanco*) y el algarrobo dulce (*Prosopis flexuosa*), mientras que se presentan también en forma abundante pero con un porte menor el alpataco (*Prosopis pugionata*), el tintitaco (*Prosopis torquata*), el chañar (*Geoffrea decorticans*) y la brea (*Cercidium praecox*). Las acompañan especies menos abundantes como el tala (*Celtis tala*) y el mistol (*Zizyphus mistol*), ambas de mayor porte respecto del peje (*Jodina rhombifolia*) y el retamo (*Bulnesia retama*). En áreas peridomésticas es frecuente encontrar al algarrobo blanco (*Prosopis chilensis*). En general, se destaca por su mayor representación varias especies del género *Prosopis* y sus ejemplares intermedios (Palacios y Bravo, 1981; [Verga](#), 1995)

En el estrato arbustivo domina la jarilla (*Larrea divaricata*) y en ambientes más degradados la jarilla negra (*Larrea cuneifolia*). Otras especies importantes, ya sea por su

porcentaje de cobertura o su amplia distribución, son la pichana (*Cassia aphylla*), el chañar (*Geoffrea decorticans*), la lata (*Mimozyanthus carinatus*), la brea (*Cercidium praecox*), el espinillo (*Acacia caven*), la tusca (*Acacia aroma*) y el garabato macho (*Acacia furcatispina*). Con menor cobertura y en forma sectorizada aparecen el atamisqui (*Capparis atamisquea*), el piquillín (*Condalia microphylla*), la palta (*Ximenia americana*), los talas arbustivos (*Celtis sp.*), el meloncillo (*Castela coccinea*), el alpataco (*Prosopis pugionata*), el tintitaco (*Prosopis torquata*) y el abriboca (*Maytenus spinosa*). Especies muy escasas son el retamo (*Bulnesia retama*), la pata (*Ximenia americana*), la jarilla negra (*Bulnesia foliosa*), el jaboncillo (*Bulnesia bonaeriensis*) y el moradillo (*Schinus sp.*).

Dentro de este estrato también aparecen especies con menor porte como el poleo (*Lippia turbinata*), diversas especies del género *Lycium*, el albardón o matorral (*Prosopis sericantha*) y el usillo (*Trichomania usillo*).

En aquellas áreas que son transición hacia las otras provincias fitogeográficas se destacan, en diferentes grados de importancia, otras especies en función del relieve, suelos, clima, etc. ([Baez](#), 1940; [Anderson et al.](#), 1970; [Morello et al.](#), 1985; [Luti, et al.](#), 1979; INTA, 1980; [Paredes](#), 1983; [Morlans y Guichon](#), 1995).



Fig. 3: Lenta recuperación forestal en chacras degradadas

Es importante destacar, que el predominio de arbustos, herbáceas anuales y peladares de la actualidad es consecuencia del deterioro del estrato arbóreo, debido a la excesiva tala y a un inadecuado pastoreo (Fig. 3). El estrato arbustivo forma fachinales poco productivos de difícil,

lenta y costosa recuperación ([Morello y Saravia](#) Toledo, 1959 a y b).

Estos fachinales, según la región y la historia de uso, presentan una abundancia mayor de determinadas especies que hacen que se los denomine según la especie dominante. Así se pueden encontrar tuscales (comunidad de *Acacia aroma* y *Prosopis flexuosa*) habitualmente en áreas agrícolas abandonadas, acompañados por *Geoffrea decorticans*, *Cercidium praecox* y *Larrea divaricata* ([Cabido et al.](#), 1994). También pueden presentarse jarillales (matorral de *Larrea divaricata*), garabatales (matorral de *Acacia furcatispina*), chañarales (matorral de *Geoffrea decorticans*) etc. acompañados por otras arbustivas menos abundantes, y por gramíneas y/o herbáceas anuales ([Karlin et al.](#), 1994).

Si la presión de explotación es mayor, el suelo queda expuesto o colonizado por especies cicatrizantes como *Selaginella sellowii*. En los alrededores de las viviendas, corrales condiciones de máxima degradación como consecuencia de las actividades humanas, aparecen *Bouteloua aristidoides*, *Gomphrena martiana*, *Verbesiana encelioides* y *Parthenium hysterophorus* entre otras ([Morello et al.](#), 1977; [Cabido et al.](#), 1994).

La zona del llano se encuentra cortada y fragmentada por médanos y desagües. Los medanales se encuentran en forma dispersa. En general son dunas bajas, fijadas por la vegetación. Según distintas áreas analizadas se pueblan por especies arbóreas siendo las más importantes *Aspidosperma quebracho blanco*, *Tabebuia nodosa*, *Prosopis flexuosa* acompañados por arbustos y gramíneas perennes. Se presenta diferenciación entre las zonas arenosas del médano y las zonas más limosas de los intermédanos cuya mayor vegetación puede haber impedido el movimiento masivo y avance de los médanos ([Morello et al.](#), 1977; [Cabido et al.](#), 1994). Debido a su difícil accesibilidad y su escasez de agua, esta zona ha tenido en general una actividad humana de menor intensidad que otras áreas. El carácter arenoso del suelo permite una gran infiltración que hace escasa la escorrentía y favorece la conservación de la humedad con el consecuente desarrollo de una importante cobertura vegetal ([Marquez et al.](#), 1996).

Los desagües ocupan el sector central más deprimido de la planicie. Aquí, las condiciones edáficas están controladas por el meso-microrelieve. En los sectores más altos los suelos presentan un porcentaje mayor de arenas y son menos salinos, en los niveles intermedios y bajos son más finos y más salinos. En los bajos y áreas de derrame suelen presentarse algarrobales constituidos por un bosque de *Prosopis flexuosa* y *Celtis pallida* acompañados por *Atriplex undulata* y *Suaeda divaricata* o por emergentes de *Aspidosperma quebracho blanco*, *Capparis atamisquea* y *Larrea divaricata* ([Cabido et al.](#), 1994). Cuando la erosión hídrica es intensa o cuando el drenaje se torna muy deficiente se forman barreales con escasa vegetación, dominando *Larrea divaricata*, *Plectrocarpa tetracantha*, *Portulaca grandiflora*, entre otras ([Marquez et al.](#), 1996) o por *Atriplex lampa* acompañados por *Geoffrea decorticans*, *Celtis pallida* y *Atriplex undulata* según el tipo de suelo ([Cabido et al.](#), 1994). Los asentamientos humanos de propósito pastoril se distribuyen en los lugares donde es posible juntar agua de las crecidas estivales que circulan por los anchos cauces con lecho de arcilla ([Morello et al.](#), 1977) o cuando se dispone de agua subterránea a través de pozos baldes. Los barreales, generalmente presentan un gran deterioro de suelo por erosión ya es muy vulnerable al proceso de desertificación debido a la reducida cobertura vegetal como a la fina textura de los suelos ([Marquez et al.](#), 1996)

En las zonas más bajas del perfil comienza a aumentar el tenor salino del suelo hasta llegar al centro de las salinas, en consecuencia se observa un cambio paulatino en la composición de las especies. A medida que aumenta la salinidad los árboles van desapareciendo, persistiendo *Geoffrea decorticans*, aumentando en importancia las especies arbustivas como *Larrea cuneifolia*, *Mimozyanthus carinatus* y *Maytenus vitis-ideae* entre otras. Luego se diferencia netamente el cardonal de *Stetsonia coryne* para dar paso a los arbustos típicamente halófilos como *Allenrolfea patagónica*, *A. vaginata*, *Heterostachys ritteriana* y como los matorrales de *Atriplex cordobensis*, *A. lampa* y de *Cyclolepis genistoides*

([Ragonese](#), 1951; [Ragonese y Piccinini](#) 1977; [Luti et al.](#), 1979).

Fauna

Las explotaciones tradicionales forestales y ganaderas se realizan en detrimento de este recurso, a lo cual se suma la extracción de animales sin las mínimas pautas de manejo. La población de pecaríes, maras, zorros grises, ñandúes, martinetas copetonas, loros habladores, reinas moras, ampalaguas se encuentra en severa regresión. En algunas zonas se encuentran con abundancia vizcachas y conejos de los palos, afectando las actividades agrícola - ganaderas ([Monguillot](#), 1992).

El poblador rural es el principal usuario en la zona se dedica a la caza en forma espontánea y utiliza por un lado diversas especies para consumo de carne y por otro ingresa al circuito comercial con el aporte de cueros, pieles y también animales vivos. En general la estructura de comercialización se caracteriza por la pequeña porción de la renta que lleva el cazador local, derivándose el resto a los centros urbanos.

Los usos tradicionales deberían ser modificados de manera tal que permitan la existencia de fauna a través de la disponibilidad de hábitat. Ya que la posibilidad de manejar una o más especies de la fauna silvestre en forma viable, para obtener el máximo provecho sostenible, está supeditada al manejo que se haga del hábitat o su espacio físico vital.

Bajo este criterio, hay tres premisas bien definidas que deben cumplirse para el aprovechamiento sostenido de un conjunto de especies silvestres de interés económico y social:

- i. Protección de las especies para asegurar su recuperación hasta el nivel deseado.
- ii. Manejo de las poblaciones silvestres de una o más especies claves, para su aprovechamiento sostenido con fines comerciales, recreativos, etc.
- iii. Manejo de los ambientes silvestres con un criterio integral, beneficiando con ello la gestión de un mayor número de especies.

Cada especie presenta opciones de manejo diferentes basadas en el conocimiento de su biología, por lo cual, es necesario desarrollar conocimientos sobre su dinámica y comportamiento más exhaustivos que los disponibles actualmente.

Además, existe una delicada problemática social que debe ser tenida en cuenta a la hora de tomar decisiones, donde también se tropieza con escasa información y con problemas que se articulan con aspectos políticos y culturales. Sin un análisis de todo su conjunto, las medidas a implementar pueden terminar siendo ineficaces o desastrosas ([Karlin et al.](#) 1994).

Caracterización social económica

Historia de ocupación y uso de los recursos

Históricamente el Chaco Árido fue ocupado por asentamientos indígenas que se ubicaron cerca de fuentes de agua en la zona del piedemonte, desplazándose temporariamente de acuerdo a la disponibilidad de los recursos. Estos pobladores se dedicaban a la caza de animales silvestres y al aprovechamiento de frutos, principalmente de la algarroba, que les proporcionaba el bosque existente. En algunos asentamientos se realizaban actividades agrícolas rudimentarias.

En época de la conquista, los Españoles sometieron a estos ambientes a una mayor presión de uso por la introducción del ganado vacuno para el abastecimiento de carne a distintas regiones de Bolivia y Chile y la utilización de madera para construcción y combustible ([Coirini, R.](#) 1992).

A principios de siglo el tendido del ferrocarril, no necesariamente pasaba por los asentamientos existentes. Los pobladores se trasladaron hacia los lugares donde se establecían las estaciones. En éstas se realizaba el acopio de leña y carbón, y se podía disponer de agua y otros elementos traídos por el ferrocarril.

En la década de 1930, comienza la explotación forestal iniciada a mediados del siglo pasado desde el Chaco Sub-húmedo, avanzando por el Chaco Semiárido hasta llegar a esta zona, que aunque con menor productividad que las anteriores proveía de combustible a la creciente red ferroviaria ([Natenzon](#), 1994).

Demografía

La densidad poblacional del Chaco Árido es baja, teniendo en promedio 1,4 habitantes por Km.², de los cuales el 60 al 70 % viven en ciudades y pueblos de la región, quedando como población rural 0,5 a 0,7 habitantes/Km.² (Coirini, 1992).

Las concentraciones humanas se encuentran en los piedemontes con disponibilidad de agua. Otro factor de concentración de población fue históricamente la red ferroviaria. Al desaparecer este medio de transporte en muchas localidades, la población está en franco retroceso, salvo en los oasis de riego que cuentan con cierta disponibilidad de tecnología, infraestructura y servicios.

El área rural se comporta como expulsora de población produciendo migraciones hacia los centros poblados; observándose que si bien la densidad poblacional total del Chaco Árido se ha incrementado, las áreas rurales muestran una población similar a la de 50 años atrás.

Existe además una migración transitoria; gran parte de la población con capacidad de trabajo se transforma en mano de obra para obrajes y cosechas de distintos productos, dentro o fuera de la región. Por esta causa, la población rural estable del Chaco Árido está conformada en su mayoría por ancianos y niños.

Distribución de la tierra

El 80 % de la tierra está en manos del 10 % de los dueños, con campos cuyas superficies superan las 1.000 hectáreas. Las actividades productivas son, principalmente la cría de ganado vacuno, y eventualmente la explotación forestal ya sea contratando personal o vendiendo el monte en pié.

La mayoría de los dueños de los campos grandes no viven en sus tierras, teniendo encargados llamados "puesteros", que subsisten en las tierras de sus patrones, los que les permiten tener algunos animales domésticos propios, a cambio de atender los bienes de los dueños. Los productos, tanto animales como forestales son aquí cosechados en forma periódica (Karlin, *et al.* 1995a).

Los ingresos obtenidos por este tipo de explotaciones son altos, pero no son invertidos en la zona. Sumado a esto el tipo de explotación existente requiere de poca mano de obra (un

puestero cada 3.000 ha), por lo tanto no contribuye a la ocupación de mano obra regional.

El 10 % de la tierra está en manos del 60 % de los pobladores, con superficies menores de 400 ha. Se dedican principalmente a la cría de ganado caprino (en menor grado al ganado bovino) y a la explotación forestal. Estas actividades se complementan con la cría de animales de granja y el cultivo de pequeñas chacras (maíz, zapallo, forrajes) para autoconsumo. Generalmente habitan su tierra y utilizan mano de obra familiar para las tareas rurales. Este tipo de sistema permite sostener la mayor parte de la población de la región, pero no tiene la capacidad para incorporar a las nuevas generaciones, las que se ven obligadas a emigrar. Por la baja calidad de vida, y las escasas fuentes de trabajo, esta región es fuerte expulsora de población, especialmente del grupo económicamente activo.

Se observa una creciente pauperización que se manifiesta en falta de servicios esenciales (agua, energía) y una baja infraestructura en comunicación, salud y educación. La organización de los productores es casa como así también la asistencia técnica a los mismos (S.A.G. y P. 1984).

La rentabilidad general de la región es baja, debido al estado de los recursos naturales, a los esquemas de manejo y producción, al tipo de productos de bajo valor obtenidos y al sistema de comercialización existente.

Educación

Los contenidos y metodologías utilizadas en la educación no se encuentran adaptados a la realidad y necesidades de la zona. Esto significa que se incorporan modelos extraños a la región, los cuales generalmente capacitan para la inserción laboral fuera de la zona. En los niveles medios y superiores la capacitación no contribuye al desarrollo sustentable de la región.

Salud

Se presentan enfermedades endémicas entre las que se destaca el mal de Chagas, que afecta a un alto porcentaje de la población rural mientras que aquellas

Karlin, U., L. Catalán., R. Coirini. y R Zapata,

relacionadas con la desnutrición y pobreza se hallan en aumento. La desnutrición se encuentra muy extendida en la población infantil y se relaciona tanto con la pobreza como con los malos hábitos alimenticios.

La cobertura de salud pública es precaria. Los planes de salud son pobres en cuanto a objetivos de prevención.

Actualmente ha comenzado a revalorizarse la medicina alternativa entre la población rural y de escasos recursos.

Vivienda

La mayor deficiencia se observa en la calidad de las construcciones. La vivienda típica del área rural, el rancho, está bien adaptada para las condiciones climáticas imperantes pero es deficiente desde el punto de vista sanitario y epidemiológico; en general no cuentan con instalaciones sanitarias ni de electrificación. Los sistemas no convencionales, cargadores eólicos, solares, etc. no se han difundido aún.

Los planes de vivienda en su gran mayoría destinados a las zonas urbanas en respuesta a su déficit habitacional, presentan diseños de urbanización y materiales constructivos que no se adaptan al medio.

Empleo e Ingreso

La actividad productiva de la región es fundamentalmente primaria con poco valor agregado y baja demanda de mano de obra.

Históricamente el empleo estuvo asociado a la explotación forestal y ganadera, caracterizado por una mano de obra no calificada, temporaria y de actividades extractivas, sin cumplimiento de las leyes laborales, con bajas remuneraciones. Los procesos extractivos produjeron la degradación del ambiente, el éxodo poblacional y la concentración en pueblos y ciudades.

Para mejorar esta situación se incrementó la oferta del empleo público, la que adquirió gran importancia. La reforma del actual gobierno que impone una reducción del sector público, la crisis del sector agropecuario y la creciente mecanización desencadenan actualmente una desocupación a niveles alarmantes. El escaso desarrollo industrial de la zona no permite absorber la sobreoferta de mano de obra.

Sistemas productivos actuales

La Agricultura es escasa ya que no es aconsejable realizar cultivos anuales como maíz, sorgo, cereales, etc., sin agua adicional, debido a que la erraticidad de las precipitaciones y su régimen estival. Estas características climáticas no permiten un rendimiento en la producción que sea rentable económicamente. Es factible, en cambio, realizar cultivos perennes con especies adaptadas. De esta manera, si se emplean técnicas y manejos adecuados, es posible obtener buenos resultados.

Asociados a la disponibilidad de agua para riego se encuentran polos agrícolas con uso intensivo de la tierra y tecnología disponible. Aquí se realizan principalmente cultivos fruti-hortícola, cuyos productos se destinan a los grandes centros de consumo.

Los sistemas de producción actuales que ocupan la mayor superficie del Chaco Árido son:

- i. La ganadería extensiva de vacunos y caprinos, obteniéndose fundamentalmente productos como terneros y cabritos destinados a la comercialización y parte al autoconsumo .
- ii. La explotación forestal, destinada mayoritariamente a la comercialización de leña y carbón, y en menor grado de postes, varillas y rodrigones.

La degradación del ambiente ha afectado en cantidad y calidad los principales recursos que abastecen los sistemas productivos (Fig. 4), lo cual se refleja en los valores actuales de producción ([Karlin, et al. 1995](#)):



Fig. 4: Bosque empobrecido y sobrepastoreado

- i. La producción del pastizal actual alcanza sólo a mantener en promedio un equivalente vaca (o 6 cabras) cada 15 a 20 hectáreas, que junto con el escaso porcentaje de parición (45 %) y peso de los animales a la venta, resulta en una productividad de 3 a 5 Kg. de carne por hectárea y por año. El producto ganadero representa el 50 % del ingreso productivo regional.
- ii. La producción forestal actual oscila alrededor en 0,8 toneladas por hectárea y año, del cual más del 90% es destinado a leña y/o carbón (Fig. 5) y el resto para postes, varillas o a madera para sostén de las viñas. El producto forestal representa el otro 50 % del ingreso productivo regional, del cual los Algarrobos aportan el 70 % y los quebrachos blancos el 30 %.



Fig. 5: Aprovechamiento apícola en combinación con estrato arbóreo

Estos valores son sólo promedios, existiendo un amplio rango de variación entre las unidades productivas. En general, a menor tamaño de campo, es mayor la presión sobre los recursos y menor la productividad de los mismos.

Las características expresadas pueden observarse gráficamente en la Fig. 6. El manejo tradicional de la ganadería, los problemas sanitarios y la falta de mejoramiento genético son los principales factores que no permiten mejorar la oferta productiva. En tanto que para la producción forestal se debería tener principalmente en cuenta, el mejoramiento de la condición sanitaria de los ejemplares arbóreos y su mejoramiento genético.

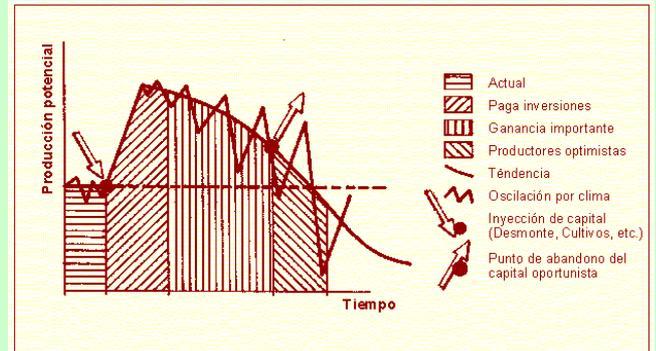


Fig. 6: Características de los sistemas de producción.

Alternativas productivas

Sistemas agroforestales

Los Sistemas Agroforestales son sistemas de producción sustentables, en donde árboles, arbustos, cactáceas, etc., son combinadas deliberadamente sobre la misma unidad de manejo con cultivos herbáceos y/o animales (Fig. 7) en alguna forma de arreglo espacial o secuencial en el tiempo, siendo apropiados y compatibles económica y socialmente con la población local (Raintree, 1987).

Esta definición es una visión de lo que debería ser y hacer la agroforestería, cuyos sistemas deben ser: sustentables, apropiados y compatibles con las aspiraciones de la población local, que son parte de dichos sistemas.



Fig. 7: Producción de carbón vegetal.

Características de los sistemas Agroforestales

Los Sistemas Agroforestales ofrecen una serie de ventajas, a saber:

- i. • Valoriza el recurso forestal (condición vital para su permanencia).
- ii. • Mejora la eficiencia de los recursos (optimiza el uso del agua, la energía y los nutrientes).

Karlin, U., L. Catalán., R. Coirini, y R Zapata,

- iii. • Maximiza y estabiliza la producción total del sistema biológico.
- iv. • Diversifica la producción al ofrecer más de un producto.
- v. • Atenúa el efecto de las oscilaciones climáticas ya que actúa de "abrigo" ante vientos y temperaturas extremas y al diversificar la producción, se puede utilizar especies que tienen diferentes requerimientos ambientales.
- vi. • Atenúa el efecto de algunas oscilaciones económicas al ofrecer más de un producto para ser comercializado y permite elegir insumos accesibles según el sistema productivo seleccionado.
- iv. Es por lo tanto urgente empezar a experimentar estos sistemas con el productor . Esto implica un proceso continuo, ya que se requiere ajustar tecnologías, crear nuevos canales de comercialización (tanto de productos como de insumos necesarios), y de nuevas formas de organización y evaluación.
- v. • El productor debe arbitrar los medios para controlar de cerca el sistema productivo.
- vi. • Son sistemas más complejos, hay que manejar varios componentes a la vez, regularlos y afinarlos en función de las oscilaciones económicas y ecológicas.
- vii. • Muchas veces no son los sistemas más productivos ya que puede presentarse pérdidas por competencia por recursos hídricos entre los componentes arbóreos (leñosos) y los herbáceos (cultivos - forrajes). En estos ambientes el agua puede ser muy crítica para tener juntos dos componentes vegetales y obtener beneficios. La competencia por agua puede no ser crítica en años normales pero puede ser muy severa en un año de sequía cuya consecuencia podría arruinar años de trabajo. A medida que disminuye la precipitación o el aporte hídrico debe vigilarse estrechamente las combinaciones elegidas. Las mismas deben ser seleccionadas con mucho cuidado, incluyendo las observaciones efectuadas por los productores locales. El aporte hídrico se podría aumentar mediante riegos o captación de la escorrentía o disminuir la competencia de uno de los componentes por ejemplo, plantar en épocas húmedas, podar o ralea, pastorear para disminuir sistemas radicales que demandan de más agua, etc.

Estos sistemas se perfilan como muy adecuados para el Chaco Árido, ya que esta región presenta alta variabilidad ambiental tanto espacial como temporal y dependencia de las oscilaciones económicas. Además, muchos de estos sistemas demandan mayor cantidad de mano de obra, con lo que se puede atenuar el proceso de expulsión de población, propiciando económicamente el fortalecimiento de ciertos servicios esenciales (comunicación, salud, educación, etc.) Dado la cantidad de elementos que contienen, permite el aumento de las opciones productivas de los pobladores lo que se traduce, en el fondo, en una mayor libertad de acción. (Karlín, *et al.* 1994).

Previo a su implementación debe tenerse en cuenta que:

- i. Estos sistemas aún no han sido totalmente validados en la región: Esto implica que deben ponerse a prueba por un tiempo suficientemente largo de manera tal que contemple al menos ciertas oscilaciones climáticas y económicas. Además deben ser medidos con cierta precisión tomando en cuenta valores como impacto ambiental, social, económico, demostrando su valor ante la sociedad. Para ello, son necesarios proyectos de varios años de duración, garantizando su continuidad.
- ii. Deben generarse las destrezas necesarias por parte de los productores para su manejo, y de los técnicos o de los investigadores.
- iii. Deben ser aceptados (apropiados) por las poblaciones locales.
- viii. Puede haber competencia severa por luz, en este caso el cultivo agrícola o forrajero sufre por el sombreado del componente forestal. Se puede aumentar el aporte de luz para el cultivo asociado mediante podas, distanciamiento, épocas de plantación, o utilizar especies o variedades que requieren menor luminosidad.
- ix. También puede haber competencia por algunos nutrientes como por ejemplo por fósforo y/o nitrógeno, en determinadas épocas de crecimiento.

Los árboles pueden concentrar bajo sus copas, nutrientes y agua, tomados de las áreas vecinas y tal vez sea ésta una o la razón de los mejores rindes de cultivos asociados bajo su dosel. La disminución de los recursos en las áreas vecinas no sería necesariamente negativo ya que muchas veces conviene concentrar recursos básicos en áreas más reducidas. Sin embargo en otras situaciones puede ser perjudicial, ya que la eficiencia del sistema en su conjunto, (producción bajo dosel más producción fuera dosel) puede ser menor. Es el caso de muchas áreas pastoriles, donde incluso los animales pueden concentrar aun más nutrientes bajo los doseles arbóreos mediante sus deyecciones, las cuales son el producto del pastoreo fuera del área arbórea.

Son escasos los estudios ecofisiológicos realizados sobre el tema en la región. Los efectuados hasta el momento sobre el componente forestal han aportado la siguiente información:

Dinámica hídrica: la intercepción de agua de lluvia por la canopia de *Prosopis flexuosa* es de un 25% con un escurrimiento por tronco bajo (2%). Esta merma de precipitación bajo la copa, se ve compensada a nivel de balance hídrico por la disminución de la evapotranspiración (Vega, 1988).

Dinámica de Nutrientes: en general se duplican los valores de materia orgánica y nitrógeno bajo dosel de *Prosopis flexuosa* en los primeros 10 cm del suelo, aumentando levemente el contenido de fósforo disponible (este aumento también fue observado en *Aspidosperma quebracho blanco* pero es de menor cuantía). La mineralización de Nitrógeno y la actividad microbológica es sensiblemente superior bajo dosel. La estructura del suelo se ve mejorada, aumentando por lo tanto, la eficiencia hídrica (Mazzarino, *et al.* 1991).

Estudios realizados por [Ayerza, et al.](#) (1983) informan que el contenido de nitrógeno y materia orgánica disminuye a medida que aumenta el tiempo transcurrido después de un desmonte total, lo cual correlaciona con la disminución en cantidad y calidad de gramíneas.

Como ejemplo se puede mencionar valores en relación a una gramínea introducida, *Cenchrus ciliaris* inmediatamente

después del desmonte. Los primeros años ofrecen altos rendimientos tanto bajo, como fuera del dosel arbóreo (3000 a 4000 kg.ha⁻¹.año⁻¹). Después de 5 a 10 años de acontecido el disturbio (dependiendo del manejo pecuario) este nivel de producción se mantiene bajo dosel pero cae a 1000 a 2000 Kg de kg.ha⁻¹.año⁻¹ fuera de dosel .

En un estudio puntual donde se fertilizó *Cenchrus ciliaris* con nitrógeno en situación fuera del dosel, se observó que el aporte de cantidad y calidad de la pastura fuera y bajo del dosel, se igualaba cuando la aplicación era de 100 Kg. de nitrógeno por ha.año⁻¹.

Se ha observado bajo dosel una mayor velocidad de recuperación de la pastura y en suelos salinos se observó disminuciones significativas en la concentración de sales bajo dosel de *P. flexuosa* ([Diaz y Karlin](#), 1984).

Las diferencias observadas bajo y fuera del dosel arbóreo pueden adjudicarse en parte al aporte de hojarasca desde las copas y en parte al efecto microambiental producido por la canopia (menores temperaturas extremas, menor radiación, menor evapotranspiración) ([Karlin](#), 1983).

Sistemas silvopastoriles

Dentro del esquema agroforestal, probablemente los sistemas silvopastoriles sean los más importantes para ser implementados en el Chaco Árido debido a que la tradición ganadera ya existente, al mantenimiento del valor del producto animal en el futuro y a los beneficios de una estructura forestal propician su desarrollo (Fig. 8).



Fig. 8: Arreglo silvopastoril con pasturas naturales

Independientemente del valor de los árboles "per se" (madera, gomas, frutos, etc.), la estructura arbórea ejerce su acción sobre la actividad ganadera de diversas maneras:

- i. La estructura arbórea modifica el microclima, influyendo sobre el ganado en forma generalmente positiva. Las temperaturas extremas y sus variaciones bruscas producen daños al animal, siendo la combinación de alta temperatura y humedad la más perjudicial.
- ii. Aporte directo de forraje. Hojas, ramas tiernas, frutos, flores y hojarasca son consumidos por los animales lo cual es más importante durante las épocas de escasez.
- iii. Mejora la calidad de los forrajes conservando valores altos de proteína en invierno. En esta época del año el forraje herbáceo ubicado fuera del dosel arbóreo llega a valores muy bajos.
- iv. Puede aumentar la cantidad total de forraje herbáceo dependiendo tanto de los valores de la densidad arbórea y cobertura de copa como de las especies forrajeras y condición del pastizal.
- v. Estabiliza la producción forrajera, especialmente cuando se produce sequía. Esto permite un mejor manejo y un aumento de la eficiencia ganadera.
- vi. Contribuye a la construcción infraestructura de la actividad ganadera proveyendo postes, varillas, cercos vivos. Debe recordarse que los costos en la infraestructura inciden en forma decisiva en la empresa ganadera, calculándose que sólo el capital en alambrados de un establecimiento ganadero típico representa el 60 % del capital normal en mejoras.

Otro efecto indirecto es el que ejerce sobre el arbustal. Los árboles dominan a los arbustos con cierta facilidad, observándose en áreas boscosas de buena densidad y cobertura, poca presencia de arbustos. Algunos arbustos son buenos forrajeros, pero la mayoría actúan en forma negativa. En general compiten fuertemente con las gramíneas, disminuyendo su producción. Además ejercen efectos adversos sobre el animal, al complicar la circulación en el monte, generando áreas de usos diferentes dentro del potrero. Dentro de un arbustal no hay viento, por lo que aumenta la temperatura y disminuye la producción animal. Con un correcto manejo del pastoreo, se

puede lograr un sistema muy estable de tres estratos, con presencia de una adecuada cantidad de árboles, "óptima" cantidad de arbustos forrajeros y alta cantidad y calidad de pastos. Esto permite un eficiente aprovechamiento del espacio tanto vertical como horizontal.

Efecto de la ganadería sobre la estructura arbórea

La actividad ganadera tiene tantos efectos positivos como negativos sobre los árboles. Estos deben ser contemplados en el sistema silvopastoril, teniendo en cuenta otras posibles pérdidas o ganancias a fin de optimizar los beneficios del sistema.

Así por ejemplo, a una menor carga animal se obtiene menor daño de pisoteo de plántulas, pero probablemente, se obtenga menor cantidad de Kg. de carne/ha/ año. Entre otros aspectos se pueden mencionar:

- i. Pérdida de plántulas, deformación y retardo en el crecimiento por ramoneo y pisoteo.
- ii. Dispersión de semillas por el ganado. La reforestación con animales (consumo de frutos y siembra por deyecciones) tiene la ventaja de ser muy económica y de adaptarse a terrenos de difícil acceso y a grandes extensiones.
- iii. Disminución de la competencia herbácea. El pasto puede competir con las especies arbóreas en estado de plántula y planta joven, pudiendo inclusive eliminarlos en años muy secos; aunque el efecto más frecuente es un retardo en el crecimiento. Los pastoreos controlados son importantes sobre todo para las plantaciones nuevas.
- iv. Control de las herbáceas para prevención de incendios. En bosques establecidos son fundamentales los controles del pastizal para la prevención de incendios. Este sólo efecto, puede justificar todas las pérdidas producidas.
- v. Tierra en producción (mientras se "espera" la madurez comercial de los árboles). Un esquema netamente silvícola significa tener paralizado el capital fundiario por largo período. Este planteo ya no tiene sentido porque un buen manejo de la

hacienda disminuye sus posibles efectos negativos sobre el bosque, produciendo beneficios importantes.

En síntesis, los efectos negativos del ganado pueden ser contrarrestados por un adecuado manejo del mismo. Pero es muy importante recordar que si no existe este manejo, la ganadería pone en peligro la supervivencia del bosque nativo.

Relación entre la productividad de las gramíneas y de los árboles

Los pastos más abundantes del Chaco Seco son gramíneas adaptadas al calor, llamadas megatérmicas o de Carbono 4 (C4) las cuales presentan una estrategia para realizar en forma eficiente la fotosíntesis bajo condiciones severas de altas temperaturas y de aridez. Estas gramíneas crecen durante 4 o 5 meses en el año estimuladas por las altas temperaturas en coincidencia con las precipitaciones y son más eficientes en la utilización del agua respecto de las gramíneas denominadas mesotérmicas (C3). Estas últimas están adaptadas a condiciones hídricas y térmicas más favorables y presentan un ciclo de vida más largo. Sólo en las zonas de pie de monte suele presentarse alguna gramínea C3 que indica la transición hacia el Chaco Serrano.

Las gramíneas nativas megatérmicas son el sustento principal de la ganadería vacuna, pero deben ser manejadas con técnicas especiales y controladas ya que "crecen en forma de matas, se desprenden fácilmente del suelo sobre todo cuando están recién implantándose, presentan poca tolerancia al corte y no resisten bien el pisoteo" (Diaz, 1992). Muchas de ellas evolucionaron en un ambiente de bosque por lo cual son tolerantes a la semi-sombra en distintos grados según la especie. En general ofrecen gran cantidad y calidad de forraje en verano, disminuyendo su calidad en la época invernal. Algunos géneros principales son *Thrichloris*, *Setaria*, *Digitaria* y *Pappophorum* que son especies perennes y buenas forrajeras, mientras que *Aristida adscenciones* y *Bouteloua aristidoides* son anuales y pobres forrajeras.

Durante estas últimas décadas se han incorporado *Cenchrus ciliaris* con "éxito", especie exótica adaptada y seleccionada con fines de lograr altas producciones pecuarias. La misma tiene buena producción bajo dosel, existe

disponibilidad de semillas para la siembra y es posible implantarla fácilmente utilizando técnicas sencillas.

Hay gramíneas o forrajeras que requieren menos luz que otras, por lo que pueden producir cantidades importantes de forraje bajo sombra (Fig. 9). Entre ellas se destacan tres especies importantes para el Chaco Seco, *Cenchrus ciliaris*, *Atriplex cordobensis* y *Justicia sp.*

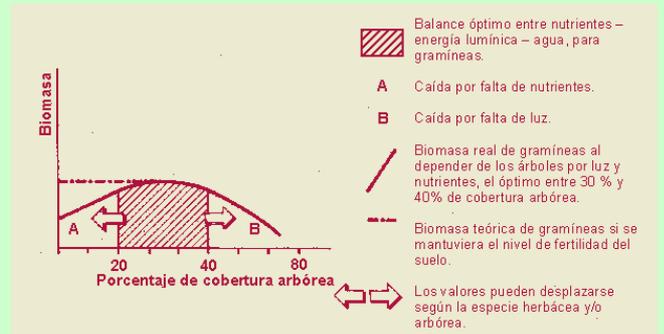


Fig. 9: Relación entre la cobertura arbórea y la producción de gramíneas.

La cantidad de energía lumínica que llega a los estratos inferiores varía según la densidad y tamaño de copa, la disposición de los árboles sobre el terreno y las especies (el mistol tiene sombra densa y los algarrobos semidensa).

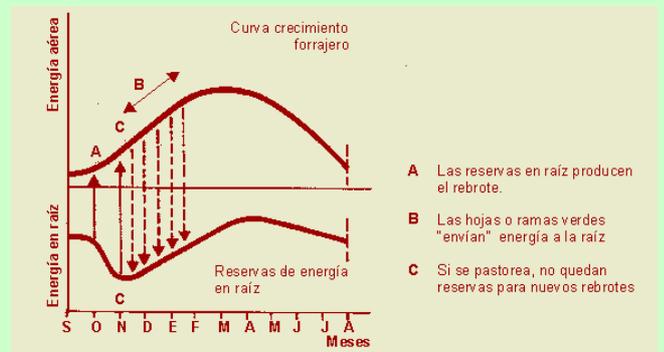


Fig. 10: Dinámica de las reservas energéticas a lo largo del año.

La clave de un buen manejo silvopastoril consiste en poder controlar la carga animal es decir, poder decidir en que momento y lugar se puede pastorear y/o ramonear, y en que momento y lugar no se debe pastorear. Estos momentos están determinados por la "reserva de energía", hidratos de carbono solubles, que tengan las gramíneas u otras forrajeras perennes como se observa en la Fig. 10 De la misma manera, las reservas de energía acumulada en las raíces de los árboles, aportan pautas para su manejo. Algunas de las cuales son:

- i. Si el año vino seco, hubo plagas y se formaron pocas hojas (también por heladas muy tardías o muy tempranas) es probable que las plantas no hayan podido enviar muchas reservas hacia las raíces o a troncos ⇒ **NO SE DEBE CORTAR EN DICHO INVIERNO.**
- ii. Si el año vino "bueno": buenas lluvias y sol ⇒ **SE PUEDE CORTAR EN DICHO INVIERNO**
- iii. Si el año vino "bueno" y si hubo muchos frutos, parte de la energía para reserva se usó para formar frutos, por lo tanto hay pocas reservas en la raíz ⇒ **NO CORTAR EN DICHO INVIERNO**
- iv. Si se quiere **ELIMINAR** árboles o arbustos, se debe cortar en la peor época y/o esperar que rebrote y allí elimine los rebrotes (o corte o haga ramonear, Fig. 11). El ganado generalmente ramonea rebrotes tiernos, es decir cuando el árbol/arbusto tiene la mayoría de las veces pocas reservas.



Fig. 11: Las reservas energéticas según las estaciones del año.

Esto es válido para los árboles/arbustos caducifolios. Los árboles perennifolios, tienen comportamientos diferentes. Manejar el rebrote puede ser muy beneficioso, ya que puede dar productos forestales de mejor valor y en menor tiempo respecto a los árboles de semilla. Con la finalidad de preservar y enriquecer el recurso, se presentan algunas "pautas" para tener en cuenta:

- i. Las especies tienen distinta preferencia por parte de los animales domésticos y silvestres. Por ejemplo el algarrobo blanco, el mistol y el tala son palatables mientras que el quebracho blanco, el algarrobo negro y la brea son poco palatables.

- ii. Esta preferencia es distinta según la época del año y a la disponibilidad de otras especies más palatables.
- iii. Cosechar semillas de árboles los años buenos y guardar en lugares secos y fríos.
- iv. Sembrar y/o plantar en épocas con buena disponibilidad hídrica evitando los calores excesivos, según especie forestal
- v. Sembrar en sitios favorables, como son los lugares con semi-sombra, los bajos húmedos o donde hay menor presencia de roedores, hormigas y ganado.
- vi. Proteger de los animales, se pueden utilizar desde potreros alambrados hasta ramas espinosas colocadas encima de las semillas y/o plántulas o incluso sobre rebrotes de raíz o tronco.
- vii. Ciertas especies rebrotan bien de raíz. Esto es debido a que las raíces superficiales pueden quedar expuestas y luego ser estimuladas por el fuego, por cortes o pisoteo.
- viii. Al cortar los árboles, realizar si es factible desde el punto de vista económico, cortes altos en el tronco o cortar ramas. Los rebrotes tienen más vigor y si los cortes son bien altos se evitan daños por roedores o ganado.
- ix. Dejar árboles semilleros, teniendo en cuenta la forma de dispersión natural de la especie, su caída y germinación.
- x. Vigilar la posible competencia que puede generarse entre las especies forestales implantadas o con arbustos. Esta competencia puede ser severa, causando disminución en el crecimiento, debilitamiento, mayor ataque de plagas o mortandad. Este fenómeno es común también entre los individuos de la misma especie forestal. Hay especies muy sensibles a la competencia por luz, como es el caso de los algarrobos.

La estrategia para la implementación de un sistema silvopastoril, dependerá: de la condición inicial del recurso forestal (necesidad de raleo, reforestar, enriquecer, etc.). La producción potencial posible, puede llegar a valores muy por encima de las producciones actuales. La

producción del pastizal puede llegar a sostener un equivalente vaca cada 3 a 5 hectáreas, que junto con porcentajes de parición más altos (70 %) y mayores pesos de los animales a la venta, resultan en una productividad de 30 a 40 kg de carne.ha⁻¹.año⁻¹. La producción forestal puede alcanzar valores entre 1 y 2 toneladas por hectárea y año, a través de reforestaciones (aumento de árboles por hectárea) y aumento en la velocidad de crecimiento (por manejo y selección). De dicha biomasa leñosa se podría aprovechar hasta el 40 % para madera, si el manejo y la selección apuntaran a mayor largo de fuste.

La velocidad de recuperación depende del ambiente y su estado de degradación, y de las técnicas empleadas para recuperar los recursos, éstas a su vez están en función del capital disponible y del manejo que se realice ([Anderson et al.](#), 1980; [Karlin et al.](#), 1989).

La recuperación es más rápida para los recursos forrajeros que los forestales (Fig. 12). Así el pastizal actual, de producir 3 a 5 kg. de carne por hectárea/año, para pasar a 40 kg. de carne por hectárea/año, requiere de 5 años, mientras que el recurso forestal requeriría de 30 años para pasar de una productividad de 0.8 toneladas por hectárea/año, a 1 o 2 toneladas por hectárea por año.

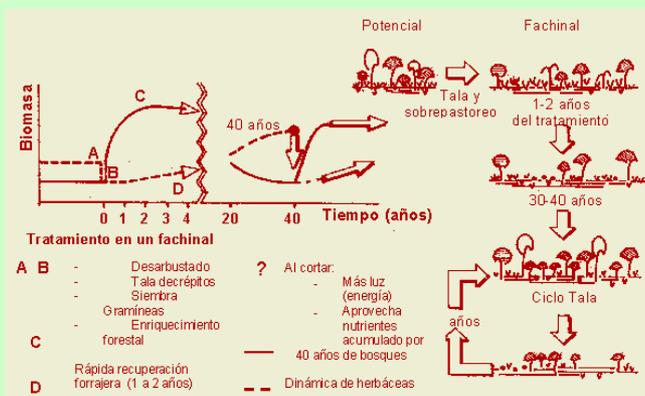


Fig. 12: Tiempos Biológicos y estrategias de producción y recuperación

Sistemas de Uso Múltiple

Los sistemas de Uso Múltiple son sistemas de producción en un concepto más amplio que los Agroforestales ya que incluye no solo la combinación de especies sino la diversificación de productos y un aumento del valor agregado por medio de la industrialización.

Para el Chaco Árido hablar de sistemas de uso múltiple implica casi necesariamente la inclusión de la estructura boscosa o sea que además de lo silvopastoril se pueden realizar

otras actividades como apicultura, huerta, granja y aumentar el valor agregado de los productos primarios.

A los efectos de conocer las implicancias económicas de estos sistemas a continuación se realiza un análisis económico donde se compara distintos sistemas de producción sobre una unidad productiva de pequeña superficie. Para información más detallada ver [Karlin](#), (1995b).

Los datos utilizados provienen de investigaciones que el equipo de trabajo viene desarrollando en el Chaco Árido ([Catalán y Hang](#) 1994). Esta información se aplica en un campo hipotético de 400 ha con alambrado perimetral, aguada, pozo balde y bosque de rehache que ocupa 300 ha.

La situación inicial, considera que la mano de obra es totalmente familiar y que las actividades productivas son la ganadería y la extracción de leña.

Para la primera actividad se considera que la receptividad ganadera del campo es de 15 ha por vaca, con un porcentaje de preñez del 60%, logrando una producción de 5 kg. carne/ha/año. Los costos directos de la actividad incluyen solo gastos veterinarios (vacunas y desparasitación).

La producción de leña considerada es de 0,6 tn/ha/año realizándose la extracción sobre 300 hectáreas, considerando que las otras 100 ha carecen de valor forestal. Se tiene en cuenta sólo la obtención de leña ya que otros productos forestales son de comercialización errática.

Esta situación genera un ingreso familiar ([Dillon y Hardaker](#) 1980) de U\$S 240.- mensuales, el cual no es constante debido a la estacionalidad en la venta de los productos obtenidos. De mantenerse este ingreso a lo largo del tiempo ocasionará un deterioro de la situación, no sólo en el orden de la economía familiar sino también en cuanto a los recursos productivos debido a que la presión que se ejerce es cada vez mayor.

Por tales razones se propone un sistema agroforestal y uno de uso múltiple. En primer lugar se realizará el desmonte selectivo mecánico en forma progresiva, a razón de pulsos de 100 hectáreas cada 4 años. En la misma operación se implantará *Cenchrus ciliaris* a

Karlin, U., L. Catalán., R. Coirini. y R Zapata,

una densidad de 5kg por hectárea. Con esta pastura podemos aumentar la producción de carne a 39 Kg.ha⁻¹.año⁻¹. La propuesta incluye la compra de 33 vaquillonas preñadas cada vez que se desmontan 100 hectáreas. Cabe destacar que el presente planteo corresponde a un nivel de inversión medio. Después de la operación de desmonte selectivo se extrae la leña de los cordones a razón de 8 tn.ha⁻¹. Cada vez que se desmonta selectivamente se realiza un ordenamiento forestal que consiste en poda y raleo para mejorar la calidad sanitaria y de productos, ya que se pueden lograr mejores fustes con aptitud de aserrío. De esta forma podemos obtener una productividad de 1 ton/leña/ha año, lo que significaría que si se extrae leña de 10 hectáreas anualmente en un turno cada 40 años tenemos una producción de 400 tn/año. Además con el manejo propuesto se puede destinar el 20% a madera para aserrío, el 30% a postes, varillas y rodrigones y el resto para leña (Pietrarelli, 1992).

Para que esta propuesta sea viable se debe considerar la inversión de un alambrado divisorio en cuatro potreros de 100 ha cada uno, por ello la evaluación económica se realiza sobre dos alternativas.

Alternativa A: Alambrado convencional de 4 hilos lisos y uno de púas, utilizando postes de algarrobo de la zona y cuatro varillas por claro.

Alternativa B: Alambrado eléctrico con equipo de pantalla solar, postes cada 20 metros o utilizando los árboles existentes como postes vivos.

Sobre la Alternativa B se realizaron los cálculos de incorporar dos actividades que contribuyen al uso múltiple, producción de miel en base a 50 y 100 colmenas y producción de goma de breá.

Metodología de cálculo económico.

Dado que la propuesta técnica incluye una inversión inicial e inversiones en los años 4, 8 y 12, y que los ingresos y costos anuales se hallan diferidos en el tiempo, la metodología aplicada para evaluar la conveniencia económica de esta propuesta es la del Valor Presente Neto (VAN) y Tasa Interna de Retorno (TIR).

El horizonte de la inversión se toma en 16 años ya que en este momento las 400 hectáreas han sido desmontadas selectivamente y ya se comienza con la extracción de productos forestales con mayor valor agregado.

Dado a que esta inversión se produce en forma escalonada en el tiempo y para evitar la obtención de TIR múltiples (Bacca Urbina, 1990) se aplica la metodología propuesta por Carrizo, (1990) por la cual se actualizan los valores negativos de los años 4, 8 y 12 hasta hacerlos cero o positivos. La mencionada actualización se realiza a una tasa del 8%.

La tasa de descuento utilizada es del 8%, tasa de que por sí castiga la inversión ya que es muy superior a la rentabilidad promedio de las explotaciones de la zona.

Los resultados de la evaluación económica se presentan en el siguiente cuadro:

De los mismos se desprende que aún la alternativa A, que presenta la mayor inversión inicial, posee un VAN mayor que cero.

	Alternativa A	Alternativa B	Alt. B + miel	Alt.B+miel+goma
VAN 8%	19.822,36	24.031,90	35.323,98	58.741,90
TIR	14,99%	17,58%	20,00%	32,30%

Esto indica que el valor actualizado de los beneficios futuros superan la inversión necesaria para obtenerlos, a la tasa de descuento utilizada.

A medida que se disminuye la inversión inicial (alambrado eléctrico) o que aumentan las actividades productivas (miel y goma) del establecimiento se obtienen valores actualizados netos mayores, lo que indica la conveniencia económica de éstas prácticas.

Si se analiza la rentabilidad promedio anual de la inversión (tasa interna de retorno) en todos los casos supera el costo de oportunidad fijado (8%) lo cual demuestra la viabilidad de las distintas propuestas.

Dado que al aumentar el costo de oportunidad, disminuye el VAN, se realizó un análisis de sensibilidad con respecto a distintas tasas de descuentos, a fin de determinar si las propuestas siguen siendo viables en el caso de tener que recurrir a financiamiento externo. Los resultados se presentan en el siguiente cuadro:

	Alternativa A	Alternativa B	Alt. B + miel	Alt.B+miel+goma
VAN 8%	19.822,36	24.031,90	35.323,98	58.741,90
VAN 10%	13.615,73	17.555,60	26.515,90	47.053,70
VAN 12%	8.802,00	12.514,96	19.655,90	37.802,90
VAN 17,5%	228,69	3.477,09	7.375,80	20.750,24

En caso de que el productor no pueda hacer frente a ninguna de las inversiones y deba recurrir a tomar créditos, siendo la tasa actual del 17%, los VAN de las distintas alternativas permanecen positivos, lo que nos indica que aún así la propuesta es factible.

En conclusión, la posibilidad de generar en la zona del Chaco Árido Sistemas Agroforestales es una práctica económicamente factible. El valor actual neto mayor que cero a todas las tasas de descuento utilizadas indica que se recupera el capital invertido, se cubren los costos y queda una ganancia en el sistema de producción.

Además hay que destacar la mejora ambiental que se produce relacionada con el mayor contenido de nutrientes, y la disminución de la erosión hídrica y eólica que se refleja por medio del aumento de productividad y estabilidad del sistema.

Por otro lado la estabilidad del sistema se refleja en las menores oscilaciones frente a agentes climáticos y a que la diversificación de la producción disminuye el riesgo económico inherente a las explotaciones agropecuarias.

Desde el punto de vista social el aumento del ingreso familiar trae como consecuencia una mejora en el nivel de vida de los productores.

Además existe en la zona mano de obra desocupada, la que representa un costo de oportunidad igual a cero. La propuesta permite, a través del tiempo, la ocupación de mano de obra externa, lo que tiende a disminuir el éxodo poblacional.

Es necesario también destacar como aspecto no valorado económicamente en este trabajo (intangibles), el aumento de la biodiversidad frente al estado degradado y a propuestas pastoriles convencionales. También la fijación de carbono es de gran importancia ya que hay un aumento significativo de la materia orgánica a nivel del suelo y un aumento en la biomasa forrajera y forestal. A pesar de la baja tasa de crecimiento de la biomasa forestal, parte de esta se destina a productos madereros de alta durabilidad.

Luego de la evaluación de los aspectos económicos, ecológicos y sociales podemos decir que los sistemas de uso múltiple presentan ventajas a ser tenidas en cuenta para lograr

no sólo el beneficio económico sino también el uso sostenido de los recursos a través del tiempo y una mejora en las condiciones de vida.

BIBLIOGRAFIA

- ANDERSON, D., DEL AGUILA, J. Y BERNARDON, A., 1970. Las formaciones vegetales de la provincia de San Luis. *Revista de Investigación Agropecuarias, INTA*, VII(3):153-158
- ANDERSON D.L. ET AL., 1980. Manejo racional de un campo en la región Árida de los Llanos de La Rioja. República Argentina. Partes I y II. INTA 90 pp.
- AYERZA, R., DÍAZ, R., KARLIN, U., 1988. Management of Prosopis in livestock production systems in the Dry Chaco, Argentina. En *The current state of knowledge in Prosopis juliflora*. FAO, Santiago, Chile, pp: 479-494.
- BACCA URBINA, G. 1990. *Evaluación de Proyectos. Análisis y Administración del Riesgo*. 2da. Edición. Mc Graw Hill Mexico.
- BACHMEIER, O. Y BUFFA, E., 1992. Variabilidad espacial de un suelo bajo vegetación de *Prosopis sp. Turrialba*, 42:365-370.
- BAEZ, J. R., 1940. Dos aspectos de la vegetación del norte de San Luis. *Revista Argentina de Agronomía* 13: 69-95
- CABIDO, M., MANZUR, A., CARRANZA, M.L., GONZALEZ-ALBARRACÍN, C., 1994. The Vegetation and physical environment of the Arid Chaco in the province of Córdoba, Central Argentina. *Phytocoenologia* 24:423-460.
- CABRERA A. L., 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Buenos Aires, Acme. Fasc. N° 1:1-85.
- CAPITANELLI, R., 1979. Clima. En Vázquez, J., Miatello, R. y Roque, M (eds). *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. Ed Boldt., Buenos Aires, pp:45-138
- CARRANZA, M.L., CABIDO, M., ACOSTA, A Y PAEZ, S., 1992. Las comunidades vegetales del Parque Natural Provincial y Reserva Forestal Natural Chancaní, Provincia de Córdoba. *Lilloa* 28: 75-86
- CARRIZO, F. J. 1990. Criterios de evaluación y selección de proyectos de inversión en las empresas. Material docente Facultad Ciencias Económicas UNC. 89 pp.
- CATALÁN L. Y S HANG. 1994. *Diez años de aportes al conocimiento y manejo de las zonas Áridas*. Facultad Ciencias Agropecuarias UNC. 28 pp.
- COIRINI, R. Y KARLIN, U. 1992. *Sistemas Agroforestales para Pequeños Productores de Zonas Áridas*. F.C.A. (U.N.C.)- G.T.Z., Córdoba, 104 pp.
- COIRINI R., 1992. Caracterización Social y Económica de una área problema en el Chaco Árido. En: *Sistemas Agroforestales para pequeños productores de zonas áridas*. UNC - GTZ. pp. 54-58.
- DÍAZ R., 1992. Evaluación de los recursos forrajeros del Chaco Árido. En: *Sistemas Agroforestales para Pequeños Productores de Zonas Áridas*. U.N.C. - G.T.Z. pp:18-23.
- DÍAZ R. Y KARLIN U., 1984. Importancia de las leñosas en los sistemas de producción ganadera. III Reunión de Intercambio Tecnológico de zonas Áridas y Semiáridas. Catamarca.
- DILLON, J. Y B. HARDAKER. 1980. *La investigación sobre administración rural para el desarrollo de pequeños productores*. FAO Australia. 485 pp.
- HANG, S. Y SERENO, R., 1994. Efecto del algarrobo sobre la dinámica del fósforo. *Agrochimica* 37: 432-439.
- HANG. S., MAZZARINO, M., NUÑEZ, G. Y OLIVA, L., 1994. Mineralización e inmovilización de nitrógeno en dos años sucesivos de alta y baja precipitación en el Chaco Árido. *Biotrópica*.
- KARLIN, U; COIRINI, R. y R. ZAPATA. 1995a *Sistemas agroforestales como estrategias para el desarrollo sustentable en el chaco Árido* . ECOCHACO 1995 Cruce de los Pioneros. Paraguay pp. 254-265
- KARLIN, U.; COIRINI, R. y P. MACCAGNO. 1995b *Generación de Sistemas Agroforestales para el Chaco Árido*. I.- Evaluación Económica, Social y Ambiental. ECOCHACO 1995 Cruce de los Pioneros. Paraguay pp. 187-199.
- KARLIN, U., CATALÁN, L. Y COIRINI, R., 1994. *La Naturaleza y el Hombre en el Chaco Seco*. Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi y J.F. Goya

- Colección Nuestros Ecosistemas, Proyecto GTZ-Desarrollo Agroforestal en Comunidades Rurales del Noroeste Argentino, Salta, 163 pp.
- KARLIN U. O., COIRINI R. Y PIETRARELLI L., 1989. Estudios de la Producción económica de un bosque de algarrobos en el Oeste de la Provincia de Córdoba, Argentina. V Jornadas Técnicas de Usos Múltiples del Bosque y sistemas Forestales. Misiones, Argentina. pp. 17-18.
- KARLIN U. O. Y DÍAZ R., 1984. Potencialidad y manejo de algarrobos en el Árido Subtropical Argentino. SECYT Programa Nacional de Recursos Naturales Renovables 59 pp.
- KARLIN U. O., 1983. Recursos forrajeros naturales del Chaco Seco: Manejo de leñosas. En II Reunión de Intercambio Tecnológico en Zonas Áridas y Semiáridas. Córdoba pp. 78-96.
- LUTI, R., SOLIS, M., GALERA, F. M., MULLER, N., BERZAL, M., NORES, M. HERRERA, M. Y BARRERA, J. C., 1979. Vegetación. En Vazques, J., Miatello, R. y Roque, M. (ed). *Geografía Física de la provincia de Córdoba*, Boldt, Bs As, pp: 297-368
- MARQUEZ, J., PASTRAN, G. Y ORTIZ, G., 1996. Análisis de la relación existente entre las condiciones ecológicas de Gandes Unidades de Vegetación y Ambiente con el proceso de degradación presente en el Gran Bajo Oriental del Departamento Valle Fértil-San Juan- Argentina (Sector Norte: San Agustín-Baldes del Rosario), Inédito
- MAZZA, G. (ED), 1962. Recursos Hidráulicos Superficiales. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires, Tomo IV (1 y 2): 879 pp.
- MAZZARINO, M., OLIVA, L., NUÑEZ, A., NUÑEZ, G., BUFFA, E., 1991. Nitrogen mineralization and soil fertility in the Dry Chaco Ecosystem (Argentina). *Soil Science Society of America Journal* 55: 515-522.
- MONGUILLOT J., 1992. El recurso fauna silvestre en el Chaco Árido Argentino. En Sistemas Agroforestales para pequeños productores de zonas áridas. UNC - GTZ. pp. 38-43.
- MORELLO J. ET AL., 1985. Estudio macroecológico de los Llanos de La Rioja. Administración de Parques nacionales. Nº 5 53 pp.
- MORELLO J. Y SARAVIA TOLEDO C., 1959a. El bosque chaqueño. I: Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. *Rev. Agr. del N.O. Argent.* 3: 5-81.
- MORELLO J. Y SARAVIA TOLEDO C., 1959b. El bosque chaqueño. II: La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Rev. Agr. del N.O. Argent.* 3: 209-258.
- MORELLO, J., SANCHOLUZ, L., Y BLANCO, C., 1977. Estudio macroecológico de los llanos de La Rioja. *IDIA* 34:242-248
- MORELLO, J., PROTOMASTRO, J., SANCHOLUZ, L., Y BLANCO, C., 1985. Estudio macroecológico de los llanos de La Rioja. Serie del Cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales, 5:1-53.
- MORLANS, C., 1995. Regiones Naturales de Catamarca. Provincias Geológicas y Provincias Fitogeográficas. *Revista de Ciencia y Técnica* 2:1-36
- MORLANS, M. C Y GUICHON, B. A., 1995. Reconocimiento ecológico de la Provincia de Catamarca, Valle de Catamarca: Vegetación y Fisiografía. *Revista de Ciencia y Técnica* 1: 15-49
- NATENZON, C y G. OLIVERA. 1994 La tala del bosque en los llanos de La Rioja (1900 – 1960). *Desarrollo Económico* 34: 263-283
- PAREDES, C., 1983. Características de la vegetación leñosa de la Quebrada de la Cébila, según bases ecológicas. *IDIA* 36:231-237
- PIETRARELLI L., 1991. Efecto de poda y raleo en *Prosopis aff. flexuosa* en el Chaco Árido. Informe final CONICOR. 32 pp.
- PROHASKA F. J., 1959. El Polo de calor de América del Sur. *IDIA* 141: 27-30.

- RAGONESE, A. E., 1951. Estudio fitosociológico de las Salinas Grandes. *Revista de Investigación Agrícola*, 5: 1-231.
- RAGONESE , A. Y PICCININI, B., 1977. Consideraciones sobre la Vegetación de las Salinas de Mascasín (La Rioja - San Juan, República Argentina). *Darwiniana* 21:49-60
- RAINTREE J. B., 1987. Frontiers of agroforestry, diagnosis and design. Technical Report N° 5 : Perspectives in Agroforestry. Washington State University. 14 pp.
- RAGONESE A. E. Y CASTIGLIONI J. C., 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Argentina Botánica* 11: 133-160.
- ROIG, F., 1963. Bosquejo fitogeográfico de las provincias de Cuyo. *IDIA* 188:74-86.
- S. A. G. y P., 1984. Caracterización general del Noroeste Cordobés. Tomo 1: 320 pp.
- SAYAGO, M., 1969. Estudio fitogeográfico del norte de la provincia de Córdoba. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 46:1-285
- SERENO, R., Y HANG. S., 1989. Evaluación preliminar del efecto del algarrobo sobre las fracciones del fósforo en un suelo aluvial. *Ciencia del Suelo* 7:117-120.
- VICTORIA, J. Y BORDAS, A. F. (ED.), 1962. Recursos Hidráulicos Subterráneos. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires, Tomo V (1-2): 843 pp.
- VEGA GENTILE, G. 1988 Distribución de la lluvia por el canopeo de *Prosopis* sp. II Jornadas de Investigación FCA. – UNC.
- VERGA, A., 1995. Estudios genéticos en *Prosopis chilensis* y *Prosopis flexuosa* (*Mimosaceae*) en el Chaco árido argentino. Gottingen Research Notes in Forest Genetics 19, 79 pp.
- ZAMORA, E., 1990. Cartografía, génesis y clasificación de los suelos de la Provincia de Córdoba, Tesis Doctoral, Fac. de Cs. Exactas, Físicas y Naturales, U.N.C., Inédito

Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires

Marcelo F. Arturi y Juan F. Goya



Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. E-mail:

talaes@ceres.agro.unlp.edu.ar

Resumen

Los bosques dominados por *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* (talares) constituyen la principal comunidad boscosa de la Provincia de Buenos Aires. Su composición florística es afín a los bosques del Espinal. Los talares se vieron severamente afectados por el avance de las fronteras urbana y agropecuaria. Los del partido de Magdalena fueron incluidos en una Reserva de Biosfera del Programa MAB-UNESCO. Sin embargo la mayor parte de las 26.000 ha de la reserva son propiedades privadas y no existe una regulación estatal de las actividades económicas que garantice su conservación. Las principales actividades económicas del área son la ganadería y la extracción de materiales calcáreos del subsuelo. Los talares tenderán a ser reemplazados si no se integran al esquema productivo de la zona en un plan de uso y conservación del área.

En los talares de Magdalena se realizaron estudios sobre estructura, regeneración, crecimiento, productividad y estructura del paisaje, que constituyen una base para el desarrollo de sistemas de uso de los talares. El manejo forestal y su integración a las actividades productivas permitiría diversificar la producción, mejorar la calidad del recurso forestal y contribuir a la conservación del paisaje y de la biodiversidad.

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, 1982; Dascanio *et al.*, 1992). 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 (Cabrera, 1939; Parodi, 1940; Vervoorst, 1967).

El área de distribución de estos bosques constituye una faja costera desde la ribera del Paraná hasta el N del litoral Atlántico en las cercanías de la localidad de Mar Chiquita.

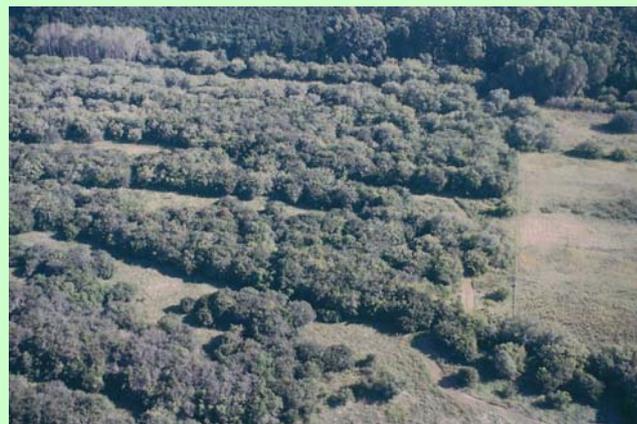


Figura 1. Vista aérea de los cordones de conchila con talares.

Los talares han sufrido un proceso de degradación muy importante desde principios de siglo debido a la expansión de las fronteras urbana y agropecuaria 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 de Buenos Aires, y actualmente existen individuos aislados o en pequeños grupos, en los sitios antes ocupados por talares. Aún es posible observar individuos de *C. tala* en espacios verdes urbanos como el Parque Lezama en la ciudad de Buenos Aires y el Paseo del Bosque en La Plata. Parodi (1940) menciona la existencia de talares en distintos puntos de la Provincia y señala que los mejor conservados en ese momento, eran los del Partido de Magdalena.

En el Partido de Magdalena, los talares ocupan las áreas de relieve positivo (Parodi, 1940; Vervoorst, 1967) 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 (Figs. 1

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi. y J.F. Goya

y 2). Las principales actividades económicas desarrolladas en esa región son la ganadería y la explotación de los materiales calcáreos del subsuelo (Fig. 3). En 1984 se declaró Reserva de Biosfera (MAB-UNESCO) a una faja costera de 26.000 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 por parte del estado. 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, utilizable en la recuperación de áreas deforestadas, el manejo de los talares en sistemas silvopastoriles y la conservación del paisaje.

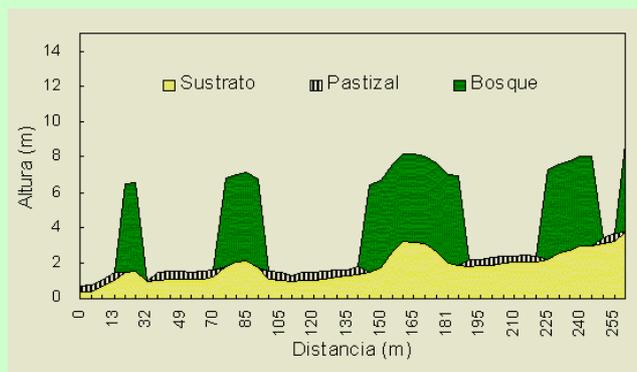


Figura 2. Perfil topográfico y vegetación asociada en una transecta perpendicular a los cordones de conchilla.

Condicionantes físicos de la vegetación

Entre los factores que determinan las características de la vegetación en un área geográfica se encuentran los factores físicos como el clima, el relieve y el suelo. El clima determina aspectos importantes para el crecimiento de los vegetales como son la temperatura y el agua disponible. Diferentes autores propusieron modelos predictivos de la vegetación en función del clima y su aplicación a la vegetación pampeana es discutida por Burgos (1968). Algunos de ellos prevén la existencia de bosques para algunas localidades situadas en áreas de pastizal. Estas desviaciones son interpretadas por Burgos (1968) como una deficiencia en las estimaciones del agua disponible. A su vez las interacciones entre el clima, el relieve y el suelo

pueden determinar diferencias en la disponibilidad de agua previsible en función de las precipitaciones, provocando desviaciones respecto de lo previsto por los modelos climáticos (Holdridge, 1978). Las relaciones clima-suelo-vegetación determinan la existencia de pastizales y bosques bajo un mismo clima pero asociados a distintos suelos en la Pampa Oriental. Esa asociación es muy clara en los talares de Magdalena en los que las diferencias de suelo determinan la existencia de límites netos entre el bosque y el pastizal.



Figura 3. Cantera de extracción de materiales calcáreos del subsuelo.

El clima de la región NE de la Provincia de Buenos Aires fue claramente caracterizado por 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 de los talares de Magdalena. La temperatura media anual se encuentra entre 15 °C y 17 °C. Los valores anuales de precipitación varían entre 850 y 1065 mm con máximos de ocurrencia durante otoño y primavera. La evapotranspiración potencial es de 750 a 800 mm anuales por lo que, en promedio, existe un exceso de agua en el balance anual. Sin embargo, el aumento de la evapotranspiración durante el verano produce una disminución del almacenaje y

pueden existir períodos de déficit ([Burgos](#), 1968; [Vervoort](#), 1969; [Arturi](#), 1997). 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.

Desde el punto de vista geomorfológico el NE de la provincia de Buenos Aires representa un área transicional 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 Océano Atlántico. Durante intrusiones marinas cuternarias se originaron depósitos de valvas de moluscos marinos (cordones de conchilla) que alternan con áreas deprimidas (intercordones) en los que predominan materiales finos en superficie ([Cavallotto](#), 1995). La

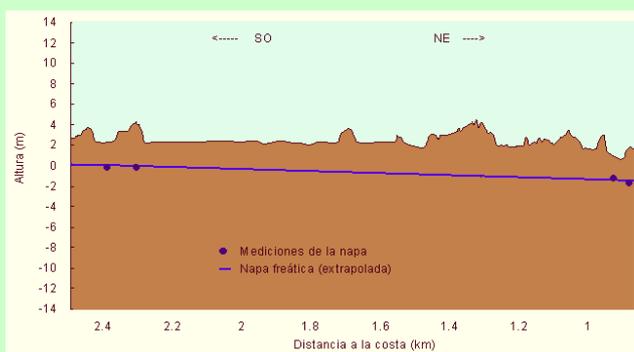


Figura 4. Perfil topográfico y profundidad de la napa freática en una transecta perpendicular a los cordones de conchilla.

deposición 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). Los cordones de conchilla se extienden desde la localidad de Los Talas, Partido de La Plata, hasta las cercanías de Mar Chiquita. Los cordones presentan un ancho de entre 15 y 50 m, pueden alcanzar longitudes de hasta 5000 m y su elevación respecto de los intercordones es de 1 a 2 m. El nivel topográfico aumenta suavemente al alejarse de la costa del río por lo que la napa freática se encuentra a menor profundidad en los cordones más cercanos a la costa que en aquellos más alejados (Fig. 4).

Los suelos del área fueron estudiados por [Sánchez](#)

[et al.](#) (1976) y por [Hurtado y Ferrer](#) (1988). Esos trabajos muestran la existencia 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.

La heterogeneidad ambiental del área determina fuertes variaciones de la vegetación. Las diferentes comunidades fueron descritas por [Vervoort](#) (1967), [Cabrera](#) (1968) y por [León et al.](#) (1979) y se corresponden con diferencias geomorfológicas y edáficas ([Cavallotto](#), 1995). La comunidad de los talares 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), ([Vervoort](#), 1967).



Fig. 5. Vista externa de los cordones con bosque en invierno. Las tonalidades grises corresponden a las áreas del dosel cubiertas por *Celtis tala* (caducifolia) y las verdes por *S. buxifolia* (perennifolia).

Estructura y composición

Las especies de los talares están presentes en el

Chaco, las Yungas, la Selva Paranense, el Espinal, y el Monte, 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, 1982). Los bosques pueden estar dominados por *C. tala*, por *Scutia buxifolia* Reiss o presentar codominancia de ambas especies (Goya *et al.*, 1992) (Figs. 5 y 6). Además de las especies dominantes pueden hallarse *Jodina rhombifolia*, *Schinus longifolius*, *Sambucus australis* y *Phytolacca dioica* como especies acompañantes (Figs. 7 y 8). En los talares de la Isla Martín García y de la costa del Río Paraná, en la Provincia de Buenos Aires, se encuentran frecuentemente otras especies típicas de los bosques ribereños subtropicales de Argentina como *Blepharocalyx tweediei* y *Allophylus edulis* (Arturi y Juárez, 1997; Del Valle Ruiz *et al.*, 1999). Su presencia en esos talares se debe a la proximidad de los bosques aluviales con alta proporción de especies paranenses. En los talares de Magdalena las especies dominantes (*C. tala* y *S. buxifolia*) representan más del 90 % de la densidad y el área basal de los bosques.



Figura 6. Interior del bosque de *Celtis tala* (derecha) y *Scutia buxifolia* (izquierda).

Los talares de Magdalena forman manchones de tamaño variable desde menos de 1 y hasta 30 hectáreas formando en conjunto franjas paralelas ó subparalelas a la costa. Su estructura presenta una elevada ramificación basal debido al rebrote de cepa de los árboles cortados o afectados por otras causas de mortalidad (Fig. 9). Los individuos se encuentran distribuidos en forma agregada formando grupos mono ó multiespecíficos de árboles contactados por su base. La altura del dosel es de entre 7 m

y 11 m. La densidad total varía entre 800 ind.ha⁻¹ y 2000 ind.ha⁻¹ y el área basal entre 30 m².ha⁻¹ y 35 m². ha⁻¹ considerando solamente individuos mayores de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP).



Figura 7. *Phytolacca dioica* (Ombu) en el interior del bosque de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia*.

La escasez de individuos en las clases diamétricas superiores (Fig. 10) se relaciona con la extracción de madera que se realizó con mayor intensidad en las décadas del 40' y 50'. Esta madera era utilizada principalmente como combustible por algunas industrias locales. Existen pequeñas superficies remanentes de bosque que no fueron afectados por las intervenciones y presentan diámetros apreciablemente mayores que en aquellos rodales intervenidos (Fig. 11). Algunos individuos de estos rodales también presentan alta ramificación debido a la caída de troncos viejos y el rebrote desde la base. El rebrote de la cepa constituye un importante mecanismo de persistencia vegetativo y el disturbio que representa la extracción de individuos actúa incrementando una tendencia natural de crecimiento y mantenimiento del bosque (Fig. 12).

Regeneración

El conocimiento de los mecanismos de generación de nuevos individuos permite detectar tendencias de cambio temporal en las comunidades forestales. Esto resulta de

utilidad en el manejo de rodales productores de bienes de diferentes características, restauración de áreas degradadas y adopción de medidas de conservación. Los procesos relacionados con la regeneración arbórea fueron intensamente estudiados en diferentes bosques del mundo y se reconoció la existencia de factores que los regulan como la cobertura arbórea, herbácea, los mecanismos de dispersión de semillas y requerimientos para la germinación.



Figura 8. *Sambucus australis* (Sauco) en el interior del bosque de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia*.

Los talares intervenidos presentan alta densidad de individuos menores de 10 cm de DAP que se originaron por rebrote de cepa pero en ninguna situación se encuentran individuos de *C. tala* pequeños originados por semilla. El proceso de regeneración fue estudiado para *C. tala* (Arturi, 1997 a y b). Los frutos de *C. tala* son consumidos por varias especies de aves que los dispersan hacia diferentes sitios. Dentro del bosque existe una abundante disponibilidad de semillas que caen directamente de los individuos maduros entre febrero y abril. En condiciones experimentales las semillas presentan porcentajes de germinación de entre 40 % y 80 % y no existen diferencias entre las que fueron consumidas por aves y las que no lo fueron. En el bosque la germinación ocurre principalmente durante el verano siguiente a la caída, originando plántulas ampliamente distribuidas que alcanzan densidades de alrededor de 6 ind.m². Ese valor depende de muchos factores, entre ellos la ocurrencia de lluvias. La mayor parte de las plántulas muere antes del invierno y la densidad de individuos que



Figura 9. Bosque con alto nivel de intervención para la extracción de leña. Los individuos presentan múltiples fustes contactados por la base.

superan esa etapa (renovales) es muy baja y se hallan restringidos casi exclusivamente al borde del bosque bajo la cobertura de *S. buxifolia* (Fig. 13). En esta zona el dosel se extiende sobre el intercordón de modo que la mayor parte de los renovales se hallan sobre el sustrato en el que se desarrollan los pastizales. La escasez de la regeneración no puede atribuirse a la presencia del ganado vacuno. Comparando sitios con 12 años de exclusión del ganado y sitios con más de 40 años de pastoreo continuo no se hallan diferencias en la densidad y tamaño de los renovales. En ambos casos los renovales fueron escasos, con distribución espacial agregada y muy concentrados en las clases de tamaño pequeño. Más del 70 % tiene menos de 50 cm de altura.

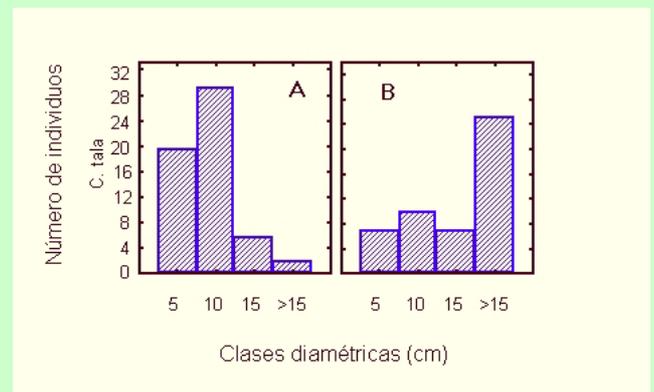


Figura 10. Distribución diamétrica de *Celtis tala* en bosques con alta (A) y baja (B) intervención para la extracción de leña.

En bosques de diferentes latitudes se reconoció la importancia de la formación de claros por caída de árboles en la regeneración de las especies arbóreas (Bray, 1956; Brokaw, 1985; Marquis *et al.*, 1986; Liebermann *et al.*, 1989; Whitmore, 1989; Ellison *et al.*, 1993). Esto se debe a que en muchas situaciones la luz constituye el factor limitante para la germinación o el crecimiento de las

plantas jóvenes y los claros representan ambientes favorables. En los talaes de Magdalena no se observa regeneración de *C. tala* en los claros ni alrededor de los



Figura 11. Ejemplar de *Celtis tala* en un bosque con baja intervención. individuos aislados en los pastizales que se desarrollan sobre cordones desmontados. Por otra parte, la regeneración es abundante en plantaciones forestales de especies exóticas sobre los cordones (*Pinus sp.*, *Eucalyptus sp.* y *Acacia sp.*) así como en banquinas, alambrados sobre pastizales y canteras abandonadas. En estas situaciones los renovales no sólo son más abundantes que en el bosque nativo sino que presentan crecimientos mayores. Los sitios donde se observa regeneración presentan disponibilidad de semillas, baja ocupación del suelo (menor biomasa de raíces arbóreas y herbáceas) y mayor disponibilidad de agua durante el verano. La ocupación del sitio por la vegetación preexistente reduce las probabilidades de colonización por nuevos individuos (Tilman, 1985; Randall *et al.*, 1989; [Mc Connaughay y Bazzaz](#), 1991; [van der Valk](#), 1992; [Tilman](#), 1993) y esto puede deberse a la reducción de los recursos disponibles como el agua. La disponibilidad hídrica condiciona el crecimiento y las probabilidades de supervivencia de las plántulas ([Raynal y Bazzaz](#), 1973; [Kramer](#), 1974; [Streng *et al.*](#), 1989; [Lauenroth *et al.*](#), 1994) y su utilización puede ser más intensiva por parte de las gramíneas que por otros tipos biológicos ([Bazzaz](#), 1979; [Puigdefavregas](#), 1991).

Las aves constituyen un importante agente de

dispersión de semillas hacia los sitios que *C. tala* coloniza. Las plantaciones y los alambrados presentan mayor densidad de semillas en el suelo que las áreas de pastizal debido a que la disponibilidad de sitios utilizados por las aves para posarse (perchas) afecta su frecuencia de visita ([Mc Donnell y Styles](#), 1983). En las canteras, la regeneración se observa principalmente a pocos metros de distancia del bosque remanente indicando que la caída directa de frutos de los mismos podría ser la principal vía de llegada.



Figura. 12. Rebrote de cepa en *Celtis tala*.

El suelo removido en los sitios modificados por actividades humanas representa un factor muy importante en la regeneración de *C. tala*. La remoción del suelo favorece el desarrollo de raíces en plántulas de diferentes especies arbóreas al aumentar la aireación y la permeabilidad y la disminución de la densidad aparente del suelo ([Beatty](#), 1984; [Schaetzl *et al.*](#), 1989). Los alambrados están generalmente asociados a montículos de suelo ya que se encuentran generalmente junto a canales, caminos y otros sitios afectados por actividades humanas. En los montículos de suelo removido la biomasa de herbáceas es mucho menor que en los pastizales no

disturbados. En las canteras, los renovales se establecen sobre acúmulos de tierra removida con muy baja biomasa de herbáceas. En las plantaciones la biomasa de raíces arbóreas es mucho menor que en el bosque nativo y la biomasa de herbáceas es menor que en los pastizales. En todos estos sitios existe menor ocupación del suelo por herbáceas o raíces arbóreas (Fig. 14) y esto determina una mayor disponibilidad de agua durante el verano facilitándose el establecimiento de las plántulas.



Figura 13. Renovales de *Celtis tala* en el borde de los cordones.

Interacción entre las limitantes de la regeneración

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. Durante la estación de crecimiento los momentos de déficit hídrico alternan con otros de disponibilidad de agua. Las plantas que presenten mayor crecimiento, cuando exista 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

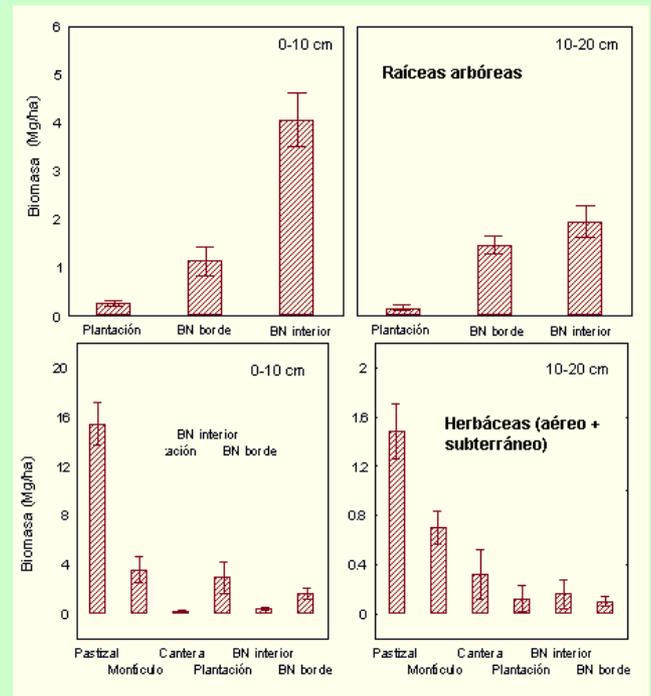


Figura 14. Biomasa de raíces arbóreas y de herbáceas (aéreo + subterráneo) en sitios modificados por actividades humanas y en el bosque nativo (borde e interior). Los pastizales corresponden a cordones de conchilla desmontados. Se indica la media \pm error estándar.

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.

Los pastizales y el bosque nativo representan los sitios con mayores limitaciones para la regeneración por la alta ocupación del suelo (Fig. 15). 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 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 en el suelo, la regeneración es claramente estimulada por el aumento en la disponibilidad

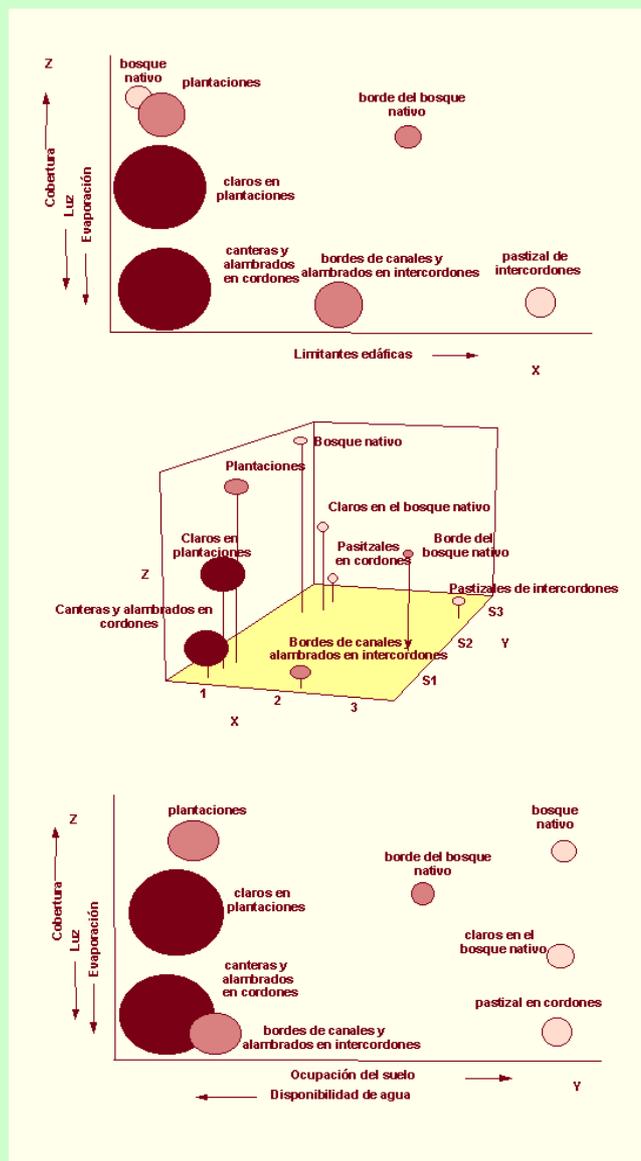


Figura. 15. Modelo gráfico conceptual de la interacción de factores limitantes de la regeneración de *C. tala*. Círculos pequeños y claros: la regeneración no supera el estado de plántula, círculos medianos: la regeneración alcanza el establecimiento de renovales pero existen severas limitantes al crecimiento por baja disponibilidad de luz o malas condiciones edáficas, círculos grandes y oscuros: buenas condiciones para el establecimiento y crecimiento.

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. El anegamiento reduce el desarrollo de las especies arbóreas (Pereira y Kozlowsky, 1977; Tang y Kozlowsky, 1982; Kozlowsky, 1982; Nambiar y Sands, 1992, 1993) ya que produce mortalidad de raíces por anoxia que sobreviene rápidamente en los suelos finos debido a la escasa aireación. 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 puede reducir colonización por parte de leñosas (Parodi, 1942; Morello, 1970; Facelli y León, 1986; De Steven, 1991). 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. 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. 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 permite disponer de semillas que podrían tener éxito si la heterogeneidad espacial y temporal determinan la existencia de un sitio favorable en un

momento determinado.

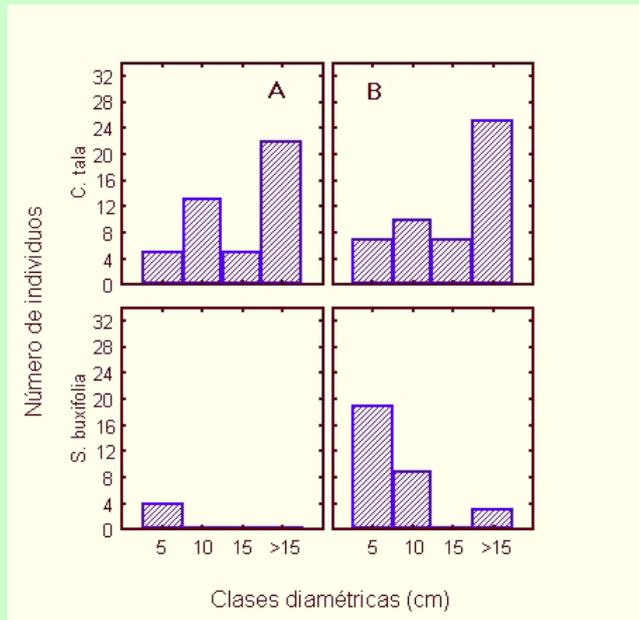


Figura 16. Distribución diamétrica de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* en dos bosques (A y B) alejados de la costa del Río de la Plata y dominados por *Celtis tala*.

Cambios estructurales en el tiempo y el espacio

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 y *S. buxifolia* tiende a ser más abundante en los cordones más cercanos. Esa distribución podría reflejar diferencias en los requerimientos ambientales de las especies que determinan su segregación a lo largo de un gradiente ambiental. Ambas especies podrían coexistir ocupando los sitios ambientalmente más favorables para cada una de ellas, estableciendo 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). 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 posiblemente no para *S. buxifolia*. Existen trabajos que indican diferencias en la distribución de estas especies respecto de un gradiente topográfico en bosques

ribereños de la Isla Martín García y del río Uruguay (Arturi y Juárez, 1997). *C. tala* ocupa sólo las situaciones más altas, con menor probabilidad de inundación y *S. buxifolia* se encuentra a lo largo de todo el gradiente aún en los sitios más bajos, con mayor frecuencia de inundación. Además *S. buxifolia* 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).



Figura 17. Bosque alejado de la costa del Río de la Plata dominado por *Celtis tala* con regeneración de *Scutia buxifolia*.

Desde otra perspectiva podría plantearse que las variaciones en la composición se deben a la existencia de relaciones interespecíficas. Este tipo de relaciones pueden conducir al reemplazo de especies (Connell y Slatyer, 1977) o permitir la coexistencia mediante reemplazo recíproco (Wood, 1979). Connell 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 especies propias de las etapas tardías de la sucesión (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 a la sombra que las pioneras (Whitmore, 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.

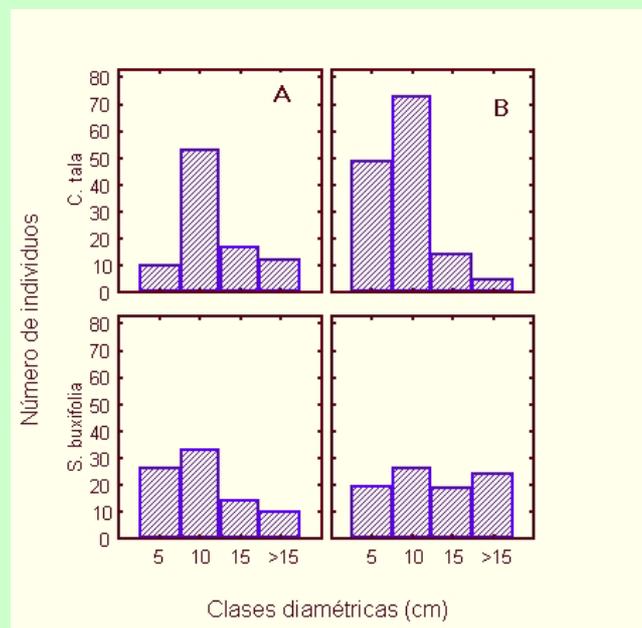


Figura 18. Distribución diamétrica de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* en dos bosques (A y B) alejados de la costa del Río de la Plata y dominados por *Scutia buxifolia*.

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*, y se ubican 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 (Figs. 16 y 17). El efecto de la regeneración de estas especies sobre la estructura del bosque resulta muy diferente. A pesar de la tendencia de los renovales de *C. tala*, 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 *C. tala* bajo *S. buxifolia* representa un mecanismo de interacción entre especies sin consecuencias apreciables para la estructura de la comunidad.

La regeneración de *S. buxifolia* sobre los cordones dominados por *C. tala* refleja una marcada diferencia entre estas especies. En esos sitios la regeneración de *C. tala* es inhibida por la cobertura del dosel y la alta biomasa subterránea pero no ocurre lo mismo con *S. buxifolia*. Esto podría determinar una tendencia de cambio hacia la dominancia de *S. buxifolia*. El aumento de la abundancia de *S. buxifolia* podría estar vinculado a la extracción de madera de *C. tala*. La eliminación de los ejemplares de *C. tala* de mayor diámetro permitiría el desarrollo de los individuos más pequeños de *S. buxifolia* e incluso aumentar el establecimiento de nuevos individuos (Fig. 18). Ese proceso favorecería la existencia de algunos bosques con dominancia de *S. buxifolia* alejados del río. Estos sitios presentan alta densidad de troncos de *C. tala* menores de 10 cm de DAP originados por rebrote de los individuos cortados. Las características de especie tolerante de *S. buxifolia* le permiten colonizar los bosques dominados por *C. tala*, y su establecimiento como especie dominante o codominante, podría verse facilitado por la existencia de factores que reducen 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*.

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 de modo que intentaremos 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 lo hallado para *C. tala* 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.

El horizonte arcilloso (B2t) de los suelos pampeanos constituye una limitante al drenaje y favorece el anegamiento durante lluvias intensas. 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 el establecimiento y el desarrollo de las especies arbóreas como ocurre en los intercordones. En síntesis, la ocurrencia alternada de períodos secos y húmedos, las limitaciones al drenaje y relieve plano serían las causas de la amplia predominancia de los pastizales en la Pampa. La existencia de bosques en los cordones de conchilla y otras situaciones que difieren de las características zonales de suelo y relieve concuerdan con esa regla general. La heterogeneidad espacial y temporal podría determinar la ocurrencia de condiciones favorables para el

establecimiento de especies arbóreas. Los procesos de dispersión podrían haber jugado un papel importante en la historia de la colonización de sitios escasos, esparcidos en una amplia región, donde existen condiciones adversas recurrentes. Existen dos sitios importantes en la Región Pampeana que presentan condiciones edáficas y de relieve contrastantes con las zonales. Estos son los sistemas serranos de Ventania y Tandilia, donde debido a las características del suelo y a las pendientes, no ocurren períodos de anegamiento. En consecuencia, podrían constituir ambientes más adecuados que el resto de la pampa para el desarrollo de especies arbóreas tal como ocurre con los cordones de conchilla. En concordancia con esas características, en ambos sitios ocurren actualmente procesos de colonización espontánea por parte de especies arbóreas exóticas. Podría esperarse en los sistemas serranos bonaerenses la presencia de bosques, tal vez conformados por especies de *Prosopis* como los caldenares. Sin embargo, la representación de las especies arbóreas en las comunidades nativas de esos sitios es casi nula. Teniendo en cuenta que los caldenares se desarrollaron en condiciones de similar latitud pero bajo un clima más continental y más seco, no parece probable que en las áreas pedemontanas de Ventania y Tandilia, hayan existido limitantes climáticas para el establecimiento de bosques. La ausencia de bosques en esas sierras podría estar al menos parcialmente relacionada con un fenómeno de barrera biogeográfica. Es posible que ambos sistemas serranos hayan permanecido aislados por los pastizales pampeanos que habrían evitado la colonización por parte de especies arbóreas.

Aspectos funcionales del bosque

Fenología

Los procesos de formación de hojas flores y frutos presentan en general una distribución temporal acorde con cambios estacionales de las condiciones ambientales. En climas templados los procesos metabólicos suelen ajustarse a la duración del fotoperíodo

de modo que la formación de hojas ocurre a comienzos de la época favorable al crecimiento. En climas con fuerte estación seca o inviernos rigurosos se ven favorecidas las especies caducifolias que pierden sus hojas en los momentos de menor disponibilidad hídrica o temperaturas muy bajas (Chabot y Hicks, 1982). El ajuste de la fenología a las condiciones climáticas locales resulta en general en una distribución más eficiente de la energía invertida por las plantas. Otros factores diferentes de los climáticos pueden actuar como presión de selección sobre los ritmos fenológicos como la incidencia de los consumidores de hojas o la disponibilidad de polinizadores y dispersores de semillas. Algunos trabajos sugirieron que la competencia por los polinizadores podría favorecer la coexistencia de especies cuyos períodos de floración se encuentren desfasados (Feisinger, 1987; Smith Ramírez y Armesto, 1994). Algo semejante se indicó para los procesos de fructificación en especies dispersadas por aves (Snowe, 1965; Howe y Smallwood, 1982). El ajuste entre la fenología de una especie y el clima así como el desfase de la floración y la fructificación entre especies, sólo pueden entenderse como resultado de un proceso adaptativo si hubo tiempo suficiente para la ocurrencia de procesos de selección. Esto hace poco probable que el comportamiento fenológico sea el resultado de esos procesos cuando se trata de especies en áreas marginales de su distribución y asociaciones recientes de especies.

En los talares de Magdalena se estudió la fenología de las 6 especies arbóreas más frecuentes (Murriello *et al.*, 1993). Los momentos más favorables para el crecimiento son la primavera, el verano y el otoño. Existen cuatro especies arbóreas con follaje persistente (*J. rhombifolia*, *S. buxifolia*, *S. longifolius* y *S. australis*) y dos son caducifolias (*C. tala* y *P.dioica*). La foliación es principalmente primaveral con una marcada estacionalidad en las especies caducifolias y mayor variabilidad en las perennifolias. Estas últimas estarían en condiciones de aprovechar momentos de temperatura y disponibilidad hídrica apropiados que pueden ocurrir en cualquier momento del año debido a que, en promedio, no existen inviernos rigurosos ni sequías prolongadas en verano.

A fines de la primavera coincide la floración de cinco especies (*C. tala*, *P. dioica*, *S. longifolius*, *S. buxifolia* y *S. australis*), mientras que *J. rhombifolia* es la única especie de floración exclusivamente invernal.

La fructificación se presenta durante gran parte del año considerando a las seis especies en conjunto. Fines del invierno y principios del verano constituyen los períodos de mayor depresión para esta fenofase.

La floración muestra una coincidencia temporal con la producción foliar en *C. tala*, *P. dioica* y *S. buxifolia* y un desfase en *J. rhombifolia*. La producción de frutos maduros presenta una exclusión temporal en *C. tala*, *P.dioica* y *S. buxifolia* respecto de la foliación y una coincidencia en *J. rhombifolia*. Las especies caducifolias renuevan anualmente todo su follaje y tienden a desfasar procesos de alto costo energético como son la formación de hojas y frutos. Algunas perennifolias renuevan más lentamente su follaje y no presentan un desfase de esos procesos (*S. buxifolia* y *J. rhombifolia*). En dos años consecutivos de registros fenológicos se observó una correlación negativa entre la duración de la expansión foliar y la de los órganos reproductivos en *S. longifolius*. Esta especie, si bien es perennifolia, presenta una alta tasa de renovación del follaje y la formación de hojas y frutos parecen concentrarse en años diferentes. La regulación de las inversiones energéticas a nivel del organismo y su ajuste a las condiciones ambientales podrían constituir los principales condicionantes del comportamiento fenológico de las especies estudiadas.

Biomasa y crecimiento

La determinación de la biomasa y el crecimiento de los bosques permite conocer valores de acumulación de carbono y nutrientes así como sus tasas de incremento. Estos datos son aplicables al manejo, brindan información sobre la tasa de recuperación después de un disturbio y permiten determinar la importancia de los bosques como sumideros de carbono. Este punto presenta un interés creciente debido a su relación con los fenómenos de cambio climático global.

En los talaes la biomasa se determinó mediante la utilización de funciones que permiten predecir el peso de un individuo en función de su diámetro. Las funciones se construyeron mediante la medición, el apeo y el pesado de individuos de *C. tala* y *S. buxifolia*. Mediante estas funciones se calculó la biomasa para bosques con distintas proporciones *C. tala* y *S. buxifolia* así como la distribución por clases de tamaños.

El crecimiento se estimó mediante el análisis de los anillos de crecimiento en muestras de barreno. Esta metodología sólo fue posible en *C. tala* ya que en *S. buxifolia* no se lograron diferenciar anillos de crecimiento anual. El crecimiento en diámetro puede variar entre 0,2 y 0,5 cm dependiendo de la edad de la planta y otros factores. Estos incrementos dimétricos se utilizaron para determinar tasas de aumento de la biomasa del bosque de *C. tala* que fue de $8,2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Considerando solamente la especie *C. tala* en bosques con dominancia de *S. buxifolia* y codominancia de ambas especies, el crecimiento fue de 3,1 y $2,1 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ respectivamente.

La determinación del crecimiento individual de los árboles y los factores que inciden en él son fundamentales para ordenar espacial y temporalmente la producción ([Assman, 1970](#)). Diversos trabajos establecieron que el crecimiento de un individuo disminuye cuando aumenta el número o el área basal de los individuos que lo rodean. Además, el efecto competitivo es mayor, o existe solamente, si el individuo cercano es de mayor diámetro o mayor altura. Esta relación competitiva puede llegar ser completamente asimétrica si un individuo ve fuertemente reducido su crecimiento (oprimido) cuando está sombreado por otro, mientras que el individuo que lo sombrea (dominante) no sufre ningún efecto (Bonan, 1988, [Biondi et al. , 1992](#); [Begon et al. , 1996](#); [Ung et al. , 1997](#)).

El patrón de distribución espacial puede afectar las relaciones de competencia, ya que de él dependen las relaciones de distancia entre los individuos. Para una misma densidad de árboles, el efecto de la competencia puede ser menor en una distribución regular que en una

distribución al azar o agregada (Bonan, 1988; [Begon et al., 1996](#)). Esto se debe a que en la distribución regular, la distancia promedio entre individuos, es mayor que en las restantes. Las relaciones competitivas y espaciales pueden incidir fuertemente sobre las distribuciones de tamaños en una población. La reducción del crecimiento por competencia puede conducir a una distribución asimétrica positiva, con alta proporción de individuos pequeños y baja proporción de individuos grandes (Weiner, 1985; Bonan, 1988). Estos efectos se consideran de gran importancia ecológica y evolutiva (Weiner, 1985; Bonan, 1988) y su comprensión puede resultar muy útil para el manejo a nivel de rodal. Es muy probable que las tasas de incremento en diámetro y biomasa de los talaes puedan homogeneizarse y quizás incrementarse si se desarrollan técnicas silviculturales basadas en el efecto de la competencia y el arreglo espacial sobre el crecimiento y la distribución de tamaños. Debido a la extracción de madera de *C. tala* para leña en el pasado, la distribución espacial de tallos es fuertemente agrupada como consecuencia del proceso de rebrote de las cepas ([Horlent y Arturi datos no publicados](#)). La competencia reduce el crecimiento de *C. tala* ([Horlent et al. \(2003\)](#) y en consecuencia el crecimiento podría aumentarse mediante modificaciones de la estructura. Ensayos de raleo llevados a cabo en los talaes indicaron que el incremento diamétrico de un árbol promedio puede variar de aproximadamente $0,13 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ a aproximadamente $0,50 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ ([Arturi et al. datos no publicados](#)).

Caída y masa de hojarasca

La caída de órganos caducos como hojas, ramas finas, flores y frutos, representa una vía de retorno de carbono y nutrientes al suelo y la atmósfera (CO_2). El estudio de estos procesos requiere conocer cuánto cae anualmente, cuánto se acumula en el suelo y cuánto se descompone. Por otra parte, los valores de caída se utilizan como una estimación de la productividad total en bosques maduros en los que la biomasa se considera constante. Eso se debe a que en individuos viejos el crecimiento se reduce

y, en el conjunto del bosque, el incremento de biomasa es compensado por la mortalidad. Este supuesto puede ser aproximadamente aceptable en superficies suficientes como para que esa compensación ocurra. Bajo ese supuesto todos los tejidos producidos por los árboles pasan a formar parte de la caída y ésta, una estimación de la productividad. Estos valores se han utilizado para comparar la productividad en distintos bosques del mundo. Algunos trabajos señalaron la existencia de una relación entre los valores de caída de hojarasca y las condiciones climáticas (temperatura y la precipitación) bajo las que se desarrolla el bosque. Existen otros factores que influyen sobre la producción como la naturaleza del suelo, el grado de madurez del sistema y las características biológicas de las especies que lo componen (Holdridge, 1978; [Brown y Lugo](#), 1991).

La caída de hojarasca fina (hojas, ramas menores de 1cm de diámetro y órganos reproductivos) en un bosque con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia* es de $6,1 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Los compartimientos que más aportan al total son las hojas y las ramas con un 59 % y 20 % respectivamente. Las estructuras reproductivas (flores + frutos) representan el 7-8 % del total.

Los máximos de caída total ocurren durante la primavera y el otoño. Dichos máximos coinciden con la caída de hojas de *C. tala*, principalmente otoñal, y *S. buxifolia*, principalmente primaveral, y también de leño (ramas y corteza), primaveral y otoñal.

La caída y masa de mantillo resultaron inferiores a los valores hallados para un bosque aluvial en el Río de La Plata ubicado a unos 60 km al NO del sitio estudiado ([Dascanio et al.](#), 1994). Estas diferencias pueden relacionarse con el suministro adicional de agua con que cuentan los bosques aluviales. El cociente caída/masa (kl) es una estimación de la tasa de renovación de la hojarasca en el mantillo. Si la caída es grande y la masa es pequeña indica que el material caído se descompone rápidamente y existe poca acumulación. El valor hallado en los talares es semejante al de otros bosques templados con similares valores de caída ([Proctor et al.](#), 1983) pero es inferior al de bosques tropicales aún en aquellos con valores cercanos de

caída debido a la mayor descomposición en estos últimos.

Un modelo de [Brown y Lugo](#) (1982) utiliza la relación precipitación/temperatura, en valores medios anuales, como variable predictora de la caída de hojarasca para bosques tropicales y subtropicales. En base a dicho modelo se calcula para el área estudiada un valor de $9,2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. El valor observado, si bien es inferior al predicho, se encuentra dentro del rango de variación de los sitios indicados por dichos autores. El modelo de [Gómez y Gallopín](#) (1991) utiliza la evapotranspiración real y predice un valor más cercano al hallado en los talares ($8,01 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). En ambos casos el valor hallado para los talares resulta inferior al esperado a partir de las condiciones climáticas. Esta desviación puede tener múltiples causas debido a que los valores de caída no sólo dependen de las condiciones climáticas. También influyen las características estructurales del bosque, el estado sucesional y las condiciones edáficas ([Lugo y Brown](#), 1992), además de aspectos metodológicos como las variaciones de tamaño del material leñoso incluido en los estudios. De entre esas posibles causas puede resaltarse la referida a las condiciones del suelo que en el caso de los talares podrían limitar la disponibilidad de agua debido a la permeabilidad del sustrato de conchilla.

Consumo foliar

El área foliar consumida por insectos representa entre el 5% y el 30 % de la producción anual en distintos tipos de bosques del mundo ([Mattson y Addy](#), 1975; [Coley et al.](#), 1985; [Schowalter et al.](#), 1986) y entre el 6% y el 12% en bosques templados de latifoliadas en Estados Unidos ([Bray](#), 1964; [Reichle et al.](#), 1973; [Dudt y Shure](#), 1994) y de Australia ([Lowman](#), 1992). Las características físicas y químicas de las hojas se han utilizado para explicar las diferencias de consumo foliar entre especies ([Feeny](#), 1970; [Chapin](#), 1980; [Coley](#), 1980; 1983; [Coley et al.](#), 1985). Las hojas de sol y sombra de las especies arbóreas pueden diferir en su dureza y contenido de agua ([Dudt y Shure](#), 1994) y estas características podrían determinar diferentes tasas de consumo.

Diversos trabajos han propuesto que las especies de lento crecimiento, o reducida tasa de renovación, presentan una mayor inversión en defensas antiherbívoros. Esta relación se vincula en algunos casos con la mayor probabilidad de encuentro por parte de los consumidores que presentan las hojas más longevas (Coley, 1980; Chabot y Hicks, 1982; Chew y Courtney, 1990). En otros casos se ha explicado como una mayor tendencia a la conservación de recursos propia de las especies de bajo crecimiento (Chapin, 1980; Coley, 1983; Coley *et al.*, 1985).

Las especies estudiadas en los talares presentan diferencias en sus características físicas así como en su fenología. *C. tala* es caducifolia mientras que *S. buxifolia*, *J. Rhombifolia* y *S. longifolius* presentan hojas persistentes de diferentes tasas de renovación (Murriello *et al.*, 1993).

La mayor parte de las diferencias de consumo entre especies y entre hojas de sol y sombra coinciden con lo esperado a partir de la dureza y el contenido de agua (Arturi *et al.* en prensa). Las hojas de sol son más duras y presentan menor contenido de agua y menor consumo que las de sombra. Estas características se presentan según lo esperado a partir de la tasa de renovación del follaje. Las especies con menor tasa de renovación (*J. rhombifolia* y *S. buxifolia*) presentan hojas más duras, menor contenido de agua y menor consumo que la especie caducifolia. Sin embargo, los bajos valores de área perdida encontrados en las especies dominantes, sugieren que el consumo foliar podría tener una baja incidencia sobre la dinámica poblacional de todas las especies estudiadas. Algunos autores señalaron que la pérdida de área foliar podría reducir las reservas disponibles por la planta para la formación de órganos reproductivos (Caviness y Thomas, 1980; Coley *et al.*, 1985) de modo que la folivoría podría constituir un factor de selección importante. Sin embargo la especie más consumida en los talares (*C. tala*) no sólo es una de las más abundantes sino la que presenta mayor producción de frutos por unidad de superficie (Arturi *et al.*, 1996).

Manejo y conservación de los talares

El manejo de los bosques naturales en la Argentina se encuentra en sus primeras etapas de desarrollo y aún existe una importante carencia de información sobre la respuesta de los rodales a distintos tratamientos silviculturales y las variaciones funcionales asociadas. Los talares de Magdalena en la actualidad no representan un recurso económico importante y muchas veces el bosque es considerado un impedimento para el desarrollo de otras actividades. Los bosques son cortados con la finalidad de comercializar la madera como leña, abrir áreas de pastoreo, implantar bosques exóticos o extraer conchilla. La conservación de los bosques no se encuentra garantizada por la declaración del área como Reserva de Biosfera ya que no existe una regulación de las actividades económicas que en ella se desarrollan. En ese contexto la conservación de los talares sólo parece posible si su manejo se integra a las actividades productivas, ya que tenderán a ser reemplazados si no representan una fuente de recursos.

Silvicultura

La determinación de los tratamientos silviculturales a aplicar depende del tipo de producto que se desea obtener y de la respuesta del bosque a los mismos. Cuando se extraen individuos se incrementa el crecimiento de los remanentes debido a la reducción de la competencia. Si embargo la reacción de los individuos que quedan depende además de otros factores como su tamaño, su tasa de crecimiento anterior, su posición sociológica, etc. El crecimiento del bosque después de la aplicación de una corta va a depender de qué individuos se extrajeron, qué individuos quedaron y cuáles son sus relaciones de competencia. Este tipo de información está siendo actualmente analizada a través de ensayos cuyos resultados so aún parciales. El planteo silvicultural que se presenta aquí es sólo una aproximación al problema sobre la base de las estructuras analizadas y los valores de crecimiento observados hasta el momento.

Teniendo en cuenta las características

estructurales y demográficas de los talares resulta factible la aplicación de un Sistema Silvicultural de Monte bajo de Selección (Hawley y Smith, 1982). Con este tratamiento se extrae entre el 20 % y 40 % de los tallos. Para la corta se seleccionan los tallos mayores dejando una mayor proporción de ramas de menores diámetros. La cantidad, tamaño y ubicación de los individuos a extraer debería realizarse de tal manera que se maximice el crecimiento de los individuos remanentes. El tiempo necesario para volver a intervenir un rodal dado (ciclo de corta) puede determinarse en función del "tiempo de paso" que es lo que tarda un individuo en pasar a una clase diamétrica superior. Si se consideran clases de 5 cm, el tiempo de paso en los talares es de aproximadamente 15-20 años y resulta razonable establecer este tiempo como ciclo de corta. En este sistema se interviene un rodal diferente cada año, volviendo al primero 15-20 años después. Se mantiene una cobertura permanente de rodales con distintos grados de recuperación y se obtiene, desde el primer ciclo de corta (15 primeros años), un rendimiento de madera aproximadamente constante.

Además de definir la duración del ciclo de corta es necesario establecer qué proporción de la biomasa puede extraerse de cada rodal para que pueda volver a ser intervenido al cabo del ciclo. Una posibilidad conservativa sería utilizar una tasa de extracción anual equivalente al incremento medio anual de la masa. En el caso de los bosques con dominancia de *C. tala*, el incremento medio anual fue estimado en $8 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. La superficie que se interviene cada año es igual a la superficie total bajo manejo dividido por la duración del ciclo (20 años) y la cantidad de madera que se extrae es igual a 8 Mg



Figura. 19. Renovales de *Celtis tala* entre 50 cm y 2 m de altura en una plantación de pinos.

multiplicado por la superficie total bajo manejo. De esta forma se extrae, anualmente, una cantidad de madera equivalente a la producción de toda el área pero concentrada en una superficie menor. En caso particular la tasa de remoción representa aproximadamente el 60 % de la biomasa del rodal intervenido. Al cabo del ciclo, la biomasa removida del primer rodal, se encontraría recuperada a su valor original. Con esta extracción se puede obtener un rendimiento económico y homogeneizar las condiciones de crecimiento de los rodales intervenidos de manera que su capacidad productiva mejoraría con el manejo. Según resultados preliminares de los ensayos de raleo, la duración del ciclo podría reducirse a 8 - 13 años debido al aumento del crecimiento diamétrico por reducción de la competencia (Arturi, datos no publicados). El rendimiento económico del manejo planteado depende del tipo de producto obtenido y éste depende de las características físico-mecánicas de la madera, del valor agregado por su manufactura y de las restricciones impuestas por el mercado. Dependiendo de todas esas variables el rendimiento económico puede presentar variaciones apreciables.

Otra variable importante a determinar es el número de ciclos que puede repetirse el manejo del rebrote en un mismo rodal sin que pierda su potencialidad productiva. Es necesario analizar las alternativas de renovación de los individuos ya sea por regeneración natural o por plantación.

Renovación del bosque y restauración de áreas degradadas

La renovación del bosque en el manejo propuesto para los talares, 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. El reclutamiento de nuevos individuos puede producirse mediante la reducción de la cobertura del dosel y la remoción del suelo (Arturi, 1997). Sería posible aplicar esa técnica al manejo de los bosques mediante la

abertura de claros en combinación con labores del suelo. Esas técnicas requieren una adaptación a problemas prácticos de manera que resulten económicos y 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 del 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 último caso también sería posible recurrir a las plantaciones con especies exóticas dado que *C. tala* regenera exitosamente en ellas (Fig. 19). La regeneración de especies nativas en plantaciones de exóticas fue observada en otros bosques del mundo donde se sugiere su utilización como técnica de restauración (Lugo, 1997; Parrotta, 1997).

La extracción de material calcáreo constituye actualmente una de las actividades más conflictivas 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 en esos sitios está restringida a la periferia, sobre los acúmulos de material superficial. La excavación queda con un desnivel de aproximadamente 5 m respecto de la superficie y en ella se acumula agua durante los períodos húmedos. 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 (Fig. 20), deberían adecuarse las actividades para facilitar la restauración del bosque alrededor 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 cercanías como fuente de semillas.



Figura. 20. Regeneración de *Celtis tala* en la periferia de una cantera de extracción de calcáreo.

El manejo de los talares y la biodiversidad

La estructura actual de los talares es el resultado de modificaciones por actividades humanas que afectaron a la mayor parte del área. Actualmente la superficie de bosques no intervenidos es extremadamente reducida. Tales cambios en la estructura de los bosques y del paisaje pueden haber afectado la biodiversidad del área como también podrían afectarla las intervenciones realizadas en el marco de un manejo planificado. La distribución del bosque en parches de diferente tamaño es una característica natural del paisaje y pudo haber condicionado la colonización y establecimiento de poblaciones animales y vegetales. La heterogeneidad espacial del paisaje depende de la variedad de ambientes presentes, de la superficie ocupada por cada uno, cómo se distribuyen en el espacio y qué forma tienen (Li y Reynolds, 1994). A su vez, estos patrones afectan procesos como dispersión de plantas y desplazamiento de animales incidiendo en la estabilidad de las poblaciones (Turner, 1989; Gardner y O'Neill, 1991; Dale *et al.*, 1994). La incidencia del manejo sobre las poblaciones animales y vegetales de los talares dependerá del grado en que la estructura de los parches de bosque y la heterogeneidad del paisaje se vean afectadas y de la susceptibilidad de las especies involucradas. Dada la complejidad de la distribución espacial y de tamaños de los parches de bosque, no resulta sencillo especular sobre los efectos del manejo sobre la diversidad animal y vegetal. Dos trabajos realizados con aves en los talares mostraron que la

composición de la avifauna cambia en respuesta a los cambios de estructura de los bosques y del paisaje. [Cueto y López de Casenave](#) (2000) mostraron que en un parche de bosque intervenido para la extracción de leña la composición difiere con respecto a la de un parche de bosque no intervenido. [Horlent et al.](#) (2003) encontraron que la diversidad de aves no cambia con la superficie de bosque disponible pero sí lo hace la composición. Dichos autores establecieron que en los talares existen especies de aves características de los bosques densos y otras de bosques abiertos donde se combinan la cobertura arbórea y la de pastizales. Sobre la base de estos hallazgos [Stupino et al.](#) (2003) evaluaron áreas prioritarias de conservación de los talares a partir de un análisis de la estructura del paisaje. Las áreas más apropiadas incluyen parches de diferentes ambientes para maximizar el número de especies protegidas.

Conclusiones

La conservación de los talares enfrenta problemas que son comunes a todas las áreas naturales y que derivan de la creciente necesidad de utilizar los recursos. Algunas actividades económicas implican un alto grado de transformación como ocurre en muchas regiones del país donde grandes superficies de bosques fueron convertidos a monocultivos. Una forma de evitar esas transformaciones es desarrollar estrategias de uso de los sistemas naturales que sean rentables y eviten su reemplazo.

En los talares, la actividad ganadera podría ser integrada con el aprovechamiento de los bosques a través del manejo de sistemas silvopastoriles. En ese esquema el bosque podría complementar y beneficiar a la actividad ganadera. Complementarla, porque se podrían obtener productos madereros que constituyan una fuente extra de ingresos. Mejorarla, porque bajo la cobertura arbórea pueden desarrollarse especies herbáceas de alto valor forrajero cuya disponibilidad es alta en épocas invernales, cuando los pastizales se encuentran en valores muy bajos de biomasa ([Pérez et al.](#) datos no publicados). Además, el bosque constituye un refugio para el ganado contra temperaturas bajas en invierno y altas en verano con lo que

podría disminuir la tasa demortalidad de terneros y el rendimiento en carne.

Tanto la utilización de los talares como fuente de madera, como el manejo de la cobertura arbórea en la producción forrajera, requieren información que aún no está disponible. En primer lugar es necesario definir qué tipo de productos pueden obtenerse o elaborarse con la madera de tala, cómo varía el crecimiento de los individuos remanentes cuando el bosque es intervenido silviculturalmente, qué individuos deben extraerse para que la estructura mejore en términos comerciales, cuál es la densidad que debe tener el bosque para optimizar la producción de madera y de forraje, cómo se combina toda esa información para ordenar la producción espacial y temporalmente. La respuesta a esas preguntas tiene que ver con temas tan diferentes como tecnología de la madera, comercialización, crecimiento a nivel individual y del rodal, silvicultura, composición y productividad del estrato herbáceo y administración.

El manejo forestal y su integración a las actividades productivas actuales podría constituir una alternativa a la tendencia actual de reducción progresiva de la superficie de bosque. Esa propuesta permitiría diversificar la producción, mejorar la calidad del recurso forestal y contribuir a la conservación del paisaje y de la biodiversidad.

Agradecimientos

Este trabajo contó con el financiamiento de la Universidad Nacional de La Plata, la International Foundation for Science y la Comisión de Investigaciones Científicas del Provincia de Buenos Aires. Deseamos agradecer la colaboración de las personas que facilitaron nuestras tareas de campo en especial a Rosalía y Douglas Ernshaw y a Carlos Louzan. A María Luisa Shaw de Piqué y la Fundación Elsa Shaw de Pearson por el valioso apoyo a nuestros trabajos de investigación. A todos los estudiantes de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales y de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo que colaboraron con este trabajo.

Bibliografía

- ARSEN, L.W., 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutive theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist* 122: 707-731.
- ARTURI, M.F., 1997a. Regeneración de *Celtis tala Gill* ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
- ARTURI, M.F., 1997b. Regeneración de *Celtis tala Gill* ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires en relación al pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea. *Ecología Austral* 7: 3-12.
- ARTURI, 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. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 101: 151-158.
- ARTURI, M., A. RELVA, Y A. BROWN. 1999. Consumo foliar en las especies arbóreas de los Talaes del Este de la Provincia de Buenos Aires. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 63-71.
- ARTURI M.F. Y M.C. JUÁREZ. 1997. Composición de las comunidades arbóreas de la Isla Martín García en relación a un gradiente ambiental. *Ecología Austral* 7: 65-72.
- ASSMANN, E., 1970. Principles of forest yield study, studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. Pergamon Press Ltd.: 506 p.
- AUGSPURGER, C. K., 1984. Seedling survival of tropical trees species. Interactions of dispersal distances. Light-Gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712
- BARBAGALLO, F.J., 1983. Las áreas anegables de la Pampa Deprimida. En Fuschini Mejía, M.C. (De.) Hidrología de las grandes llanuras. Actas del coloquio de Olavarría. UNESCO, Argentina.
- BAZZAZ, F.A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- BEATTY, S. W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419.
- 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 R.J., 1964. Primary consumption in three forest canopies. *Ecology* 65: 165-167.
- 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.
- 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. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 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.
- CATES, R.G. Y G.H. ORIANIS .1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- CAVALLOTTO, J.L. , 1995. Evolución geomorfológica de la costa del Río de la Plata. Tesis doctoral, Fac. Cs. Nat. y Museo. UNLP.
- CAVINESS, C.E. Y J.D. THOMAS., 1980. Yield reduction from defoliation of irrigated and non irrigated soybeans. *Agronomy Journal* 72: 977-980.
- COLEY, P.D., 1980. Effect of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284:545-546.
- COLEY, P.D.; J.P. BRYANT Y F.S. CHAPIN.1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

- COLEY, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- CONNELL, J.H. Y R.O. SLATYER., 1979. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- CUETO, V.R. y J. LÓPEZ DE CASENAVE. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112:395-402.
- CHABOT Y HICKS .1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- CHAPIN III, F.S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CHEW, F.S. Y S.P. COURTNEY .1991. Plant apparency and evolutionary escape from herbivory. *American Naturalist* 138: 729-750.
- DALE, V.H., S.M. PEARSON, H. OFFERMAN Y R.V. O'NEILL., 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the Central Amazone. *Conservation Biology* 8: 1027-1036.
- 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. *Revista del Museo de La Plata (N.S.), Botánica* 14:, 191-206.
- DASCANIO, L.M., M.D. BARRERA Y J.L. FRANGLI., 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 sucesio: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- DIRZO, R., 1985. Metabolitos secundarios en las plantas: ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia* 36: 137-145.
- DOMINGO, F., J. PUIGDEFVREGAS; 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.
- DUDT, J.F. Y D.J. SHURE .1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75: 86-98.
- 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 exoerimental. *Phytocoenología* 14:263-274.
- FEENY, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- FEISINGER, P., 1987. Effects of plant species on each other: is community structure influenced. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 123-126.
- 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.
- GARDNER, R.H. Y R. V. O'NEILL., 1991. Pattern, process, and predictability: the use of neutral models for landscape analysis. En (M.G. TURNER ed.) *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer verlag, New York.
- GOYA, J.F.; L.G. PLACI; M.F. ARTURI Y A.D. BROWN., 1992. Distribución y características estructuralesde los talares 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.
- HORLENT M, M ARTURI, JM CELLINI, D PÉREZ CASAL Y J BUUS. 2003. Análisis de medidas repetidas mediante técnicas no paramétricas aplicado al

- crecimiento de *Celtis tala* en el NE de la Provincia de Buenos Aires. *Agriscientia*, 20: 79-84.
- HORLENT N., M. JUAREZ Y M. ARTURI. 2003. Composición de las comunidades de aves en relación con la estructura del paisaje en los talares de Buenos Aires. *Ecología Austral*, 13: 173-182.
- HURTADO, M. Y J.A. FERRER., 1988. Segundas Jornadas de suelos de la Región Pampeana. La Plata, 83 pp.
- KOCHMER, J.P. Y S.N. HANDEL., 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monograph* 56: 303-325.
- 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 La vegetación de la República Argentina. SEAGN-INTA Bs. As. 78pp.
- LI, H. Y J.F. REYNOLDS., 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* 75: 2446-2455.
- LOWMAN, M.D., 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. *Journal of Ecology* 80: 433-447.
- LUGO, A.E., 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 1-41.
- 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. *Biotropica* 18: 273-278.
- MATTSON, W.J. Y N.D. ADDY .1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science*, 190: 515-521.
- MC DONNELL, M.J. Y E.W. STILES., 1983. The structural complexity of oldfield vegetation 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. Scie.* 39: 756-775.
- MORELLO, J., 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras del Chaco Argentino. *IDIA* 237: 31-52.
- NAMBIAR, E. K. Y SANDS R., 1992. Effects of compaction and simulated root channels in the subsoil on root development, water uptake and growth of radiata pine. *Tree Physiol.* 10: 297-306.
- NAMBIAR, E. K. Y SANDS R., 1993. Competition for water and nutrients. *Can. J. For. Res.* 23:, 1955-1968.
- PARODI, L., 1940. Distribución geográfica de los talares 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. *Revista del Centro de Estudiantes de Agronomía* 30: 387-390.
- PARROTTA, J.A., 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agric. Ecosystems. Environ.* 41: 115-133.
- PEREIRA, J.S. Y T.T. KOZLOWSKY., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiol. Pln.* 41: 184-192.
- RAYNAL, D.J. Y F. A. BAZZAZ., 1973. Establishment of successional plant populations on forest and prairie soil. *Ecology* 54: 1335-1341
- REICHLE, D.E.; R.A. GOLDSTEIN, R.I. VAN HOOK Jr Y G. J. DODSON .1973. Analysis of insect consumption in a forest canopy. *Ecology* 54: 1077-1084.
- 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.
- SALA, J.M., 1975. Recursos hídricos. *Relatorio VI Cong. Geol. Arg.*
- SÁNCHEZ, R.O., J.A. FERRER, O.A. DUJMOVICH 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. JHONSON Y T.W. SMALL., 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* 79: 165-176.
- SCHOWALTER, T.D.; W.W. HARGROVE Y D.A. CROSSLEY. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology* 31: 177-196.
- SORK V.L., 1988. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- STRENG, D.R., J.S. GLITZTENSTEIN Y P.A. HARCUMBE, 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.
- THOMSON, J.D., 1980. Skewed flowering distribution and pollinator attraction. *Ecology* 61: 572-579.
- TILMAN, D., 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-853.
- TILMAN, D., 1993. Species richness of experimental productivity gradient: how important is colonization limitation. *Ecology* 74: 2179-2191.
- TUOMI, J. 1992. Toward an integration of plant defence theories. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 365-367.
- TURNER, M., 1989. Landscape ecology: effects of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 71-197.
- 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.
- WARNER, R.R. Y P.L. CHEESON., 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *America Naturalist* 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
- WITHMORE, 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.

**El Caldenar: dinámica de poblaciones de caldén y procesos de expansión de leñosas en
pastizales**

Pamela D. Lerner



Resumen

El presente capítulo tiene como objetivo contribuir al conocimiento de los bosques de caldén (*Prosopis caldenia* Burkart), describir los cambios ocurridos en la vegetación desde inicios del siglo XX y analizar el efecto de los disturbios en el aumento de las densidades de las poblaciones del caldén y los procesos de expansión de leñosas en pastizales. Se revisan diversos estudios que comprenden aspectos ecológicos de la especie, dinámica de las comunidades vegetales, el rol de la ganadería y los fuegos sobre la dispersión, la estructura y la dinámica temporal de las poblaciones de caldén.

La vegetación en el caldenar

Una perspectiva histórica

Los bosques de la región semiárida central de la Argentina dominados por caldén (*Prosopis caldenia* Burkart) (Burkart, 1939) se distribuyen por el centro y sur de San Luis, sudoeste de Córdoba, centro de La Pampa, sur de Buenos Aires, se los ha citado en el valle del Río Colorado y en formaciones arbustivas que por el Río Negro casi llegan hasta la costa atlántica al noreste de Río Negro (Lasalle, 1966; Anderson *et al.*, 1970; Cabrera y Willink, 1980; Cano *et al.*, 1980). De todos modos, sus límites son muy imprecisos, ya que forma extensos ecotonos con el Monte Occidental, algunos de sus componentes invaden comunidades diferentes, y su área original ha sido reducida como producto del desmonte y extensión de la frontera agrícola (Lewis y Collantes, 1973).

Resulta dificultoso generalizar una caracterización del caldenar debido a que sus propiedades florísticas, estructurales y funcionales se ven afectadas por múltiples disturbios, principalmente por el desmonte de vastas áreas, la alteración del régimen natural de fuegos, la introducción del ganado vacuno y la extracción forestal selectiva. Sin embargo, se cuenta con descripciones tempranas del área que ayudan a inferir las características del caldenar y su dinámica. Al inicio de las actividades agropecuarias, a comienzos de siglo XX el caldenar habría formado una sabana con árboles de caldén dispersos en un pastizal de gramíneas bajas (testimonio citado en W.C Hickey y O.A. Knudtsen, inédito). Esta área, ubicada en el centro norte de

La Pampa, años más tarde sería clasificada como bosque abierto de *Prosopis caldenia* con pastizal y arbustos (Estelrich *et al.*, 1985). En 1936, Koutche y Carmelich distinguieron un Monte puro y un Monte mezclado (Mixto). El primero fue descrito como un bosque abierto con árboles dispersos de caldén, acompañado ocasionalmente por el algarrobo (*P. flexuosa* D.C.), con árboles de caldén de 12 m de altura máxima y a distancias variables entre 10 y 50 m, sin estrato arbustivo y abundante estrato herbáceo rico en gramíneas. Similarmente, Monticelli (1938) resalta el carácter casi puro de los bosques de caldén y que, excepto en el caso del monte sucio, en general es un verdadero parque natural. En este estudio, las distancias promedio entre los árboles fue evaluada entre los 10 y los 15 m. La región de mayor desarrollo de los bosques de caldén fue localizada en una zona de relieve muy ondulado con alternancia de mesetas y valles, cercana a la localidad de Telén, Provincia de La Pampa (Koutche y Carmelich, 1936), en áreas de dunas fósiles donde el caldén ocupa el fondo y las laderas de valles o en depresiones esparcidas entre áreas llanas elevadas (Fig. 1), (Monticelli 1938).



Fig 1. Bosque de caldén con pastizal y arbustos en depresiones de áreas medanosas-onduladas (Subregión 3 en Apéndice). *P. caldenia* forma un renoval denso, con árboles altos espaciados. Dpto. Loventué. Provincia de La Pampa, Argentina

El Monte mixto de Koutche y Carmelich (1936), y probablemente el ‘monte sucio’ de Monticelli (1938) comprendía un bosque de caldén mezclado con una cierta proporción de otras especies arbóreas como el algarrobo, el chañar (*Geoffrea decorticans* (Gill.ex Hook. et Arn.) Burkart), el molle (*Schinus fasciculatus* (Griseb.) y la sombra de toro (*Jodina rhombifolia* Hook. et Arn.) y un

estrato de arbustos esparcidos entre los árboles de mayor porte, aislados o en grupos interrumpidos por manchones de gramíneas, compuesto principalmente por piquillín (*Condalia microphylla* Cav.), jarilla (*Larrea divaricata* Cav.), atamisque (*Atamisquea emarginata* Miera ex Hook, et Arnott) y alpataco (*P. alpataco* Philippi). La intensa explotación forestal que comenzó a principios del siglo XX llevó no sólo a la disminución sino a la degradación de las áreas boscosas. Se perdieron grandes extensiones de bosques que contaban con individuos bien desarrollados de caldén que fueron sustituidas por formaciones predominantemente arbustivas o herbáceas provocando un cambio fisonómico importante (Tortorelli, 1956; Lasalle 1966).

Una posterior descripción del paisaje de la región de la Pampa Central (Cano 1975), estableció la existencia de tres unidades: a) el bosque abierto de caldén, concentrado en bajos y depresiones, el cual es interrumpido por b) planicies con pastizales y c) áreas medanosas-onduladas con pastizales. En estas unidades paisajísticas se produjo un reemplazo del tipo de vegetación por formaciones con altas densidades de caldenes jóvenes o montes impenetrables con altas densidades de caldén y otras especies como piquillín, molle y chañar. Estas formaciones reemplazan las áreas boscosas abiertas o invaden los pastizales de médanos y de



Fig. 2. Bosque abierto de caldén con pastizal con invasión de renuevos de caldén en bajos de áreas de Mesetas y Valles (Subregión 6 en Apéndice). Dpto. Utracán. Provincia de La Pampa, Argentina.

planicies adyacentes (Fig. 2). En la Provincia de La Pampa se confeccionó un inventario de Recursos Naturales (Cano *et al.*, 1980) que resume información sobre el estado de los bosques de caldén. Las formaciones leñosas fueron caracterizadas por altura de los estratos, descripción de la densidad de sus elementos, cobertura de los estratos,

estructura vertical, estructura horizontal, composición florística, especies dominantes, acompañantes y ocasionales. Se asoció la vegetación con características climáticas, topográficas, edáficas y geomorfológicas. Se establecieron regiones y subregiones fisiográficas, las cuales son resumidas en el Apéndice. En el sector Centro-Norte de la provincia, subregiones 2, 3, 5 y 6 (Apéndice), se encuentran bosques abiertos con bajo porcentaje de arbustos acompañantes y en el sector Sur, subregiones 7, 9 y 10, se desarrollan bosques muy abiertos de caldén con arbustos. La zona correspondiente a la subregión 3 experimentó una explotación forestal intensa y grandes desmontes con fines de cultivo. En áreas de caldenar-pajonal que fueron abandonadas después del cultivo, se regeneraron pastizales y en las del caldenar- arbustal, se instalaron arbustales y renoveles de caldén. En la subregión 2, la variabilidad en composición florística y en la estructura de las comunidades se relacionó con la variabilidad del relieve, del material parental de los suelos y con efectos de fuegos. En la subregión 3 la variabilidad en la composición florística y densidad de sus componentes fue atribuida a diferencias en el estado de erosión de los suelos, en las condiciones de pastoreo y en la topografía (Fig. 3). En la subregión 5 se establecieron dos variantes del bosque. Por una parte un caldenar abierto con estrato gramíneo denso, ubicado en bajos planos o bajas pendientes que crece sobre suelos secos y un caldenar tupido, con estrato gramíneo denso desarrollado sobre suelos más finos y más húmedos. Este último ocupa por lo general la parte más baja de los valles o de las grandes depresiones. En esta subregión se reconocieron áreas con renoveles de caldén muy densos. En general, los caldenares se desarrollan preferentemente sobre suelos franco arenoso fino profundos, sin tosca en el perfil o bien con concreciones calcáreas aisladas o formando una capa delgada aislada. Es posible inferir que la vegetación del caldenar está compuesta por una variedad de tipos fisonómicos determinados principalmente por condiciones locales de relieve y suelos, y es afectada por diversos disturbios que provocan cambios estructurales y florísticos de gran magnitud, alcance temporal y espacial o que incrementan la heterogeneidad estructural, florística y espacial de la vegetación.



Fig. 3. Bosque abierto de caldén con arbustos, típico “caldenar arbustal” en lomas de áreas medanoso-onduladas (Subregión 3 en Apéndice). Dpto. Loventué. Provincia de La Pampa, Argentina.

Aplicación de modelos explicativos de la vegetación del caldenar

Los cambios en la vegetación del caldenar han sido interpretados a través de distintos enfoques. Bajo el enfoque clemensiano clásico (Clements, 1916) se explicaban estos cambios como distintas etapas de una sucesión de la vegetación provocadas por determinados disturbios, los que al dejar de actuar permitirían la sucesión hacia una única comunidad en equilibrio denominada “climax” (Cano *et al.*, 1980; Orquín *et al.*, 1983; Nazar Anchorena, 1988). Se propuso como comunidad climax del caldenar una sabana gramínea con dominio de árboles de caldén en el estrato arbóreo. En dicho enfoque, los distintos estadios sucesionales explicarían la gran heterogeneidad de las comunidades del caldenar (Cano *et al.*, 1980). En tal sentido, se explicaba que el ganado vacuno generaba cambios que se revertirían por la exclusión al pastoreo de las áreas afectadas. El modelo sucesional no logró explicar tendencias de la vegetación en ciertas situaciones en las que la exclusión del ganado vacuno no permitía el retorno de la vegetación a estados sucesionales avanzados. La invasión de pastizales por especies leñosas, que podría ser causada por el sobrepastoreo de vacunos, siguió en continuo aumento una vez excluido el ganado del área (Llorens, 1995). Esto llevó a la aplicación del Modelo de estados y transiciones para sistemas no en equilibrio (Westoby 1989), mediante el cual varios estados estables y diferentes caminos de transición entre estos estados fueron propuestos (Distel y Bóo 1995; Llorens 1995 y Morici *et al.*, 1996). Las transiciones de un estado a otro serían desencadenadas por distintos grados de pastoreo con vacunos o una combinación de pastoreo, fuego

y clima. Por ejemplo, se postuló que pastoreo intenso continuo, supresión del fuego y frecuentes precipitaciones abundantes favorecerían el establecimiento de especies leñosas, en particular caldén y algarrobo, constituyendo estos nuevos tipos fisonómicos estados estables de la vegetación.

Los cambios de la vegetación a escala del paisaje y los mecanismos involucrados en los procesos de transición pueden ser preliminarmente comprendidos a través del conocimiento de la dinámica de poblaciones de especies involucradas en dichos cambios.

Dinámica de los bosques de caldén

Variaciones en el crecimiento y la producción del caldén

El caldén constituye el elemento arbóreo dominante de los caldenares y el conocimiento sobre su dinámica de crecimiento y sus procesos de regeneración resultan básicos para entender los mecanismos de transición entre los diferentes estados vegetacionales descritos.

Las variaciones productivas de los bosques de caldén a escala regional pueden apreciarse a través de los datos presentados por Lasalle (1966) quien analizó las existencias y crecimiento del caldén en base a inventarios para estudios de ordenación, realizados en 400.000 ha en La Pampa y San Luis entre 1950 y 1960. El volumen promedio para los rodales estudiados los estimó entre 20-80 m³ por ha, citando un valor de 200 m³ por ha para rodales ricos y un valor máximo de 400 m³ por ha en un rodal cercano a la localidad de La Maruja, provincia de La Pampa. La mayor parte de los rodales analizados en lo que Lasalle (1966) consideró como la zona central de dispersión de la especie contaban con una alta proporción de fustes con diámetro menor de 20 cm, dado que la explotación forestal provocó la desaparición de los ejemplares de mayor tamaño. La velocidad de crecimiento del leño se determinó que era variable de acuerdo a la calidad del suelo, y se calculó un incremento anual medio entre 0.5 y 0.8 m³ /ha. Por otra parte, a través de técnicas dendrocronológicas se encontró que el crecimiento del leño variaba de acuerdo a la magnitud de las precipitaciones, tipo de suelos, profundidad de la napa freática, regímenes de incendios y densidad de la población muestreada (Peinetti *et al.* 1994, Dussart *et al.*, 1997). El mayor ancho promedio de los anillos de crecimiento se

encontró en un área de médanos con mayores precipitaciones y el pico de crecimiento se registró en plantas de 38 años. Áreas con menor densidad de población de caldén, napas freáticas más superficiales y ausencia de tosca calcárea en el perfil se asociaron con mayores anchos de anillos promedio anual y crecimiento radial máximo. Otro factor que afecta el crecimiento del leño es la acción del fuego. La dinámica de crecimiento del leño se vio retrasada por incendios intensos por producción de microanillos durante los años subsiguientes a los fuegos ([Dussart et al., 1997](#)).

Algunos aspectos de la fenología y crecimiento del caldén varían con las condiciones ambientales dentro del área de distribución de los caldenares o dependen de condiciones estructurales de la población. El crecimiento vegetativo del caldén se restringe a los meses del año con temperaturas más altas y libre de heladas, las cuales ocurren desde mediados de Abril a mediados de Octubre ([Casagrande y Conti, 1980](#); [Cano 1988](#)). El inicio del período reproductivo como así también su duración varía de acuerdo con la localización geográfica de las poblaciones. Las ubicadas al sur del área de distribución, donde las temperaturas son más bajas, tienden a iniciar la fructificación más tarde con un período de maduración de frutos más largo. El inicio de la fructificación se registró a principios de Enero con una duración de 60 días para un sitio ubicado en el sudeste de La Pampa ([Distel y Peláez, 1985](#)) y 40 días desde mediados de Diciembre a Enero para otro en el sector centro-norte ([Peinetti et al., 1991](#)). El período de caída de frutos también presentó diferencias, reportándose Abril para el primer sitio y un período mayor entre finales de Enero y mediados de Abril para el segundo sitio. La fructificación fue considerablemente variable en un mismo rodal. En años de alta fructificación es común encontrar en un mismo rodal árboles que destinan una alta proporción de fotosasimilados a la producción de frutos, creciendo junto a árboles de similar porte que no fructifican ([Peinetti et al., 1991](#); [Peinetti et al., 1993b](#)). La productividad de frutos del caldén está regulada por factores exógenos, particularmente condiciones climáticas imperantes antes y durante la fructificación y polinizadores, así como por factores endógenos. Las lluvias intensas tienen un efecto adverso si ocurren al momento de la floración, por

otra parte en años secos la producción de frutos es alta. Variaciones en la incidencia de la radiación solar entre distintas partes de la canopia o entre individuos también pueden afectar la producción de frutos. Sectores de la copa de los árboles con orientación N y E producen mayor número de flores y de frutos respecto de aquellos con orientación S y O ([Peinetti et al., 1991](#)). Esa respuesta podría deberse a la mayor radiación solar y la mayor temperatura. Este tipo de resultados permiten inferir que árboles que crecen en rodales de alta densidad tendrían una fructificación menor debido al sombreado que se produce por la interferencia entre las copas ([Peinetti et al., 1991](#)). Por otra parte, el número de flores por inflorescencia es alto y el porcentaje de estas flores que producen frutos es sumamente bajo ($5 \times 10^{-4} \%$). La mayoría de los frutos formados no alcanzan la madurez ([Peinetti et al., 1991](#)). Aunque casi el 100 % de frutos contiene semillas, el número de semillas en buen estado por fruto es una característica altamente variable entre árboles ([Peinetti et al., 1993b](#)). La actividad de insectos polinizadores es probablemente un factor importante en la fecundación y por ende en el porcentaje de flores que producen frutos, aunque esta interacción no ha sido estudiada. Por otra parte, la alta variabilidad en la producción de frutos entre individuos de la misma población, podría en parte estar explicada por factores endógenos, entre los cuales se podría destacar competencia entre el crecimiento vegetativo y reproductivo por el destino de asimilados ([Peinetti et al., 1991](#)).

Efecto del ganado vacuno sobre los mecanismos de dispersión del caldén

Las características de los frutos y las semillas del caldén indicarían una adaptación a la dispersión por los animales. El fruto es una vaina indehiscente constituida por numerosos artejos, cada uno de los cuales tiene una semilla. El fruto tiene un mesocarpo esponjoso, dulce y un endocarpo duro. Las semillas maduras tienen una cubierta dura impermeable al agua y permanecen dentro del endocarpo hasta la degradación del mismo, como en otras especies del género *Prosopis* ([Solbrig y Cantino 1975](#)). La germinación de las semillas se logra, previa ruptura y liberación del endocarpo, por escarificación mecánica de las semillas (corte o abrasión de las cubiertas) en un período de

48 h a 25 °C sin requerimientos de luz, y la germinación alcanza prácticamente el 100 % a los 7 días en estas condiciones (Peinetti *et al.*, 1992; Peinetti *et al.*, 1993c).

El fruto del caldén es un valioso recurso forrajero, palatable para el ganado doméstico y de alto valor nutritivo (Menvielle y Hernández, 1985; Privitello y Gabutti, 1988). Los frutos son un constituyente importante de la dieta de bovinos en pastoreo (Fernandez *et al.*, 1999; Sáenz *et al.*, 2001). En las deyecciones de animales se han encontrado importantes cantidades de artejos y semillas peladas (liberadas del endocarpo). En dos años sucesivos de estudios estos valores fueron diferentes. (Peinetti *et al.*, 1992; Peinetti *et al.*, 1993c). En el segundo año, estos valores fueron mayores con respecto al año anterior tanto para semillas como para artejos, en tres fechas de muestreo dentro del período de caída de los frutos. El número de semillas peladas fue mayor al final del período. De esta manera a través del consumo por los animales una alta proporción de semillas son separadas del endocarpo y este efecto depende del momento del consumo (Peinetti *et al.*, 1993c). El tiempo que insumiría el proceso de degradación del endocarpo es reducido de tal modo que las semillas consumidas pueden ser liberadas del endocarpo e ingresar al suelo en menor tiempo que las no consumidas. El consumo de las semillas reduce los porcentajes de viabilidad en semillas libres y semillas en artejos extraídas de deyecciones en comparación con semillas no consumidas, este efecto fue más importante al inicio del período de caída de los frutos para las semillas excretadas libres (Peinetti *et al.*, 1993c). Las tasas de germinación aumentaron para las semillas consumidas en comparación a las no consumidas en dos fechas de muestreo, correspondientes al inicio y al final del período, siendo mayor al inicio de la caída de los frutos. De esta manera el efecto positivo y la magnitud que tendría el consumo para la regeneración de la población del caldén, dependerá de la cantidad de semillas que son separadas del endocarpo y estimuladas para germinar respecto a la proporción que son destruidas durante el pasaje por el tracto digestivo de los animales (pérdida de viabilidad), y del momento del consumo durante el período de disponibilidad de frutos en el suelo del bosque (Peinetti *et al.*, 1993c).

Después del consumo, los propágulos tienen comportamientos diferentes dependiendo de si las semillas

se encuentran inmersas en las deyecciones o sobre el suelo del bosque. La diferencia de substratos influiría en el posterior crecimiento de las plántulas, constituyendo la deyección un medio desfavorable que afecta el desarrollo de la raíz en un primer momento y de la raíz y la parte aérea al segundo mes de crecimiento. Esto explicaría la baja supervivencia de plántulas encontradas en deyecciones de vacunos (Dussart y Peinetti, 1990).

Dinámica del banco de semillas

Tanto la diseminación directa del caldén como la dispersión endozoica de sus propágulos por el ganado doméstico, genera un banco de semillas en el suelo compuesto por diferentes compartimentos con dinámicas particulares a cada uno de ellos. El banco de semillas considerando un período no mayor de dos años, puede componerse de 1) semillas en artejos provenientes de frutos no consumidos (diseminación directa), 2) semillas libres consumidas e inmersas en deyecciones y 3) semillas libres consumidas que permanecen en el suelo del bosque después de la destrucción de la deyección (Peinetti, *et al.* 1997). No se consideran las semillas consumidas y encerradas en artejos por el despreciable número de semillas viables que poseen (Peinetti *et al.* 1993c).

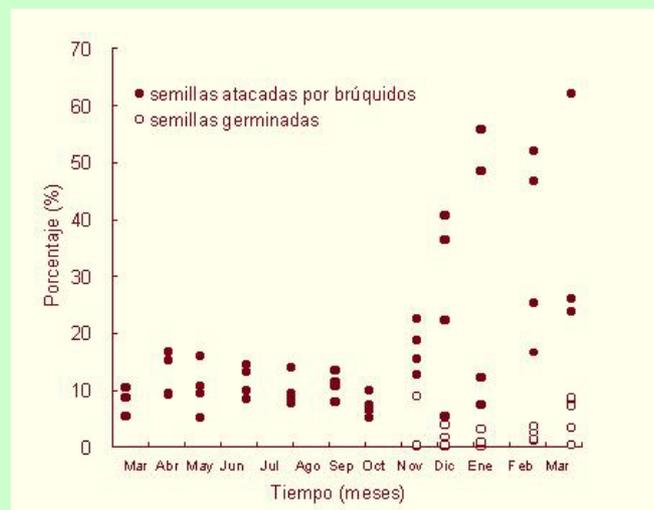


Fig. 4. Dinámica de semillas de caldén germinadas y semillas predadas por brúquidos durante un año de estudio (Adaptado de Lerner y Peinetti, 1996, *J. Range Management* 49:147-150)

La permanencia de semillas no consumidas en el banco, su germinación y predación fueron analizadas mensualmente durante un año de estudio (Lerner y Peinetti, 1996). La germinación no fue importante en el banco de semillas no consumidas. Este proceso comenzó en el período

Octubre-Noviembre con $2 \pm 4\%$ de semillas germinadas del total de semillas por fruto, alcanzando en Febrero-Marzo del año siguiente un valor de $5 \pm 4\%$ (Fig. 4). Al momento de la caída de los frutos estos contenían $73 \pm 5\%$ de semillas viables, un año después este valor cayó a $33 \pm 22\%$ (Fig. 5). Estos valores son similares a los encontrados por [Solbrig y Cantino](#) (1975).

Una importante causa de la disminución del número de semillas en el banco fue la predación por coleópteros de la familia Bruchidae. Al momento de la caída de los frutos, un promedio de $9 \pm 2\%$ del total de semillas por fruto fueron atacadas por brúquidos, estos valores aumentaron a partir de Octubre-Noviembre, con un comportamiento altamente variable entre muestras alcanzando $35 \pm 18\%$ de semillas predadas en el último mes de muestreo (Marzo) (Fig. 4). El desarrollo de las larvas dentro de las semillas y la emergencia de los adultos estaría influenciado por aumentos de la temperatura. Los adultos al emerger en la primavera tardía pueden oviponer sobre frutos verdes o reinfestar los frutos en el suelo. Esto último fue observado en caldén a partir de Octubre ([Lerner y Peinetti](#), 1996).

Se obtuvo un modelo de predicción de la permanencia de las semillas no consumidas en el banco, que considera los factores tiempo y precipitaciones ($r^2=0.66$). Se dedujo que si el modelo fuera válido por un período mayor a un año, la permanencia de las semillas no consumidas en el banco no sería mayor a dos años.

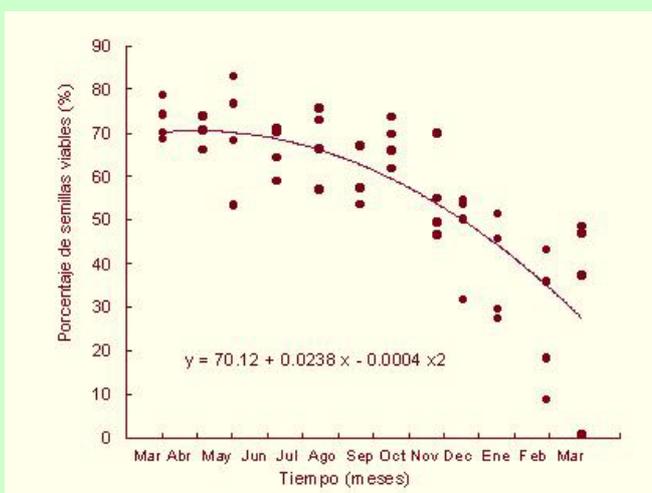


Fig. 5. Longevidad de semillas de caldén durante un año de estudio (cada valor representa una media de 10 frutos). (Adaptado de Lerner y Peinetti, 1996, *J. Range Management* 49:147-150).

Estos resultados llevaron a formular la hipótesis que la dispersión de semillas por el ganado vacuno favorece

la longevidad de las semillas del banco al alterar la predación por brúquidos a través de alguno o una combinación de los siguientes mecanismos: 1) el pasaje de las semillas por el tracto digestivo de los animales eliminaría los brúquidos e impediría la reinfestación de las semillas en la primavera siguiente, 2) la separación del endocarpo haría menos palatable las semillas para los escarabajos y 3) la dispersión transportaría las semillas a lugares alejados del árbol parental donde los predadores podrían ser menos numerosos. Herbivoría podría ser un mecanismo indirecto promoviendo la longevidad de las semillas en el suelo al reducir la vulnerabilidad de las semillas al ataque de insectos granívoros ([Villagra et al.](#), 2002).

Se realizaron investigaciones con la finalidad de conocer la importancia de los procesos de germinación y predación como causas de pérdidas del banco para un período de un año considerando la dispersión por el ganado vacuno. Se evaluaron comparativamente la permanencia en el banco de las semillas no consumidas (en frutos), semillas consumidas separadas del endocarpo y ubicadas sobre suelo del bosque y semillas consumidas separadas del endocarpo e inmersas en deyecciones durante un año de estudio ([Peinetti et al.](#), datos no publicados). La permanencia en el banco de las semillas consumidas fue menor que las no consumidas

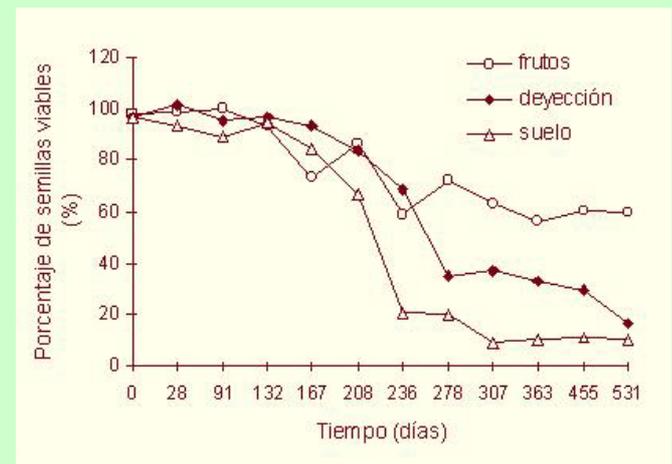


Fig. 6. Longevidad de semillas de caldén comparando los distintos compartimientos en que se halla el banco de semillas, considerando el consumo de frutos por vacunos: Frutos (semillas no consumidas), suelo (semillas consumidas separadas del endocarpo y ubicadas sobre suelo del bosque) y deyecciones (semillas consumidas separadas del endocarpo e inmersas en deyecciones) ([Peinetti et al.](#), datos no publicados).

(Fig. 6) y como se había postulado previamente no se observó predación por brúquidos. En cambio, el porcentaje de las semillas no consumidas viables en el banco fue reducido principalmente por el consumo de los brúquidos,

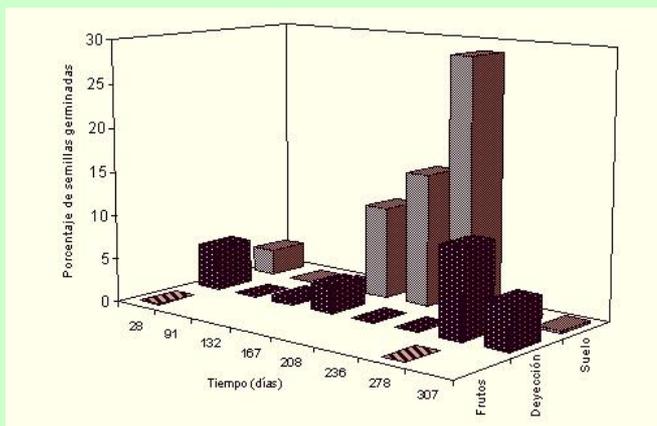


Fig. 7. Germinación de propágulos de los distintos compartimentos en que se halla el banco de semillas del caldén posteriormente al consumo por vacunos: considerando el consumo de frutos por vacunos: Frutos (semillas no consumidas), suelo (semillas consumidas separadas del endocarpo y ubicadas sobre suelo del bosque) y deyecciones (semillas consumidas separadas del endocarpo e inmersas en deyecciones) (Peinetti *et al.*, datos no publicados).

como había sido observado previamente por [Lerner y Peinetti](#) (1996).

La menor permanencia de las semillas consumidas en el banco sería una consecuencia del alto porcentaje de semillas que germinaron principalmente a partir de Octubre, especialmente en semillas consumidas libres sobre suelo del bosque (Fig. 6). La germinación no fue importante en el caso de las semillas no consumidas como había sido evaluado en [Lerner y Peinetti](#) (1996). Esto implicaría que cuando las condiciones ambientales son las adecuadas, la germinación depende de la escarificación de las semillas ([Peinetti et al., datos no publicados\). El pasaje de semillas por el tracto digestivo de los animales estimularía la germinación al provocar la ruptura de la dormancia por escarificación de las semillas. Estos estudios muestran la importancia relativa de procesos en los distintos compartimentos de las semillas del suelo cuando son consideradas interacciones planta-hervívoro-granívoro. En los frutos no consumidos, si no actúan los procesos dispersivos, adquieren importancia aquellos relacionados con la predación de las semillas. En los frutos consumidos, el dispersor reduciría la predación además de escarificar las semillas y aumentar su capacidad de germinación. La introducción del ganado vacuno en el caldenar afecta los mecanismos de regeneración de las poblaciones de caldén. El consumo de semillas por el vacuno favorecía la efectiva dispersión de semillas, al reducir la predación por insectos granívoros y estimular los procesos de germinación \(Fig. 7\).](#)

Estas consecuencias del consumo y dispersión de semillas por el ganado vacuno se relacionarían con las mayores densidades de poblaciones de caldenes en pastizales. De similar modo, tasas y patrones de dispersión de semillas por el ganado vacuno serían los principales determinantes de invasión de honey mesquite (*P. glandulosa* var. *glandulosa*) en paisajes de regiones semiáridas del Suroeste de Estados Unidos. Otros efectos asociados al pastoreo por vacunos no pudieron ser probados, mostrando que la invasión mesquite es mínimamente influenciada por reducciones de biomasa y densidad de vegetación herbácea ([Brown y Archer](#), 1999).

Los cambios en la vegetación del caldenar y la dinámica de las poblaciones de caldén

Cambios en la densidad de leñosas

Los caldenares experimentaron cambios en sus tipos fisonómicos desde los característicos de sabanas hacia aquellos de bosques cerrados. Estos cambios, así como la invasión de leñosas en pastizales de médanos y de planicies condujeron a nuevos estados relativamente estables de la vegetación del caldenar. Diversos estudios se han realizado para comprender los procesos de invasión de leñosas en relación a los factores que los desencadenan ([Braun y Lamberto](#), 1974; [Cano et al., 1985; \[Maquieyra et al., 1985; \\[Peláez et al. 1992a; \\\[Peláez et al. 1992b; \\\\[Distel et al., 1996, \\\\\[Boo et al., 1997; \\\\\\[Dussart et al., 1998\\\\\\\). La correlación de estos procesos con factores causales son difíciles de evaluar en términos de diseño experimental debido en parte a la escala temporal de estudio. De todos modos, evidencias de cómo operan estos procesos fueron halladas a través de estudios de la dinámica temporal de la densidad de las poblaciones de caldén, analizadas mediante estructuras de edades y estimaciones de variaciones de la densidad poblacional en el tiempo, en dos poblaciones representativas del caldén: \\\\\\\(1\\\\\\\) pastizal de planicie con invasión reciente de renuevos de caldén y \\\\\\\(2\\\\\\\) bosque de caldén con alta densidad de renuevos de caldén y arbustos, que originalmente fue una sabana \\\\\\\(\\\\\\\[Dussart et al. 1998\\\\\\\\) \\\\\\\\(Fig. 8\\\\\\\\). Dado que la edad del caldén puede ser determinada por el número de sus anillos anuales de crecimiento \\\\\\\\(\\\\\\\\[Peinetti et al., 1994\\\\\\\\\), las distribuciones de edades pudieron ser analizadas a través de técnicas dendrocronológicas. La inflexión de las curvas de densidad a lo largo del tiempo permitió determinar\\\\\\\\]\\\\\\\\(#\\\\\\\\)\\\\\\\]\\\\\\\(#\\\\\\\)\\\\\\]\\\\\\(#\\\\\\)\\\\\]\\\\\(#\\\\\)\\\\]\\\\(#\\\\)\\\]\\\(#\\\)\\]\\(#\\)\]\(#\)](#)

diferentes períodos de reclutamiento. Se consideró al reclutamiento como el principal evento en determinar la estructura de edades de la población. Esto fue justificado por el bajo porcentaje de individuos muertos en pie (5.2 y 1.1 % pastizal de planicie y sabana) y por el alto porcentaje de individuos rebrotados (66 ± 5 % y 36 ± 5 % en pastizal de planicie y sabana respectivamente).

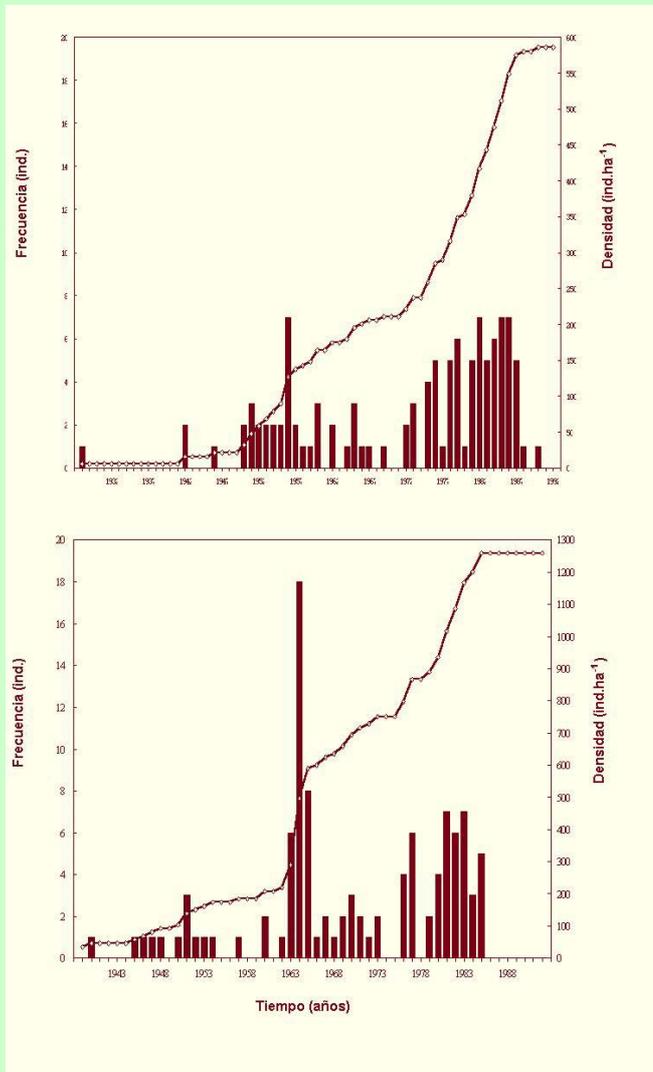


Fig. 8. Frecuencias de edades desde el establecimiento de las plantas o genets (barras) y densidad (línea) de dos poblaciones de caldén ubicadas en (arriba) un pastizal de planicie con invasión reciente de renuevos de caldén y (abajo) en un bosque de caldén con alta densidad de renuevos de caldén y arbustos, que originalmente fue una sabana. (Adaptado de Dussart *et al.*, 1998).

Efecto del ganado sobre la dinámica poblacional

Un sistema económico con ganadería ovina con altas cargas fue establecido desde 1933 hasta 1949 en la planicie y desde 1945 hasta 1960 en la sabana. Las tasas de establecimiento de caldenes fueron de 0.96 plantas/ha/año y 10 plantas/ha/año en el pastizal de planicie y la sabana respectivamente. A mediados del siglo XX se produjo un cambio importante en la región semiárida pampeana con el

reemplazo de la ganadería ovina por la de vacunos. El establecimiento de plantas fue frecuente después de los '50 en la planicie y después de los '60 en la sabana (Fig. 8). Después de 10 años de la introducción del ganado vacuno las tasas ascendieron a 12.7 y 48.5 plantas.ha⁻¹.año⁻¹ en el pastizal de planicie y la sabana respectivamente. La invasión de renuevos en la planicie fue reducida cuando este se alambró en 1962 y se impidió el movimiento del ganado entre el bosque adyacente ubicado en el bajo y la planicie. La implementación de un sistema de pastoreo rotativo en la sabana a partir de 1985 coincidió con un período sin reclutamiento. En general, se definieron similares períodos de reclutamiento para ambos sitios con un leve desplazamiento en la sabana, lo que se asoció a diferencias en el tiempo de introducción del ganado vacuno. En ambas situaciones el cambio del pastoreo con ovejas a la ganadería vacuna estuvo asociado con un notable aumento en la tasa de reclutamiento de caldenes.

Efecto del fuego sobre la dinámica poblacional

Actualmente los fuegos en la región constituyen un hecho frecuente por causas accidentales o como consecuencia de su utilización en el manejo para aumentar la productividad de los pastizales y/o controlar la poblaciones de leñosas. Se ha planteado que la frecuencia de fuegos, su alcance espacial e intensidad ha sufrido modificaciones a partir de los cambios socioeconómicos que se dieron en la región a fines del siglo XIX. Mediante un análisis dendrocronológico se confeccionó una cronología de fuegos que se extiende desde 1787 hasta 1993, y se halló una significativa coincidencia entre el aumento de la frecuencia y la extensión de los fuegos y el cambio en el manejo y ocupación de la tierra en el caldenal que ocurrieron a principios del siglo XX. (Medina *et al.*, 2000). Estos cambios en el comportamiento de los fuegos ha tenido un impacto importante en la vegetación. El caldén posee una alta capacidad de supervivencia por rebrote de yemas en la base del tallo al morir este por efecto de los fuegos o al ser cortado (Cano *et al.*, 1985; Maquieyra *et al.*, 1985; Boo *et al.*, 1997). De esta manera la estructura de edades de los tallos permite inferir la historia de disturbios que afectaron la población (Dussart *et al.* 1998). En el pastizal hubo un incendio importante en 1980 que quedó registrado como

cicatrices en un 41 % de las muestras de leño de plantas establecidas antes de esta fecha. La distribución de edades de los rebrotes revela que un 90 % de la regeneración vegetativa ocurrió después de 1980 (Fig. 9). En la sabana, antiguos residentes recuerdan un importante incendio en 1964. Este evento podría explicar el leve predominio de frecuencia de edades más jóvenes de los rebrotes con respecto a la de la edades reales de las plantas. Si bien no se pudo determinar la mortalidad provocada a las plantas por los fuegos estos no revirtieron la tendencia ascendente de la densidad poblacional. En el pastizal, las tasas de reclutamiento de períodos de 7 años previos y posteriores al incendio de 1964 fueron de 17.1 y 28.3 plantas.ha⁻¹.año⁻¹ respectivamente. En el área de sabana el fuego coincidió con la introducción del ganado vacuno y estos hechos están asociados con un pico de establecimiento de 95.3 plantas.ha⁻¹.año⁻¹ entre 1962 y 1965. Los períodos de reclutamiento previos y posteriores a esta fecha son marcadamente inferiores (7.5 plantas.ha⁻¹.año⁻¹ entre 1939 y 1961 y 16.2 plantas.ha⁻¹.año⁻¹ entre 1966 y 1975). La hipótesis que postula que el aumento en la densidad de plantas leñosas podría considerarse como una consecuencia de la disminución en la intensidad y frecuencia de los fuegos (Distel and Boo, 1995) parecería contradictoria con los resultados obtenidos por Dussart *et al.* (1998) que muestran que el fuego no es una herramienta de manejo efectiva para reducir la densidad de caldén en pastizales. La herbivoría por vacunos en sistemas con actividad de fuegos afecta las tasas de dispersión y reclutamiento en las poblaciones de caldén. La alteración de estos procesos modificaría el balance entre leñosas y pastos detreminando la transición desde bosques abiertos tipo sabánicos o praderas a bosques densos o arbustales.

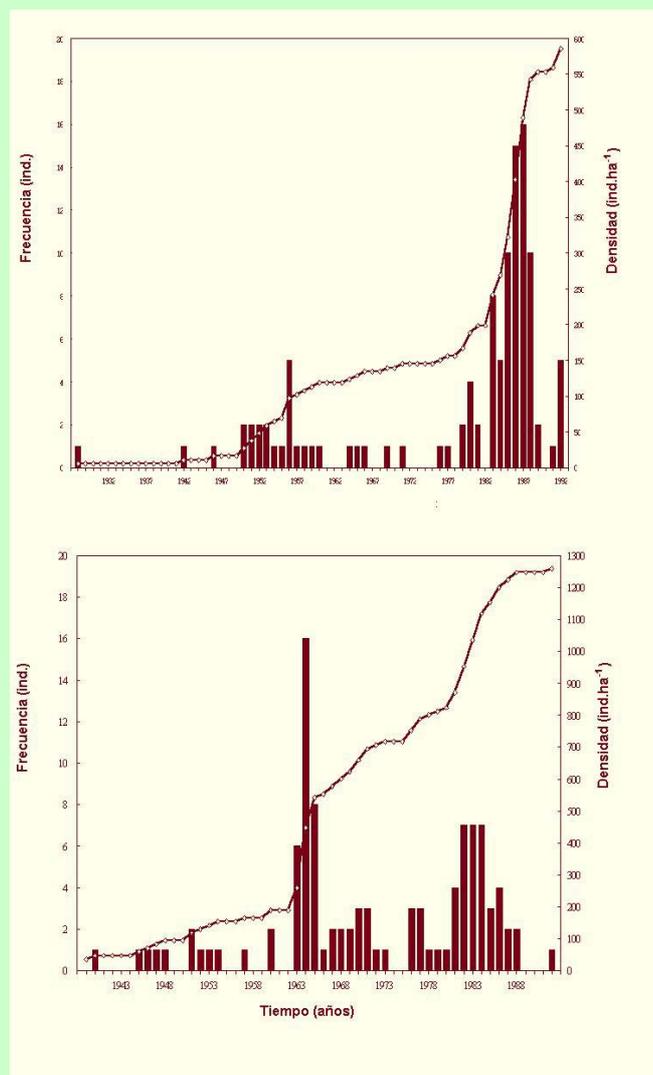


Fig. 9. Frecuencias de edades (barras) de tallos principales (o rebrotes cuando el tallo principal es afectado) y densidad (línea) de dos poblaciones de caldén ubicadas en (A) un pastizal de planicie con invasión reciente de renuevos de caldén y (B) en un bosque de caldén con alta densidad de renuevos de caldén y arbustos, que originalmente fue una sabana (Adaptado de Dussart *et al.*, 1998).

Agradecimientos

En especial a H. Raúl Peinetti por sus esenciales aportes en la discusión y preparación del manuscrito, y por proveer resultados no publicados, a Alicia G. Kin, a un revisor anónimo y a Marcelo Arturi por la revisión del manuscrito, a Marcelo además, por sus valiosas sugerencias y su perseverante apoyo para la publicación de este texto.

A la Cátedra de Ecología de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de La Pampa por facilitar las fotografías correspondientes a las Figuras 1 y 2

Bibliografía

- ANDERSON, D. L.; DEL AGUILA, J. A. y A. E. BERNARDÓN. 1970. Las formaciones vegetales en la provincia De San Luis. Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, Buenos Aires, Rep. Argentina. Serie 2, Biología y Producción Vegetal, Vol. VII, N° 3: 153-183.
- BOO, R. M.; PELÁEZ, D. V.; BUNTING, S. C.; MAYOR, M. D. y O. R. ELIA. 1997. Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. Journal of Arid Environments 35 (1): 87-94.
- BRAUN, R. H. y S. A. LAMBERTO. 1974. Modificaciones producidas por incendios en la integración de los componentes leñosos de un monte natural. Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, Buenos Aires, Rep. Argentina. Serie 2. Biología y Producción vegetal. 11 (2): 11-27.
- BROWN, J.R. y S. ARCHER. 1999. Shrub invasion of grassland: recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density. Ecology 80 (7): 2385- 2396
- BURKART, A. 1939. El nombre científico del caldén en La Pampa. Darwiniana 3: 111-115.
- CABRERA, A. L. y A. WILLINK. 1980. Biogeografía de América Latina. Serie Biología. Monografía 13. Organization of American States, Washington DC.
- CANO, E. 1975. Pastizales en la región central de La Pampa. IDIA 1-15
- CANO, E. 1988. Pastizales Naturales de La Pampa. Tomo 1. Descripción de las especies más importantes. Convenio AACREA. Provincia de La Pampa. Zona semiárida.
- CANO, E.; FERNÁNDEZ, B. y D. M. MONTES. 1980. Vegetación. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de La Provincia de La Pampa. INTA, Provincia de La Pampa, Universidad Nacional de La Pampa. Buenos Aires.
- CANO, E.; ESTELRICH, H. D. y H. HOLGADO. 1985. Acción del fuego en los estratos gramíneos y arbustivos de un bosque de caldén. Rev. Facultad de Agronomía UNLPam. 1(1-2): 81-95.
- CASAGRANDE, G. y H. A. CONTI. 1980. Clima. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de La Provincia de La Pampa. INTA, Provincia de La Pampa, Universidad Nacional de La Pampa. Buenos Aires.
- CLEMENTS, F. E. 1916. Plant succession: Analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication, N° 242. Washington D.C.
- DISTEL, R. A. y D. V. PELÁEZ. 1985. Fenología de algunas especies del distrito del Caldén (*Prosopis caldenia* Burk). IDIA 441-444: 35-40.
- DISTEL, R. A. y R. M. BOO. 1995. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina, Vol 1: 117. Proc. 5th International Rangelands Congress. Salt Lake City, Utah, USA.
- DISTEL, R.A.; PELÁEZ, D.V.; BÓO, R.M.; MAYOR, M. D. y O. R. ELÍA. 1996. Growth of *Prosopis caldenia* seedlings in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. Journal of arid environments 32: 251-257.
- DUSSART, E. y R. PEINETTI. 1990. Diseminación del caldén (*Prosopis caldenia* Burkart). II. Supervivencia y crecimiento de plántulas en suelo natural y deyección vacuna. IV Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales. Santa Rosa, La Pampa. p. 26.
- DUSSART, E.; PEINETTI, R. y J. A. BONINSEGNA. 1997. Análisis del crecimiento de *Prosopis caldenia* (L) Burk. en relación con parámetros ambientales y fuego. XVIII Reunión Argentina de Ecología. Buenos Aires. P. 41
- DUSSART, E.; LERNER, P. y R. PEINETTI. 1998. Long-term dynamics of two populations of *Prosopis caldenia* Burkart. Journal of Range Management 51: 685:691.
- ESTELRICH, H. D.; COLLADO, A.D. y E. CANO. 1985. Relevamiento fitosociológico de un bosque de *Prosopis caldenia* en la provincia de La Pampa. Actas I Jornadas de Biología y II Jornadas de Geología de La Pampa. Santa Rosa La Pampa. p. 36-50
- FERNÁNDEZ, B.; CHIRINO, C.; SÁENZ, A.; ROBOTNICOK, C.; MORICI, E.; ESTELRICH, H. y E. CERQUEIRA. 1999. Evolución del índice de selectividad de dos especies invernales del pastizal del bosque de caldén. XIX Reunión Argentina de Ecología. p. 64.
- HICKEY, W. G. y O. KNUDTSEN. 1961. Inventory of assets and liabilities of a typical ranch in the monte alto region of La Pampa Province, together with plan of action and a plan of management (Mimeo). 62 p.

- KOUTCHE V. y J. CARMELICH. 1936. Contribución al conocimiento de los bosques de la República Argentina: Estudio Forestal del caldén. Bol. Min. Agric. Nac. XXXVII (1-4): 1-22.
- LASALLE, J. C. 1962. El incremento de la masa forestal del caldén (*Prosopis caldenia* Burk.). Revista Forestal Argentina. VI (2): 44-50.
- LASALLE J. C. 1966. Informaciones descriptivas de los "Caldenales" (*Prosopis caldenia*). Revista Forestal Argentina X N° 1: 15-20.
- LERNER. P. y R. PEINETTI. 1996. Importance of predation and germination losses from the seed bank of caldén (*Prosopis caldenia*). Journal of Range Management 49: 147-150.
- LEWIS J. P. y M. B. COLLANTES, 1973. El espinal periestépico. Ciencia e Investigación 29: 360-377
- LLORENS, E. M. 1995. Viewpoint: The state and transition model applied to the herbaceous layer of Argentina's caldén forest. Journal of Range Management 48: 442-447.
- MAQUIEYRA, C.; SCIAVI, G.; ZINGARETTI, O.; ZORZI, O. y E. CANO. 1985. Efecto de un fuego controlado en los estratos gramíneo y leñoso de un bosque de caldén. Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam. 1(1-2): 97-109.
- MEDINA, A. A.; DUSSART, E. G.; ESTELRICH, H. D. and E. A. MORICI. 2000. Reconstrucción de la historia del fuego en un bosque de *Prosopis caldenia* (Burk.) de Arizona, sur de la provincia de San Luis. Multequina 9: 91-98
- MENVIELLE E. E. y O. A. HERNÁNDEZ. 1985. El valor nutritivo de las vainas de caldén (*Prosopis caldenia* Burkart). Revista Argentina de Producción animal 5: 435-439.
- MONTICELLI, J. V. 1938. Anotaciones Fitogeográficas de la Pampa central. Lilloa 3: 251-382.
- MORICI, E.; CHIRINO, C.; FERNANDEZ, B.; y H. ESTELRICH. 1996. Aplicación del modelo de estados y transiciones en los pastizales de la región semiárida pampeana. VI Jornadas de Ciencias Naturales: 167-172.
- NAZAR ANCHORENA, J. B. 1988. Pastizales Naturales de La Pampa. Tomo 2. Manejo en regiones semiáridas. Convenio AACREA. Provincia de La Pampa. Zona semiárida.
- ORQUIN, L.; LOSADA, D.; DELGADO, M.J.; GABUTTI, E. y J. BERTON. 1983. EL estado de degradación de la vegetación en un área del bosque de caldén. (*Prosopis caldenia* Burk.). IDIA 36: 224-230
- PEINETTI, R.; MARTINEZ, O. y O. BALBOA. 1991. Intraespecific variability in vegetative and reproductive growth of a *Prosopis caldenia* Burkart population in Argentina. J. Arid Environment 21: 37-44.
- PEINETTI, R.; CABEZAS, C.; PEREYRA, M. y O. MARTINEZ. 1992. Observaciones preliminares sobre la diseminación del caldén (*Prosopis caldenia* Burk.). Turrialba 42 (3): 415-417.
- PEINETTI, R.; KIN, A. y A. SOSA. 1993b. Análisis preliminar de la producción de frutos y semillas en caldén (*Prosopis caldenia*). V Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales.
- PEINETTI, R.; PEREYRA, M.; KIN, A. y A. SOSA. 1993c. Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of caldén (*Prosopis caldenia*) seeds. Journal of Range Management 46: 483-486.
- PEINETTI, R.; DUSSART, E. G. y J. A. BONINSEGNA. 1994. Análisis dendrocronológico preliminar de la tendencia de edad en caldén (*Prosopis caldenia* (L) Burk.). Proc. International Meeting of the IAWA. Mar del Plata. Argentina. p. 877.
- PEINETTI, R.; SOSA, A.; KIN, A. y E. CERQUEIRA. 1997. Modelo de simulación del banco de semillas del caldén (*Prosopis caldenia*). XVIII Reunión Argentina de Ecología. p. 98.
- PELÁEZ, D. V.; BOO, R. M. y O. R. ELÍA. 1992a. Emergence and seedling survival of caldén in the semiarid region of Argentina. J. Range Management 45: 564-568.
- PELAEZ, D. V.; BÓO, R. M.; ELÍA, O. R. y MAYOR, M. D. 1992b. Interacciones competitivas entre *Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hackel y *Stipa tenuis* Phil. con plántulas de *Prosopis caldenia* Burk. Rev. Arg. de Producción Animal 12: 253-258
- PRIVITELLO, M. J. L. y E. G. GABUTTI. 1988. Producción de las vainas del caldén (*Prosopis caldenia* Burk.) y análisis de la calidad forrajera. VI Congreso Forestal Argentino: 169-171.
- SAENZ, A.; CERQUEIRA, E.D. and C.M RABOTNIKOF. 2001. Sustitución en la dieta de vacunos de gramíneas forrajeras por frutos de *Prosopis caldenia* en el caldén pampeano. ALPA 2001.

- SALAZAR LEA PLAZA, J. C. 1980. Geomorfología. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de La Provincia de La Pampa. INTA, Provincia de La Pampa, Universidad Nacional de La Pampa. Buenos Aires.
- SOLBRIG, O. T. y P.D. CANTINO. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, mimosoideae). Journal of the Arnold Arboretum 56: 185-210.
- TORTORELLI, L. 1956. Maderas y Bosques Argentinos. ACME.
- VILLAGRA, P. E., MARONE, L. y M. A. CONY. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. Austral Ecology 27: 416-421
- WESTOBY, M. B.; WALKER, B. y Y. NOYMEIR. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management 42: 255-274.

Apéndice 1.

Caracterización de las formaciones boscosas, arbustivas o con componentes del bosque de caldén en La Pampa, por subregiones fisiográficas. (Fuente: [Cano et al.](#), 1980; [Salazar Lea Plaza](#) 1980)

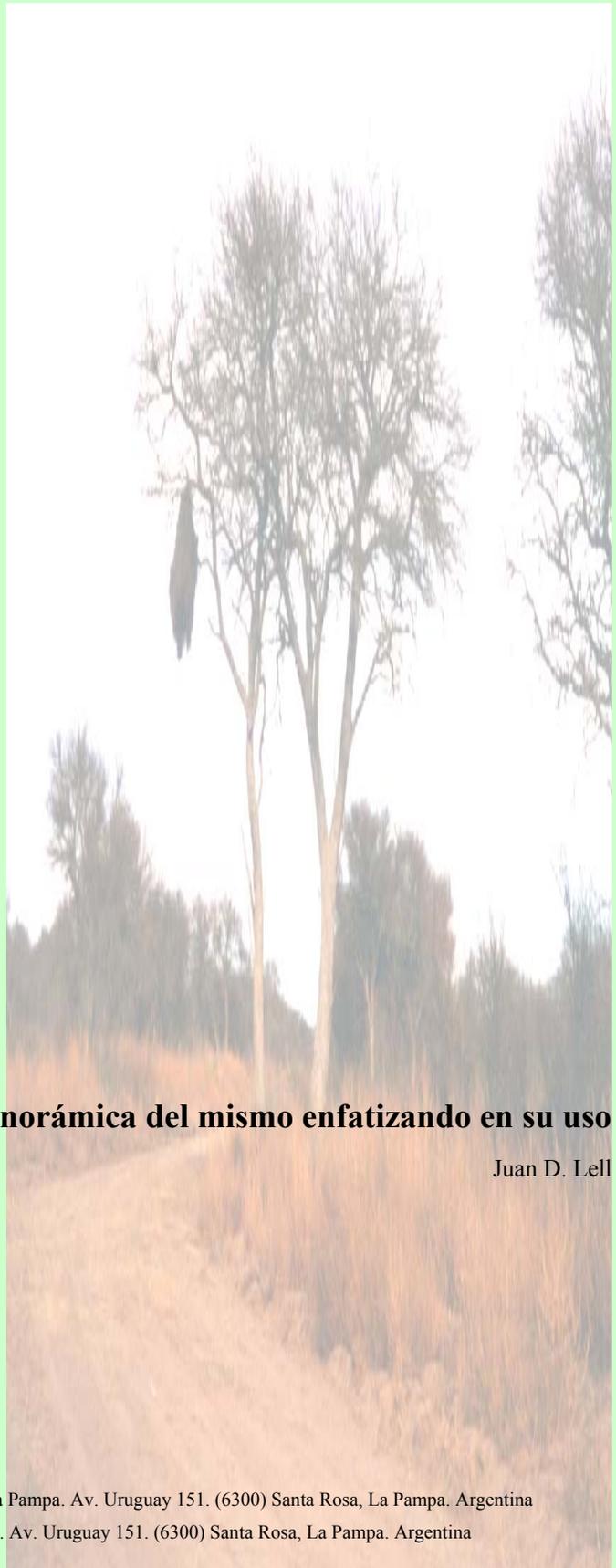
Subregion	Tipo fisonómico	Ubicación topográfica	Altura de estratos arbóreos (m)	Densidad	Cobertura (%)	Composición florística
1. Llanuras aluviales del Atuel-Salado	1.1.- Arbustal mixto con algarrobo, rodales de bosque abierto de algarrobo "renoval de algarrobo"	Planos aluviales	2-4	Rala	5-10	Algarrobo (<i>Prosopis flexuosa</i> D.C.) Acompañante: zampa (<i>Atriplex lampa</i>) y <i>Lycium tenuispinosum</i> . Ocasional: caldén y piquillín.
	2. Acciones eólicas con formación de cordones medanosos, médanos y planicies arenosa	2.1.- Bosque abierto con pastizal "caldenar"	Planos altos y depresiones	4-8	Muy abierta a abierta	5-10
2.2.- Bosque abierto de caldén, algarrobo y arbustos "algarrobal"		Media y baja pendiente		Muy abierta	15-25	Algarrobo Ocasional: caldén En depresiones domina caldén
3. Acumulaciones arenosas combinadas con mesetas residuales	3.1.- Bosque abierto de caldén con pastizal "caldenar pajonal"	Llanos y depresiones amplias	4-8	Abierta a densa	15-30	Caldén Acompañantes.: algarrobo, chañar (<i>Geoffroea decorticans</i>), molle negro (<i>Schinus fasciculatus</i>), sombra de toro (<i>Jodina rhombifolia</i>)
			2-4	Muy abierta	15-30	
	3.2.- Bosque abierto de caldén con arbustos "caldenar arbustal"	Lomas, pendientes y ocasionalmente en los bajos				Caldén, jarilla piquillín. En los bajos profundos se instala el caldenar-pastizal
	3.3.- Pastizal sammófilo de <i>Elyonurus muticus</i> y <i>Hyalis argentea</i> "pampa"	Lomas y planos medanosos	2-4	Muy rala	5	Ocasional: caldén
	3.4.- Pastizal de gramíneas sammófilas y no sammófilas con árboles aislados (pastizal sabánico) "pampa con monte"	Llanos y lomadas medanosas	4-8	Muy rala a rala	0-3	Acompañantes: caldén
			2-4	Muy abierta	5-10	
4. Planicies con Tosca	4.1.- Bosque de caldén, remanentes de desmontes masivos					
5. Colinas y Lomas	5.1.- Bosque abierto de caldén con pastizal "caldenar"	Depresiones amplias y bajas pendientes	8-16	Muy rala	1-10	Caldén.
			4-8	Abierta	10-30	Acompañantes: molle negro y sombra de toro
			2-4	Muy abierta	10-30	
	5.2.- Arbustal abierto perennifolio micrófilo de <i>Larrea divaricata</i> "jarillal"	Alta y media pendiente	2-4	Muy rala	1-5	Ocasional: algarrobo y caldén.
	5.3.- Pastizal de <i>Stipa tenuis</i> , <i>Piptochaetium napostaense</i> con gramíneas intermedias y arbustos "planicies o planiza"	Áreas planas o muy levemente onduladas	2-4	Muy rala	1-5	Acompañante a ocasional: caldén.
5.4.- Pastizal sammófilo de <i>Elyonurus muticus</i> "pajonal de pasto amargo"	Relictos de planicies con cubierta arenosa.	2-4	Muy rala	1-5	Ocasionales: caldén y chañar.	

6. Mesetas y valles	6.1.- Bosque abierto de caldén con pastizal "caldenar"	Depresiones amplias, bajos y bajas pendientes.	8-16 4-8 2-4	Muy rala Muy abierta	5 10-20 20-50	Caldén Acompañantes : piquillín, llaollín (<i>Lycium chilense</i> var. <i>minutifolium</i>), piquillín de vibora (<i>L. gilliesianum</i>). Ocasionales: molle negro y renuevos de algarrobo.
	6.2.- Bosque abierto de caldén, piquillín y algarrobo "caldenar sucio"	Baja y media pendiente				
	6.3.- Pastizal bajo de <i>Stipa tenuis</i> , <i>Piptochetium napostaense</i> con arbustos "planicie sucia"	Planos levemente ondulados, pequeñas depresiones	1-2	Rala	5-10	Acompañante a ocasional: renuevos de caldén
	6.4.- Arbustal abierto de <i>Larrea divaricata</i> con arbustos. "Monte bajo"	Alta pendiente	4-8	Muy rala	5	Algarrobo y caldén
7. Mesas, depresiones y bajos sin salida.	7.1. Bosque muy abierto de caldén con arbustos "caldenar sucio"	Depresiones, bajas pendientes	4-8 2-4	Rala Rala	10-20 10-20	Caldén Codomina algarrobo en las medias pendientes Arbustos muy abundantes.
	7.2.- Bosque abierto de Sombra de Toro y pastizal de gramíneas intermedias.	Pendientes leves, suelos arenosos				Somba de Toro, molle y caldén.
	7.3.- Pastizal muy bajo de <i>Medicago minima</i> , <i>Erodium cicutarum</i> , <i>Piptochaetium napostaense</i> y arbustos "planicie sucia o arbustada"	Planicies y relictos de planicies	2-4	Muy rala	5	Ocasional: algarrobo y caldén
8. Sierras de Lihuel Calel y sus zonas de influencia	8.1.- Bosque abierto de algarrobo con <i>Acantholippia seriphoides</i> "algarrobal con arbustos"	Pendientes	4-8 2-4	Muy rala Muy abierta	1-10 10-20	Algarrobo En depresiones caldén o caldén + algarrobo.
	8.2.- Bosquecillos	Surcos de drenaje o cañadones				Algarrobo, caldén, chañar
9. Planicies y lomas recubiertas por tosca y afectadas por un diseño dendrítico	9.1.- Bosque muy abierto de caldén "caldenar"	Depresiones y bajas pendientes	8-16 4-8 2-4	Muy rala Muy rala Muy rala	5-10 0-5 10-20	Caldén, chañar, algarrobo
10. Mesetas y depresiones alargadas cubiertas con arena y rodados de vulcanitas	10.1.- Bosque muy abierto de caldén "caldenar sucio"	Depresiones, bajas pendientes	4-8 2-4	Muy rala Abierta	5 20	Caldén, algarrobo
	10.2.- Bosque abierto de, algarrobo, caldén y arbustos "monte"	Pendientes				

El caldenal: una visión panorámica del mismo enfatizando en su uso

Juan D. Lell

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de La Pampa. Av. Uruguay 151. (6300) Santa Rosa, La Pampa. Argentina
y Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de La Pampa. Av. Uruguay 151. (6300) Santa Rosa, La Pampa. Argentina



Resumen

Se describe el caldenal respecto de su distribución geográfica, las fisonomías que lo integran, su composición florística y estructural, marco ambiental, superficies ocupadas por caldenales en distinto estado y factores antrópicos que los han afectado. Se tratan características biológicas y ecológicas de interés maderero y silvícola de *Prosopis caldenia*. Se analizan asimismo la historia y consecuencias de uso de la tierra del caldenal con fines silvícolas, pecuarios y agrícolas. Se incluye información sobre existencias de madera, tasas de crecimiento y otra información de interés forestal, con sugerencias para el manejo de estos bosques.

El uso de la tierra y la superficie de los caldenales

Esta formación también es conocida localmente como Caldenar o Bosque de Caldén o Parque Pampeano-Puntano (Tortorelli, 1956; Ragonese, 1967). Fitogeográficamente pertenece al Distrito del Caldén de la Provincia del Espinal, unidad con fisonomía boscosa dominante más austral del Dominio Chaqueño (Cabrera, 1976). Se caracteriza por un estrato arbóreo caducifolio y xerófilo, cuya especie dominante es el “Caldén” (*Prosopis caldenia* Burkart.); por uno arbustivo –no siempre presente– y un estrato herbáceo compuesto por especies graminosas fundamentalmente. Se extiende en una franja de un ancho variable, de hasta unos 150 km, que, desde el Centro Este de la provincia de San Luis (Nueva Galia) ingresa al Sur de Córdoba y continúa en la provincia de La Pampa por su parte media llegando al río Colorado. Isletas de ejemplares arbustiformes, eventualmente arbóreos, ingresan al SO de Buenos Aires para desaparecer en cercanías de la costa atlántica (Fig. 1). La estructura actual de las comunidades vegetales del caldenal se encuentra muy modificada por el

efecto de la explotación forestal, desmontes, incendios y el pastoreo excesivo.

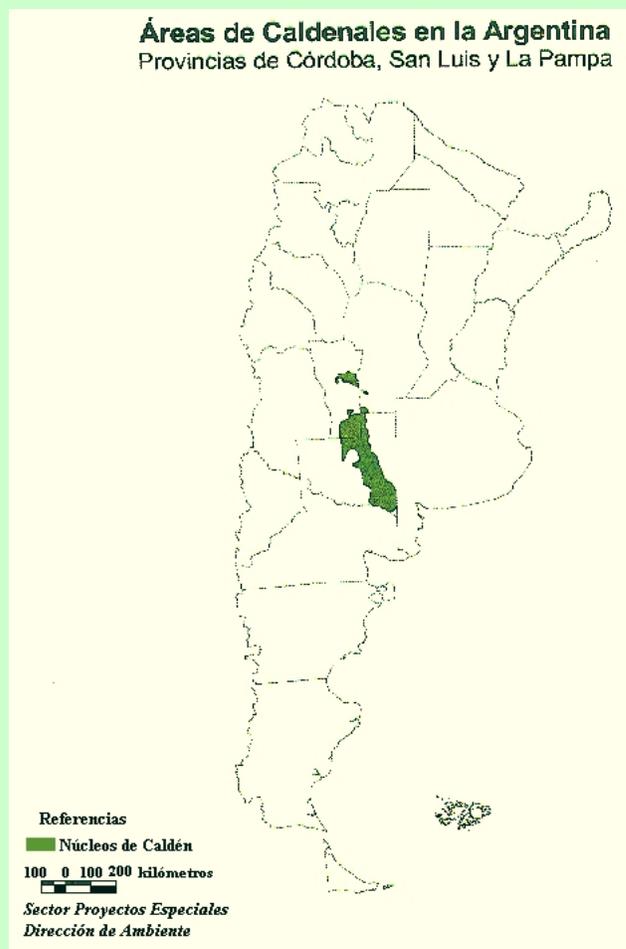


Fig 1 : Ha sido tomada de “Actas de Ira. Reunion Nacional para la Conservación de la Caldén Argentina”. Agencia Cordoba D.A.C. y T. S.E.M.. 2002.

Los procesos de modificación del uso del suelo redundaron en una drástica reducción de la superficie de los caldenales. En Córdoba el área ocupada por caldenes pasó de 3.000.000 ha en los Departamentos General Roca, Roque Sáenz Peña y Río Cuarto (20 % de la superficie de la Provincia) a menos de 50.000 ha (0.3 % de la superficie provincial) (Rosacher, 2002). Según Gabutti (2002) el caldenal ocupaba originalmente en la Provincia de San Luis unas 850.000 ha distribuidas en el SE y Centro Este de la provincia. Maceira (2002) estima que el área original del bosque de caldén en esa provincia era de unas 906.170 ha, considerando que quedan remanentes 643.951 ha. Para

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi y J.F. Goya

mediados del siglo XX, [Lasalle](#) (1957), estimó el área ocupada por el caldén en 5 millones de hectáreas; de ellas, 1.200.000 ha eran caldenal de monte alto, con inmediatas posibilidades de aprovechamiento ubicados en la Provincia de La Pampa.

Características del área de los caldenales

Clima

El caldenal se desarrolla en el área comprendida entre las isohietas de 600 mm en su límite Este a la de 400 mm en su

Provincia	Caldenal cerrado	Caldenal abierto	Caldenal cerrado-Caldenal abierto	Caldenal no quemado	Caldenal quemado	Total Caldenal (Tierras forestales)
Bs. Aires					620	620
La Pampa	120.468	580.604	314.320	1.015.393	592.083	1.607.476
San Luis	8.802	408.197	7.759	424.757	419.035	843.792
Córdoba	7.606	11.149	809	19.565	16.614	36.179
TOTAL	136.876	999.950	322.888	1.459.715	1.028.972	2.488.667

Tabla 1: Superficie Boscosa (ha) en el área del caldenal. Datos del Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos, Dirección de Bosques (2002)

Referencias:

Tierras forestales: terrenos con una cobertura de copa mayor al 20 %, donde los árboles pueden alcanzar una altura mínima de 7 m en su madurez; superficies superiores a 10 ha.

Bosque de Caldén: bosque xerófilo dominado por el “caldén” más o menos denso, de unos 8 a 10 m de altura, con un estrato arbustivo pobre y un estrato herbáceo rico en gramíneas. Incluye los siguientes tipos:

Caldenal cerrado: la densidad de la cobertura forestal es superior al 50 %.

Caldenal abierto: la densidad de la cobertura forestal varía entre 20 y 50 %.

Caldenal cerrado-Caldenal abierto: unidad mixta de Caldén cerrado y Caldén abierto.

Caldenal quemado: sitio incendiado en que se encuentran algunos árboles, cuya cobertura de copas no supera el 10 %.

Nota:

La definición de caldenal quemado engloba como tales a los destruidos prácticamente en forma total o dañados recientemente por los incendios en virtud de que transcurridos algunos años la regeneración y los rebrotes ocultan los daños causados por los incendios. El inventario considera también: Otras Tierras Forestales y Tierras Mixtas. Considera como tales aquellas con presencia de bosques fragmentados, desnaturalizados o en situaciones particulares.

La Tabla 1 sintetiza los resultados publicados en el Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos (Dirección de Bosques, 2002). Del total de las 2.488.667 ha consideradas “Tierras forestales” del Caldenal, 1.028.972 ha están comprendidas en la definición de caldenal quemado y sólo 136.876 ha se califican como bosque cerrado. Además, la pequeña superficie de bosques de caldén de la provincia de Buenos Aires es clasificada en su totalidad como bosques de caldén quemados. Esa categoría constituye en San Luis casi el 50 %, en Córdoba casi el 40 % y en La Pampa aproximadamente el 30% de las masas del caldenal.

límite Oeste. En cuanto a la distribución estacional, las mayores precipitaciones se producen en otoño y primavera siendo el invierno seco y el verano semiseco, por lo que, coincidentemente con las más altas temperaturas del año, la evapotranspiración es elevada. Todo el año hay déficit hídrico. A ello se suma la falta de regularidad en las precipitaciones; con ocurrencia de lluvias intensas a las que les suceden largos períodos sin precipitaciones. En la sucesión anual existen años de precipitaciones abundantes que alternan con años de persistentes sequías, agravado, frecuentemente, por altas temperaturas y vientos desecantes. Sólo muy excepcionalmente ocurren nevadas ([Poduje](#), 1987). El granizo, en cambio, suele afectar áreas

reducidas aunque es imposible efectuar una distribución territorial de estas precipitaciones que tienen escasa significación para las masas boscosas.

Las temperaturas medias anuales se encuentran alrededor de los 15°C, tomando como referencia las localidades de Victorica y General Acha que constituyen dos puntos de la misma región alejados entre sí. Los inviernos son rigurosos, con temperaturas medias de 7°C, con mínimas absolutas de -12°C y veranos muy cálidos con máximas absolutas de 44°C. Las heladas se producen principalmente de junio a septiembre. Sin embargo, pueden presentarse desde abril (heladas tempranas) hasta el mes de octubre (heladas tardías) y, con menor frecuencia, pueden producirse en marzo y noviembre ([Pérez y Benítez, 1972](#)).

Teniendo en cuenta la influencia sobre el país de los anticiclones del Pacífico sur y el del Atlántico, podría decirse que el caldenal recibe del primero los vientos secos (pampero) que, luego de las lluvias orográficas producidas en los Andes patagónicos en las laderas expuestas al Oeste, se desplazan con alto grado de sequedad y alta demanda de humedad. El anticiclón del Atlántico provoca el desplazamiento de masas de aire húmedas que ingresan por el NE de Argentina ([Lell y Alvarellos, 1999](#)).

Las características citadas corresponden a un clima continental moderado por su amplitud térmica; templado frío según sus temperaturas medias, y predominantemente semiárido de acuerdo con los valores de sus precipitaciones pluviales ([Pérez y Benítez, 1972](#)).

Relieve

El área norte ocupada por el bosque de caldén alcanza niveles de aproximadamente 400 m de altura sobre el mar. El extremo SE de la región es de menor altura (hasta 100 m snm, con algunas depresiones de hasta 20 m bajo el nivel del mar). En general es llano, con ondulaciones más o menos suaves quebrado por valles largos, depresiones y bajos salinos ([Poduje y Lell, 1974](#)).

Hidrografía

No hay ríos ni arroyos en el área ocupada por el caldenal. No obstante se puede observar la presencia de salitrales. También, existen lagunas de agua dulce generadas en la infiltración de las lluvias en áreas medanosas cuya calidad es generalmente buena para consumo humano, del ganado y riego. En general, en el límite E, el agua subterránea se encuentra a pocos metros de la superficie. En el límite O del caldenal por lo general el agua se encuentra a profundidades de hasta 100 m resultando además de mala calidad para el uso humano y para el ganado. Las lagunas más grandes de hallan cerca del límite de La Pampa con Buenos Aires, consecuencia del declive de la plataforma basal ([Pérez y Benítez, 1972](#)).

Suelos

El caldén demuestra el mejor desarrollo en suelos profundos, limosos con altos contenidos de materia orgánica. Es conocido que los buenos rodales de caldén son indicadores de buen suelo. No obstante puede decirse que el caldén en general se desarrolla en una amplia variedad edáfica. Entre los más frecuentes, están los suelos caracterizados como arenosos constituidos por materiales originarios correspondientes a los pisos más jóvenes del cuaternario. Sus sedimentos eólicos constituyen en su mayor parte formaciones medanosas más o menos estabilizadas ([Cano, 1980](#)).

En la porción norte del área de dispersión del caldén los suelos presentan reacción moderadamente alcalina a levemente ácida (pH 7,5-6,5); alto contenido de arena, profundos, de textura fina, compacta, de características sedimentarias, predominando la arena fina y el limo, de escasa estructura, que drenan fácilmente. Se han desarrollado en condiciones de aridez y semiaridez; razón por la cual sus perfiles se presentan con horizontes poco

marcados, de bajo a mediano contenido de materia orgánica (1,5 – 3 %). Presentan moderada a alta susceptibilidad a la erosión eólica e hídrica, que se incrementa hacia el Oeste, coincidiendo con la disminución de las lluvias ([Poduje y Lell, 1974](#)).

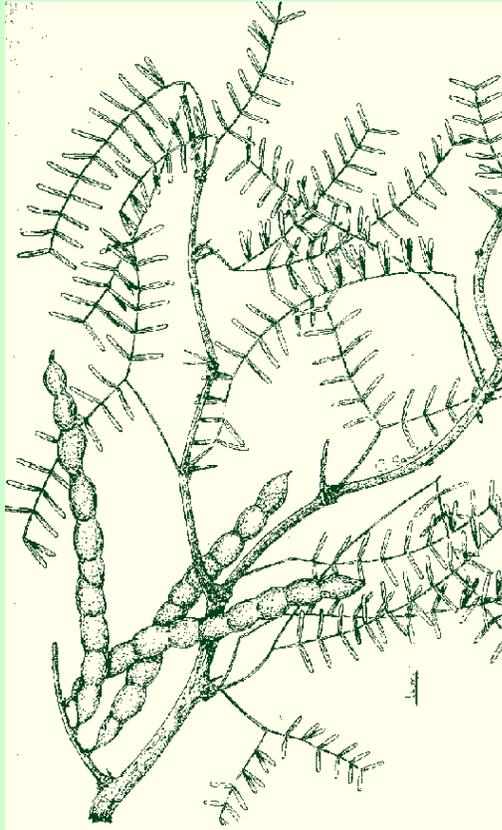


Fig 2: Ha sido tomada de “Pastizales Naturales de La Pampa”. 1988. CREA. Bs. As.

En el área centro y sur, el caldenal se restringe a las partes bajas de los valles donde los suelos son más húmedos y más fértiles por la acumulación de materia orgánica, producto de la descomposición del material generado por el bosque ([Pérez y Benítez, 1972](#)).

En las laderas de los valles y planicies adquiere un porte menor compartiendo el espacio con una proporción creciente de arbustos. Frecuentemente se encuentra presente un nivel de caliza (tosca) a profundidad variable, que a veces suele aflorar. En estas últimas áreas el bosque adquiere escaso desarrollo longitudinal del tronco, al ramificarse a escasa altura ([Cano, 1980](#)).

Vegetación

[Poduje](#) (1987) sectoriza al caldenal por "ciertas diferencias de las existencias boscosas y la composición florística" en tres sectores: Norte, Centro y Sur. Las mejores condiciones ambientales para el caldén se dan en la parte Norte siguiéndole la Centro y por último la Sur que presentan en ese orden existencias, incrementos y calidades decrecientes. En lo que podría ser considerada su área óptima, en el vértice SE de San Luis y el área vecina de la Provincia de La Pampa, el Caldenal se desarrolla en masas más o menos continuas sobre áreas medanosas. Allí se desarrollan los rodales de mayor calidad en términos forestales. En el centro y el sur del área de distribución, ocupa laderas y fondo de valles formados en dirección este a sudoeste resultando entre los más conocidos los llamados Nereco, El Durazno, Quehué, Chapalcó, Valle Argentino. Estos valles generalmente están separados por planicies cubiertas por pastizal. Allí el caldén se desarrolla dando lugar a mayores espaciamientos entre individuos, de troncos más cortos, con una mayor participación de especies arbóreas acompañantes, arbustivas y gramíneas. En la cabecera occidental –límite O- y en una estrecha faja de norte a sur, el algarrobo (*Prosopis flexuosa* DC. var. *flexuosa*, Leguminosa, Fig. 2) llega a ser dominante en las pendientes y en algunos enclaves muy localizados de la cuenca del río Chadileuvú existen rodales de algarrobos en asociaciones casi puras ([Steibel, 2003](#))

Entre las especies arbóreas acompañantes del caldén además del algarrobo, se encuentra el chañar (*Geoffroea decorticans* (Gilles ex Hook et Arn.) Burkart, Leguminosa, Fig. 3); molle negro (*Schinus fasciculatus* (Grisebach) Johnston var. *arenicola* (Hauman) Barkley, Anacardiácea, Fig. 4); peje o sombra de toro (*Jodina rhombifolia* (Hook et Arn) Ressek, Santalácea, Fig. 5). Estas dos últimas son de follaje perenne ([Cano, 1980](#)).



Fig 3: Ha sido tomada de “Pastizales Naturales de La Pampa”. 1988. CREA. Bs. As.

El estrato arbustivo, alcanza 1 m de altura. Está representado por el piquillín (*Condalia microphylla* Cav., Rhamnacea); alpataco (*Prosopis flexuosa* Dc. var. *depressa* F. A. Roig, Leguminosa); atamisque (*Capparis atamisquea* Kunze, Caparidacea); azahar del monte (*Aloysia gratissima* (Giles, et Hook.) Tronc., Verbenacea); llaollines (*Lycium chilense* Miers ex Bertero var. *chilense*, L. *chilense* var. *confertifolium* (Miers) F. A. Barkey, L. *gilliesianum* Miers, Solanaceas); tramontana (*Ephedra triandra* (Tul) emend J. H. Hunz., Ephedracea).

En las pendientes medias y altas, donde resultan más rudas las condiciones o en la medida en que se acerca al límite occidental, se incrementa la participación y composición de especies arbustivas. Un proceso similar ocurre en sitios sobrepastoreados o dañados por el fuego constituyendo lo que se conoce como caldenal arbustal. Está compuesto por especies tales como llaollín; piquillín

(*Condalia microphylla*); manca caballo (*Prosopidastrum angusticarpum* R. A. Palacios et Hock., Leguminosa); yerba de la oveja (*Baccharis ulicina* Hook. et Arn., Compuesta). El estrato gramíneo tiene considerable número de gramíneas palatables, dominan las perennes, entre ellas: flechilla fina (*Stipa tenuis* Phil.); flechilla negra (*Piptochaetium napostaense* (Speg.) Hack.); unquillo (*Poa ligularis* Nees ex Steuds) y estivales como cola de zorro (*Setaria leucopila* (Scribn. et Merr.) K. Schum.); pasto crespito (*Aristida subulata* Henrard); pasto de hoja (*Digitaria californica* (Benth) Henrard); plumerito (*Trichloris crinita* (Lag.) Parodi) (Poduje, 1987).



Fig 4: Ha sido tomada de “Pastizales Naturales de La Pampa”. 1988. CREA. Bs. As.

El estrato gramíneo del caldenal en las bajas pendientes está integrado predominantemente por gramíneas perennes intermedias, entre las que se encuentran paja blanca (*Stipa ichu* (Ruiz et Pav.) Kunth.); paja fina (*Stipa tenuissima* Trin.); paja vizcachera (*Stipa*

ambigua Speg.), y pasto puna (*Stipa brachychaeta* Godr.). Es comúnmente conocido como caldenal-pastizal (Poduje, 1987).



Fig 5: Ha sido tomada de “Pastizales Naturales de La Pampa”. 1988. CREA. Bs. As.

En el límite norte del área de distribución del caldenal en La Pampa (Departamento Rancul), dentro del bosque de caldén aparece esporádicamente el tala (*Celtis pallida* Torr) (Steibel, 2003) y ya en la provincia de San Luis, en el centro-este, se extiende en un ecotono con el bosque de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht.) y algarrobo negro (*Prosopis nigra* (Gris.) Hieron.) (Maceira, 2002).

El caldén

El Caldén es una leguminosa autóctona, arbórea, que alcanza los 12-15 metros de altura. Es una especie endémica y constituye la especie arbórea de *Prosopis* que ocupa el extremo austral del área de dispersión de este

Género. Es marcadamente heliófila aún en sus estadios juveniles, por lo que generalmente no regenera bajo cubierta arbórea (Lell, 1994).

En general los ejemplares tienen tendencia a ramificar a baja altura, resultando un fuste corto, poco cilíndrico; de 1 a 3 m de longitud -Fig. 6-. Existen ejemplares cuyo DAP es superior a 1,5 m. Suelen presentarse bifurcados desde el suelo, lo que Lasalle (1966) considera atribuible al nacimiento y unión posterior de 2 o más plántulas nacidas de semillas de una misma chaucha. También he observado tal situación a rebrote de tocones bajo el nivel del suelo luego de la muerte de la parte aérea de la planta por incendios o cortas.



Fig 6: Archivo Personal.

Cuando en su estado juvenil se desarrolla sin competencia, generalmente ramifica a baja altura sin predominio del crecimiento en altura por lo cual resultan árboles de copa extendida. Cuando crecen con competencia intra o interespecífica evidencian prontamente la declinación del crecimiento de las ramas laterales aumentando el crecimiento en altura y el desarrollo de troncos de mayor longitud (Scarone, 2003).

La corteza de color oscuro se torna más clara a edad adulta; muy rugosa, de espesor variable llegando a 3 cm en árboles de edad avanzada. Presenta follaje caduco, de escasa densidad con pequeñas hojas alternas, integradas por 1-2 pares de pinas. Posee espinas caulinares, uninodales, divergentes de 0,5 a 2,5 cm de longitud (Cano, 1987).

Una detallada información, referente a los caracteres morfológicos de esta especie y afines, se puede encontrar en [Palacios *et al.* \(1988\)](#).



Fig 7: Ha sido tomada de “Pastizales Naturales de La Pampa”. 1988. CREA. Bs. As.

Fenología

La foliación ocurre por lo general durante la primera quincena de octubre. Generalmente las masas ubicadas en las áreas altas anticipan hasta 2 semanas la brotación con relación a áreas bajas; el retraso en estos bajos posiblemente sea debido a las menores temperaturas causadas por el escurrimiento nocturno de aire frío hacia las depresiones del terreno. La caída de las hojas ocurre a partir del mes de abril luego de las primeras heladas. Ocasionalmente mantiene sus hojas hasta el mes de junio. Florece durante la 2ª quincena de noviembre – principios de diciembre. Las heladas tardías pueden causar daños a la floración así como las lluvias intensas que, cuando ocurren durante la floración, impiden la polinización. Por lo

general, algunos árboles vuelven a florecer habitualmente a mediados de enero aunque con menor intensidad (Fig. 7). Es frecuente que los caldenes no fructifiquen o lo hagan sólo escasamente en amplias zonas y durante períodos de varios años. Este fenómeno se registró en el período 1998 a 2002, durante el cual muy pocos rodales fructificaron y en ellos sólo lo hicieron unos pocos ejemplares. La producción de frutos del año 2004 resultó generalizada, aunque en la mayor parte de los árboles de escaso poder germinativo. En general los caldenes fructifican cuando tienen un DAP superior a unos 15 cm y una edad mínima de unos 15 a 20 años. Excepcionalmente es posible observar ejemplares de menor diámetro con frutos ([Lell, 1976](#)).

La madurez de las legumbres se produce durante los meses de febrero a abril, evidenciándose en el cambio de color de las chauchas que pasan del color verde al amarillento o amarillo violáceo; luego se desprenden paulatinamente. Las legumbres aún en estado verde y, más aún, una vez maduras resultan fuertemente atacadas por larvas de Bruchidos (*Bruchus* sp.) y de otros géneros que perforan las semillas que en consecuencia pierden su capacidad germinativa (Comerci, R. com. pers.).

La producción de frutos es muy variable. [Peinetti *et al.* \(1993\)](#) en un estudio llevado a cabo en el caldenal en la Provincia de La Pampa obtuvieron un valor promedio de 3.358 frutos por árbol. [Privitello y Gabutti \(1993\)](#) estudiaron en caldenales de San Luis la relación del diámetro del tronco con la producción total de vainas resultando nula para árboles con diámetro menor a 0,1 m. Observaron, también, que a igual diámetro la producción resultó marcadamente diferente y que la producción media de vainas fue de 3 kg de materia seca por árbol en una superficie con 200 árboles por ha. Resultó, en consecuencia, que “La disponibilidad de chauchas es de 600 Kg de materia seca/ha, producción similar a la que ofrece una pastura natural típica de la región de bosque de caldén; sólo que concentrada en los meses de mayo y junio (momento que coincide con el 100% de la caída de las

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi y J.F. Goya

vainas”.

Las legumbres maduras son muy valoradas por su alto valor alimenticio para el ganado. [Privitello y Gabutti \(1993\)](#) evaluaron la calidad nutritiva de la harina de vainas de caldén con semillas obteniendo los siguientes resultados: Materia Seca: 79,35 %; nitrógeno: 2,73 %; proteína bruta: 14,81 %; cenizas, 4,72 %; materia orgánica: 95,28 %; fibra detergente neutro o pared celular: 61 %; contenido celular: 39 %; digestibilidad materia seca (*in situ*) a las 72 h: 51,73 %; digestibilidad fibra detergente neutro: 29,6 %; digestibilidad contenido celular: 90,58 %.



Fig 8: Archivo Personal.

Germinación

El fruto del caldén es una legumbre comprimida, algo espiralada (localmente llamado chaucha) por lo común compuestos por 20 a 35 artejos, cada uno con su correspondiente semilla cubierta por su testa. Los frutos extremadamente delgados, con escasa demarcación de los artejos, contienen generalmente semillas vanas o de escasa energía germinativa. Las semillas presentan a la madurez un color amarillento que con el paso del tiempo se torna

marrón. El peso de 1000 semillas es del orden de los 21-25 g ([Lell et al., 2000](#)).

Determinaciones realizadas con semillas normalmente desarrolladas, cosechadas inmediatamente luego de la madurez, han dado por resultado un poder germinativo del orden del 80-90 % al 5° día. Ensayos, además, con escarificación mecánica o química no modificaron el porcentaje de germinación. Con humedad adecuada y temperaturas en torno a los 30 °C se obtuvieron los valores más altos de germinación, iniciándose a los 2-3 días y culminando la energía germinativa al 5° ([Lell et al., 2000](#)). El ganado, en especial el vacuno, favorece la regeneración al ingerir las legumbres y dispersar las semillas escarificadas por digestión ([Lasalle, 1957](#); [Peinetti et al., 1992](#); [Poduje, 1987](#)).

Crecimiento

El sistema radicular del caldén se caracteriza por su desarrollo en profundidad a temprana edad (3-5 años). Se han determinado longitudes de la raíz pivotante con un largo de 36 cm en plantines de 1 año de edad cuyo tallo tenía 12 cm de altura. Transcurrido dicho período el sistema radicular se transforma lentamente por el mayor desarrollo relativo de las raíces superficiales laterales que se extienden, en estado adulto, en un radio de 25-30 metros alrededor del tronco en árboles bien desarrollados ([Lell, 1994, Fig. 8](#)).

Los anillos de crecimiento del tallo se desarrollan a un ritmo creciente culminando a la edad de 30-40 años, período para el cual se han determinado anillos de 5,5 mm de espesor y superiores aún. A partir de dicho período comienza a declinar el incremento llegando a 1-2 mm entre los 100 – 150 años. El desarrollo en diámetro está influenciado por la calidad del sitio y la densidad del bosque. Los árboles dominantes o que se desarrollan aislados presentan un crecimiento notablemente superior que aquellos que se instalan en áreas ocupadas. Los ejemplares de esta especie son longevos; mediante

recuento de anillos se han determinado individuos de hasta 318 años (Giunchi A., com. pers.)

Características de la madera de caldén

El duramen del caldén presenta color castaño amarillento al cortarlo. Con el tiempo se torna castaño oscuro. Presenta brillo suave, textura mediana a gruesa, grano oblicuo, veteados demarcados suaves causados por los anillos de crecimiento. Peso específico: en estado verde 1150 kg.m³ secado al 12 %: 650 kg.m³. El leño posee un 13 % de taninos (Tinto, 1993). Se trata de una madera naturalmente muy durable a la intemperie (empleados como postes rurales se estima su vida útil en 30 años, aunque es frecuente observar alambrados con postes de 40 y más años (D'adam H., com. pers.), estable (bajos índices de contracción volumétrica), apta para ser trabajada. Presenta escasa resistencia al choque y a la flexión. Su empleo está limitado fundamentalmente por la falta de rollizos de calidad y en cantidad suficiente para su industrialización.

Los caldenales

Estructura y regeneración

En tiempos pasados la amplia región del caldenal constituyó un sistema con importante participación de especies leñosas que a causa de la explotación forestal y ganadera, la implantación de cultivos e incendios se encuentra seriamente degradada y reducida en su superficie. La masa arbórea frecuentemente presenta discontinuidades con espacios ocupados por pastizales con proporciones variables de arbustos y/o árboles. Otras veces adopta una fisonomía de parque con árboles aislados en una matriz de pastizal, en isletas dispersas o bien en franjas entre los valles (Poduje, 1987).

Se expresa frecuentemente que el caldenal es una formación boscosa abierta en la que las copas de los árboles no se tocan, los individuos están muy distanciados entre sí, cuya distribución espacial le otorga un aspecto sabánico a la formación. Estas apreciaciones no deben

generalizarse porque no son siempre correctas. Corresponden frecuentemente a caldenales sobremaduros, en estado de disgregación, raleados, regenerados defectuosamente, o a casos particulares.

Las masas de bosque de caldén se presentan como un mosaico de rodales de estructuras sumamente variables en relación con la geomorfología y en general modificadas por distintos tipos de perturbaciones (Cano, 1975).

El área basal (AB) de los rodales de caldén puede oscilar alrededor de 10 m².ha existiendo registros de rodales que alcanzaron 36 m².ha (Lell y Alvarellos, 1999).

La participación de las clases de edad es altamente variable (Lasalle, 1966). Es posible encontrar todas las variantes que van desde las masas coetáneas a las multietáneas (Lell y Alvarellos, 1999). García (2004) en un estudio de la participación de clases diamétricas de rodales de caldenes regenerados naturalmente por semillas determinó que, en ellos, ésta ocurrió sucesivamente, tras reiterados intervalos de varios años, ocupando el área paulatinamente, cuando habrían encontrado las condiciones necesarias para que se concretara el proceso regenerativo.

Cuando es exitosa la regeneración por semillas, en sitios libres de bosque, puede, en poco tiempo, ocupar plenamente el espacio con 2000 a 3000 ejemplares por hectárea dando lugar a masas coetáneas (Fig. 9). Estas masas se transforman en lo que se denomina localmente "renoval", que corresponde a las clases de edad de "monte bravo", "vardascal" y "latizal" en las que ocurre naturalmente la eliminación de parte de los individuos. Transcurridas estas etapas y ya en estado de fustal alto la masa arbórea del caldenal, normalmente desarrollada, naturalmente se ralea rápidamente hasta pasar a la fase final, con 10 a 30 ejemplares por ha; culminando con dos o tres árboles enormes (Lasalle, 1966). Esta última fase resulta el final del ciclo de una masa natural, regular de especies heliófilas que propicia y da lugar al reinicio de la regeneración (Leibundgut, 1978 en Durchiron, 2000).



Fig 9: Archivo personal

Cuando la regeneración ha sido incompleta, en sucesivas oleadas se van ocupando los espacios en los periodos propicios de fructificación y condiciones para la diseminación e instalación de las plántulas, pudiendo ello ocurrir en 2 (Fig. 10) o más oportunidades (Fig. 11) que se evidencian por la presencia de los grupos de edades correspondientes a los distintos momentos en los que se produjo la regeneración; dando lugar a rodales dietáneos o polietáneos (Lell, 2004 en García, 2004).

También, luego de talas e incendios la mayor parte de las especies leñosas que componen el caldenal rebrotan vigorosamente tras la destrucción de su parte aérea, como consecuencia el vuelo de las masas adquieren el carácter de coetáneo independientemente de la edad de la cepa dando lugar a la proliferación de varios vástagos por cepa, transformándose en una masa leñosa densa localmente designada como fachinal (Lell y Alvarelos, 1999).



Fig. 10: Archivo personal

También es posible frecuentemente observar rodales en los que existen individuos regenerados de semillas conjuntamente con otros rebrotados originados generalmente de las extracciones “selectivas” a las que fueran sometidos (Lell, 2004 en García, 2004).

En síntesis, la regeneración del caldén se concreta por semillas, por rebrotes y obviamente por ambas conjuntamente. Ello puede ocurrir natural o artificialmente. Estos patrones de regeneración tienen importantes implicancias para la producción y manejo.



Fig 11: Archivo personal

Incendios forestales

Como consecuencia de la destrucción de los tejidos provocada por fuegos intensos suele morir totalmente la parte aérea del árbol. Generalmente los caldenes rebrotan quedando la parte muerta en pie. Eventualmente el daño sufrido puede no resultar tan severo pero es frecuente que por lo menos quede seriamente lesionado el cambium en el área cercana al suelo, en especial de los ejemplares jóvenes, afectando su desarrollo futuro dañando la porción maderable más valiosa (Lell, 1990) (Fig. 12).



Fig 12: Colaboración de la Lic. Andrea Medina.

[Medina et al.](#) (2000) estudiaron la cronología de fuegos en un bosque de caldén del Sur de San Luis pudiendo reconstruirla para el período de 1787 hasta 1993 documentando un intervalo medio de fuego de 13,14 años para el período de ocupación de pobladores indígenas (1787-1879), de 15 años para el período de transición (1880-1910) y de 7,25 años para el período final (1911-1993). Observando que las fechas de ocurrencia de incendios en el siglo veinte coinciden, además, con los períodos de desmonte intensivo y con el comienzo del uso de quemadas intencionales en la zona. La estacionalidad de los fuegos, mayormente de primavera y verano, coincide con el período anual de mayor déficit hídrico y de mayor acumulación de material combustible en los estratos inferiores del bosque. La Tabla 2 resume el número de hectáreas de caldén de la Provincia de La Pampa afectadas por incendios durante el período 2000 - 2002.

TABLA 2. Áreas del Caldén de la provincia de La Pampa afectadas por incendios forestales. Fuente: Dirección de Recursos Naturales, Provincia de La Pampa

Año	Hectáreas afectadas		Total Hectáreas
	1° semestre	2° semestre	
2000	22.130	268.023	290.153
2001	553.109	26.015	579.124
2002	182.930	121.528	304.458
2003	106455	88133	194588
PROMEDIO	216.156	125.925	342.083

Uso del bosque nativo

El caldén, representa, salvo excepciones, entre el 90% y el 95% del volumen leñoso económicamente aprovechable existente en las masas del caldén ([Lell, 1994](#)). En bosques no intervenidos, se han obtenido 150 m³ha⁻¹ de productos leñosos, obteniéndose de algunos ejemplares de caldén más de 14 m³ de leña por ejemplar ([Lasalle, 1957](#)).

Actualmente puede estimarse que los valores medios de las existencias del caldén son de ca. 20 –25 m³ha⁻¹. Se han determinado, en rodales maduros, volúmenes de hasta 70 m³ha⁻¹ y otros con 12 m³ha⁻¹ ([Lell, 1994](#)). En su mayor parte los rodales se encuentran seriamente dañados por los incendios y en proceso de regeneración. Puede estimarse que de una masa en estado de fustal aprovechable el 35-40% del volumen total corresponde a rollizos y el restante a leña y otros productos como postes y varillas. En el caso de masas con predominio de individuos de 20-40 cm de DAP los productos menores son los más frecuentes ([Lell y Alvarellos, 1999](#)).

El desarrollo de las leñosas en alta densidad afecta la producción de forraje. En virtud de que en las áreas con bosque de caldén se practica la ganadería, se apela

frecuentemente al empleo del fuego como quemas controladas o prescriptas, cuando no ocurren incendios fortuitos, con el fin de mejorar la producción forrajera. El fuego daña la vegetación leñosa, en especial en los estados de renoval, que generalmente rebrota vigorosamente luego de la muerte, total o parcial, de la parte aérea. Cuando la masa leñosa arbórea-arbustiva reconstituye la ocupación del espacio aéreo los productores generalmente se ven impulsados a reiterar las quemas, causando un paulatino deterioro de la vegetación leñosa y del ambiente ([Lasalle, 1957](#); [Lell y Alvarellos, 1999](#)).



Fig 13: Archivo personal

Muchas de las masas existentes actualmente están regeneradas por rebrote como consecuencia de daños sufridos en la parte aérea del ejemplar (talas, incendios, ramoneos) (Fig. 13). [Scarone et al.](#) (2000), estudió un área de Parque Luro (Provincia de La Pampa) severamente dañada por un incendio, obteniendo como resultado, transcurridos 2 años, que: 1) el 75 % de los caldenes rebrotaron; 2) que no existía relación entre el DAP y el

número de rebrotes de cepa por árbol; y, 3) comprobó que a mayor número de vástagos por cepa, mayor era el crecimiento en altura de los mismos.

En general, el proceso de degradación del caldenal se evidenció en las primeras décadas del siglo XX con una explotación selectiva, extrayendo los productos de mayor valor, cortando los árboles a nivel del suelo y dejando el tocón. Paralelamente o posteriormente fueron sometidos al uso ganadero. La extracción de productos leñosos y el pastoreo se efectuaron sin consideración de la permanencia del recurso bosque causando su degradación cualitativa y cuantitativa ([Poduje, 1987](#)).

Transcurridos algunos años, cuando árboles de las categorías inferiores pasaron a diámetros aprovechables, se reiteraron las explotaciones sin más consideración que los beneficios económicos inmediatos del hachero, del obrajero o del propietario del predio. Los productos extraídos sirvieron para el desarrollo primeramente de las vías ferroviarias que determinaron su trazado precisamente hacia los núcleos boscosos. Luego las rutas, caminos y zonas vecinas a los centros poblados fueron facilitando el acceso a los bosques y la extracción de los productos ([Lell y Alvarellos, 1999](#)).

Entre los años 1900 y 1930, conjuntamente con la ganadería, se intensificó la agricultura triguera que dio lugar a la desaparición de grandes superficies de bosques de caldén ([Roldán, 1990](#)). Reiterados intentos y consecuencias culminan en la situación actual. Con las fluctuaciones debidas a las problemáticas del mercado la madera de caldén fue empleada para fabricar adoquines, parquets, colmenas, mueblería, postes, tutores para la fruticultura, leña, carbón y, en especial durante las dos guerras mundiales, como combustible para las locomotoras del ferrocarril. Se utilizaba especialmente la “leña campana” que es la que se obtenía de árboles de gran diámetro, secos en pie, desprovistos de la albura por acción de agentes bióticos y climáticos. Esta preferencia disminuyó la cantidad de material muerto en los bosques. Luego estimuló

el “sangrado” de árboles que consistía en quitar la corteza y albura a ras del suelo en forma de anillo para provocar la muerte del árbol y acelerar la producción de leña “acampanada” o tipo “campana” (Lasalle, 1957). A partir del año 1930 se inició la instalación masiva de aserraderos y fábricas de parquet contando con abundante materia prima en los bosques. Las décadas del ‘40 al ‘50 son señaladas como el período de mayor actividad. Notas de la época relatan que en el ‘40, solamente en el territorio pampeano trabajaban más de 125 obrajes y 40 aserraderos ocupando 4000 obreros que representaban más del 60 % de la mano de obra industrial. Su actividad consistía principalmente en la fabricación de parquet para pisos, adoquines para calles y la fabricación de elementos de carpintería artesanal (Roldán, 1990).

Los postes de caldén han servido para la construcción de casi todos los alambrados rurales existentes en el territorio pampeano y en parte del de provincias vecinas. Roldán (1990) refiriéndose a un poblado (Luan Toro) expresa “... el inicio de la Segunda Guerra Mundial motivó que las hachadas... provocaron el mayor auge de que se tenga conocimiento... El caldén fue “el oro del monte”... “centenares de hacheros llegados de todas partes del país producían millones de toneladas de leña”. Refiriéndose a un obraje concreto expone: “El obraje abarcaba una superficie de 32 leguas, donde trabajaban unos 1000 hacheros (sin contar mujeres y niños)...”. Semejante actividad diezmo las existencias madereras del caldenal.

Se extrajeron indiscriminadamente todos los árboles con algún valor económico, quedando en pie, y como material reproductivo, sólo aquellos individuos muy pequeños, de muy mala conformación o estado sanitario deficiente. Como consecuencia se agotó el recurso económicamente aprovechable en la década del ‘70 (Lasalle, 1957). Tal expresión no es más que el reflejo de la realidad.

El manejo del caldenal para la producción sustentable de productos maderables ofrece diversas alternativas silvícolas. Los conocimientos y experiencia existentes permiten afirmar que se puede lograr la adecuada regeneración del caldén por los métodos de reproducción natural o de repoblación artificial, incluyendo el enriquecimiento, mediante técnicas simples y efectivas. Asimismo, los tratamientos que dan lugar a masas regulares o semirregulares, de optarse por el régimen de monte alto, resultan adecuados dado el temperamento heliófilo del caldén. Ello conlleva sus ventajas e inconvenientes. Entre las primeras se destacan la simplificación de la gestión, la reducción de costos y la posibilidad de incidir sobre la competencia. Por otra parte, la regeneración de rodales de caldén por rebrotes (tallar), generalmente determina la producción de elementos de limitadas alternativas de uso.

En algunos rodales las cortas de mejora son suficientes para racionalizar su producción maderera. Por el contrario, en las masas muy degradadas, resulta recomendable a los fines de una producción maderable reiniciar su regeneración. Las prácticas enunciadas pueden aplicarse en tramos por fajas sucesivas, alternas o en grupos. Las técnicas y modalidades surgen de las particularidades de cada situación (tipo de suelos, pendiente, vegetación arbórea y sotobosque, fauna, riesgos de incendios, etc.) pudiendo integrarlas en sistemas agroforestales o de uso múltiple.

Los mejores rodales maderables de caldén observados son los regulares, regenerados de semillas y en alta densidad. Para propiciar la producción de madera de buena calidad debiera considerarse la posibilidad de regenerarlos natural o artificialmente con tales características. En caso de poseer ya masa boscosa habría que ordenarla, transformándola en masas regulares. En ambas situaciones, serán necesarias posteriores intervenciones silvícolas (claras, clareos, podas, etc.) de conducción. Además, deberá atenderse a la calidad genética, dada su incidencia en los resultados. También, es

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi y J.F. Goya

posible concebir el manejo de rodales de caldén con otros objetivos, por ej. silvopastoriles. En tales casos la planificación seguramente asignará al componente arbóreo productivo maderero un rol complementario. No obstante las posibilidades enunciadas, existen diversos obstáculos. La mirada puesta en el corto plazo, el desconocimiento y confusión sobre las posibilidades del manejo adecuado, la falta de industrias modernas integradas, son algunos de los factores determinantes del estado actual del caldenal.

Desmontes

Los desmontes para ampliar la frontera agropecuaria que reportan las estadísticas para el área del caldenal fluctúan en algunos miles de hectáreas. En La Pampa el promedio anual es de unas 2500 ha. Si bien esta cifra no es despreciable, lamentablemente, solo refleja de manera mínima lo que ocurre con el recurso forestal del caldenal cuyo estado es deplorable. Las superficies desmontadas habitualmente se habilitan para la agricultura –en especial cultivos de cosecha o la implantación de pasturas para la ganadería. También es necesario señalar la creciente inclusión de desmontes en el interior de áreas del caldenal fragmentándolo de modo creciente. El desmonte debido al cambio de uso del suelo es en general precedido por la explotación selectiva y el empobrecimiento del bosque. Luego, éste frecuentemente, pasa a ser considerarlo como un freno o impedimento a sus actividades productivas.

Generalmente cuando una superficie del área del caldenal se libera de la agricultura, por algunos años, es ocupada paulatinamente por una cobertura arbustiva y arbórea de muy mala calidad maderable y escasa cantidad aprovechable. El tránsito a una masa maderable insume décadas. Los productores del área tienen real conciencia del valor y significación del caldenal para los agroecosistemas vinculados al mismo y otras actividades estrechamente

dependientes, entre ellos el agroturismo, la caza mayor y menor, la obtención de productos medicinales, la apicultura, etc. No obstante los beneficios económicos actuales incentivan actividades que frecuentemente colisionan con la conservación del ecosistema del caldenal.

Conclusiones

El bosque de caldenes o caldenal es una formación boscosa endémica característica que representa una entidad biológica de enorme valor ecológico, social y económico. Su existencia en la provincia de Córdoba está reducida a una mínima expresión y en las restantes provincias de su área de distribución natural la degradación del recurso forestal ha alcanzado niveles notorios.

El caldén es la especie arbórea dominante. Es una especie adaptada a la variabilidad de las condiciones de su área de distribución en la que contribuye al equilibrio ambiental, la biodiversidad y la producción pecuaria. En su interior se practica preponderantemente la cría de bovinos. Su madera es valorada por sus características y aptitud para diversos usos. Las talas, incendios, presión del pastoreo y otros disturbios, han dado lugar al deterioro del recurso, causando el agotamiento maderable de las masas.

El caldén es una especie heliófila que regenera naturalmente de semillas y, como muchas especies de zonas secas, también por rebrotes luego de la tala o incendios. La regeneración artificial es también posible. Puede constituir distintas estructuras de masas horizontales y verticales. El aprovechamiento e industrialización maderera es reducido y un manejo silvícola sustentable apropiado es deseable. Es factible el establecimiento de rodales productivos como también la transformación de masas existentes con fines de aprovechamiento maderero. Adicionalmente, los caldenales admiten planteos de uso múltiple, silvoganaderos, y agrosilvícolas. Estas distintas alternativas, implementadas y adoptadas pueden convertirse en opciones ambiental y socialmente superadoras de la situación actual caracterizada

por la falta de un auténtico manejo a escalas de rodal y bosque.

Bibliografía

- Cabrera, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. T. II. Fascículo 1, 2ª ed. Bs. As. Acme. 85 pp.
- Cano, E. 1980. Inventario Integrado de los Recursos Naturales de la Provincia de La Pampa. INTA-Ministerio de Economía. y Asuntos Agrarios-Univ. Nac. de La Pampa. Bs. As. 493 pp.
- Cano, E. 1988. Pastizales Naturales de La Pampa. T. I. AACREA- Provincia de La Pampa. 415 pp.
- Durchiron, S.M. 2000. Strukturierte Mischwälder. Parey. Berlin. 256 pp.
- Gabutti, E.; Ocampo, E. y M. Privitello. 1993. Estimadores del Crecimiento de *Prosopis caldenia* (Burk) en la región del caldenal. Prov. De San Luis. Actas Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Comisión Bosques Nativos, pp. 106-114.
- Gabutti, E. 2002. El caldenal en el centro de la provincia de San Luis. Actas 1ª Reunión Nacional para la Conservación de la Caldenia Argentina. Agencia Córdoba D.A.C. y T. S.E.M.. Dirección de Ambiente. Pp. 23-24.
- García, C. 2004. Participación de las clases diamétricas en rodales de *Prosopis caldenia* Burk. regenerados de semillas (oquedal). 28 pp. Tesina Ing. Rec. Nat. y M. A., Fac. Cs Ex. y Naturales- Univ. Nac. de La Pampa.
- Lasalle, J.C. 1957. Política forestal y métodos de aprovechamiento con relación al bosque pampeano de caldén. Ingeniería Agronómica. 15 (4): 4-15.
- Lasalle, J.C. 1966. Informaciones descriptivas de los "Caldenales". Revista Forestal Argentina. Año X, 1: 15-19.
- Lell, J.D. 1976. Observaciones sobre la fenología de especies leñosas del cardenal. Protocolo interno de la Dirección de Bosques, Provincia de La Pampa. Inédito.
- Lell, J. 1990. Necesidad de desarrollar un plan de investigaciones sobre el manejo de las masas del caldenal. Revista de la Facultad de Agronomía, Univ. Nac. de La Pampa, 5 (1): 14.
- Lell, J. 1994. Evaluación de la posibilidad de aprovechamiento maderero industrial para la Provincia de La Pampa. Informe de Consultoría. 126 pp. Inédito.
- Lell, J. y E. Alvarellos. 1999. Informe Preliminar del Relevamiento –Fase I- del Estudio Integral de la Región del Espinal-Provincia de La Pampa. Trabajo de Consultoría. 44 pp. Inédito.
- Lell, J.D.; Viroletti, M.; Scarone, M. y O. Giunchi. 2000. La germinación de semillas de caldén (*Prosopis caldenia* Burkart). Inédito.
- Maceira, N. 2002. Estado de conservación del bosque de caldén en la provincia de San Luis. Evaluación preliminar basada en el empleo de imágenes satelitales. Actas 1ª Reunión Nacional para la Conservación de la Caldenia Argentina. Agencia Córdoba D.A.C. y T. S.E.M.. Dirección de Ambiente, pp. 22.
- Medina, A.; Dussart, E.G.; Estelrich, D. y E.A. Morici. 2000. Reconstrucción de la historia del fuego en un bosque de *Prosopis caldenia* (Burk) de Arizona, Sur de la Provincia de San Luis. Multequina 9: 91-98.
- Palacios, R.; Agulló, M.A.; Mom, M.P.; Torregrosa, S. y P. Picca. 1988. Especies del Género *Prosopis* en Argentina. Taxonomía. Primer Taller Internacional sobre Recursos Genéticos y Conservación de Germoplasma en *Prosopis*. Documento Preliminar. F.C.A – UNC y F.C.E. y N. – U.B.A.. pp 15 – 90. Córdoba.
- Peinetti, R.; Cabeza, C.; Pereyra, M. y O. Martinez. 1992. Observaciones preliminares sobre la diseminación del caldén (*Prosopis caldenia* Burk.) en la región semiárida de la Argentina. Turrialba 42 (3): 415-417.
- Peinetti, R.; Pereyra, M.; Kin, A. y A. Sosa. 1993. Effects of cattle ingestión on viability and germination rate of calden (*Prosopis caldenia*) seed. Journ. Range Management 46 (6): 483-486.

- Pérez., E. O. y O. M. Benítez. 1972. La explotación del bosque de caldén en la Provincia de La Pampa. G.E.A. (Bs. As.) XV: 290-302.
- Poduje, L. 1987. Bosques Xerófilos de la Región Central Argentina. Actas IV Jornadas técnicas de Bosques Nativos degradados. El Dorado. Misiones; 1-12.
- Poduje, L. y J. Lell. 1974. Visión de La Pampa. Gobierno Provincial. Santa Rosa. La Pampa.
- Privitello, M. y E. Gabutti. 1993. Producción de vainas de caldén en la Región de Bosque de caldén de la provincia de San Luis. Actas Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Anexo Comisión V, pp. 3-9.
- Ragonese, A. E. 1967. Vegetación y ganadería en la República Argentina. Colección Científica del INTA. 5, Buenos Aires. 218 pp.
- Roldán, L. 1990. Luan Toro. Suplemento Cultural Caldenia. –Periódico La Arena-17 de marzo de 1990. Santa Rosa. III Nota.
- Rosacher, J. 2002. Creación del corredor Biogeográfico del Caldén. Actas 1ª Reunión Nacional para la Conservación de la Caldenia Argentina. Agencia Córdoba D.A.C. y T. S.E.M.. Dirección de Ambiente. pp. 13-17.
- Scarone, M.; Lell, J; Giunchi A. y M. Viroletti. 2000. Respuesta de *Prosopis caldenia* a la destrucción de su parte aérea por fuego. Multequina 9:161-164.
- Scarone, M. 2003. Curso sobre Conservación de los Recursos Naturales Vivos. Ministerio de la Producción. Gobierno de la Provincia de La Pampa. pp. 81-107.
- Steibel, P. 2003. Flora y vegetación de la Provincia de La Pampa. Apuntes de Clases. Cátedra de Botánica, Facultad de Agronomía, Univ. Nacional de La Pampa.
- Tinto, J. C. 1993. Productos no leñosos de los árboles argentinos. Bosques y Desarrollo (Bs.As.), Año 4, 7: 33-36.
- Tortorelli, L. 1956. Maderas y bosques argentinos. ACME. Bs. As. 910 pp.



Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte

Pablo E. Villagra¹, Mariano A. Cony², Nancy G. Mantován², Bertilde E. Rossi²,
M. Margarita González Loyarte², Ricardo Villalba¹ y Luis Marone²

¹Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental. IANIGLA - CONICET. CC. 330, 5500, Mendoza, Argentina

²Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas – CONICET. CC. 507, 5500, Mendoza, Argentina

e-mail: villagra@lab.cricyt.edu.ar

Resumen

Los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte, dentro de la zona árida templada argentina, son bosques azonales caracterizados por un estrato arbóreo abierto dominados por especies del género *Prosopis*, especialmente *P. flexuosa* y *P. chilensis*. Los mismos presentan diversos estados de degradación producto de las explotaciones a que han sido sometidos, principalmente durante el último siglo. Este trabajo resume los conocimientos adquiridos en los últimos años sobre su estructura, funcionamiento y manejo. Se han detectado diferencias florísticas, fisonómicas y en la estructura de las poblaciones de algarrobos que responden a diferencias ambientales, principalmente climáticas y en la historia de uso. En el Monte, la presencia de *P. flexuosa* genera microhábitats adecuados para el establecimiento de otras especies a través de la modificación del suelo y de la moderación de las condiciones climáticas. A pesar de una serie de adaptaciones morfofisiológicas que le permiten evitar o tolerar el estrés hídrico, el establecimiento natural de los algarrobos sería un evento raro como consecuencia de las características climáticas y de la alta tasa de predación de sus semillas. *P. chilensis* y *P. flexuosa* presentan una gran variabilidad inter e intrapoblacional en caracteres morfológicos y fisiológicos que permitirían la selección de características deseables para ser usadas en programas de reforestación de zonas áridas.

Introducción

La Provincia Fitogeográfica del Monte abarca 460.000 Km². de la zona árida templada de la República Argentina, extendiéndose desde los 24° 35' hasta los 44° 2' S y desde los 62° 54' a los 69° 5' W (Fig. 1). El clima del Monte es semiárido a árido, con una media anual de precipitación inferior a 350 mm. La intensidad de la sequía, su duración y la estación en que caen las lluvias permiten separar dos áreas climáticamente diferentes: el Monte septentrional desde los 37°S hacia el norte, con concentración estival de las precipitaciones, y el Monte meridional al sur de los 37°S, donde no hay concentración

nítida de las lluvias. Estas son generalmente torrenciales y presentan una variabilidad temporal y espacial muy marcada. El área presenta una gran amplitud térmica anual (Morello, 1958; Cabrera, 1976).

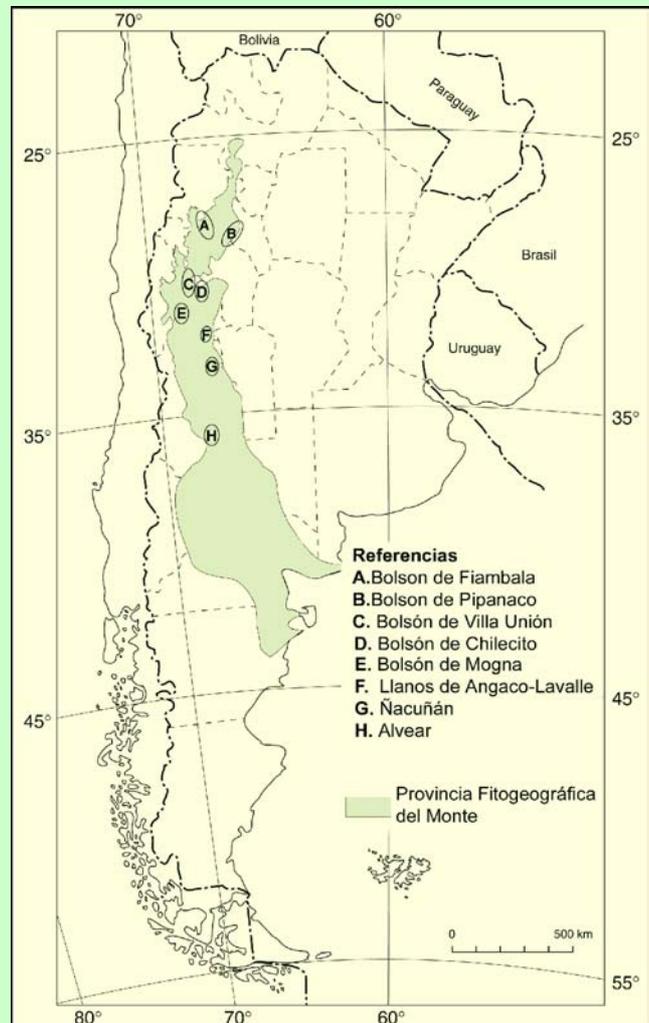


Fig. 1. Principales poblaciones de *Prosopis flexuosa* dentro de la Provincia Fitogeográfica del Monte.

Fisonómicamente, el Monte es un mosaico de tres tipos de vegetación: a) la estepa arbustiva climática dominado por especies de la familia Zygophyllaceae; b) las estepas edáficas de arbustos halófitos como *Suaeda divaricata*, *Atriplex spp*, *Alleronfea vaginata* y c) el bosque que es un tipo edáfico azonal dominado en la mayoría de los casos por especies del género *Prosopis*. Dentro de la estepa arbustiva climática, la comunidad más característica es típicamente biestratificada; el estrato arbustivo alcanza los dos metros de altura y es dominado por *Larrea divaricata* o *Larrea cuneifolia*, acompañada por *Larrea nitida*, *Monttea aphylla*, *Senna aphylla*, *Cercidium praecox*,

Bougainvillea spinosa, *Lycium spp.* y *Bulnesia retama*; el estrato herbáceo es dominado por *Trichloris crinita*, *Pappophorum caespitosum*, *Aristida mendocina*, . y algunas suculentas y anuales. El bosque de *Prosopis spp.*, conocido como “algarrobal”, aparece exclusivamente en lugares con una provisión extra de agua y presenta un estrato arbóreo muy abierto dominado por *P. flexuosa* o por *P. chilensis*, acompañados por *Geoffroea decorticans*; el estrato arbustivo es dominado por *Capparis atamisquea* y especies del género *Larrea* (Morello, 1958; Cabrera, 1976). El Monte Septentrional presenta, proporcionalmente a su superficie, una mayor área boscosa, encontrándose en el Monte Meridional árboles aislados o bosquetes de muy pocos ejemplares. En la figura 1 se puede observar la ubicación de los principales algarrobales del Monte.

En cuanto a la situación social en el Monte, se ha observado que, distribuidos en la cercanía de los acuíferos, se encuentran asentamientos, llamados puestos, a cargo de grupos familiares con añosa raigambre hispano-indígena que están dedicados en su casi totalidad a la cría de ganado menor (cabra), a lo que puede sumársele algo de ganado mayor, extracción de leña y la producción de artesanías. La propiedad de las tierras generalmente no es clara, lo que hace que en la mayoría de los casos el puestero sea jurídicamente un ocupante de hecho, aunque históricamente sea el auténtico dueño de las tierras.

Comparativamente con otras áreas boscosas del país y como consecuencia de sus características ecológicas, el algarrobal del Monte presentaría bajos índices de diversidad y, desde un punto de vista económico, una menor cantidad de recursos naturales. Sin embargo, el estudio, la conservación y el correcto manejo del mismo son de suma importancia por una serie de factores que se discutirán a continuación.

En primer lugar, si bien la riqueza de especies es menor que en otros bosques, el Monte posee en ciertos grupos taxonómicos un gran número de endemismos (Roig-Juñent y Claver, 1999). La mayoría de los géneros con especies adaptadas al desierto habrían tenido su centro de dispersión en áreas no desérticas (Shmida, 1985), por lo que estos endemismos representarían extremos adaptativos al

estrés hídrico de cada grupo taxonómico. Por ejemplo, el género *Prosopis* desde su centro de dispersión en el Chaco húmedo se ha ido adaptando a áreas cada vez más desérticas (Roig, 1993b). Tal es el caso de *P. argentina* que presenta una serie de características que le permiten transformarse en especie dominante en las condiciones ambientales extremas de los médanos del Monte Septentrional (Villagra, 1998). En este aspecto, el mayor problema es el desconocimiento de la biodiversidad del Monte, especialmente en algunos taxones (Roig-Juñent y Claver, 1999).

Otro aspecto importante, es que el algarrobal ha sido fuente de subsistencia para numerosas comunidades humanas durante varios siglos y hasta el presente sigue siendo explotado por los habitantes de la zona (Abraham de Vázquez & Prieto, 1981; Abraham y Prieto, 1999). Según Roig, (1993a), se pueden distinguir varias etapas en la historia de uso de los algarrobales. En la época en que los bosques estaban ocupados por indígenas, los algarrobos se usaban fundamentalmente como recurso alimentario para el hombre. Al parecer, cada comunidad indígena o sus caciques mantenían la propiedad sobre el algarrobal, que le pertenecía. Posteriormente, se introduce el ganado doméstico europeo y paulatinamente la demanda va trasladándose hacia el uso forrajero, el que domina en la actualidad. Durante las primeras décadas del siglo XX, con el auge ferroviario, se produce una intensificación notable de la explotación de tipo extractivo; el algarrobo es utilizado para leña, carbón y para la iluminación urbana a través de la obtención de gas pobre. Esta fue quizás la etapa de mayor degradación que sufrieron los bosques del Monte, muchos de los cuales han desaparecido completamente. En las décadas del 40-60, se comienzan a expandir los viñedos en Cuyo, y nuevamente los bosques de algarrobos y retamos del Monte fueron talados para los sistemas de conducción de la vid. Luego, nuevas demandas de mercado llevan a la extracción de madera de algarrobo para mueblería y para parquet, esta etapa se caracteriza por una corta selectiva. Este uso no se puede comparar en magnitud con la extracción para carbón, pero es negativa en la medida en que la selección lleva a la pérdida de los pocos

ejemplares que quedan de buen fuste. En los últimos años, se inicia un proceso de revalorización del uso de los bosques del Monte y Chaco árido, en distintas provincias y a nivel nacional orientado a racionalizar su uso. Se inicia una serie de estudios tendientes a la reforestación de los bosques altamente degradados.

Podemos concluir entonces que desde el punto de vista económico, el algarrobal ha sido sometido a una explotación con concepto minero, sin ajustar la velocidad de extracción a la velocidad de renovación de los recursos extraídos. El capital generado subsidió el desarrollo de los oasis irrigados sin invertirse nada en el conocimiento, mantenimiento y mejora de los activos ecológicos que hoy presentan un fuerte proceso de desertificación, lo que ha llevado al empobrecimiento de los habitantes de la zona.

Un tercer aspecto a destacar es la escasa capacidad de recuperación natural que tienen estos sistemas dadas las características ambientales extremas a las que se hayan sometidos y a las condiciones actuales de alta degradación. Esto lleva a pensar en la necesidad de un aporte de energía que acelere la recuperación de la biomasa vegetal perdida. Para la definición del tipo de manejo que



Fig. 2: Ejemplar de un bosque natural de *P. flexuosa* en Fiambalá, Catamarca.

permita dicha recuperación, es necesario comprender el funcionamiento del sistema a fin de invertir en los aspectos que sean realmente limitantes.

Esta revisión resume los conocimientos adquiridos en los últimos años acerca de la estructura y el funcionamiento de los algarrobales del Monte. Está dividido en partes temáticas que abarcan una caracterización de los algarrobales desde el punto de vista comunitario y poblacional, aspectos de su dinámica, de la fisiología y la variabilidad genética de los algarrobos con un enfoque adaptativo y una discusión acerca de los problemas a resolver para manejar estos bosques, con especial referencia a métodos de reforestación. Si bien se intenta abarcar los algarrobales del Monte, la mayoría de los estudios se llevaron a cabo principalmente en la Reserva Telteca (NE de Mendoza) y en la Reserva de Ñacuñán (E de Mendoza) por lo que la mayor parte de los datos presentados son de estas dos localidades y principalmente de una de las especies de algarrobo, *P. flexuosa*.

Caracterización fisonómica y florística de los algarrobales del monte en las reservas de Telteca y Ñacuñán

[Morello](#) (1958) analiza los algarrobales que se extienden entre 25° y 30° de latitud S, a los que describe como bosques de fondos de cuenca y de base de conos de deyección. El mismo autor da como límite climático del bosque (bosque zonal) una precipitación anual de 300-350 mm para regiones comprendidas entre 29° y 33° de latitud S. Se consideran azonales los bosques que logran desarrollar con menos de 300 mm debido a un aporte hídrico complementario.

Los árboles dominantes alcanzan hasta 15 m de altura, las copas no se cierran completamente y debajo hay uno o dos estratos arbustivos. El estrato arbóreo puede ser monoespecífico o estar compuesto de varias especies. Ejemplos de los primeros son los algarrobales de *P. flexuosa* del Bolsón de Fiambalá (Catamarca) ([Morello](#), 1958) (Fig. 2) y algunos sitios del valle entre las Sierras de Jagüé y Umango y la Sierra de Famatina donde *P. flexuosa* constituye un bosque bastante denso de 6-7 m de altura con

especies arbustivas del jarillal de *L. divaricata* (Hunziker, 1952). Entre los bosques compuestos por 4 a 6 especies arbóreas, encontramos el bosque de *P. flexuosa*, *P. alba*, *Bulnesia retama*, *Cercidium praecox*, *Geoffroea decorticans* con los arbustos *Capparis atamisquea*, *Suaeda divaricata* descrito por Vervoorst (1954) para Tilciao (Catamarca). Simpson y Solbrig (1977) señalan, para el borde de los extensos sistemas de derrame característicos del Bolsón de Pipanaco, la presencia de bosques mixtos de *P. chilensis*, *P. flexuosa*, *Celtis spinosa* y *Grabowskia boerhaviifolia* formando densos grupos con *C. atamisquea*. Además, *P. flexuosa* puede constituir bandas alrededor de la depresión salina (Fig. 3). Morlans (1997) describe también estos bosques mixtos. Roig (1993b) analiza con un enfoque biogeográfico las especies del género *Prosopis* incluyendo como especies arbóreas características del Monte a *P. flexuosa*, *P. chilensis*, *P. chilensis* var. *catamarcana*, *P. chilensis* var. *rojana* y *P. alpataco* var. *lamaro*. Para Talampaya (La Rioja), Femenia (1993) describe dos tipos principales de bosques: un bosque de *P. flexuosa* con un estrato arbustivo formado por *Atriplex lampa*, *Plectocarpa tetracantha* y *S. divaricata* y, en las zonas de mayor disponibilidad de agua, un bosque de *P. chilensis* acompañado por *Cercidium australe*, *Grabowskia* aff. *obtusata* y *C. atamisquea*.



Fig. 3: Bosque denso de *Prosopis flexuosa* en el Bolsón de Pipanaco. Catamarca.

Según Roig (1993b), *P. flexuosa* (algarrobo dulce) (Figs. 1 y 4) constituye la principal especie de los bosques azonales del Monte junto con *P. chilensis* (Figs. 5 y 6) y también forma parte del bosque pampeano acompañando a *Prosopis caldenia*. *P. flexuosa* es el árbol

característico de las galerías de los ríos permanentes y temporarios de la región árida, comportándose como freatófita. Roig et al. (1992) señalan que los “bosques de freática” son comunes a todos los piedemontes áridos de la Cordillera de los Andes. Así, *P. flexuosa* se encuentra en todas las llanuras de Mendoza y San Juan hasta los 1.200 msnm, en sitios donde disponga de agua freática durante todo el año, pudiendo soportar elevada salinidad (10.000 a 20.000 $\mu\text{mhos/cm}$) Roig (1985). En San Juan, *P. flexuosa* puede formar bosques con *Aspidosperma quebracho-blanco* como en la Travesía de Mascasín, donde el estrato arbustivo está formado por *L. divaricata* y *Mimozyanthus carinatus*; estos bosques constituirían un ecotono con la región Chaqueña (Roig, 1982).

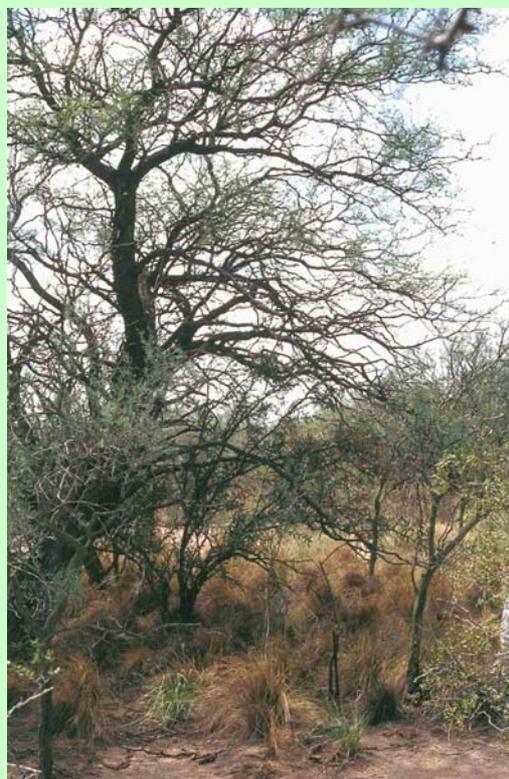


Fig. 4: Ejemplar de *Prosopis flexuosa* y las especies asociadas creciendo bajo su dosel en la Reserva de Ñacuñán, Mendoza (Fig. P.E. Villagra).

Para Mendoza, se distinguen dos tipos de bosques: el bosque de las travesías (llanuras con capa freática que recorren el sector oriental de la provincia) y el bosque en galerías (Roig et al., 1992). En todos los casos el estrato arbóreo está constituido por *P. flexuosa*. Los bosques de las travesías de *P. flexuosa* presentan diferencias de norte a sur. En general son bosques abiertos con distinto grado de cobertura arbórea. En el NE (Travesía

de Guanacache) se pueden encontrar bosquecillos donde las copas se tocan ([González Loyarte et al.](#), 1990; [González Loyarte](#), 1992). En la región central (Travesía del Tunuyán), los bosques son bastante abiertos y consecuentemente presentan un estrato graminoso y herbáceo muy rico. En la llanura sur (Travesía de la Varita, en Alvear), si bien cubren extensiones importantes, *P. flexuosa* se presenta en forma arbustiva o con árboles dispersos ([Roig](#), 1982; [Roig et al.](#), 1992).



Fig. 5: Ejemplar de un bosque natural de *P. chilensis* en Molinos, Salta.

En esta sección, se analiza en particular los bosques de la Reserva Faunística y Florística Telteca (Travesía de Guanacache) y los de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán (Travesía de Tunuyán) que, ubicadas en la región central de la Provincia Fitogeográfica del Monte (Fig. 1), presentan condiciones climáticas diferentes.

Condiciones ambientales

La Reserva Telteca se extiende entre 32° 17' S, 67°54' W y 32°24' S, 68°05' W y cubre aproximadamente 20.700 ha ([González Loyarte](#), inédito). Se encuentra en la llanura de divagación del río Mendoza que ha sido cubierta por un gran sistema de médanos (Rodríguez, 1966). Los bosques se localizan en la base de los médanos semifijos, valles intermédanos y en zonas de suaves ondulaciones ([González Loyarte et al.](#), 1990; [González Loyarte](#), inédito). Los paleocauces presentan restos de bosque muy deteriorado sobre suelos limo-arcillosos.

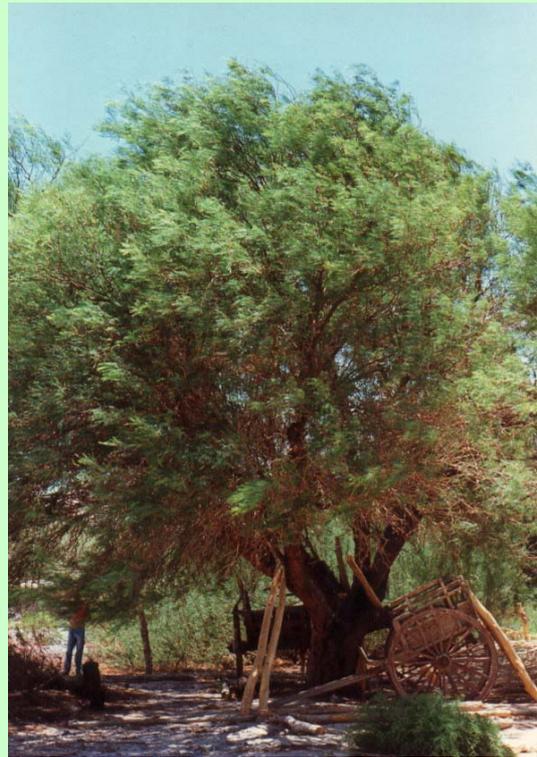


Fig. 6: Ejemplar de *P. chilensis* en Rodeo, San Juan.

La Reserva de Biosfera de Ñacuñán abarca una superficie de 12.880 ha entre las coordenadas 33°55' S, 67°54' W y 34°05' S, 65°58' W. Se localiza en una planicie de divagación, formada por torrentes que descienden de la Meseta del Guadal, que constituye la “Playa de Ñacuñán”. Su modelado superficial es el resultado de procesos eólicos e hídricos que han dado origen a cadenas de médanos semifijos, depresiones y red de cursos temporarios ([Abraham](#), 1995). Los algarrobales se encuentran en los interfluvios, en suelos profundos arenosos a franco-arenosos, típicos de la llanura, con buena permeabilidad y drenaje ([Tanquilevich](#), 1971).

Las características climáticas de los bosques analizados presentan diferencias importantes en cuanto a temperatura y disponibilidad hídrica. Las estaciones meteorológicas tomadas como referencia son la de Encón (32° 32' S y 67° 83' W), a 20 km al norte de la Reserva Telteca y la de Ñacuñán, instalada en la misma reserva.

Los diagramas climáticos evidencian una importante “estación relativamente seca” durante todo el año para Encón (Fig. 7). En Ñacuñán, en cambio, la estación seca es notablemente menor a lo largo del año, alcanzando registros mínimos en el verano (diciembre-

enero). Al comparar las precipitaciones y las temperaturas anuales de ambos sitios (Tabla 1) se observa que Encón presenta condiciones climáticas más extremas, recibe en promedio la mitad de las lluvias de Ñacuñán (con gran variación interanual) y sus temperaturas son superiores en 2 a 3 °C. Estas diferencias se ven reflejadas en la distribución de algunas especies megatérmicas que ingresan en el NE de Mendoza sin alcanzar la zona de Ñacuñán (Roig *et al.*, 1992).

Estaciones meteorológicas	Precipitación anual media (mm)	Temperaturas anuales (°C)		
		media	mínima media	máxima media
Encón*	160,9	18,1	10,9	25,6
Ñacuñán**	329,4	15,6	7,6	23,8

Tabla 1 Precipitaciones y temperaturas medias anuales para las Estaciones de Encón y Ñacuñán.
* Elaborado con datos del Programa Regional de Meteorología (CRICYT)(1971-1988) -** Estrella, 1995. (1972-1992)

En ambas reservas los bosques se desarrollan con menos de 300-350 mm de precipitación anual con distribución primavero-estival. Al considerar la eficiencia de las lluvias útiles (Guevara *et al.*, 1997), las diferencias se acentúan (Fig. 8). Este factor de eficiencia de las lluvias útiles alcanza valores muy bajos en Encón, no justificando la presencia de vegetación boscosa. Le Houérou (1984) considera que este factor pierde sentido con la existencia de agua freática, particularmente en condiciones de desierto.

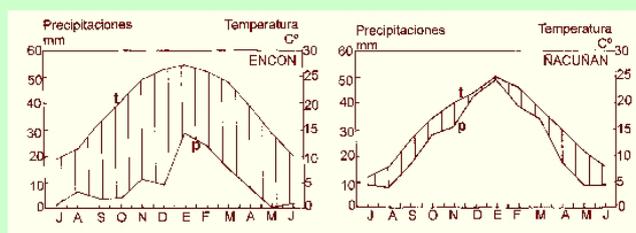


Fig. 7. Precipitación y temperaturas medias mensuales y estación relativamente seca (área rayada) para las Estaciones meteorológicas de Encón y Ñacuñán (Adaptado de Guevara *et al.*, 1997)

La presencia de bosques en Telteca (Fig. 9), a pesar de la escasa disponibilidad de lluvias, se explica por su capa freática salina accesible a las raíces de los algarrobos (entre 5 y 20 m) (CRAS, 1979) (Fig. 8); se trata de bosques azonales. Según Morello (1958) en todos los lugares donde aparece el bosque el agua no excede los 20 m de profundidad. Roig y Ruiz Leal (1959) comprobaron que

en el área de la Banda del Cura (La Rioja), así como en los márgenes del Río Bermejo, los bosques se desarrollaban bien con profundidades de freática entre 14 y 18 m y observaron bosques muertos de algarrobos (probablemente *P. flexuosa*) con profundidades entre 30 y 35 m.

En Ñacuñán, la capa freática se encuentra alrededor de 70-80 m de profundidad (Fig. 8). Según Roig (1985) y Cavagnaro y Passera (1993) el algarrobo se independizaría de las lluvias al disponer de agua subsuperficial en horizontes húmedos relacionados con lentes arcillo-arenosas frecuentes en el perfil del suelo. Roig (1993b) denomina comportamiento vadosófito a esta forma de utilización del agua.

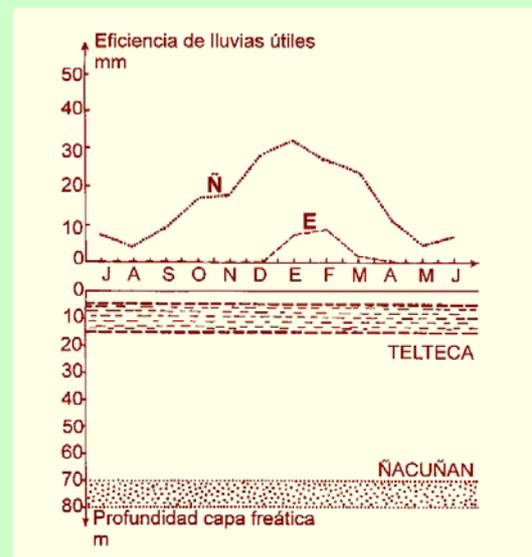


Fig. 8. Eficiencia de lluvias útiles (P-0,1 ETP) (Adaptado de Guevara *et al.*, 1997) y profundidad de la capa freática en las Reservas Telteca y Ñacuñán.

La disponibilidad hídrica condiciona así el patrón de distribución espacial de los algarrobales que puede ser muy fragmentada y heterogénea; estas características se acentúan con la actividad humana.

Esta particular heterogeneidad y fragmentación en la distribución espacial de los algarrobales plantea ciertas dificultades para su mapeo. En este sentido, resulta de suma utilidad trabajar con imágenes satelitarias, ya que la detección de la luz reflejada (en distintas longitudes de onda) por cada elemento del terreno se realiza con una discriminación muy detallada que depende de la resolución espacial del sensor. El procesamiento digital de imágenes

satelitarias, por ser numérico, permite determinar diversos índices y asociarlos a comunidades vegetales y estados de degradación ([González Loyarte, 1994](#)). Para analizar la vegetación del Monte resulta de gran utilidad trabajar con las bandas rojo del visible, y las del infrarrojo cercano y medio que permiten analizar vegetación y condiciones de humedad.



Fig. 9: Bosque Abierto de *P. flexuosa* en Telteca, NE de Mendoza.

Breve historia de uso

Los bosques de la Reserva Telteca se mantuvieron inaccesibles durante mucho tiempo por su ubicación entre médanos. La extracción de madera estaba limitada a las proximidades de las huellas existentes sobre terreno firme, con cubierta de arcilla y limo (paleocauces). El IADIZA en 1980 inicia gestiones ante autoridades provinciales para proteger los bosques del NE Mendoza, particularmente los bosques próximos al puesto Telteca, ya que la traza de la Ruta de las Altas Cumbres (RN 142) los haría más vulnerables. En 1983 se hace una declaración conjunta de diversas instituciones y personalidades apoyando la creación de un área de Reserva Ecológica o parque. Finalmente, se crea la Reserva Faunística y Florística del bosque Telteca el 26 de noviembre de 1985 mediante la Ley Provincial N° 5061. La clausura con alambrado se realizó entre 1989 y 1995. A pesar de esta protección, se produce actualmente el ingreso de animales (vacas y caballos) en ciertos sectores de la reserva por deficiencia en el cierre de las depresiones (Páez, J., comunicación personal). La corta de leña verde y la extracción de leña campana está prohibida. Actualmente sólo se usa la leña

seca y caída para uso hogareño de los puesteros. El control de estas restricciones mejoró desde la radicación de los guardaparques en 1991. De acuerdo con [Roig et al. \(1992\)](#), los grandes árboles relicto o los rodales residuales como los que se encuentran en el bosque Telteca constituyen una evidencia de las condiciones ecológicas muy favorables del NE de Mendoza para el desarrollo del algarrobo.

El bosque de algarrobos de Ñacuñán es un bosque de rebrote. Entre 1907 y 1938 se hizo una explotación intensiva de sus algarrobales. Este período coincide con la instalación del ferrocarril en la zona y la utilización de carbón de leña par producir gas de alumbrado para la ciudad de Mendoza. Luego de este período de tala indiscriminada, y con la consecuente disminución de la cobertura boscosa, los campos fueron aprovechados para la actividad ganadera, probablemente por un incremento de los pastizales heliófilos en las zonas deforestadas ([Roig 1995](#)). Estos campos fiscales de la provincia de Mendoza se convirtieron, por Ley provincial N° 2821 del 21 de julio de 1961, en la Reserva Ecológica de Ñacuñán. En 1970, el área queda a cargo del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas y a partir de ese año comienzan las tareas efectivas de conservación con el cierre perimetral y la exclusión del ganado. Desde 1986 la reserva está incluida en la Red Mundial de Reservas de Biosfera del Programa MAB.

Flora y vegetación

En Telteca quedan aún bosquecillos residuales cerrados en los que los árboles de fuste único (6 a 12 m de altura) tocan sus copas y presentan coberturas de entre 90 % y 100 %. También se encuentran en esta zona variantes de estos bosques con distintas etapas de degradación como los bosques abiertos de *P. flexuosa* con *A. lampa* y *Suaeda divaricata* con una cobertura arbórea de 25 a 75% y hasta 10 m de altura y los de *P. flexuosa* con *Trichomania usillo* (5-50% de cobertura arbórea) (Fig. 9) Los bosques muy abiertos de *P. flexuosa* y *L. divaricata* en paleocauces presentan coberturas de 5-10%. Todos estos bosques presentan un segundo estrato arbóreo de *B. retama* con distinta cobertura. En estas comunidades hay algarrobos de

fuste único y de múltiples troncos. Bosquecillos cerrados de *G. decorticans*, con *P. flexuosa* como acompañante, se localizan también en lugares con mayor disponibilidad hídrica como al pie de médanos y en borde de paleocauces.

El bosque de algarrobos en la Reserva de Ñacuñán es la comunidad vegetal más extensa. *P. flexuosa* domina en el estrato arbóreo, con árboles de hasta 7 m de altura y una cobertura media del 20%, pudiendo llegar en algunos relevamientos hasta el 80%. Los árboles presentan numerosos fustes característicos del rebrote luego de la tala. El estrato arbustivo, dominado por *L. divaricata*, alcanza 2,5-3 m de altura; el estrato inferior está dominado por las gramíneas de hasta 0,60 m. Dentro del bosque abierto de *P. flexuosa* se distinguen pequeñas comunidades que difieren entre sí en las especies que se hacen dominantes, pero no presentan grandes diferencias florísticas. Estas comunidades son consideradas facies del algarrobal (Roig, 1971) y determinarían variantes de tipo fisonómico dentro de una misma asociación. Así se encuentran facies de *G. decorticans*, en la que esta especie y *P. flexuosa* forman bosquecillos en lugares cercanos a desagües, zanjones o en la base de los médanos. *B. retama* está presente formando retamales (facies de *B. retama*) en ambientes de mayor aridez y asociados con la erosión en surcos (Roig, 1971). Además, se encuentran facies en las que el estrato superior presenta árboles muy aislados, como la facies de *L. divaricata* y el zampal (facies de *Atriplex lampa*) que podrían constituir una etapa de degradación del bosque que fue eliminado.

Para el análisis de estos bosques se aplicó el método florístico-ecológico de Braun-Blanquet (1979) y sus resultados se sintetizan en la Tabla 2 (Rossi, en preparación; González Loyarte, inédito). En la misma se presenta sólo las especies de mayor presencia y cobertura y se puede observar la existencia de especies diferentes en cada sitio y de especies compartidas por las dos localidades.

Como se observa en la Tabla 2, *P. flexuosa* tiene alta presencia en todas las comunidades estudiadas de ambos sitios. En el bosque abierto de *P. flexuosa* y *L. divaricata* (Ñacuñán) y en los bosquecillos cerrados y bosques abiertos de *P. flexuosa* con *A. lampa* y *S.*

divaricata (Telteca), el algarrobo es la especie de mayor cobertura. En el resto de las comunidades las especies de mayor cobertura son otras, arbóreas o arbustivas. En el estrato arbustivo, *Lycium tenuispinosum* y *C. atamisquea* están ampliamente distribuidas en ambas reservas. La segunda, alcanza en los bosques cerrados de Telteca valores de cobertura cercanos al 50%, descendiendo a 10% en los bosques muy abiertos de los paleocauces. En Ñacuñán, con valores de cobertura inferiores (2%) se la ha registrado preferentemente bajo la cobertura de *P. flexuosa* (Rossi y Villagra, 2000). Esta especie, *C. atamisquea*, considerada por Roig et al. (1992) como la especie acompañante del algarrobo más constante (desarrollada a la sombra de su copa, por su carácter esciófilo), desaparece al disminuir la cobertura arbórea en la zona del Bolsón de Pipanaco (Morlans, 1997). *L. divaricata* y *A. lampa* están presentes en los bosques de ambas reservas aunque con abundancia diferente: la primera especie tiene mayor cobertura en Ñacuñán y la segunda en Telteca. Los arbustos *S. divaricata* y *T. usillo* se encuentran exclusivamente en el algarrobal de Telteca mientras que *L. cuneifolia* sólo en el de Ñacuñán. En el estrato herbáceo, *Trichloris crinita*, *Aristida mendocina* y *Setaria leucopila* son las gramíneas más ampliamente distribuidas en las comunidades, aunque su cobertura es variable de un sitio a otro. *Pappophorum caespitosum* y *Digitaria californica* son especies de muy alta presencia en Ñacuñán y prácticamente ausentes en Telteca, mientras que *Bouteloua aristidoides* y *Sporobolus rigens* son exclusivas de Telteca aunque con baja presencia.

Los datos analizados corresponden a trabajos en ejecución de modo que las listas florísticas no son exhaustivas. Se han relevado hasta ahora 18 familias que incluyen 52 especies para Telteca, y en Ñacuñán 19 y 66 respectivamente. Se observa que las Gramíneas constituyen la familia más representada en las dos reservas, con 31% del total de especies para Telteca y 24 % para Ñacuñán. Le siguen por orden de importancia en Telteca las Leguminosas y Solanáceas con 10% cada una y las Quenopodiáceas (8%). En Ñacuñán, las Compuestas abarcan el 17% de las especies, las Solanáceas el 11% y las Verbenáceas el 8%.

RESERVA TELTECA					RESERVA DE ÑACUÑÁN						
COMUNIDADES											
	Bosquecillos cerrados de <i>P. flexuosa</i>	Bosque de <i>G. decorticans</i>	Bosque abierto con <i>A. lampa</i> y <i>S. divaricata</i>	Bosque abierto con <i>A. lampa</i> y <i>T. usillo</i>	Bosque muy abierto con <i>L. divaricata</i>	Bosque abierto de <i>P. flexuosa</i>	Facies de <i>L. divaricata</i>	Facies de <i>G. decorticans</i>	Facies de <i>B. retama</i>	Facies de <i>A. lampa</i>	
<i>Prosopis flexuosa</i>	4-87,50	2-10,00	V-39,38	V-16,94	V-35,02	V-19,10	V-2,54	V-4,82	V-3,16	2-0,87	
<i>Capparis atamisquea</i>	4-47,50	3-5,00	V-13,98	IV-2,27	V-10,02	IV-1,99	IV-0,07	III-0,25	IV-0,36	1-0,83	
<i>Lycium tenuispinosum</i>	4-10,65	4-4,38	V-7,53	V-3,93	III-20,50	V-7,34	V-5,76	V-14,79	V-13,13	2-0,067	
<i>Atriplex lampa</i>		2-1,25	V-22,09	IV-7,80		II-0,19	IV-3,06	II-0,033	II-0,33	3-15,00	
<i>Trichloris crinita</i>	3-11,28	1-0,03	IV-3,79	III-1,97	I-0,02	V-4,14	IV-2,29	V-5,04	V-5,68	3-0,10	
<i>Setaria leucopila</i>	1-0,03		III-0,45	II-1,94		V-1,15	III-2,27	III-2,74	IV-0,075	1-0,83	
<i>Aristida mendocina</i>	1-0,03		I-0,01	V-0,62	I-0,02	V-3,06	IV-3,54	III-3,35	II-0,33	2-0,067	
<i>Larrea divaricata</i>	1-0,63		II-0,23	III-3,63	IV-16,00	V-14,30	V-19,25	V-8,98	V-15,94	3-5,87	
<i>Geoffroea decorticans</i>		4-68,75	II-1,68	II-0,30	II-1,00	V-9,15	IV-2,05	V-30,21	V-3,16	1-0,033	
<i>Bulnesia retama</i>	2-0,65	2-0,05	IV-4,39	V-17,22	V-33,50			I-0,21	V-15,94		
<i>Suaeda divaricata</i>	2-0,65	1-0,63	V-16,26	IV-0,07	II-0,52						
<i>Trichomania usillo</i>		1-0,03	I-0,01	V-13,06	I-0,02						
<i>Bouteloua aristidoides</i>	1-0,03		I-1,46	IV-4,22							
<i>Bouteloua barbata</i>	1-0,03		II-0,03	II-1,94							
<i>Sporobolus rigens</i>	1-0,03		III-1,68	III-0,31	I-0,02						
<i>Aristida adsencionis</i>	2-0,03		I-0,21	I-0,28						1-0,033	
<i>Setaria mendocina</i>	1-0,03	1-0,03	I-0,01	I-0,01							
<i>Cassia aphylla</i>			I-0,01	II-0,30							
<i>Sporobolus phleoides</i>			II-0,03	I-0,01							
<i>Panicum urvilleanum</i>	1-0,03			II-0,29							
<i>Mimosa ephedroides</i>				I-0,28							
<i>Ephedra boelkei</i>				I-0,28							
<i>Lycium chilense</i>			I-0,01	I-0,01		IV-0,42	IV-0,80	III-0,46	IV-0,38	3-0,10	
<i>Pappophorum caespitosum</i>				I-0,01		V-3,97	V-8,30	III-3,58	V-7,84	3-5,87	
<i>Digitaria californica</i>						V-3,62	V-6,28	III-5,86	V-2,25	2-13,33	
<i>Acantholippia seriphioides</i>						IV-0,59	IV-0,32	III-0,66	IV-1,93	2-0,87	
<i>Verbena aspera</i>				II-0,02		III-1,83	IV-3,53	III-2,73	V-4,11	2-0,067	
<i>Neobouteloua lophostachya</i>						IV-0,59	II-0,27	I-0,008	III-0,05	1-0,033	
<i>Stipa ichu</i>						IV-7,35	I-0,25	III-3,98	V-5,01		
<i>Condalia microphylla</i>						IV-1,64	I-0,01	IV-0,27	III-0,05	1-0,033	
<i>Sporobolus cryptandrus</i>						III-0,21	III-2,03		IV-0,062	1-0,033	
<i>Ephedra triandra</i>						III-0,57	II-0,03	III-0,058	II-0,037		
<i>Chaenopodium papulosum</i>						II-0,036	I-0,01	III-0,24	I-0,012	1-0,033	
<i>Lycium gillesianum</i>	1-0,03			I-0,01		I-0,019	I-0,01	II-0,25	III-0,05		
<i>Larrea cuneifolia</i>						I-0,18	III-0,04	II-0,43	II-2,51	1-0,83	
<i>L. chilense var. minutifolium</i>	1-0,03		I-0,02			II-0,21	II-0,03	III-0,45	I-0,012		
<i>Diplachne dubia</i>						I-0,007	III-0,04	I-0,017	II-0,025	1-0,033	
<i>Sphaeralcea miniata</i>						II-0,20	I-0,01	II-0,025	I-0,012		
<i>Trixis papillosa</i>						II-0,028	II-0,02	II-0,23	III-0,35		
<i>Parthenium hysterophorus</i>						II-1,09	II-1,51	II-1,27	III-0,05		
<i>Chloris castilloniana</i>				I-0,28		II-1,09	I-0,01	I-0,008	II-0,025	1-0,033	

Tabla 2. Cuadro comparativo sintético de los bosques de las Reservas Telteca y Ñacuñán (Mendoza, Argentina)

En cada comunidad, la primera columna expresa grados de presencia (V=presente en más del 80% de los censos, IV=60-80%, III=40-60%, II=20-40%, I=<20%); con menos de 5 censos se expresa el número de censos. La segunda columna indica cobertura media en %.

Las formas de vida reflejan las distintas estrategias de protección de las yemas vegetativas que permiten a las plantas sobrevivir durante la estación desfavorable (estaciones más frías o más secas) (Raunkiaer, 1934); su clasificación posibilita una interesante comparación entre diferentes comunidades y ambientes. La distribución de las formas de vida por comunidad (espectro biológico) en cada reserva se sintetiza en la tabla 3. Dos espectros biológicos han sido calculados por comunidad, uno según la riqueza florística y el otro según la cobertura. Del análisis por comunidad en cada reserva surgen algunas diferencias.

anuales). Se observa que en el algarrobal típico de Ñacuñán los arbustos involucran al 35% de las especies presentes en la comunidad seguidos por hemicriptófitos (30%); en Telteca la relación se invierte con 35 % para hemicriptófitos y 31% para arbustos. Las plantas anuales tienen una participación florística semejante (22% y 23%).

Los espectros biológicos por cobertura muestran un comportamiento diferente en las dos reservas. En Telteca los fanerófitos (árboles) dominan claramente en los bosques cerrados de *P. flexuosa* (64%) y *G. decorticans*

COMUNIDADES	RESERVA TELTECA					RESERVA DE BIOSFERA DE ÑACUÑÁN				
	Bosquecillos cerrados de <i>P. flexuosa</i>	Bosque de <i>G. decorticans</i>	Bosque abierto con <i>A. lampa</i> y <i>S. divaricata</i>	Bosque abierto con <i>A. lampa</i> y <i>T. usillo</i>	Bosque muy abierto con <i>L. divaricata</i>	Bosque abierto de <i>P. flexuosa</i>	Facies de <i>L. divaricata</i>	Facies de <i>G. decorticans</i>	Facies de <i>B. retama</i>	Facies de <i>A. lampa</i>
ESPECTROS BIOLÓGICOS POR PRESENCIA RELATIVA DE ESPECIES										
Fanerófitos	7,7	16,7	10,7	7,1	25	3,7	4,65	6,38	7,31	7,69
Nanofanerófitos	30,8	38,9	50	38,1	50	33,33	32,55	38,29	31,7	34,61
Hemicriptófitos	34,6	27,8	25	35,7	25	27,77	27,9	23,91	31,7	46,15
Suculentas	3,8	0	0	4,8	0	1,85	4,65	0	0	3,84
Terófitos	23,1	16,7	14,3	14,3	0	22,22	18,6	23,91	14,63	7,69
Caméfitos	0	0	0	0	0	1,85	2,32	2,12	2,43	3,84
Enredaderas	0	0	0	0	0	5,55	4,65	0	4,87	0
Geófitos	0	0	0	0	0	3,7	4,65	6,52	4,87	0
ESPECTROS BIOLÓGICOS POR COBERTURA RELATIVA DE ESPECIES										
Fanerófitos	64,11	87,24	39,96	43,58	59,59	33,18	7,11	38,68	29,7	1,96
Nanofanerófitos	35,55	12,54	52,92	40,85	40,36	34,2	50,56	31,55	41,65	49,7
Hemicriptófitos	0,20	0,14	5,62	7,00	0,05	30,3	39,25	27,03	25,74	46,24
Suculentas	0,02	0	0	0,03	0	0,01	0,03	0	0	0,08
Terófitos	0,13	0,08	1,49	8,54	0	1,55	2,45	1,75	0,13	0,14
Caméfitos	0	0	0	0	0	0,68	0,49	0,72	2,3	1,88
Enredaderas	0	0	0	0	0	0	7,11	38,68	29,7	1,96
Geófitos	0	0	0	0	0	0,01	0,05	0	0,01	0

Tabla 3. Espectros biológicos por presencia y cobertura relativas para los bosques de las Reservas Telteca y Ñacuñán (Mendoza, Argentina)

En general, para todas las comunidades estudiadas, las bioformas que presentan una mayor riqueza florística son nanofanerófitos (arbustos), hemicriptófitos (hierbas y pastos cuyas yemas permanecen protegidas a nivel de suelo durante la estación desfavorable) y terófitos (plantas

(87%) y en los bosques muy abiertos con *L. divaricata* debido a la abundancia de los árboles juveniles en sitios sobreelevados (60%). Los arbustos son dominantes o codominantes en los bosques abiertos con *A. lampa* y *S. divaricata* (53%) y con *A. lampa* y *T. usillo* (41%). La

cobertura relativa de hemicriptófitas y terófitas es baja en todas las comunidades (entre 0,05 y 8%) en concordancia con la baja disponibilidad de agua de lluvia. En Ñacuñán la cobertura relativa de árboles es semejante en el algarrobal típico (33%) y en los bosquecillos de chañar (39%). En el resto de las comunidades los arbustos son dominantes (42 a 51%). Contrariamente a lo que sucede en Telteca, las hemicriptófitas de Ñacuñán presentan coberturas muy importantes (26 a 46%), en algunos casos con un valor semejante a los arbustos como en las facies de *G. decorticans* y *A. lampa*. Las terófitas, aunque abundantes en número de especies tienen baja cobertura relativa (0,13 a 2,45 %).

De estas observaciones se concluye que las comunidades boscosas de Telteca presentan una fisonomía distinta a Ñacuñán. En el primer caso, los bosques son más altos con estrato arbóreo importante acompañado de un estrato arbustivo destacable y escaso estrato herbáceo. En Ñacuñán, el estrato arbóreo (más bajo) está acompañado por un importante estrato arbustivo, a menudo dominante, y una abundante cobertura de pastos y herbáceas perennes. Los espectros biológicos por cobertura relativa de especies reflejan también las diferencias climáticas en ambas reservas. El marcado desarrollo del estrato arbóreo en Telteca evidencia la abundante disponibilidad hídrica en profundidad (capa freática) así como la bajísima cobertura de pastos y herbáceas perennes denuncia la falta de humedad en los primeros 20-30 cm del suelo debido a las escasas lluvias. Las plantas anuales varían su cobertura según las lluvias pudiendo alcanzar coberturas superiores a los hemicriptófitos como en el bosque abierto con *A. lampa* y *T. usillo*, asociado a la dinámica de los médanos.

En la reserva de Ñacuñán las altas coberturas de arbustos y pastos y herbáceas perennes reflejan una mayor humedad disponible en los primeros 20-50 cm del suelo (zona de exploración de las raíces) debido a las precipitaciones más abundantes y menor evapotranspiración. Las características de bosque abierto y muy abierto reflejan la fuerte presión antrópica que han soportado.

*Estructura poblacional de los algarrobales de Telteca y Ñacuñán**

La estructura y la dinámica poblacional de una especie está determinada por las características propias de la especie (heliófila o no, de rápido o lento crecimiento, etc), los factores ambientales bióticos y abióticos y por la historia del sitio donde se desarrolla ([Hutchings](#), 1997). Teniendo en cuenta las diferencias en el clima, en el suelo, en la disponibilidad hídrica y en la historia de uso entre Ñacuñán y Telteca, se espera que las poblaciones de algarrobos de cada sitio presenten diferencias en su estructura espacial y en su demografía. Teniendo en cuenta las precipitaciones deberíamos esperar mayor establecimiento y crecimiento en Ñacuñán, sin embargo la menor profundidad de la napa freática en Telteca, siendo *P. flexuosa* una especie freatófita, llevaría a pensar en una mayor tasa de crecimiento en esta Reserva, al menos desde que los ejemplares alcancen este suplemento extra de agua. En esta sección, se ponen a prueba estas ideas analizando la estructura poblacional de *P. flexuosa* en ambos sitios. Para esto se registró la densidad, el arreglo espacial, el diámetro basal, la altura, el número de fustes y el diámetro de copa de los individuos de *P. flexuosa* en 8 parcelas de 0,25 ha en Ñacuñán y en 7 parcelas en Telteca. Las parcelas se ubicaron en áreas que presentaban bosques en buen estado de conservación según el análisis fitosociológico previo. Sin embargo, es importante resaltar, que mientras en Ñacuñán las parcelas pueden considerarse representativas de todo el bosque, en Telteca, debido a la mayor heterogeneidad ambiental, existen distintos tipos de bosques y las parcelas son representativas sólo del mejor estado del mismo.

El análisis de la estructura del estrato arbóreo muestra diferencias entre los dos algarrobales analizados que podrían responder a las diferencias ambientales y de uso entre las dos regiones. La densidad de individuos de algarrobos, incluyéndose renovales y árboles adultos, es mayor en el bosque de la Reserva Telteca (128-240 árboles.ha⁻¹) que en Ñacuñán (36-92 árboles.ha⁻¹). Siguiendo un criterio de manejo, se consideró adultos para este análisis a aquellos individuos de más de 7,5 cm de

diámetro basal, tamaño a partir del cual se puede usar para leña. La densidad de individuos adultos, la altura y el área basal es también mayor en Telteca que en Ñacuñán (Tabla 4). Esto respondería a la presencia de un suplemento estable de agua al tener la freática a poca profundidad. Por su parte, el mayor número de fustes y el mayor diámetro de copa que presentan los árboles de Ñacuñán se debería a que la mayor parte de los individuos son de rebrote, mientras que en Telteca se observa una mayor proporción de árboles intactos debido, probablemente, a la inaccesibilidad de algunos sitios (Tabla 4).

	Reserva Telteca	Reserva de
<i>Prosopis flexuosa</i>		
Densidad	179 (128-240)	69,5 (36-92)
Adultos (DAB>7,5)	133 (96-180)	31 (12-48)
Area Basal (m ² .ha ⁻¹)	6,5 (3,2-11,1)	2 (0,7-3,1)
Altura (m) (adultos)	4,5 (1,3-10,5)	3,7(0,6-7)
Diámetro de copa	5 (1,5-14,5)	7 (3-15,5)
Número de fustes	1,7 (1-4)	2,8 (1-11)
<i>Geoffroea decorticans</i>		
Densidad	116 (0-468)	150 (48-264)
<i>Bulnesia retama</i>		
Densidad	88 (28-184)	0

Tabla 4 - Características estructurales de las poblaciones arbóreas de la Reserva Telteca y la Reserva de Ñacuñán. Para cada uno de estos bosques se indican los valores medios de los parámetros poblacionales evaluados y su respectivos intervalos entre paréntesis.

Entre los árboles acompañantes de *P. flexuosa*, se encuentra *Geoffroea decorticans* con una densidad promedio mayor en Ñacuñán que en Telteca; sin embargo, en Telteca presenta una gran la variabilidad espacial, ya que en algunas parcelas no se encuentra esta especie y en otras hay densidades muy altas. *Bulnesia retama* aparece como acompañante en Telteca y no se observa en las parcelas de Ñacuñán, a pesar que ha sido observada con bajas densidades en otras áreas de la Reserva.

El análisis de la distribución de los individuos por clase diamétrica (Fig. 10) se realizó a dos escalas diferentes. Al analizar la población completa, se observa que si bien ambos algarrobales presentan una gran cantidad de individuos menores a 2,5 cm de diámetro basal (DAB), la estructura poblacional de Ñacuñán es diferente a la de Telteca. La estructura de Ñacuñán presenta una distribución en forma de L, pero con un pico muy marcado para la clase

diamétrica centrada en 15 cm. Esta concentración de individuos alrededor de los 15 cm podría reflejar el gran número de fustes de rebrote que se originaron como consecuencia de las talas indiscriminadas en Ñacuñán durante la primera mitad de este siglo. En Telteca el paso de una clase diamétrica a la siguiente es más gradual, pero con una importante reducción de los individuos con diámetros próximos a los 5 cm.

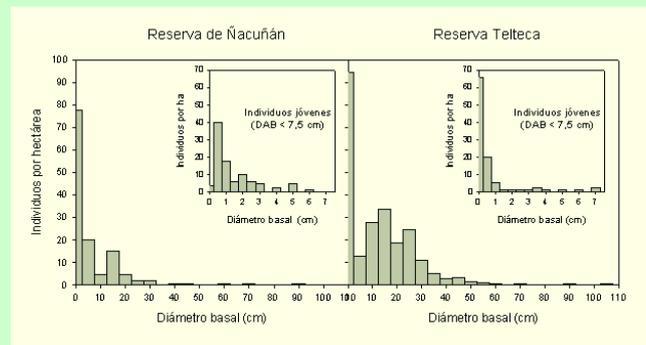


Fig. 10. Distribución en clases diamétricas de los individuos de *Prosopis flexuosa* en la Reserva de Ñacuñán y la Reserva Telteca. Se presentan dos escalas de análisis: una de la población completa en clases diamétricas de 5 cm y otra de los individuos menores a 7,5 cm de diámetro basal en clases diamétricas de 0,5 cm.

La acumulación de individuos en la primera clase diamétrica podría responder a las hipótesis planteadas por [Barbour et al.](#) (1998). Estos autores establecen que las variables ambientales que controlan el establecimiento y desarrollo de las plántulas son generalmente diferentes de las que regulan el crecimiento de los árboles adultos. Así, la acumulación de individuos en la primera clase diamétrica se debería al crecimiento muy lento impuesto por las limitaciones ambientales a que están sometidos la mayor parte de los individuos jóvenes. Aquellos individuos que logran afirmarse y superar las limitantes iniciales crecen muy rápidamente, pasan de una clase diamétrica a otra y se estabilizan finalmente en las clases superiores (mayores de 15 cm), cuando el crecimiento radial vuelve a declinar. En el Monte, el principal limitante es la disponibilidad de agua, particularmente en las primeras etapas de vida de los individuos hasta el momento en que las raíces alcanzan una fuente de agua subterránea.

La mayor densidad, la distribución más homogénea y el mayor diámetro que alcanzan los árboles en Telteca sería una consecuencia de la mayor disponibilidad hídrica con que cuentan los algarrobos una

vez que estos alcanzan la napa freática, lo que llevaría a una liberación del crecimiento. Por el contrario, si analizamos la distribución de individuos con diámetros menores a 7,5 cm a una escala menor (clases diamétricas cada 0,5 cm cada una), se observa que en Telteca hay una gran acumulación de individuos menores a 0,25 cm mientras que en Ñacuñán la distribución es más homogénea. Esto respondería a las mayores precipitaciones en Ñacuñán, las que proveen a los individuos jóvenes, que no han alcanzado la napa freática, una mayor cantidad de agua y por consiguiente un ritmo más sostenido de crecimiento y una menor mortalidad de plántulas. Coincidente con estos resultados, [Cony y Trione](#) (datos no publicados) observaron un crecimiento nulo durante los primeros cuatro años de establecimiento para un ensayo de forestación con algarrobo sin riego en Telteca.

De acuerdo al análisis anterior, el crecimiento diametral durante los primeros años de vida de los árboles debería ser menor en Telteca que en Ñacuñán. Por el contrario, el crecimiento debería ser mayor en Telteca a partir del momento en que los algarrobos alcanzan la napa freática. Se han iniciado estudios dendrocronológicos para poner a prueba esta hipótesis. Resultados preliminares parecen validar estas ideas, incluso [Villalba y Boninsegna](#) (1989) han observado marcadas diferencias en la estructura de la madera entre los primeros años vida y aquellos en que la planta pareciera haber alcanzado la freática. Sin embargo, es necesario profundizar estos estudios para tener seguridad en estas afirmaciones.

Por otra parte, dado las mayores precipitaciones en Ñacuñán que en Telteca, cabría esperar un mayor número de renovales en Ñacuñán, lo que no resulta del análisis de la distribución de clases diamétricas. Esto podría ser el resultado de la mayor densidad de pastos en Ñacuñán. Se ha observado que los pastos compiten exitosamente con plántulas de otras especies de *Prosopis* durante el establecimiento ([Distel et al.](#), 1996). Por otro lado, la mayor densidad del bosque de Telteca, podría ofrecer un mayor número de microambientes favorables para el establecimiento de renovales. Es importante destacar que todas estas inferencias están basadas en el análisis de las estructuras diamétricas de las poblaciones de algarrobo de

Ñacuñán y Telteca. En una futura etapa se procederá a establecer las clases de edades de estas poblaciones. Las clases de edades podrían dar respuesta a muchos de los interrogantes que restan por resolver.

La distribución espacial de las distintas especies arbóreas que componen los bosques de Telteca y Ñacuñán se analizó a través de la función $K(t)$ desarrollada por [Ripley](#) (1977). Basado en los datos de cada parcela, este análisis genera una curva en función de la distancia, que se compara con una curva generada por un modelo al azar. Si la función $K(t)$ para la parcela se encuentra entre los límites de confianza del modelo al azar podemos asumir que la especie está distribuida aleatoriamente, si está por encima se distribuye en forma agrupada y si está por abajo la distribución es uniforme. Este análisis espacial indica que *P. flexuosa* presenta, tanto en Telteca como Ñacuñán, una distribución aleatoria de los individuos. El establecimiento de nuevos individuos de algarrobo estaría determinado por la disponibilidad de microsítios adecuados y no estaría afectado por la posición de los árboles ya existentes. Un patrón similar presenta *B. retama*, mientras que *G. decorticans* se caracteriza por un patrón agrupado, el que reflejaría su modo dominante de reproducción vegetativa a través de raíces gemíferas. En general, las relaciones espaciales entre especies es aleatoria, indicando ausencia de interacciones determinantes entre las mismas. En la figura [11](#) se han representado las posiciones de los árboles en parcelas representativas de Telteca y Ñacuñán y los resultados del análisis espacial de Ripley.

Interacciones entre el algarrobo y los estratos arbustivos y herbáceos *

Estudios en algunas especies del género *Prosopis* muestran que estas plantas pueden modificar su ambiente concentrando agua y nutrientes ([Barth y Klemmedson](#) 1982, [Callaway](#) 1995), y brindar protección contra altas temperaturas e irradiación ([Bush y Van Auken](#) 1990). Numerosos autores citan que la cobertura de *Prosopis* facilita el establecimiento de diferentes especies como cactus, hierbas y arbustos perennes que no se instalan en áreas expuestas ([Mares et al.](#), 1977). Esto es fundamental en zonas áridas y

semiáridas en las que el clima o la falta de recursos dificultan el establecimiento y la presencia de algunas especies.

Teniendo en cuenta que *P. flexuosa* es la principal especie arbórea en el Monte, en esta sección se analiza su papel como componente del hábitat de otras especies de

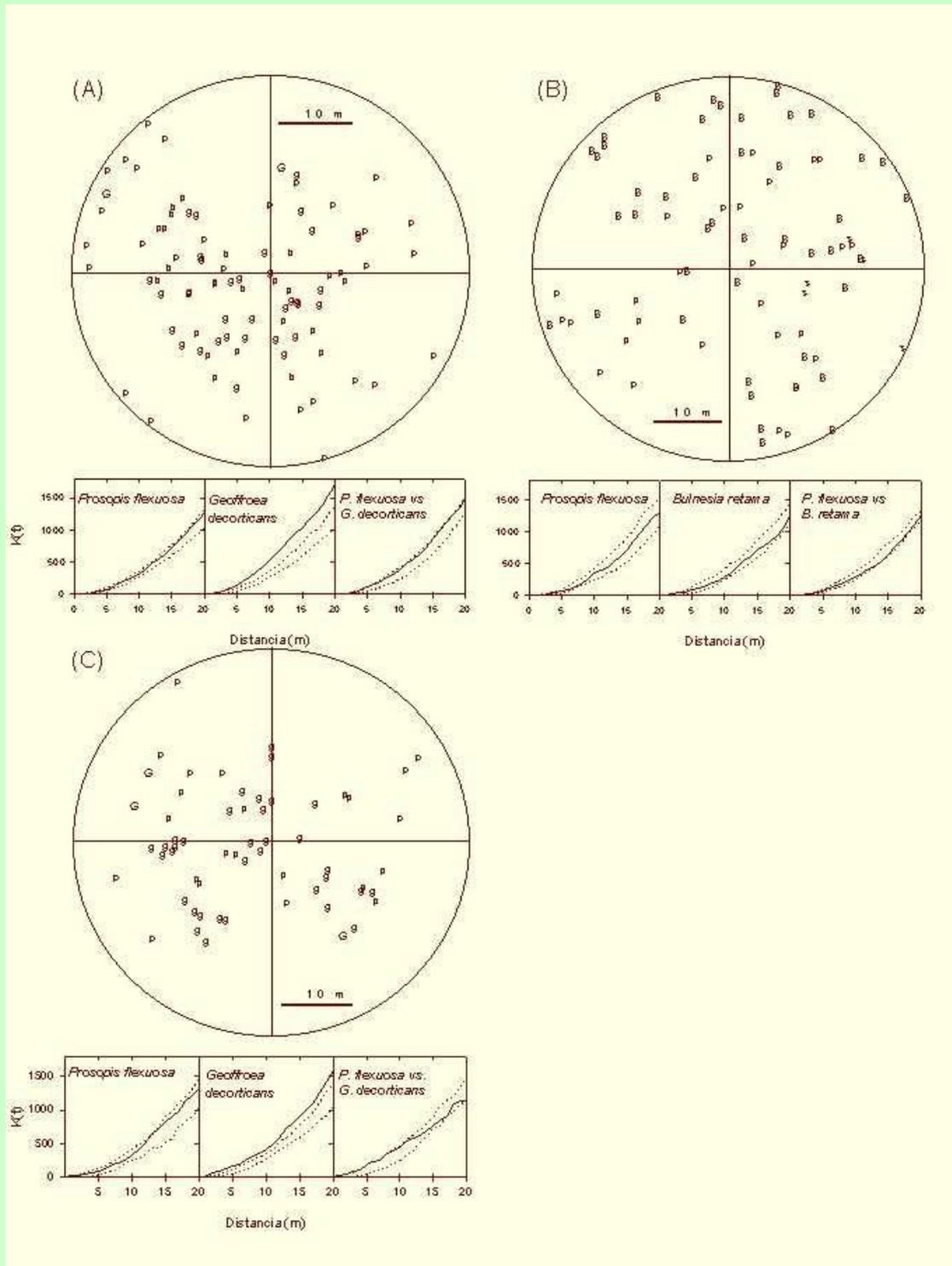


Fig. 11. Distribución espacial de las especies arbóreas en algunas de las parcelas muestreadas en las Reservas de Telteca y Ñacuñán: A) Telteca: *Prosopis flexuosa* acompañada por *Geoffroea decorticans*, B) Telteca: *P. flexuosa* acompañada por *Bulnesia retama* y C) Ñacuñán: *P. flexuosa* acompañada por *G. decorticans*. Para cada parcela se representa las funciones K(t) de Ripley por especie y bivariada. Las líneas punteadas representan los límites de confianza (95%) para la función K(t). Las distribuciones espaciales son al azar cuando los valores observados (línea continua) se mantienen dentro de los límites de confianza y son agrupadas cuando los valores observados exceden el límite superior del intervalo de confianza. En el análisis bivariado, valores observados dentro del intervalo establecido por los límites de confianza indicarían ausencia de interacción entre las especies. Referencias: P- *P. flexuosa* adulto; p- *P. flexuosa* renoual; B- *B. retama* adulto; b- *B. retama* renoual; G- *G. decorticans* adulto; g- *G. decorticans* renoual; s- arbol seco en pie. El área sombreada representa la superficie cubierta por la copa del árbol.

plantas, caracterizando la vegetación y las propiedades químicas del suelo bajo y fuera de la cobertura de estos árboles. Experimentos realizados en Ñacuñán, sugieren que la presencia de *P. flexuosa* modifica las condiciones ambientales afectando la composición florística y las propiedades del suelo bajo su copa (Rossi y Villagra, 2000). Al considerar la frecuencia y composición de especies entre sitios bajo la cobertura de los árboles y en áreas expuestas, se encontraron especies exclusivas de la cobertura de *P. flexuosa* (e.g. *Ephedra triandra*, *Capparis atamisquea*), especies preferenciales de la cobertura (e.g. *Lycium tenuispinosum*, *Setaria leucopila*, *Chenopodium papulosum*); especies exclusivas de las áreas expuestas (e.g. *Sporobolus cryptandrus*, *Heliotropium mendocinum*) y preferenciales de las áreas expuestas (e.g. *Larrea divaricata*, *Parthenium hysterophorus* y *Pappophorum caespitosum*). Bajo la cobertura de *P. flexuosa* aumenta el número de especies arbustivas y enredaderas respecto a las áreas expuesta, mientras que en estas últimas aumenta el número de especies de gramíneas anuales y perennes y de herbáceas perennes. No obstante, la riqueza, la diversidad de especies y la cobertura total en un ambiente y otro no presentan diferencias significativas. (Fig. 4)

Con respecto a las características del suelo, se encontró que el contenido de materia orgánica y el de nitrógeno y fósforo (elementos limitantes en el Monte) son mayores bajo la cobertura de *P. flexuosa*, mientras que el contenido de potasio (no limitante) y el pH del suelo no son afectados por la presencia de esta especie.

La presencia de *P. flexuosa* en estos ambientes estaría generando microhábitats al modificar las condiciones del suelo y, posiblemente al moderar las condiciones climáticas. Estos microhábitats pueden ser ocupados por especies distintas de las encontradas en áreas expuesta contribuyendo así a aumentar la diversidad total del sistema.

Mecanismos morfológicos y fisiológicos de tolerancia y resistencia a diferentes tipos de estrés*

Las plantas del género *Prosopis* tienen su centro de dispersión en el Chaco húmedo y de allí por procesos de dispersión y especiación se habría adaptado a

zonas más secas y frías (Burkart, 1976; Roig, 1993b). Esta irradiación habría acompañado la adquisición de atributos morfológicos y mecanismos fisiológicos que les permitió evitar o tolerar diferentes tipos de estrés. Dichos mecanismos se manifiestan en diferentes etapas de la ontogenia de la planta, fundamentalmente en el período comprendido entre la germinación y el establecimiento. En el Monte, es entre estas dos etapas, cuando se producen los mayores porcentajes de muerte de plantas, tanto bajo condiciones naturales como en reforestaciones asistidas.

Factores que afectan la germinación y el establecimiento

Las semillas de *P. flexuosa* presentan una serie de características que son consideradas adaptativas en especies de zonas áridas. Las semillas de diferentes especies de *Prosopis* presentan un tipo de dormición “física” debida a la dureza e impermeabilidad de sus cubiertas que impiden la germinación de las mismas. Una eficiente manera de romper esta dormición es a través de la escarificación mecánica o química (Solbrig y Cantino, 1975; Ffolliott y Thames, 1983; Catalán, 1992; Villagra, 1995). Este tipo de dormición permite la regulación temporal y espacial de la germinación de plantas de zonas donde las condiciones favorables para la germinación raramente se dan. Además, la alta viabilidad de las semillas de *P. flexuosa* (cerca al 100 %), la rapidez del proceso germinativo (24-48 horas en condiciones favorables) y el rápido crecimiento radical permiten el máximo aprovechamiento del agua en los momentos de mayor disponibilidad (Villagra, 1995; Cony y Trione, 1996)

No hay coincidencia en las temperaturas cardinales de germinación de diferentes especies, inclusive hay diferencias para una misma especie. Cony y Trione (1996), trabajando con semillas de diversos orígenes y de diferentes árboles, encontraron que la temperatura óptima de germinación de *P. chilensis* está entre los 25 y 40°C, mientras que la de *P. flexuosa* está entre 20 y 25°C. Catalán et al. (1992), trabajando con semillas de un solo árbol por especie, encontraron similares temperaturas óptimas de germinación para las dos especies (25°C o alternancia 20/30°C). Las diferencias encontradas se deberían a la alta

variabilidad existente dentro de estas dos especies, habiéndose observado que semillas de la misma especie pero de distintos árboles presentan temperaturas óptimas de germinación diferentes ([Cony y Trione](#), 1996). Las temperaturas de germinación máxima y mínima para ambas especies fueron 10°C y 45°C ([Cony y Trione](#), 1996). Por su parte, *P. alpataco* y *P. argentina* (especies arbustivas) presentan una temperatura óptima de germinación de 35°C, una mínima de 15°C y una máxima de 40°C ([Villagra](#), 1995). Las altas temperaturas óptimas de germinación de estas cuatro especies pueden interpretarse como un ajuste térmico de las mismas a la época de mayor disponibilidad hídrica en su área de distribución. Además, al comparar el comportamiento germinativo de las cuatro especies a 15°C (temperatura mínima o cercana al mínimo según las especies), las especies con distribución más sureña (*P. flexuosa* y *P. alpataco*) presentaron mayor capacidad germinativa que *P. chilensis* y *P. argentina* ([Villagra](#), 1995; [Cony y Trione](#), 1996). No se encontraron diferencias significativas, cuando se compararon los porcentajes germinativos a 15°C de semillas de diferentes procedencias de *P. chilensis* y *P. flexuosa*, pero sí dentro de las procedencias. Estos resultados indican que si el objetivo fuera reforestar ambientes con bajas temperaturas de suelo (15°C), mediante siembra directa, se debe seleccionar cuidadosamente las especies y los árboles semilleros.

El porcentaje final de germinación de semillas de *P. chilensis* y *P. flexuosa* a 25°C se ve afectado por la salinidad y por el estrés hídrico a valores de potencial agua inferiores a -1,4 Mpa (0,3 mol/Kg de ClNa o 330 g/l de PEG). *P. flexuosa* presenta una mayor capacidad germinativa que *P. chilensis*, tanto bajo estrés hídrico como salino. La variabilidad genética en la tolerancia a estos factores de estrés se manifiesta en *P. flexuosa* a nivel de procedencias y de árboles individuales, mientras en *P. chilensis* sólo se encontraron diferencias dentro de las procedencias ([Cony y Trione](#), 1998). Al igual que en las especies arbóreas, la capacidad germinativa de *P. argentina* se ve disminuida a partir de concentraciones salinas de 0.3 moles/Kg, alcanzando valores del 65%. En cambio, el porcentaje germinativo de *P. alpataco* no se ve afectado y

se mantiene en el 100%, si bien el proceso germinativo es más lento y el vigor de las plántulas disminuye ([Villagra](#), 1997).

Si bien el crecimiento de plántulas de *P. flexuosa* también se ve afectado por la salinidad a partir de concentraciones de 0,1 M de ClNa, su sobrevivencia no bajó del 96% cuando el sustrato alcanzó un contenido de sales equivalente a 0,9 M de ClNa. Este hecho indicaría que la tolerancia a la salinidad de *P. flexuosa* es mayor al estado de plántula que durante la germinación. Por ello, para forestar o reforestar suelos salinizados con esta especie sería preferible utilizar plántulas más que semillas ([Catalán et al.](#), 1994). Tanto *P. flexuosa* como *P. chilensis* mostraron una alta variabilidad entre procedencias y entre plantas en la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas de 30 días con soluciones salinas de hasta 0.6 moles/Kg ClNa (CEA final del sustrato = 4.3 dS m⁻¹) ([Cony y Trione](#), datos no publicados). En *P. alpataco* se ha observado que la alta tolerancia a la salinidad es el resultado de su capacidad de regular la absorción y el transporte de iones, manteniendo bajos los porcentajes de Na⁺ en sus hojas, evitando el efecto tóxico ([Villagra](#), 1998). Es posible que este mecanismo este presente en otras especies tolerantes.

La variabilidad en la tolerancia a la salinidad durante la germinación y el establecimiento encontrada entre especies, procedencias y árboles llevan a pensar, también en este caso, en la necesidad y posibilidad de selección en programas de reforestación de ambientes salinos.

Es importante destacar que los efectos de la salinidad sobre el establecimiento son diferentes según el sustrato en el cual se realizan los ensayos de riego con soluciones salinas. [Villagra](#) (1998) encuentra que los efectos de la salinidad son mayores en suelos arcillosos que en suelos arenosos, observando que la emergencia de plántulas de *P. argentina* (sensible a la salinidad) es casi nula cuando se riega con soluciones 0,2 M ClNa. Esto, a pesar que cuando son regadas con agua, el establecimiento y el crecimiento es mayor en suelos arcilloso debido, quizás, a la mayor disponibilidad de nutrientes, especialmente el nitrógeno.

Mecanismos morfofisiológicos de escape o tolerancia al estrés hídrico

La mayor parte de los estudios ecofisiológicos sobre relaciones hídricas de algarrobos han sido llevados a cabo en plantas adultas de montes naturales, y sobre tres especies en particular, *P. glandulosa* (en el desierto de Sonora, California y en Texas, USA), *P. tamarugo* (en el desierto de Atacama y La Pampa del Tamarugal, Chile) y *P. flexuosa* (Ñacuñán, Mendoza, Argentina) ([Sudzuki et al.](#), 1973; [Sosebee y Wan](#), 1987; [Cavagnaro y Passera](#), 1993).

Los algarrobos, como especies freatófitas, desarrollan un profundo sistema radical que puede alcanzar los 58 m ([Phillips](#), 1963) y, mediante este mecanismo de “escape” a la sequía, pueden ocupar áreas con lluvias muy inferiores a los requerimientos normales ([Roig](#), 1993b). Pueden también comportarse como freatófitas facultativas en zonas semiáridas ([Sosebee y Wan](#), 1987; [Roig](#), 1993b), dependiendo también de sus raíces laterales para abastecerse del agua de lluvia ([Ansley et al.](#), 1990).

Sin embargo, teniendo en cuenta que se han medido potenciales agua de hasta -4 Mpa en meses de verano ([Nilsen et al.](#), 1983) y que se encuentran otras especies de este género en ambientes con menos de 150 mm y con ausencia de capas subterráneas ([Roig](#), 1993b), es esperable que estas especies presenten también otros mecanismos morfofisiológicos adaptativos que le permitan evitar o tolerar el déficit hídrico. Estos mecanismos podrían consistir en:

- Cambio en el ángulo de la hoja. En veranos muy cálidos las plantas de *Prosopis* pliegan sus hojas sobre la nervadura o se ubican en forma paralela a los rayos del sol para reducir la absorción de energía ([Wan y Sosebee](#), 1991; [Cony y Trione](#), datos no publicados).
- Incremento en el contenido de ceras, de la pubescencia y del grosor de la hoja y disminución de su tamaño. Estas adaptaciones previenen la pérdida de agua y reducen la absorción de radiación solar.
- Reducción del desarrollo del dosel.
- Ajuste osmótico. Las plantas de algarrobo pueden disminuir su potencial osmótico frente a condiciones de

severo estrés hídrico a fin de mantener potenciales de turgencia alto y así mantener la actividad fotosintética. En el desierto de Sonora, se han registrado valores de ajuste osmótico de hasta -2,4 Mpa en *P. glandulosa*, algo similar podría ocurrir en *P. flexuosa* en Mendoza, dados los altos potenciales de turgencia registrados para esta especie bajo déficit hídrico ([Cavagnaro y Passera](#), 1993).

La conductividad estomática estaría regulada diariamente, por el potencial agua del suelo y por el déficit de presión de vapor de la atmósfera, más que por el estado hídrico de la planta, aunque a partir de potenciales agua de la hoja de -3 Mpa en primavera y -4,5 Mpa en verano, *P. glandulosa* cierra sus estomas.

La máxima pérdida de agua por transpiración y la mayor actividad fotosintética de *P. glandulosa* coincide con la época estival en que la demanda atmosférica es máxima, siempre que no exista déficit hídrico en el suelo. Se estima que el agua utilizada por un árbol freatófito de *P. glandulosa* en el desierto de Sonora, durante la temporada de crecimiento (214 días), es de 12.000 l, lo que equivale a 56 l/día (Jarrel y Virginia, 1990). En Texas, en cambio se han estimado valores de hasta 75 l/día ([Ansley et al.](#), 1991). Dada la existencia de una relación positiva lineal entre el potencial agua del suelo y la conductancia estomática, se podría afirmar que el algarrobo transpira más si tiene agua disponible ([Ansley et al.](#), 1992).

Si bien los estudios sobre las relaciones hídricas a nivel de plántulas en *P. flexuosa* y *P. chilensis* frente al déficit hídrico se encuentran en etapas preliminares, plántulas de ambas especies alcanzan valores de potencial agua al mediodía de hasta -5 Mpa sin presentar síntomas visibles de marchitez, si bien sus estomas permanecen cerrados durante la mayor parte del día ([Cony y Mantován](#), datos no publicados).

Los caracteres y mecanismos morfofisiológicos que presentarían las plántulas de algarrobos del Monte para tolerar el déficit hídrico hasta tanto alcancen la napa freática, requieren ser cuidadosamente profundizados para poder entender aspectos fundamentales de la ecología de las mismas y también para seleccionar aquellas especies o individuos que los tengan más desarrollados. Plantas que

realicen ajuste osmótico, con mayor o menor número y tamaño de estomas, y mecanismos de cierre estomático que respondan a bajos potenciales agua del suelo, con rápido crecimiento radical y con alta eficiencia de uso de agua, pueden tener mayores probabilidades de sobrevivencia y mejor aptitud para reforestar zonas áridas degradadas.

[Nilsen et al.](#) (1983) destaca que en *Prosopis* existe una marcada variabilidad en todos los componentes de las relaciones hídricas a nivel de individuos, lo que abre una nueva fuente de mejoramiento para seleccionar ecotipos, procedencias o árboles individuales con un alto desarrollo de estas características de tolerancia al estrés hídrico, aptos para reforestar zonas áridas degradadas.

Respuesta morfofisiológica a la intensidad lumínica

Según [Sosebee y Wan](#) (1987), el aparato fotosintético no se satura con las altas intensidades lumínicas de los días de verano, contrariamente a lo que ocurre con la mayor parte de las especies C3, alcanzando tasas máximas de fotosíntesis similares a las de las C4.

Plantas juveniles de *P. flexuosa* sometidas a diferentes intensidades lumínicas (100, 60 y 35 % de luz), presentan un aumento en la altura, el área foliar por planta, el área foliar por hoja, la biomasa caular, la relación vástago/raíz y el peso específico foliar, cuando disminuye la intensidad lumínica. Por el contrario, el número de hojas por planta, el crecimiento radical y el cociente de asimilación neta de CO², disminuyen cuando aumenta el sombreado. La biomasa total no es afectada por la intensidad lumínica (Mantován, datos no publicados). Esto indicaría que *P. flexuosa* compensaría la disminución del cociente de asimilación neta por sombreado aumentando su área foliar, lo que le permitiría mantener constante su crecimiento.

Regeneración del bosque de *Prosopis*: destino posdispersivo de sus semillas*

La biología reproductiva de los árboles del género *Prosopis* ha despertado el interés de un buen número de investigadores. Sin embargo, a pesar de sus esfuerzos, la comprensión de los factores físicos y biológicos que afectan

tanto la floración y fructificación de esos árboles, como la dispersión y germinación de semillas y el establecimiento de juveniles, es todavía fragmentaria. Como consecuencia, el conocimiento de la regeneración de los bosques de *Prosopis* está escasamente integrado ([Pickett et al.](#) 1994), a la par que colmado de enunciados hipotéticos de bajo nivel de generalidad.

En esta sección, se discutirá un conjunto de enunciados, que con mayor o menor soporte empírico, pueden encontrarse en la literatura sobre la reproducción de las especies del género *Prosopis* y se los comparará con los resultados observacionales y experimentales, provenientes de estudios de poblaciones de *P. flexuosa* ubicadas en el llano de la provincia de Mendoza. Se aborda especialmente los enunciados que se refieren a patrones o procesos vinculados a la producción de semillas y el destino posdispersivo de las mismas.

Si bien *P. flexuosa* tendría capacidad de reproducirse vegetativamente a través de raíces gemíferas (F.A. Roig, comunicación personal; M.A. Cony, observaciones personales.), el patrón espacial mayormente aleatorio que se observó en las poblaciones de algarrobos en los bosques de Mendoza sugieren que la vegetativa no es un medio importante de reproducción (si lo fuera, la disposición espacial sería agregada) (Fig. 11). Esta evidencia enfatiza, entonces, la importancia de la reproducción sexual como medio de mantenimiento y propagación de estos árboles.

Según varios autores (e.g., [Karlin y Díaz](#), 1984), la fructificación de árboles del género *Prosopis* presenta una gran variabilidad interanual. La producción de semillas de *P. flexuosa* en el desierto del Monte podría ser de entre 80.000 y 800.000 semillas ha⁻¹, ([Ffolliot y Thames](#), 1983; [Dalmaso y Anconetani](#), 1993), dependiendo de ciertas condiciones climáticas sobre las que no parece haber consenso en la literatura. Según estos valores, en años favorables podrían ingresar hasta unas 80 semillas por m⁻² al banco de suelo. La gran variabilidad entre años y entre árboles en la fructificación y producción de semillas de *P. flexuosa* (no tanto en su floración), se corroboró a través de observaciones extensivas en la Reserva de Biosfera de

Ñacuñán. De los cinco veranos entre 1985 y 1989, y los seis veranos entre 1994 y 1999, *P. flexuosa* habría presentado una notable fructificación y dispersión de semillas sólo en 1987, 1995 y 1998 (L. Marone, observaciones personales).

[Solbrig y Cantino](#) (1975) han indicado que poco se sabe del tamaño y dinámica del banco de semillas de *Prosopis*, aunque han sugerido que las semillas de *P. flexuosa* parecen sufrir menores tasas de destrucción en los suelos que las de *P. chilensis* y *P. velutina*. Por otro lado, la dormición física descrita en la sección anterior lleva a pensar en estas semillas como potenciales formadoras de banco de semillas persistentes. Recientemente, [Guo et al.](#) (1998) afirmaron que, bajo el dosel de arbustos y gramíneas, habían entre 4000 y 6000 semillas por m² de *P. glandulosa* en “playas” ubicadas en el norte del desierto de Chihuahua.

Es difícil encontrar en la literatura mediciones del banco de semillas que se puedan usar para corroborar (o aislar por improbables), afirmaciones como las de [Solbrig y Cantino](#) (1975) o datos como los de [Guo et al.](#) (1998). Sin embargo, varios autores sugieren que las plantas perennes leñosas de desiertos cálidos no dependerían de bancos de semillas permanentes para su regeneración (e.g., [Boyd y Brum](#) 1983). En lugar de ello, producirían relativamente pocas semillas casi todos los años, las cuales no serían capaces de persistir en el suelo más que unas pocas semanas o meses. Por ello, el establecimiento de estas plantas dependería de las semillas producidas durante la misma estación de crecimiento ([Kemp](#) 1989). Algunos autores apoyan indirectamente la idea que *Prosopis* tendría sólo una moderada estrategia de banco. [Neilson](#) (1986), por ejemplo, indicó que las semillas de *P. glandulosa* requieren varios meses para madurar y que usualmente germinarían durante el invierno o la primavera siguiente (i.e., formaría bancos de, al menos, varios meses). Por su parte, [Lerner y Peinetti](#) (1996) desarrollaron un modelo empírico de longevidad de semillas de *P. caldenia* que sugiere que dicha especie podría formar bancos de semillas moderada a escasamente persistentes en La Pampa, Argentina (i.e., la viabilidad de estas semillas en el suelo no sería superior a 2 años).

En Ñacuñán, la gran variabilidad interanual observada en el número de semillas que llegan al suelo no se ha reflejado en las mediciones del banco de semillas. La composición y el tamaño del banco de suelo del algarrobal se ha evaluado estacionalmente en 1993 y 1994, en la primavera de 1995, y en los inviernos y primaveras de 1996, 1997 y 1998. Para ello se tomaron muestras en diferentes microhábitats (n=73) con el objeto de obtener una muestra representativa del banco de semillas en el algarrobal. Se usó un muestreador cilíndrico de 3.2 cm de diámetro por 2 cm de profundidad. Si bien ese muestreador, por su pequeño tamaño, puede no haber sido eficiente para capturar las semillas de algarrobo cuando éstas aún no se disgregaban de los frutos (i.e., durante unas pocas semanas después de dispersar), el muestreador captura con facilidad los trozos de vainas y los artejos sueltos. El sistema de muestreo usado es capaz de detectar abundancias iguales o mayores a 17 semillas m⁻². Durante los seis años de muestreo (15 estaciones), la abundancia de semillas en buen estado estuvo siempre por debajo de ese valor ([Marone y Horno](#) 1997, [Marone et al.](#) 1998), a pesar de que el número de artejos vacíos hallados fue de 85 a 511 por m² (vanos, o con restos de semillas consumidas por brúchidos o amohosadas). En resumen, no ha sido posible encontrar un banco de semillas de *P. flexuosa*, ni siquiera moderadamente persistente, en los algarrobales de Ñacuñán.

Una vez definida las características del banco de semillas de una especie, es relativamente sencillo identificar los posibles destinos posdispersivos de las semillas: pueden perderse por germinación, consumo por animales granívoros o herbívoros, amohosamiento o entierro. Mucho más difícil es adjudicar probabilidades a cada una de estas opciones ([Kemp](#) 1989, [Peters](#) 1991). Quienes suponen que el género *Prosopis* forma bancos de suelo persistentes sostienen que los mecanismos de pérdida de semillas serían poco importantes. En cambio, quienes sugieren que las semillas de *Prosopis* sólo permanecen muy transitoriamente en el suelo están reconociendo (implícita o explícitamente) la importancia de algún mecanismo de pérdida. En estos casos, es común la sugerencia que la

germinación es la principal fuente de pérdida de semillas, quizás porque las explicaciones sobre la dinámica de las poblaciones de plantas suelen concentrarse más en los factores físicos, como los efectos de clima y suelo, que en el papel de la fauna silvestre ([McNaughton](#) 1983, [Lerner y Peinetti](#) 1996).

[Lerner y Peinetti](#) (1996) midieron experimentalmente las pérdidas de semillas por germinación y por ataques de escarabajos de la familia Bruchidae en *P. caldenia*. Las pérdidas germinativas no fueron importantes, pero el ataque por brúquidos es una fuente significativa de pérdidas predispersivas y posdispersivas alcanzando al 35% de las semillas (las pérdidas posdispersivas ocurrirían recién durante la primavera siguiente) ([Lerner y Peinetti](#) 1996). Sin embargo, el diseño experimental usado no les permitió evaluar el impacto de otros predadores posdispersivos (e.g., hormigas y roedores). En ese sentido, poco se sabe de las pérdidas por consumo de granívoros (e.g., hormigas y roedores), aunque suelen ser subestimadas. [Solbrig y Cantino](#) (1975) han indicado que la predación de semillas de *P. flexuosa* por hormigas no es de tal magnitud como para ser considerada significativa. Sin embargo, la escasez de información sobre el efecto de otros predadores, y la amplia gama de organismos que pueden alimentarse de los frutos y semillas de estos árboles invitan a tomar con precaución esta conclusión.

[Villagra et al.](#) (2002) estimaron experimentalmente las pérdidas posdispersivas a corto plazo (máximo 15 días) de semillas de *P. flexuosa*, provocadas tanto por predación como por germinación, en los algarrobales de Ñacuñán. La germinación de semillas en artejos sanos o sujetos a escarificación mecánica alcanzó, en promedio, el 7% a los 15 días de iniciado el ensayo; mientras que después de 24 hs de iniciado el mismo, más del 90% de las semillas habían sido consumidas o removidas por predadores, tanto las ofrecidas dentro de frutos, de artejos (i.e., con el endocarpo intacto) o sueltas. En el experimento de predación también se ofrecieron semillas extraídas de heces frescas de maras, *Dolichotis patagonum*, las cuales sufrieron pérdidas igualmente altas (algo más del 75% en

un día), pero significativamente menores a las registradas en los otros tres ensayos. Estos resultados indican que la predación de las semillas, fundamentalmente ejercida por hormigas y roedores apenas llegan al suelo, podría explicar la ausencia de un banco de semillas persistente de *P. flexuosa*. También sugiere que las pérdidas germinativas son mucho menores a las provocadas por consumo.

Por ciertas características de sus frutos (e.g., las vainas son ricas en azúcares y almidones, y son consumidas tanto por animales silvestres como domésticos), y por observaciones de germinación y establecimiento en bostaderos de animales, usualmente se considera que las especies de *Prosopis* están adaptadas para la dispersión endozooica, y que constituyen un ejemplo de mutualismo animal – planta ([Archer](#), 1995; [Campos y Ojeda](#), 1997). Sin embargo, para que estas consideraciones ganen credibilidad es necesario corroborar que la dispersión por animales tiene efectos positivos sobre la demografía de las plantas. En particular, hay que verificar la eficiencia del dispersor (i.e., la probabilidad que deposite las semillas en sitios seguros) y también su eficacia (i.e. la proporción de renovales que proviene de la actividad del dispersor en cuestión) ([Bustamante y Canals](#) 1995). [Lerner y Peinetti](#) (1996), basándose en ideas de [Janzen](#) (1969), postularon que la dispersión de semillas de *P. caldenia* por parte de vertebrados favorecería la longevidad de las semillas en el banco de suelo al disminuir su vulnerabilidad al ataque de los brúquidos. Aunque un aumento en la longevidad de las semillas no implica que los dispersores aumentan necesariamente la eficacia reproductiva de las plantas, su verificación justificaría el desarrollo de un programa de investigación en ese sentido.

El hecho que las semillas de *P. flexuosa* menos predadas fueran las que habían pasado el tracto digestivo de maras constituye una evidencia en favor de la hipótesis de [Lerner y Peinetti](#) (1996), que postula que la dispersión de semillas de *Prosopis* por parte de vertebrados favorecería su longevidad en el suelo, y extiende esta conclusión, abarcando también a la predación por hormigas y roedores y no sólo a la de Brúquidos ([Villagra et al.](#), 2002). [Campos y Ojeda](#) (1997) detectaron un aumento en la capacidad

germinativa de las semillas de *P. flexuosa* que habían sido dispersadas por maras. En consecuencia, tanto la disminución de vulnerabilidad de las semillas a predadores como el aumento de germinabilidad podrían plantearse hipotéticamente como adaptaciones a la dispersión endozoica, en la línea de las interacciones mutualistas animal – planta ([Bustamante y Canals 1995](#)).

Los árboles de *P. flexuosa* producirían frutos altamente apetecidos por granívoros y herbívoros. Mientras los primeros removerían y extraerían rápidamente las semillas del sistema, los segundos las dispersarían probablemente aumentando su permanencia en el suelo y su capacidad germinativa. Bajo este escenario, el destino de las semillas parece estar mucho más afectado por la fauna silvestre de lo que suele pensarse. Por último, dado que no todos los años hay producción de semillas, que éstas desaparecen muy rápido del sistema y que las condiciones climáticas para el establecimiento en zonas áridas ocurren esporádicamente, postulamos que el establecimiento de *P. flexuosa* debe darse en pulsos, y no en forma continua, generando un bosque coetáneo y no con distribución regular de los individuos entre las clases de edades. Esto es objeto de nuevas investigaciones que se están llevando adelante.

Variabilidad genética de las especies arbóreas del género *Prosopis* en el monte*

Importancia de la variabilidad genética en la supervivencia de los algarrobos y en sus posibilidades de mejoramiento

La perdurabilidad de una especie depende de su capacidad de respuesta frente a fluctuaciones del ambiente, tanto espaciales como temporales. Las plantas sobreviven en ambientes cambiantes mediante la posesión de dos diferentes, pero no mutuamente excluyentes, conjuntos de atributos: la plasticidad fenotípica y la variabilidad genética. La primera es particularmente efectiva si las fluctuaciones ocurren a intervalos de tiempo del orden de la vida de un individuo o más cortos. La variabilidad genética es efectiva para enfrentar ambientes segmentados en tiempo y espacio, y es un pre-requisito para la evolución a largo plazo en situaciones cambiantes. Este es el caso de los

ambientes áridos en donde las condiciones climáticas son altamente variables y erráticas. La provincia fitogeográfica del Monte reúne estas características y por lo tanto las especies vegetales que la habitan deberían poseer alguno de estos mecanismos adaptativos o ambos.

P. chilensis presenta una distribución amplia en el Monte, aunque más restringida latitudinalmente que *P. flexuosa*, encontrándose desde el sur de la provincia de Salta hasta el sur de San Juan. *P. flexuosa*, en cambio, extiende su distribución hasta el norte de Río Negro. Altitudinalmente, se encuentran desde los 100 (Río Negro-Buenos Aires) hasta los 2000 m.s.n.m. (San Juan). Las poblaciones de ambas especies ocupan tanto zonas de llanura como cuencas cerradas de valles intermontanos, conocidos como bolsones ([Morello, 1958](#)). Las barreras geográficas que constituyen los cordones montañosos que delimitan los bolsones y las distancias en las zonas de llanura producirían un determinado grado de aislamiento entre las poblaciones de algarrobos. Este habría permitido el desarrollo de procesos microevolutivos de diferenciación adaptativa, produciendo variación interpoblacional. Ahora bien, las condiciones ecológicas a nivel de micrositio en las que se encuentra cada población no son homogéneas, es decir que presentan variaciones fisicoquímicas de suelo, de competencia, de microrelieve y, por lo tanto, de disponibilidad hídrica. Por esto, la variación intrapoblacional aumentaría las probabilidades de subsistencia en los diferentes microambientes. Esta variación sería importante sobre todo en la etapa de establecimiento, proceso muy poco frecuente en condiciones naturales. Esta etapa, para los algarrobos en el Monte, se podría definir como el período transcurrido entre la germinación y el momento en que sus raíces alcanzan la napa freática y logran independizarse de las escasas lluvias para subsistir.

En programas de mejoramiento genético con algarrobos para la reforestación de zonas áridas degradadas, normalmente lo que se intenta mejorar son caracteres de producción (madera, frutos) o de adaptación (tolerancia al estrés hídrico o salino, resistencia a plagas). La existencia de una alta variabilidad genética, conjuntamente con altos

valores de heredabilidad de estos caracteres, aumentaría las probabilidades de éxito cuando se efectúa la selección y permitiría aumentar el número de genotipos a seleccionar para llevar adelante la reforestación. Si se realiza con una base genética estrecha se corre el gran riesgo de perder la mayor parte de los ejemplares, ante catástrofes climáticas como sequías extremas, heladas o ante plagas o enfermedades.

Estudios de variabilidad genética de P. flexuosa y P. chilensis en el Monte

De acuerdo a lo planteado en el punto anterior, se está intentando determinar la magnitud de la variabilidad genética en estas especies dentro del Monte y así corroborar algunas de las hipótesis planteadas a nivel de poblaciones naturales, como así también evaluar sus posibilidades de utilización en programas de mejoramiento. Estos estudios fueron iniciados en el año 1990 e involucran caracteres morfológicos, fisiológicos y de crecimiento. Se han cumplido las siguientes etapas: 1) exploración del área de distribución de *P. flexuosa* y *P. chilensis* en la provincia fitogeográfica del Monte; 2) determinación de áreas de material genético (Fig. 1), entendiendo como tales, áreas suficientemente independientes entre sí y por lo tanto diferentes desde los puntos de vista ecológico y biogeográfico; 3) selección al azar y registro de parámetros dasométricos de árboles del área, recolección de germoplasma individual y en forma masal, y caracterización ecológica de los lugares de muestreo; 4) conservación *ex situ*, a bajas temperaturas, de las semillas recolectadas; 5) establecimiento de ensayos familia-procedencia en ambientes contrastantes como Santa Rosa (La Pampa), Bermejo (Mendoza) (Figs. 12 y 13) y Colonia del Valle (Catamarca) y bajo condiciones semicontroladas (invernáculo, medias sombras, etc.) con el germoplasma recolectado (exaltación de la variabilidad genética y de la interacción genotipo-ambiente).



Fig. 12: Ensayo familia-procedencia de *P. flexuosa* con plantas de 6 años de edad.

Variabilidad genética interprovincial en caracteres morfológicos y de crecimiento en P. flexuosa

El análisis de 11 caracteres morfológicos de distintos órganos y sus relaciones, en plantas de siete años de edad de *P. flexuosa* (ensayo progenie-procedencia establecido en Mendoza), determina la existencia de una alta variabilidad interprovincial asociada a un patrón clinal latitudinal. Esta variabilidad se manifiesta tanto en parámetros morfológicos como en parámetros de crecimiento. Algunos caracteres como “espinosidad”, si bien presentan una alta variabilidad no constituyen una clina.

Las hojas más grandes (pinas largas con folíolos largos y anchos, muy distanciados entre ellos) se encuentran en los árboles de las familias provenientes de Fiambalá, Chamental-Los Llanos y Mogna, mientras que las poblaciones más sureñas (Telteca, Ñacuñán y Río Colorado-Gral Conesa) presentan hojas más pequeñas (pinas cortas con folíolos cortos y angostos, muy cercanos entre sí). Este hecho estaría relacionado con la menor duración de la estación de crecimiento, las menores temperaturas y la mayor velocidad de los vientos que soportan las poblaciones sureñas, provocando condiciones para el crecimiento más adversas. Este agrupamiento se repite en otros parámetros morfológicos; en promedio ambos grupos presentan una discrepancia en su morfología de un 34%. En la figura 14, se puede observar un fenograma que analiza varios caracteres de hojas, ramas y

espinas en el que se diferencia los dos grupos de procedencias (Mantován, datos no publicados). Verga (1995) determinó que en el Chaco Arido, las procedencias se agrupan también en dos conjuntos: el formado por las poblaciones más norteñas en donde también está presente *P. chilensis* y hay un alto grado de hibridación, y un grupo más al sur donde la presencia de *P. chilensis* disminuye hasta desaparecer.



Fig. 13: Detalle de un ejemplar de rápido crecimiento de *P. chilensis* en ensayo familia procedencia de esta especie a los 6 años de edad.

Los caracteres que presentan mayor diferenciación y, por lo tanto, tienen más peso para separar las procedencias entre sí son la longitud del folíolo y la relación entre la longitud de la pina y el ancho del folíolo. Cada uno de ellos produce el mismo patrón de agrupamiento entre poblaciones que el formado cuando se consideran todos los caracteres en conjunto (Mantován, datos no publicados).

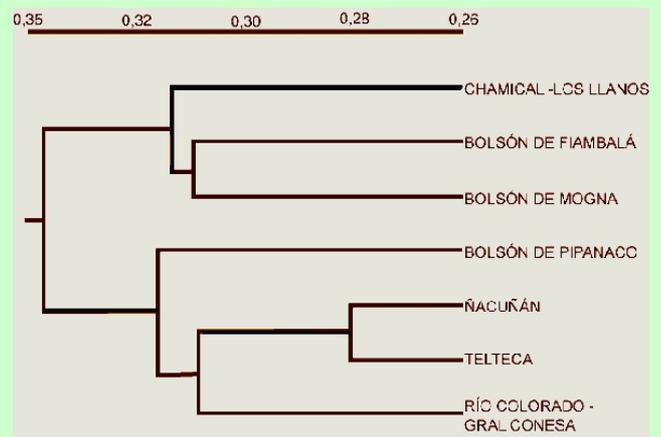


Fig. 14. Fenograma obtenido por el método de la distancia de Gregorius que representa la distancia morfológica entre cada procedencia de *Prosopis flexuosa* en el Monte (Operational Taxonomic Unit) (Mantován, datos no publicados).

El seguimiento, durante siete años de los ensayos familia - procedencia de *P. flexuosa* en Mendoza, muestra una alta variabilidad genética interpoblacional en todos los caracteres de crecimiento evaluados (altura, diámetro basal, ramificación, hábito de crecimiento y “espinosidad”). En general, la altura (Tabla 5) y el diámetro basal de las plantas de las procedencias más norteñas, superan a las más sureñas.

La población de Pipanaco fue la única procedencia norteña que, por sus caracteres morfológicos, se agrupa con las poblaciones más sureñas. En cambio, en caracteres de crecimiento, como la altura y el diámetro basal es similar las procedencias norteñas (Cony, 1996; Mantován datos no publicados).

No se debe descartar la existencia de híbridos interespecíficos entre *P. flexuosa* y otras especies simpátricas (*P. chilensis*; *P. pugionata*; *P. caldenia*; *P. alpataco*). La existencia de híbridos entre *P. flexuosa* y *P. chilensis* ha sido destacada por Verga (1995) en el Chaco.

Variabilidad intrapoblacional

Al analizar la variabilidad existente para altura y diámetro basal dentro de las poblaciones evaluadas (familia dentro de procedencia), se encuentra que hasta el tercer año, ésta supera a la variabilidad interpoblacional. Esta alta variación intrapoblacional se puede visualizar por ejemplo para el carácter altura: en un ranking de ochenta y seis familias de poblaciones de *P. flexuosa*, las familias de la

variabilidad. Una vez que las plantas alcanzan la capa freática, la disponibilidad hídrica se uniformizaría, ocurriendo algo similar con su crecimiento. Esta hipótesis requeriría ser sustentada con mayor evidencia.

La variación genética y su relación con la heredabilidad en el mejoramiento de los caracteres de crecimiento en P. flexuosa

Procedencia	Año 4		Año 5		Año 6		Año 7	
Bolsón de Fiambalá	1,57 a	(1)	1,91 a	(1)	2,40 a	(1)	2,69 a	(1)
Bolsón de Pipanaco	1,42 ab	(2)	1,72 ab	(3)	1,97 bcd	(6)	2,20 bc	(5)
Bolsón de Mogna	1,35 bc	(3)	1,67 abc	(5)	2,00 bcd	(4)	2,31 b	(3)
Chamical-Los Llanos	1,34 bcd	(4)	1,67 abc	(4)	2,02 bc	(3)	2,26 b	(4)
Llanos de Catamarca	1,29 bcde	(5)	1,73 ab	(2)	2,14 ab	(2)	2,36 b	(2)
Bolsón de Chilcico	1,26 bcde	(6)	1,59 bcd	(6)	1,96 bcd	(5)	2,19 bc	(6)
Llanos de Angaco-Lavalle	1,26 bcde	(7)	1,57 bcd	(8)	1,88 bcd	(8)	2,14 bc	(7)
Bolsón de Villa Unión	1,23 bcde	(8)	1,52 bcd	(9)	1,83 bcde	(9)	2,05 bcd	(9)
Alvear	1,21 bcde	(9)	1,45 bcd	(11)	1,75 cde	(10)	2,02 bcd	(10)
Río Colorado-General Conesa	1,17 cde	(10)	1,55 bcd	(7)	1,92 bcd	(7)	2,08 bcd	(8)
Ñacuñán	1,13 cde	(11)	1,40 cd	(12)	1,63 de	(12)	1,77 d	(12)
Algarrobo del Águila-Limay Mahuida	1,11 de	(12)	1,46 bcd	(10)	1,75 cde	(11)	1,87 cd	(11)
Bolsón de Rodeo	1,10 e	(13)	1,32 cd	(13)	1,49 e	(13)	1,74 d	(13)

Tabla 5. Alturas promedio (m), agrupamiento según prueba de Duncan y "ranking" de procedencias de *P. flexuosa* de 4, 5, 6 y 7 años de edad.

Letra diferentes indican diferencias significativas a $P < 0,05$. Entre paréntesis se indica el lugar que ocupa la procedencia en un ordenamiento de mayor a menor

población de Fiambalá (población de mayor altura promedio) ocupan desde la posición 1 hasta la 48, mientras las de la población de Llanos de Angaco-Lavalle, ocupan desde la posición 6 hasta la 85 (Cony, 1996).

Sin embargo, la variación entre familias dentro de procedencias disminuye a partir del cuarto año, manteniéndose la interpoblacional. Este comportamiento podría explicarse por heterogeneidad del ambiente en el cual se desarrollan estas poblaciones durante los primeros años. A pesar de ser los algarrobos fundamentalmente freatófitos, en la primera etapa del establecimiento las plantas se encontrarían bajo diferentes de condiciones de disponibilidad hídrica y, por lo tanto, la selección favorecería a una variedad de fenotipos, aumentando la

La heredabilidad a nivel individual y familiar de los caracteres altura y diámetro basal, a lo largo de los siete años de ensayo, sufre variaciones importantes. La individual oscila entre 0,12 (año 5) y 0,68 (año 3) para el carácter altura y entre 0,13 (año 4 y 5) y 0,35 (año 7) para diámetro basal. Por su parte, la heredabilidad familiar es casi siempre más alta que la individual y oscila entre 0,21 y 0,67 para el primer carácter y entre 0,24 y 0,51 para el segundo.

Este hecho implicaría: 1) seleccionar los mejores individuos de las mejores procedencias, ya que no existe variación entre familia dentro de las poblaciones; 2) seguir evaluando la heredabilidad en años posteriores ya que la inestabilidad de sus valores de un año a otro hace que las

estimaciones de ganancia genética puedan resultar poco confiables; 3) evaluar y no perder de vista las interacciones genotipo-ambiente dado los bajos valores de heredabilidad alcanzados en los últimos años.

Reforestación de zonas áridas templadas argentinas con especies nativas del género *Prosopis**

Los ecosistemas áridos templados argentinos (Provincia Fitogeográfica del Monte) han sufrido y están sufriendo profundos procesos de desertificación como consecuencia del sobrepastoreo, la deforestación y las condiciones climáticas. En lo que respecta a los bosques de algarrobo los distintos grados de degradación se reflejan en la menor densidad de las poblaciones, menor cobertura y biomasa, árboles más chicos y con mayor número de fustes.



Fig. 15: Reforestación de zonas áridas degradadas. Plantación experimental de *P. chilensis* y *P. flexuosa* con riego por goteo.

Las poblaciones de algarrobos del Monte presentan, en general, bajas posibilidades de reforestación natural como consecuencia de, por un lado, una fuerte predación, y por otro de un marcado y, en la mayoría de los casos, prolongado déficit hídrico al que están sometidas las plántulas de *Prosopis* luego de la germinación. Por esto, cualquier práctica de manejo que se intente desarrollar debe incluir la intervención del hombre para establecer o

restablecer la cobertura vegetal. En este sentido, en áreas de muy bajas precipitaciones (menos de 250 mm), las especies arbóreas del género *Prosopis*, pueden constituir el primer eslabón en la cadena de la restitución de la vegetación cuando existe una capa freática a baja profundidad. Desde 1990, se están llevando adelante investigaciones básicas y aplicadas, tendientes a desarrollar tecnologías de reforestación de las zonas áridas templadas argentinas con especies nativas de este género. Los estudios intentan responder a las diferentes preguntas que se plantean en la reforestación de los ecosistemas áridos:

- 1) ¿Dónde reforestar?
- 2) ¿Con qué material vegetal reforestar?
- 3) ¿Cómo reforestar?

Para responder a la primer pregunta, se está trabajando con imágenes satelitales y relevamientos de campo, a fin de ajustar una metodología que permita identificar áreas plausibles de reforestación, ya sea por la proximidad de las capas freáticas, por sus niveles de degradación, o por las calidades de los suelos.

La segunda pregunta se contesta a través de la evaluación de la variabilidad genética y la interacción genotipo-ambiente existentes en caracteres morfológicos y fisiológicos de las dos especies de *Prosopis* más importantes del Monte: *P. chilensis* y *P. flexuosa*, a fin de seleccionar genotipos apropiados. En el caso de *P. flexuosa*, se ha demostrado que familias provenientes del Bolsón de Fiambalá (Catamarca) tienen mayor tasa de crecimiento que las del resto de los orígenes evaluados, bajo diferentes condiciones ambientales, por lo que su utilización sería aconsejable, en primera instancia, en programas de reforestación de zonas áridas con esta especie.

Para responder la última pregunta se está realizando una serie de ensayos de reforestación en la Reserva Telteca. Los primeros ensayos pusieron a prueba técnicas de reforestación sin riego. En los mismos, se descartó la posibilidad de realizar siembra directa (esto podría estar ligado a los altos porcentajes de predación ya descriptos en este trabajo) y se observó que el crecimiento de las plántulas establecidas fue prácticamente nulo durante los primeros 4 años (Cony y Trione, datos no publicados).



Fig. 16: Reforestación de zonas áridas degradadas. Plantación experimental de *P. chilensis* y *P. flexuosa* con riego mediante carros regadores

En base a estos resultados se está investigando sobre el desarrollo de un grupo de técnicas tendientes a asistir el establecimiento de plantas a través del riego. Los interrogantes que se intentan contestar son: a) ¿Cómo obtener agua en las zonas del Monte a reforestar?; b) ¿Cuánta agua agregar?; c) ¿Cómo distribuirla?; d) ¿Qué densidades de plantación utilizar? e) ¿Son eficientes los geles retentores de humedad utilizados en la plantación?; f) ¿En cuanto tiempo alcanzan las raíces de los algarrobos la capa freática, bajo las diferentes condiciones hídricas que se les suministra?. Para responderlos, se realizan ensayos regados con agua extraída de la capa freática mediante energía solar en 40 has de la Reserva Telteca. Esta es distribuida hasta las plantas mediante carros regadores o mediante riego por goteo. Los volúmenes de agua que se agregan varían entre 5 y 10 lts de agua por planta, con frecuencias de riego que van desde los 15 a los 30 días. En todos los ensayos se evalúa anualmente o semestralmente la sobrevivencia, el crecimiento y el tiempo utilizado por las raíces para alcanzar la capa freática. De los,

aproximadamente, 9000 plantines de *P. chilensis* y *P. flexuosa* de tres meses de edad (en diferentes ensayos) trasplantados a terreno definitivo hace 18 meses, se ha encontrado una sobrevivencia promedio del 87%. (Figs. 15, 16 y 17).

La utilización de genotipos apropiados de *P. chilensis* y *P. flexuosa* para cada zona y el reaseguro de una variabilidad genética mínima indispensable, que permita enfrentar las restricciones climáticas comunes en estas áreas (sequías prolongadas, heladas, etc.), combinadas con técnicas eficientes de suministro y aprovechamiento de dotaciones mínimas de riego, basadas en el conocimiento profundo de la fisiología y ecofisiología de estas especies, aumentarán las probabilidades de éxito en la reforestación de una de las regiones más altamente degradadas de la Argentina.



Fig. 17: Reforestación de zonas áridas degradadas. Ejemplar de *P. chilensis* de 1 año de edad en microcaptador de agua de lluvia en la Reserva Telteca.

Agradecimientos

A los Ing. Agr. Fidel A. Roig, Sinibaldo Trione y Juan Bruno Cavagnaro quienes iniciaron el estudio de los algarrobales del Monte y son estímulo permanente para el

desarrollo de nuevas investigaciones. A la Prof. María Cecilia Scoones por su colaboración en las figuras. Los datos de vegetación de La Reserva de Ñacuñán forman parte de la Tesis Doctoral de B.E. Rossi en preparación. Los datos de variabilidad genética en caracteres morfológicos y de respuesta a diferentes intensidades lumínicas forman parte de la Tesis Doctoral de N.G. Mantován. Las investigaciones incluidas en este trabajo fueron parcialmente financiadas por el CONICET y la Agencia Nacional de Promoción de Científica y Tecnológica de Argentina.

BIBLIOGRAFIA

- Abraham, E.M. 1995. Geomorfología y suelos. En: IADIZA-CRICYT (Eds.). La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Relevamiento Ecológico-Cultural y de Manejo Actual. Coordinadores. 17-23. Mendoza, Argentina.
- Abraham de Vázquez, E.M. y M.R. Prieto. 1981. Enfoque diacrónico de los cambios ecológicos y de las adaptaciones humanas en el NE. árido mendocino. En: J.C. Ruiz (Ed.). Cuaderno N° 8. 108-139. CEIFAR-CONICET-UNC. Mendoza.
- Abraham, E.M. y M.R. Prieto. 1999. Vitivinicultura y desertificación en Mendoza. En: B. García Martínez (Comp.). Estudios de historia y ambiente en América: Argentina, Bolivia, México, Paraguay. IPGH - Colegio de México. México
- Ansley, R.J.; Jacoby, P.W. y G.W. Cuomo. 1990. Water relations of honey mesquite following severing of lateral roots: Influence of location and amount of subsurface water. *Journal of Range Management*, 43:436-442.
- Ansley, R.J.; Jacoby, P.W. y R.A. Hicks. 1991. Leaf and whole plant transpiration in hone mesquite following severing of lateral roots. *Journal of Range Management*, 44: 577-583.
- Ansley, R.J.; Jacoby, P.W.; Meadors, C.H. y B.K. Lawrence. 1992. Soil and leaf water relations of differentially stressed honey mesquite (*Prosopis glandulosa* Torr). *Journal of arid environments*, 22: 147-159.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2: 83-99.
- Barbour, M.G., J.H. Burk, W.D. Pitts, F.S. Gillian y M.W. Schwartz. 1998. *Terrestrial Plant Ecology*. Third edition. Benjamin/Cummings. 649 pp.
- Barth, R.C. y J.O.Klemmedson. 1982. Amount and distribution of dry matter, nitrogen and organic carbon in soil-plant systems of mesquite and palo verde. *Journal of Range Management*, 35: 412-418.
- Boyd R.S. y G.D. Brum. 1983. Postdispersal reproductive biology of a Mojave desert population of *Larrea tridentata* (Zygophyllaceae). *American Midland Naturalist*, 110: 35-36
- Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología*. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Ed. Blume. Madrid. 820 pp
- Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 57: 219-249; 450-455.
- Bush, J.K. y Van Auken, O. W. 1990. Growth and survival of *Prosopis glandulosa* seedlings associated with shade and herbaceous competition. *Botanical Gazzette*, 151: 234-239.
- Bustamante R.O. y M. Canals. 1995. Dispersal quality in plants: how to measure efficiency and effectiveness of a seed disperser. *Oikos*, 73:133-136.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: W.F. Kugler (Ed.). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Tomo 2 Fascículo 1:85pp. Buenos Aires.
- Callaway ,R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61: 306-349.
- Campos, C. M. y R. A. Ojeda 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environment*, 35: 707-714
- Catalán, L.A. (1992). Laboratory germination conditions for seeds of *Prosopis flexuosa* and *Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz. *Seed Science & Technology*, 210: 289-292.
- Catalán, L.; Balzarini, M.; Taleisnik, E.; Sereno, R. y U. Karlin. 1994. Effects of salinity on germination and seedling growth of *Prosopis flexuosa* D.C. *Forest Ecology and Management*, 63: 347-357.
- Cavagnaro, J.B. y C.B. Passera. 1993. Relaciones hídricas de *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce) en el Monte, Argentina. En: IADIZA (Eds). 1993. *Conservación y mejoramiento de especies del género Prosopis*, 73-78. Mendoza, Argentina. 153 pp.
- Cony, M.A. 1993. Programa de conservación y mejoramiento de especies del género *Prosopis* en la provincia fitogeográfica del Monte, Argentina. En: IADIZA (eds.). *Conservación y Mejoramiento de Especies del Género Prosopis*, 37-71. Mendoza, Argentina. IADIZA. 153 pp.
- Cony, M.A. 1996. Genetic variability in *Prosopis flexuosa* D.C., a native tree of the Monte phytogeographic province, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 87: 41-49.

- Cony, M.A. y S.O. Trione. 1996. Germination with respect to temperature of two Argentinian *Prosopis* species. *Journal of Arid Environment* 33: 225-236.
- Cony, M.A. y Trione, S.O. 1998. Inter and Intraspecific variability in *Prosopis chilensis* and *Prosopis flexuosa*: Seed germination under salinity and moisture stresses. *Journal of Arid Environments*, 40:307-315.
- Centro Regional de Aguas Subterráneas. 1979. Investigación inicial del recurso hídrico subterráneo de la Zona Nororiental de la Provincia de Mendoza.
- Dalmasso, A. D. y J. Anconetani. 1993. Productividad de frutos de *Prosopis flexuosa* (Leguminosae), algarrobo dulce, en Bermejo, San Juan. *Multequina*, 2: 173-181.
- Distel, R.A., D.V. Pelaez, R.M. Boo, M.D. Mayor y O.R. Elia. 1996. Growth of *Prosopis caldenia* seedlings in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. *Journal of Arid Environments*, 32: 251-257.
- Estrella, H., 1995. Clima. En: IADIZA (Eds). *La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Relevamiento Ecológico-Cultural y de Manejo Actual*. 24-36. Mendoza, Argentina.
- Femenía, J.H. 1993. Ecosistemas de *Prosopis* en Talampaya. *Actas del Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano*. Paraná, Argentina.
- Ffolliot, P. F. y J. L. Thames. 1983. Recolección, manipuleo, almacenaje y pretratamiento de las semillas de *Prosopis* en América Latina. Tucson, Arizona, F.A.O.
- González Loyarte, M.M., Martínez Carretero, E. y Roig, F.A. 1990. Forests of *Prosopis flexuosa* var. *flexuosa* (Leguminosae) in the NE of Mendoza, Argentina. I. Structure and dynamics in the area of Telteca Natural Reserve. *Documents Phytosociologiques, Nouvelle Série*, XII: 285-288.
- González Loyarte, M.M. 1992. Reserva Faunística y Florística Telteca. En: IADIZA (Eds), *Las Areas Protegidas de la Provincia de Mendoza*, pp. 32-35. Informe inédito, 35 pp.
- González Loyarte, M.M. 1994. Estudios de degradación de suelos y recursos forestales en zonas áridas de Mendoza, Argentina. *Proc. of the Second Euro-Latin American Space Days*, ESA SP, 363: 39-44. Buenos Aires, Argentina. 9 al 13-V-1994.
- González Loyarte, M.M. 1998. Los bosques de la Reserva Telteca. 9pp. Inédito.
- Guevara, J.C., Cavagnaro, J.B., Estevez, O.R., Le Houérou, H.N. y C.R. Stasi. 1997. Productivity, management and development problems in the arid rangelands of the central Mendoza plains (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 35: 575-600.
- Guo Q, PW Rundell y DW Goodall. 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications. *Journal of Arid Environments*, 38:465-478.
- Hunziker, J.H.. 1952. Las comunidades vegetales de la Cordillera de La Rioja. *Revista de Investigaciones Agronómicas*, VI (2): 167-195.
- Hutchings, M.J. 1997. The structure of plant populations. In: M.J. Crawley (Ed.). *Plant Ecology*, 325-358. Blackwell Science.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23: 1-27
- Jarrell, W.M. y Virginia, R.A. 1990. Soil cation accumulation in a mesquite woodland: sustained production and long term estimates of water use and nitrogen fixation. *Journal of Arid Environments*, 18: 51-58.
- Karlin, U. & R. Díaz. 1984. *Potencialidad y Manejo de Algarrobos en el Arido Subtropical Argentino*. Secretaría de Ciencia y Técnica, República Argentina. 59 pp
- Kemp, P.R. 1989. Seed bank and vegetation processes in deserts. En: Allesio, M; Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (Eds). *Ecology of Soil Seed Banks*, pp. 257-281. Academic Press, San Diego, California.
- Le Houérou, H.N. 1984. Rain use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7: 213-247.
- Lerner, P. y R. Peinetti. 1996. Importance of predation and germination on losses from the seed bank of *caldén* (*Prosopis caldenia*). *Journal of Range Management*, 49:147-150.
- Mares, M.A., F.A. Enders, J.M. Kingsolver, J.L. Neff y B.B. Simpson. 1977. *Prosopis* as a niche component. In: B.B.

- Simpson (Ed.). Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems. 123-149. U.S./ibp synthesis series 4. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc.
- Marone, L. y M. E. Horno. 1997. Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environment*, 36: 661-670.
- Marone, L., B. E. Rossi y M.E. Horno. 1998. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology*, 137: 143-150.
- McNaughton, S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- Morello, J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 5-115.
- Morlans, M.C., 1997. Diagnóstico y valoración ambiental del Bolsón de Pipanaco (Catamarca, Argentina): Bases para el Ordenamiento del Espacio. Tesis de Maestría. Universidad Internacional de Andalucía. Huelva, España. 162 pp.
- Neilson R.P. 1986. High-resolution climatic analysis and southwest biogeography. *Science*, 232:27-34.
- Nilsen, E.T.; Sharifi, M.R.; Rundell, P.W. Jarrell, W.M. y Virginia, R.A. 1983. Diurnal and Seasonal Water Relations of the Desert Phreatophyte *Prosopis glandulosa* (honey mesquite) in the Sonoran Desert of California. *Ecology*, 64: 1381-1393.
- Peters R.H. 1991. A critique for ecology. Cambridge University Press, Cambridge, Massachussets.
- Phillips, W.S. 1963. Depth of roots in soil. *Ecology* 44:424.
- Pickett S.T.A., Kolasa J. y C.G. Jones . 1994. Ecological Understanding. The nature of theory and the theory of nature. Academic Press. San Diego.
- Raunkiaer, C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford. 632 pp.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society*, B 39: 172-212.
- Rodríguez, E.J. 1966. Estudio Hidrogeológico del Sector Nordeste de la Provincia de Mendoza. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, XXI(1): 39-60.
- Roig, F.A., 1971. La Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta* 1: 21-239.
- Roig, F.A. 1982. Cuyo. En: Fundación Miguel Lillo (Eds). 1982. Conservación de la Vegetación Natural en la República Argentina. Simposio XVIII Jornadas Argentinas de Botánica. Serie Conservación de la Naturaleza, 2: 61-100. Tucumán, Argentina.
- Roig, F.A., 1985. Árboles y bosques de la Región Arida Centro Oeste de la Argentina (Provincias de Mendoza y San Juan) y sus posibilidades silvícolas. *Actas Forestación en Zonas Áridas y Semiáridas, Segundo Encuentro Regional C.I.I.D. América Latina y El Caribe*, 145-188. Santiago, Chile, 13 al 17 de mayo 1985.
- Roig, F.A. 1993a. Aportes a la etnobotánica del género *Prosopis*. En: IADIZA (Eds). Conservación y Mejoramiento de Especies del Género *Prosopis*. 99-119. Mendoza, Argentina. IADIZA. 153 pp.
- Roig, F.A. 1993b. Informe Nacional para la Selección de Germoplasma en Especies del Género *Prosopis* de la República Argentina. En: IADIZA (Eds). Conservación y Mejoramiento de Especies del Género *Prosopis*, 1-36. Mendoza, Argentina. IADIZA. 153 pp.
- Roig, F.A., 1995. Flora y vegetación. En: IADIZA (Eds). La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Relevamiento Ecológico-Cultural y de Manejo Actual, 44-65. Mendoza, Argentina.
- Roig, F.A. y A. Ruiz Leal. 1959. El bosque muerto de Guandacol (La Rioja). *Revista Agronómica Noroeste Argentino*, 3(1-2): 139-145.
- Roig, F.A.; González Loyarte, M.M.; Martínez Carretero, E.; Berra, A. y Wuilloud, C., 1992. La Travesía de Guanacache. *Tierra Forestal. Multequina*, (Mendoza) 1: 83-91.
- Roig-Juñent, S. y S. Claver. 1999. La entomofauna del monte y su conservación en las áreas naturales protegidas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58: 117-127.
- Rossi, B.E. y Villagra, P.E. 2000. Efecto de la cobertura de *Prosopis flexuosa* sobre la composición de los estratos arbustivos y herbáceos en el Monte Central (Argentina). En: P. Jiménez, Talavera Delgado, C., Villegas Paredes, L., Ortega Paredes, A. y Villasante Benavides, F. (Ed.). *Memorias del IV Congreso Latinoamericano de Ecología. Ecología y Desarrollo Sostenible: Reto de América Latina para el Tercer Milenio*. Instituto Regional de Ciencias Ambientales - UNESCO. Arequipa, Perú. 163-165

- Shmida, A. 1985. Biogeography of the Desert Flora. In: M. Evenari, I. Noy-Meir y D.W. Goodall (Eds.). Hot Deserts and Arid Shrublands, A. Capítulo 2. Ecosystems of the World, 12A:23-77. Elsevier.
- Simpson, B.B. y O.T. Solbrig. 1997. Introduction. En: Simpson, B.B. (Ed.), 1997. Mesquite. Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems. US/IBP Synthesis Series, 4: 1-25. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania.
- Solbrig, O.T. y P.D. Cantino. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, 56: 185-210.
- Sosebee, R.E. & C. Wan. 1987. Plant ecophysiology: a case study of honey mesquite. *Symposium on Shrub Ecophysiology and Biotechnology*, 103-117. Logan, Utah. .
- Sudzuki, F.; Boti, C. y Acevedo, E. 1973. Relaciones hídricas del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil) en la localidad de Canchones. *Boletín Técnico*, 37:3-29. Fac. de Agronomía. Univ. de Chile.
- Tanquilevich, R.F. 1971. Los suelos de la Reserva Ecológica de Ñacuñán. *Deserta*, 2: 131-206.
- Vervoorst, F. 1954. Observaciones ecológicas y fitosociológicas en el bosque de algarrobos de Pilciao (Catamarca). Tesis doctoral inédita.
- Verga, A.R. 1995. Genetische Untersuchungen an *Prosopis chilensis* und *P. flexuosa* (Mimosaceae) im trockenen Chaco Argentinien. *Göttingen Research Notes in Forest Genetics*. Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen ISSN 0940-7103, Nro. 19, 96 pp.
- Villagra, P.E. 1995. Temperature effects on germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). *Seed Science and Technology*, 23: 639-646.
- Villagra, P.E. 1997. Germination of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seeds under saline conditions. *Journal of Arid Environments*, 37:261-267.
- Villagra, P.E. . 1998. Comparación del comportamiento fitosociológico y ecofisiológico de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza. 130 pp.
- Villagra, P. E., L. Marone, y M. A. Cony. 2002. Mechanism affecting the fate of *Prosopis flexuosa* seeds during secondary dispersal en the Monte desert. *Austral Ecology* 27:416-421
- Villalba, R. y J.A. Bonisegna. 1989. Dendrochronological studies on *Prosopis flexuosa* D.C. *IAWA bulletin n.s.*, 10: 155-160.
- Wan, C. y R. Sosebee. 1991. Water relations and transpirations of honey mesquite on 2 sites in west Texas. *Journal of Range Management*, 44: 156-160.

Aspectos silviculturales de los bosques de *Austrocedrus chilensis* de la región de El Bolsón, Río Negro

Goya J.F., Ferrando J.J. y Yapura P.F.



Resumen

Los bosques de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) se ubican en las regiones bajas de la cordillera andina, formando una estrecha franja que se extiende desde los 36° 30' S en Neuquén y los 43° 35' S en Chubut. Es la conífera nativa de mayor rango de distribución y sus bosques constituyen un importante recurso económico de la región argentina de los bosques Andino-patagónicos. El área de estudio se ubica en la zona central de la distribución de los bosques subantárticos, en la localidad de El Bolsón (Río Negro). La silvicultura modifica las relaciones establecidas espontáneamente para conducir al bosque hacia una estructura definida en función de ciertos objetivos. En este punto radica la importancia de los estudios de estructura y dinámica de rodales naturales. Por sus características silvícolas se podría considerar un manejo económico de estos bosques con una adecuada planificación. Se debe tener en cuenta el destino de las áreas forestales de esta región ya que son objeto de una creciente presión humana demandando mayor diversificación de bienes y servicios. Se presentan resultados sobre estructura y dinámica de rodales naturales, crecimiento y regeneración y modelos de crecimiento en altura dominante en el marco de la discusión sobre el manejo de esta especie.

Introducción

Los bosques de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* D. (Don) Florin et Boutleje) se ubican en las regiones bajas de la cordillera andina, formando una estrecha franja discontinua que se extiende entre los 36° 30' S en la provincia del Neuquén y los 43° 35' S en la provincia de Chubut (Cabrera, 1971; Hueck, 1978; Seibert, 1982), (Fig. 1). Es la conífera nativa de mayor rango de distribución natural y sus bosques constituyen uno de los recursos económicos más importantes de la región argentina de los bosques Andino-

patagónicos. Solamente en los bosques de ciprés de la provincia de Río Negro (principal productor de madera de ciprés) se registró una producción promedio de 13.000 m³ anuales entre 1990-1995, un 80% de la producción de la provincia (Servicio Forestal Andino, 1997). Por otro lado estos bosques son cada vez más utilizados por el público con fines turísticos, lo cual puede constituir un recurso económico alternativo al de la producción maderera.



Fig. 1. Área de distribución los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina.

Como un reflejo del fuerte gradiente de precipitaciones que caracteriza a la región de los bosques Andino-patagónicos, los bosques siempreverdes de ciprés de la cordillera forman un cinturón de frontera entre los bosques pluviales de hasta 50 m de altura compuestos por

especies del género *Nothofagus* al oeste y la estepa patagónica al este ([Dezzotti y Sancholuz, 1991](#)) (Fig. 2).



Fig. 2. Bosques de *Austrocedrus chilensis* sobre laderas orientales cercanas al límite con el bosque de *Nothofagus pumilio*.

[Dezzotti y Sancholuz](#) (1991) clasificaron los bosques espontáneos de ciprés de la cordillera en tres tipos forestales: los bosques marginales del ecotono con la estepa, los bosques compactos o puros y los bosques mixtos de localización oriental cuya codominancia comparte principalmente con coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.). Sólo los últimos dos tipos podrían considerarse productores de madera y la superficie que alcanzan en la provincia de Río Negro es de ca. 24.000 ha, excluyendo los bosques bajo jurisdicción de Parques Nacionales.

Desde los trabajos pioneros de [Costantino](#) (1949, 1958), se han registrado distintos antecedentes sobre el manejo del ciprés de la cordillera. Aspectos parciales de la silvicultura de estos bosques fueron estudiados por [Arschanov](#) (1967), [Schmidt](#) (1985), [Chauchard y Barnabá](#) (1986), [Chauchard et al.](#) (1991), [Bava y Gonda](#) (1993), [Bava et al.](#) (1993), [Goya et al.](#) (1995a,b) y [Loguercio](#) (1997). Los antecedentes publicados sobre esta especie abordan aspectos de su distribución ([Seibert](#), 1982; [Dezzotti y Sancholuz](#), 1991), de su dinámica ([Veblen y Lorenz](#), 1987; [Veblen y Markgraf](#), 1988; [Veblen et al.](#), 1992, 1995; [Gobbi y Sancholuz](#), 1992; [Dezzotti](#), 1996; [Gobbi y Schilichter](#), 1998) y de su estado sanitario ([Rajchenberg y Cwielong](#), 1993; [Rosso et al.](#), 1994; [Barroetaveña y Rajchenberg](#), 1996).

Marco conceptual

A partir de la década del '70, la dinámica de cambio de los ecosistemas en respuesta a los disturbios empezó a ser caracterizada en términos de propiedades de la estabilidad de los sistemas ecológicos ([Westman](#), 1985). La estabilidad puede ser definida como la capacidad de un sistema para permanecer en un estado estacionario o retornar a él luego de un disturbio. De este modo, la estabilidad de los ecosistemas queda caracterizada por una relación estable entre los grupos funcionales de organismos y el ambiente físico ([Larsen](#), 1995). La silvicultura, como toda actividad de uso de los recursos naturales, modifica las relaciones establecidas espontáneamente para conducir los bosques hacia una estructura definida en función de determinados objetivos. Para ello, la silvicultura de bosques naturales, que por sus características es un emprendimiento de largo plazo (con rotaciones que pueden superar un siglo), debe considerar que toda manipulación de la estructura puede afectar procesos fundamentales del ecosistema que alteren su estabilidad y productividad ([Larsen](#), 1995).

El mandato actual de manejar ecosistemas, en lugar de rodales, para asegurar la sustentabilidad implica garantizar la productividad a largo plazo, preservar la biodiversidad y proteger ecosistemas adyacentes. Con la aplicación de cualquier tratamiento silvicultural lo que se espera es conducir un rodal hacia un estado deseable de mayor rendimiento. Alcanzar dicho estado depende fundamentalmente de la magnitud del disturbio provocado, principalmente por medio de las cortas, y de la respuesta del sistema. Esto destaca las posibilidades de establecer y desarrollar un manejo forestal centrado en la inercia y en la resiliencia para mantener la estabilidad de los bosques ([Larsen](#), 1995).

Desde la edad media quedaron establecidas las dos corrientes esenciales de la silvicultura de acuerdo a la forma de concebir la regeneración, esto es el manejo de bosques coetáneos (regeneración discreta en el tiempo) y

el manejo de bosques disetáneos (regeneración permanente o continua) ([Bradshaw](#), 1992).

El manejo de ecosistemas forestales se basa en la definición y aplicación de un sistema silvícola. Este concepto hace referencia al conjunto de tratamientos que se aplican durante toda la vida del rodal. Sus componentes principales son los **tratamientos intermedios** que se aplican entre dos períodos de regeneración y el **método de reproducción**, que es la forma apropiada de intervenir el bosque para favorecer su regeneración ([Smith](#), 1962; [Daniel et al.](#), 1982). Esta última definición destaca la importancia que tienen las cortas como agentes de perturbación útiles para los objetivos del manejo forestal. Definir un sistema silvícola es dar un marco para la planificación de la ordenación forestal, asegurando la conservación del recurso dentro de un esquema de optimización económica. La elección del sistema silvícola, entre variantes que van desde la tala rasa de grandes extensiones hasta la aplicación del método de selección de árboles individuales, es siempre una cuestión difícil de resolver debido a que una especie puede adaptarse igualmente bien a distintos regímenes de manejo ([Daniel et al.](#), 1982) dependiendo su elección de los múltiples factores implicados (ecológicos, económicos y sociales). Además, actualmente se considera que las variantes entre métodos para bosques coetáneos y disetáneos son sutiles y es mejor diferenciarlas en términos de la proporción y el tamaño de los claros que deliberadamente se provocan en el rodal ([Bradshaw](#), 1992).

Para los bosques de ciprés de la cordillera, [Schmidt](#) (1985) ha señalado que sus características biológicas no implican restricciones para la aplicación de cualquiera de los sistemas silvícolas clásicos. El estudio de la dinámica del desarrollo de rodales desde disetáneos a coetáneos, que permita aplicar un sistema adecuado, encuentra en la caracterización estructural y su estudio el punto de partida. Naturalmente es común encontrar estructuras coetáneas de ciprés de la cordillera como consecuencia de su temperamento y de disturbios asociados a variaciones climáticas a gran escala que tienen

efectos sobre los procesos dinámicos a escala regional y de rodal ([Veblen y Lorenz](#), 1987; Donoso, 1993; [Villalba y Veblen](#), 1998). Por otra parte, la ausencia de disturbios masivos durante largos períodos de tiempo provoca una tendencia a la disetaneidad de estos bosques, producto de la dinámica de claros ([Veblen et al.](#), 1995; [Dezzotti](#), 1996). En sitios donde las condiciones para el establecimiento no son muy favorables pueden encontrarse estructuras disetáneas porque después de un disturbio masivo la repoblación ocurre gradualmente. Distintos autores han propuesto alternativas de manejo que van desde el establecimiento de rodales disetáneos hasta su tratamiento como masa coetánea ([Chauchard y Barnabá](#), 1986; [van Konynenburg](#), 1990; [Schmidt](#), 1985; [Bava y Gonda](#), 1993).

Características del área

El área de estudio se encuentra comprendida en la zona central de la distribución de los bosques subantárticos y corresponde a la zona métrica de la distribución del ciprés, al sudoeste de la provincia de Río Negro, en las inmediaciones de El Bolsón, ubicada entre los 41° 40' y 42° 10' S y entre los 71° 20' y 71° 42' O. Las altitudes van de 300 a 600 msn.

La región presenta una temperatura media anual de 9,3 °C y una precipitación media de 904 mm anuales. El balance hídrico indica excesos de humedad en invierno (mayo-septiembre) que totalizan 445 mm. Las moderadas deficiencias se presentan durante la temporada de crecimiento (diciembre-marzo) con un total de 156 mm ([Goya et al.](#), 1995a).



Fig. 3 Bosques de *Austrocedrus chilensis* en las cercanías de El Bolsón, Río Negro.

Esta región fue fuertemente afectada por incendios a principios de siglo provocados por la habilitación de tierras para pastoreo y agricultura que desmontó grandes superficies (Willis, 1914), razón por la cual todos los bosques de la zona fueron afectados por el mismo tipo de disturbio. A partir de esta fecha los incendios fueron decreciendo en frecuencia y permitieron que las áreas de bosque fueran recuperándose y se originaran los rodales actuales (Veblen y Lorenz, 1988).

Los sitios estudiados se encuentran en las Reservas Forestales "Loma del Medio - Río Azul" (LM) y "El Guadal" (EG), ambas cercanas a la localidad de El Bolsón, (Fig. 3). La topografía en que se desarrollan los rodales es muy variada, pero las situaciones más favorables son las pendientes suaves a moderadas (10 a 30%) y exposiciones S-SO. En estos bosques, el ciprés de la cordillera se presenta como especie dominante y como especies acompañantes *Nothofagus dombeyi* (coihue), con el cual puede formar bosques mixtos, *Nothofagus antarctica* (Forst.) Oerst. (ñire), *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels. (radal) y en menor proporción *Maytenus boaria* Mol. (maitén).

Estructura y dinámica de los rodales

En la planificación silvicultural la escala espacial de análisis para la aplicación de los tratamientos es el rodal, definido como aquella unidad de bosque homogénea

en cuanto a sus rasgos estructurales (Oliver, 1990). En poblaciones puras o monoespecíficas de ciprés (más del 70% en área basal), a nivel de rodal es posible encontrar diferentes estructuras que son el resultado de su dinámica natural y que pueden ser caracterizadas *a priori* como estructuras coetáneas o disetáneas (Fig. 4). En el rodal LM, a través del análisis de las distribuciones diamétricas se determinaron estructuras irregulares con forma bimodal (Fig. 4d) la que se relaciona con la presencia de dos cohortes de 45 y 75 años aproximadamente. En este rodal la estructura de edades se correspondió con los distintos grupos sociológicos (Fig. 5b).

También se registraron estructuras diamétricas que pueden ser caracterizadas como rodales coetáneos (Fig. 4a, b, c, g, h, i) (Fig. 6). En el análisis de una cronosecuencia de rodales situados en Loma del Medio (Fig. 4 f, g, h, i) se presentan cuatro estadios del desarrollo de un bosque coetáneo de ciprés cuyos individuos presentaron baja competencia durante su crecimiento, analizados a través de la evolución de sus anillos de crecimiento (Goya *et al.*, 1995). En este trabajo se sugiere que estos rodales coetáneos creciendo con adecuados niveles de competencia podrían alcanzar un volumen aproximado de $370 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ en un período de 70 años.

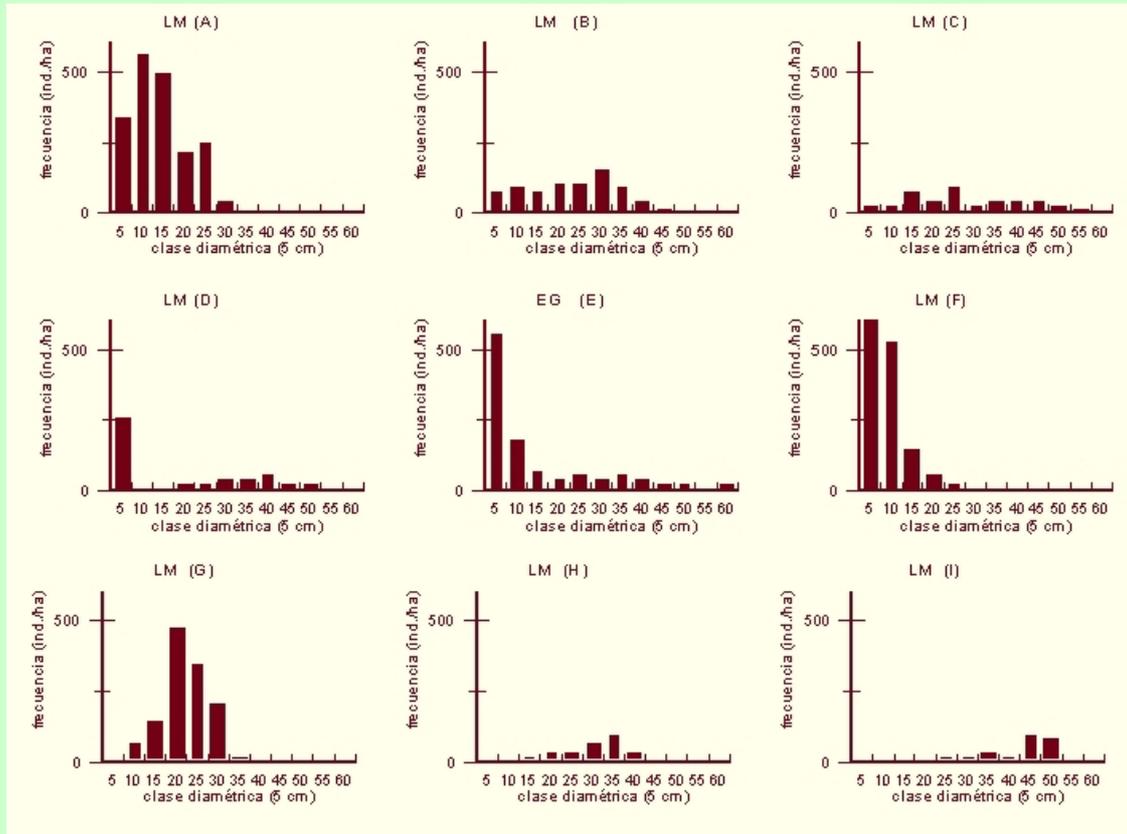


Fig. 4. Distribuciones diamétricas de diferentes rodales de *Austrocedrus chilensis* en la región de El Bolsón (Río Negro). LM: Loma del Medio y EG: El Guadal.

El análisis de 3 rodales originados en un sitio quemado y desmontado a fines del siglo pasado, arrojó distribuciones diamétricas marcadamente distintas (Fig. 4 a, b, c) siendo similares en grado de ocupación (área basal, volumen total y biomasa),

Variables	a	b	c
Edad (años)	77	103	86
área basal (m ² .ha ⁻¹)	44.2	42.3	42.2
volumen total (m ³ .ha ⁻¹)	313	336	358
biomasa total (Mg.ha ⁻¹)	220	237	250
numero de individuos (ind.ha ⁻¹)	1900	750	460
volumen comercial (m ³ .ha ⁻¹)	13	168	238
altura dominante (m)	18	23	26

Tabla 1: Principales parámetros estructurales de tres rodales en Loma del Medio, El Bolsón (Río Negro).

encontrando sus principales diferencias en abundancia, altura dominante y volumen comercial (Tabla 1). Dado que los tres rodales se desarrollaron en similares condiciones topográficas y de suelos, se asume que las diferencias estructurales de estos rodales están relacionadas con diferencias en el proceso de colonización, en las tasas de

crecimiento individual y en la competencia intraespecífica dentro de cada rodal (Ferrando, 1997).

Las estructuras diamétricas en EG presentaron la clásica distribución de J invertida que caracteriza una población disetánea (Fig. 4e). Sin embargo, el análisis de las edades indicó que los árboles del estrato superior pertenecen a una sola clase edad (Fig. 3a), lo que lo define en términos silviculturales como un rodal coetáneo, es decir aquel, que posee una sola clase de edad cuyo intervalo es menor o igual a un cuarto del turno de corta (Smith, 1962). El análisis en forma discriminada por posición sociológica, permitió observar que la subpoblación menor a 20 cm de DAP correspondió a individuos intermedios u oprimidos (estrato inferior), mientras que la porción mayor a 20 cm de DAP correspondió a individuos dominantes o codominantes (estrato superior). Por otro lado, la mayor proporción de individuos muertos se encontró dentro del estrato inferior. Ford (1984) sugiere que rodales relativamente maduros (cuando ha comenzado la fase de autorraleo) presentan una

ligera bimodalidad en la distribución de frecuencias de tamaño, ligada a la formación de una subpoblación de los árboles más grandes los cuales han salido exitosos del proceso competitivo. Este proceso es bien marcado en el

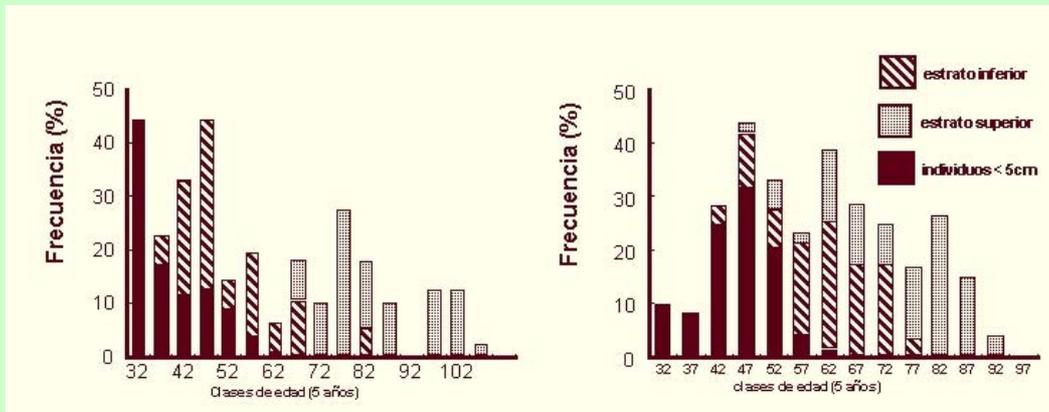


Fig. 5. Distribución de frecuencias relativas de las clases de edad por estrato social para los rodales a) El Guadal y b) Loma del Medio. Estrato superior: individuos dominantes y codominantes. Estrato Inferior: individuos intermedios y oprimidos.

rodal EG (Fig. 4e, 5a), dando como resultado una población aparentemente disetánea, producto de la diferenciación de tamaños por efecto de la competencia intraespecífica. Si bien existe una alta mortalidad de individuos oprimidos, típica de la fase de autorraleo, la alta proporción de estos individuos vivos, con una edad promedio de 60 años y menos de 10 cm de DAP, indica que esta especie es capaz de soportar la competencia por espacio durante prolongados períodos de tiempo con mínimos crecimientos (aún inferiores a $0,1 \text{ mm.año}^{-1}$).

Patrón de distribución espacial

En la figura 7 se presenta el mapeo de los individuos de ciprés clasificados por posición sociológica en dos rodales ubicados en LM y EG. Estos rodales presentaron la distribución de edades indicada en la figuras 3 y son los mismos que luego se analizaran en la sección sobre crecimiento. Analizando la distribución espacial de ambos rodales mediante el índice de Morisita (Fig. 8), se observa un comportamiento diferente según el estrato. El estrato inferior presentó un patrón agregado para los menores tamaños de parcela, tendiendo a una distribución regular para tamaños mayores a 1250 m^2 . Por otra parte el estrato superior se comporta según un patrón aproximadamente

regular para todos los tamaños de parcela con un pico para EG en los $78,1 \text{ m}^2$. La intensa competencia a través de los mecanismos de la mortalidad denso-dependiente favorece, en bosques naturales, el desarrollo de una distribución

espacial regular (Peet y Christensen,



Fig. 6 Ejemplares dominantes de *Austrocedrus chilensis* en un rodal coetáneo.

1987). Si bien la tendencia general es similar para ambos rodales, el estrato inferior presentó diferencias. En LM este estrato presenta mayores valores de agregación para los mayores tamaños de parcela, lo que estaría indicando que estos individuos se relacionan con la distribución de los individuos del estrato superior. En EG, la presencia de un pico en la distribución con diferencias significativas respecto del valor 1 indica un tamaño de agrupamiento que podría estar relacionado con la generación de pequeños claros (Veblen *et al.*, 1995). Es decir que el proceso se iniciaría con la competencia entre los individuos coetáneos más cercanos de cada grupo, produciéndose el autorraleo (el 80% de los individuos muertos se registra en la

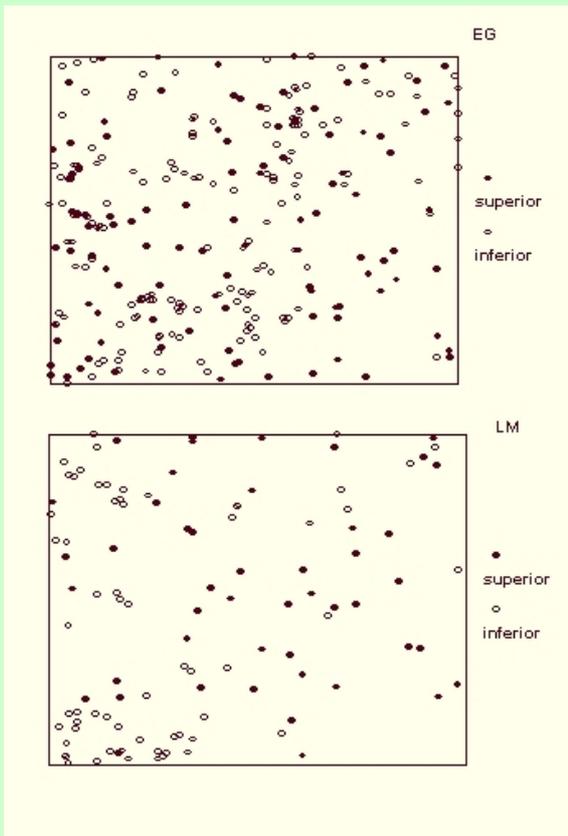


Fig. 7. Mapas de las parcelas Loma del Medio (LM) y el Guadal (EG) indicando la ubicación de los individuos de *Austrocedrus chilensis* por posición sociológica. Estrato superior: individuos dominantes y codominantes. Estrato Inferior: individuos intermedios y oprimidos.

fracción menor a 20 cm de DAP). Este raleo natural incrementa la distancia entre árboles y crea una secuencia de patrones de distribución que va desde agregado (estrato inferior) y tiende a la regularidad (estrato superior). Esto coincide con lo descrito por [Dezzotti](#) (1996) para esta misma especie y por [Good y Whipple](#) (1982) para otras especies forestales. Este comportamiento puede estar asociado al temperamento de especie semitolerante ([Enright y Ogden](#), 1995).

Crecimiento del rodal

El crecimiento en altura durante el periodo de colonización de los rodales actuales mostró diferencias entre EG y LM ([Goya et al.](#) 1998). En el rodal EG, los tiempos necesarios para alcanzar la altura del pecho (1,30 m) fueron diferentes para el estrato inferior ($13 \pm 3,3$ años) y el superior ($7 \pm 3,5$ años). Esto no sucedió en LM donde los valores fueron de $8 \pm 3,6$ y $6 \pm 3,4$ años para el estrato

inferior y superior respectivamente. Esta diferencia entre ambos rodales estaría relacionada con las variaciones en calidad de sitio y consecuentemente

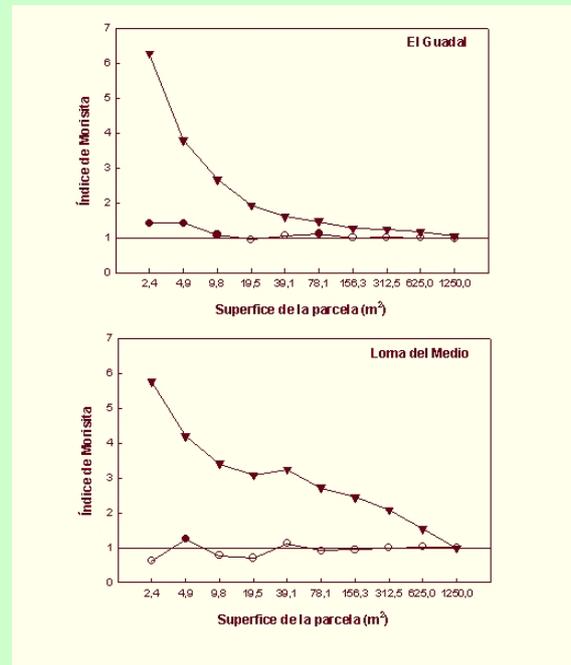


Fig. 8. Valores del Índice de Morisita para diferentes tamaños de parcela, para individuos del estrato superior (●,○) y para los individuos del estrato inferior (▼,▽) en dos rodales de *Austrocedrus chilensis* en la región de El Bolsón (Río Negro). Simbolos rellenos indican valores del índice significativamente mayores que 1.0 ($P \leq 0.05$) de acuerdo con la prueba de F de Morisita (1959).

con el proceso de colonización. En EG se observaron marcadas diferencias en las edades de los individuos pertenecientes a distintos estratos. Los individuos del estrato inferior se habrían establecido en una etapa posterior a la de los del estrato superior. Esto habría detreminado menor disponibilidad de recursos debido a la competencia con los individuos previamente establecidos. En LM no se observaron grandes diferencias de edad entre estratos por lo que su establecimiento podría haber sido más o menos simultáneo. Probablemente los procesos competitivos que determinaron la diferenciación entre estratos ocurrieron cuando los árboles habían superado 1,30 m de altura. El establecimiento simultáneo de los individuos en LM indicaría un proceso de colonización masiva debido a las condiciones favorables del sitio para el establecimiento.

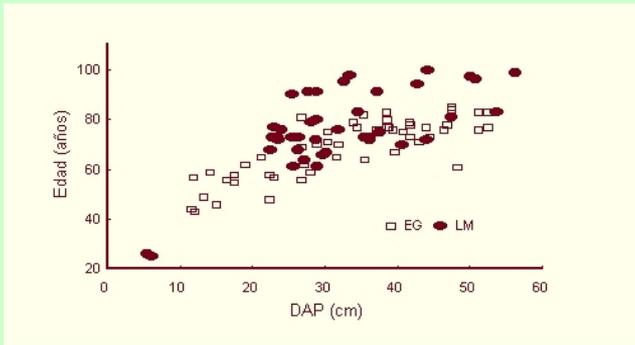


Fig. 9. Relación hipsométrica para árboles dominantes y codominantes de *Austrocedrus chilensis* en El Guadal (EG) y Loma del Medio (LM).

Las diferencias físicas entre los sitios pueden condicionar los procesos de colonización y el

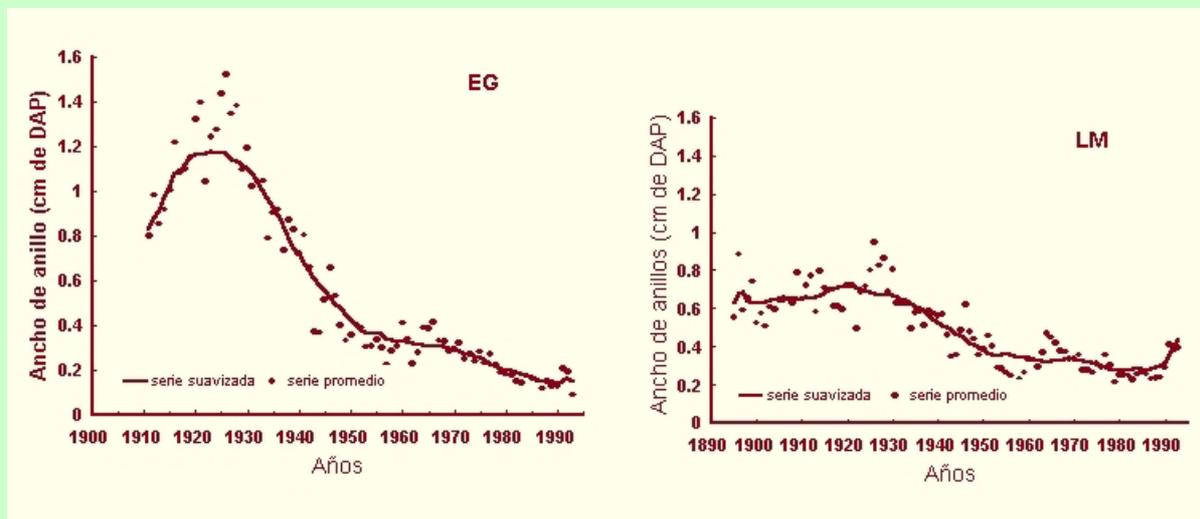


Fig. 10. Series promedio de ancho de anillos de *Austrocedrus chilensis* en El Guadal (EG) y Loma del Medio (LM).

desarrollo estructural del rodal (Veblen *et al.*, 1995). A su vez, las diferencias estructurales pueden determinar patrones diferentes de crecimiento debido a las relaciones de competencia intraespecífica. La diferente calidad de sitio se refleja en distintos patrones de desarrollo en altura

dominante y productividad (Assman, 1970). En EG, la relación hipsométrica para árboles del estrato superior presentó menor pendiente que en el rodal LM (Fig. 9). Las mejores condiciones del sitio también se reflejaron en los mayores valores de crecimiento en volumen y biomasa en LM, como también lo indican las diferencias en las alturas dominantes (19 y 25 m para EG y LM respectivamente). Los crecimientos corrientes en área basal, volumen y biomasa a nivel de rodal fueron de 0,33

y $0,57 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$; $2,0$ y $5,1 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ y $0,9$ y $2,2 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ para EG y LM

respectivamente. Estos valores de crecimiento son comunes para los bosques de ciprés de tipo compacto (Dezotti y Sancholuz, 1992; Bava y Gonda, 1993; Goya *et al.*, 1995a). Estos valores, alcanzados a través del desarrollo natural de los rodales, resultan difíciles de superar aún con la aplicación de raleos (Bava *et al.*, 1992).

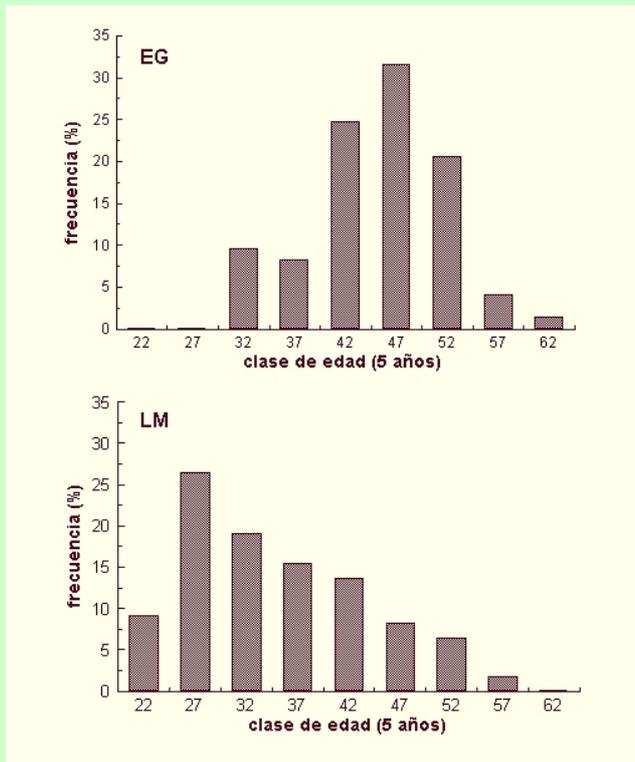


Fig. 11. Estructura de edades de los individuos con menos de 5cm de DAP de *Austrocedrus chilensis* para los rodales EG y LM.

Crecimiento individual

Analizando las series de anchos de anillos de crecimientos de dos rodales con estructuras comunes en estos bosques, se puede observar un patrón bien diferenciado (Fig. 10). La serie promedio de anchos de anillos de EG mostró un crecimiento acelerado en etapas tempranas entre los 15 y 20 años y valores menores después de los 70 años (Fig. 10 a). En LM los valores máximos de anchos de anillo variaron entre 0,7 y 1 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ durante los primeros 35 años y los mínimos fueron inferiores a 0,3 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ después de los 70 años. En los últimos 10 años de la serie los anchos de los anillos se apartaron claramente de la tendencia, alcanzando valores mayores a 0,4 $\text{cm}\cdot\text{año}^{-1}$ (Fig. 10 b).

El crecimiento corriente en volumen presentó valores máximos semejantes en ambos sitios, alcanzando 0,022 $\text{m}^3\cdot\text{año}^{-1}$ en EG y 0,021 $\text{m}^3\cdot\text{año}^{-1}$ en LM. La intersección entre el crecimiento corriente y el crecimiento medio fue marcadamente diferente en ambos sitios, tanto

en volumen como en peso seco. En EG dicha intersección se produjo alrededor de los 30 años y en LM a los 85 años.

El crecimiento individual de los árboles del estrato superior en EG presentó una evolución característica de plantas que crecieron en condiciones abiertas con una marcada aceleración inicial (Cook, 1990). El crecimiento habría sido limitado rápidamente por la baja capacidad productiva del sitio y por la competencia. En LM, por el contrario, la serie de anchos de anillos reflejó menores crecimientos en los primeros 40 años debido a condiciones de mayor competencia, resultando en un menor rango de variación en el crecimiento anual. Esta homogeneidad en el crecimiento podría deberse a que el rodal LM no se desarrolló en condiciones totalmente abiertas sino bajo la cobertura de individuos padres. La diferencia de crecimiento al comienzo del desarrollo provocó el hecho de que un individuo del estrato superior en EG alcance un DAP de 40-50 cm unos 15 años antes que en LM. Esta variación en el crecimiento individual entre diferentes rodales marca un hecho relevante para la silvicultura de la especie. El tratamiento de los rodales debería de alguna manera generar las condiciones ambientales que en un sitio como EG, considerado menos productivo, posibilitaron que los individuos tuvieran buen crecimiento en una etapa juvenil del rodal, pero a la vez mantener estas condiciones mediante raleos oportunos que podrían efectuarse aproximadamente a los 20 años.

Los momentos de culminación del crecimiento medio de LM fueron semejantes a los valores más frecuentemente citados para la especie (Chauchard y Barnaba, 1986; Bava y Gonda, 1993; Goya et al., 1995a). El aumento observado en el último período de crecimiento para LM fue provocado por una corta de rescate practicada aproximadamente 10 años atrás, lo que modificó la tendencia actual de los crecimientos. Esta respuesta a la liberación en individuos maduros del estrato superior se puede registrar incluso en individuos mayores de 80 años de edad (Veblen et al., 1995; Bava et al., 1993). Si bien este comportamiento resulta destacable, en un marco silvicultural donde se persigue un rendimiento óptimo de

los componentes del rodal, la respuesta al raleo debería buscarse en etapas juveniles de tal manera que la tendencia del crecimiento se mantenga en su fase creciente. Si un raleo provoca una significativa respuesta en el crecimiento diamétrico es un signo de que la corta se efectuó tardíamente.

Densidad y estructura de edades de la regeneración

La regeneración de una especie forestal bajo manejo representa la garantía de renovación de los rodales en el marco de la sustentabilidad del sistema. Su conocimiento y cuantificación constituye una etapa básica para la silvicultura de especies manejadas con métodos de regeneración natural. En el inventario forestal con objetivos de manejo, en el cual se determinan las principales variables de interés clasificadas por clases de tamaño, usualmente se considera un límite inferior de 5 cm de DAP. Por debajo de este límite, normalmente las poblaciones son consideradas juveniles. Una dotación adecuada de renovales permite efectuar la corta de los individuos maduros que provocará la liberación de esta próxima generación.

En los rodales puros de ciprés de LM y EG estudiados, se registraron densidades de individuos caracterizados dimensionalmente como renovales (más de 2 m de altura y menos de 5 cm de DAP) de aproximadamente 5000 ind.ha⁻¹ (Goya, datos no publicados), dotación considerada adecuada para asegurar la persistencia del rodal (Bava y Gonda, 1993).

Como se mencionó anteriormente, la población considerada regeneración debe tener características juveniles, con un alto potencial de respuesta en el crecimiento a la liberación del estrato superior. Al analizar en LM la estructura de edades de esta población menor se caracterizó por presentar una edad promedio de 36 ± 9 años, presentando el 70 % de los individuos menos de 40 años. Para EG la edad promedio fue de 43 ± 6,5 años, presentando el 72 % de los individuos edades entre 40 y 50 años (Figs. 11 y 12). No se encontraron diferencias

significativas entre las edades de las distintas categorías de tamaño, es decir que toda esta segunda cohorte se encuentra estancada en su desarrollo.

Considerando que en esta especie la expectativa es cortar individuos de 70-90 años con un DAP promedio de 45 cm (Chauchard y Barnaba, 1986; Bava y Gonda, 1993; Goya *et al.*, 1995a), es razonable cuestionar si estos individuos, que crecen en el sotobosque de los rodales estudiados y tienen menos de 5 cm de DAP, pueden ser considerados como regeneración.

Lo que sí se puede afirmar es que si estos individuos son considerados renovales y se los libera para constituir una nueva generación para el manejo, la evolución del futuro bosque será muy diferente a la que tuvo el actual.



Fig. 12. Ejemplares menores de 5 cm de DAP desarrollados bajo el dosel del bosque de *Austrocedrus chilensis*.

Calidad de sitio

No obstante los avances en el conocimiento del manejo de los bosques de ciprés de la cordillera, aún se carecen de modelos predictivos del crecimiento y la producción y para ello es esencial la evaluación y cuantificación de la calidad de sitio. En el contexto del manejo forestal, la calidad de sitio puede ser definida como el potencial de producción de madera de un área para una especie o tipo forestal dado (Clutter *et al.*, 1983). El método de evaluación más difundido consiste en desarrollar las denominadas funciones de índice de sitio, que son familias de curvas que expresan el patrón de

desarrollo en altura dominante. Dichas curvas se referencian con el valor del índice de sitio, que se define como la altura que alcanzan los árboles dominantes y codominantes de un rodal a una edad de referencia, fijándosela comúnmente en valores próximos al turno de corta ([Goelz y Burk](#), 1992). En este trabajo se presentan los primeros avances en el ajuste de un modelo predictivo del crecimiento en altura dominante que permita evaluar la calidad de sitio en bosques de ciprés de la cordillera en El Bolsón (Río Negro).

El área de estudio está constituida por las reservas forestales "Loma del Medio" y "El Guadal", en la que se seleccionaron árboles de sitio en parcelas de área fija siguiendo los criterios indicados en [Zeide y Zakrzewski](#) (1993). El crecimiento pasado en altura se reconstruyó mediante la técnica de análisis de fuste. Empleando el método de la ecuación de la diferencia ([Bailey y Clutter](#), 1974) se desarrollaron tres expresiones diferentes del modelo de Chapman-Richards ([Richards](#), 1959). Con esta metodología se logró que los tres modelos desarrollados fueran invariantes con respecto a la elección de la edad de referencia y que la altura predicha sea igual al índice de sitio cuando la edad es igual a la edad de referencia. El polimorfismo en la familia de curvas, otro atributo deseable en las funciones de sitio, sólo se logró en dos de las variantes, siendo la restante del tipo monomórfico. Mediante técnicas de regresión no lineal se ajustaron los tres modelos a los datos disponibles.

El ajuste de los tres modelos resultó satisfactorio en términos del coeficiente de determinación, siendo en todos los casos superior a 0,99. Para estudiar la precisión relativa de los modelos se calcularon las diferencias medias (sesgo), las diferencias medias absolutas y los errores medios cuadráticos para todos los datos utilizados en el ajuste y para todos los datos de una muestra independiente. Todos los modelos arrojaron valores semejantes para los datos del ajuste, mientras que para la muestra independiente uno de los modelos polimórficos fue consistentemente superior en los tres índices. Estos

resultados se repitieron cuando el error medio cuadrático se calculó árbol por árbol.

Para estudiar el comportamiento del sesgo, con los datos de validación se calcularon las medias de los errores en la estimación del índice de sitio y en la estimación de alturas con sus intervalos de confianza al 95%, adoptando una edad de referencia común como predictora. Todos los modelos presentaron sesgo positivo para la determinación del índice de sitio en edades juveniles, desapareciendo a partir de los 45 años. En la estimación de alturas el sesgo es de signo contrario para edades juveniles y desaparece 10 años antes en todos los modelos. Nuevamente, el mismo modelo polimórfico fue el que presentó los intervalos de confianza más estrechos en todos los casos. Finalmente, la precisión de este modelo se evaluó con el error medio de la altura estimada a partir del índice de sitio y una edad de referencia común para los datos usados en el ajuste. La dispersión de estos errores muestra una muy baja precisión por debajo de los 20 años, mejorando en las proximidades de la edad de referencia adoptada (75 años) y manteniéndose dentro de los 2 metros entre los 45 y los 100 años.

En base a estos resultados se puede concluir que el comportamiento predictivo de los tres modelos desarrollados fue satisfactorio. Sin embargo cuando se los comparó contra una muestra de datos independiente, uno de los modelos polimórficos fue consistentemente mejor para todos los indicadores usados. Esto implica que dicho modelo es el más apropiado disponible para realizar extrapolaciones fuera del rango de datos usados en los ajustes (Fig. 13).

Consideraciones Silviculturales

El desarrollo de los rodales naturales se encuentran fuertemente influenciado por las condiciones ambientales en las cuales se originó el rodal ([Lang y Knight](#), 1983), afectando significativamente a la estructura futura y a variables relevantes para el manejo como lo son el turno de corta y los rendimientos.

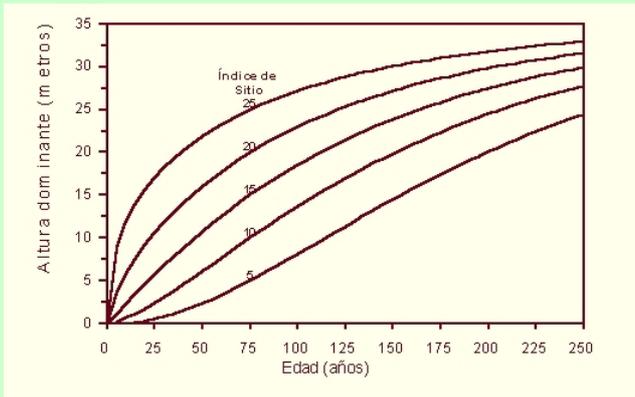


Fig. 13. Curvas de Índice de Sitio para *Austrocedrus chilensis* desarrolladas con el modelo de mejor comportamiento en la región de El Bolsón, Río Negro. Las curvas se desarrollaron para los valores de Índice de Sitio indicados en la figura usando una edad de referencia de 75 años.

Las estructuras maduras del estrato superior de gran parte de los bosques actuales pueden ser manejadas a mediano plazo con fines comerciales con crecimientos promedio de $5 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, turnos de corta de 80 años y volúmenes de $350 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. Existen evidencias que las estructuras conformadas por los estratos inferiores no pueden asegurar una producción sostenida a mediano-largo plazo, dado que esta subpoblación no puede reemplazar a la subpoblación de individuos dominantes ya que se trata de individuos maduros que crecieron en condiciones competitivas desfavorables para su desarrollo, lo que determina individuos mal formados, reducida estabilidad estructural y alta relación altura-diámetro (Loguercio, 1997).

En algunos rodales la distribución diamétrica no fue un buen indicador de la estructura de edades. La típica J invertida no representó una población disetánea sino una composición sociológica de los individuos con un alto porcentaje de individuos oprimidos y valores decrecientes de individuos dominantes que determinaron la forma de la distribución. En general, esta distribución diamétrica resultó ser una población con una clase de edad y una segunda cohorte representada por los individuos menores a 5 cm (usualmente considerados como regeneración), los cuales se encuentran a su vez estancados en el crecimiento.

El ciprés regenera bajo cobertura principalmente debido a que esta preserva las condiciones de humedad (Costantino, 1949; Gobbi y Schlichter, 1998), pero sería esta misma cobertura la que impediría su reclutamiento a

categorías superiores, (Arturi *et al.* 2001) necesitando una liberación oportuna para un desarrollo satisfactorio desde el punto de vista silvicultural. Esta liberación podría estar representada por la eliminación de los individuos del dosel superior constituido por las plantas madres que proporcionaron la cobertura necesaria para la instalación de plántulas (Gobbi y Sancholuz, 1992) pero que actualmente ejercen competencia para su desarrollo.

La dinámica natural de estos rodales no permitiría la aplicación del método de entresaca pie a pie por las condiciones de cobertura que generaría. El análisis de la distribución espacial en EG determinó un agrupamiento más frecuente de individuos del estrato superior, lo cual podría indicar un tamaño de bosque a considerar en cortas de selección, lo que coincide con el modo de regeneración en claros pequeños (*sensu* Veblen, 1988). Se debería considerar la alternativa de entresaca por bosquetes coetáneos de grupos de pocos árboles, cubriendo una superficie de aproximadamente 100 m^2 .

Desde el punto de vista de la estabilidad ecológica del rodal, los sistemas de tala rasa son los menos recomendables por el efecto desfavorable para la futura regeneración por el grado de exposición y desecamiento de la superficie, lo que impediría el establecimiento de los renovales (Gobbi y Sancholuz, 1992; Gobbi, 1993; Cwielong *et al.*, 1993; Gobbi y Schlichter, 1998). En cambio el sistema de aclareos sucesivos constituye una alternativa intermedia entre la tala rasa y el sistema de selección generando condiciones más favorables para la regeneración.

En la situación actual de estos bosques, cuya característica principal es el predominio de estructuras maduras producto de su dinámica natural post-fuego, sin intervenciones o con la aplicación de cortas arbitrarias, la puesta en marcha de planes de manejo con fines productivos debe considerar las condiciones en las que los rodales están creciendo. Desde el punto de vista silvicultural, la aplicación de tratamientos en sitios como los descriptos arrojaría respuestas diferentes, no solamente por las diferencias de sitio sino por las condiciones de

instalación y su posterior desarrollo, lo que puede generar estructuras diamétricas que no reflejan la estructura de edades.

Este hecho destaca la necesidad de iniciar ensayos silviculturales con el propósito de homogeneizar las características estructurales de los rodales naturales para lograr uniformidad en los rendimientos de productos maderables, hasta poder desarrollar poblaciones juveniles en las cuales se pueda tener un mayor control de las densidades y los rendimientos.

La mayoría de los bosques actuales de tipo compacto tuvieron su origen entre fines del siglo pasado y principios de este siglo como consecuencia de grandes incendios, generándose de esta manera extensas masas de bosques coetáneos que entraron en producción en los años 50 (Fig. 14). En los últimos 45 años la demanda se abasteció con el crecimiento acumulado en el período, por lo cual no resultó una cuestión importante para los forestales ocuparse de la regeneración de los rodales. La presencia de individuos pertenecientes a categorías diamétricas menores ayudó a esta falta de preocupación. Actualmente la mayoría de estos bosques se encuentran en etapas maduras y con signos claros de disminución de existencias, por lo cual la conducción de estos rodales (mediante raleos, cortas de saneamiento o rescate) puede considerarse como una cuestión secundaria, adquiriendo relevancia los tratamientos a emplear para la renovación de los mismos.



Fig. 14. Rodales maduros de *Austrocedrus chilensis* desarrollados luego de incendios.

Otro aspecto de relevancia para la estabilidad de los rodales, principalmente desde el punto de vista del rendimiento, lo constituye el llamado “mal del ciprés” que, si bien no produce alteraciones importantes en la madera comercial ([Rajchenberg y Cwielong, 1993](#)), provoca mortalidad de individuos en áreas más o menos importantes según las condiciones ambientales locales, con una tendencia creciente ([Rosso et al., 1994](#); [Barroetaveña y Rajchenverg, 1996](#)).

Un aspecto que no se puede soslayar en la situación regional de estos bosques es la demanda que las poblaciones locales generan actualmente sobre el recurso, dado que en algunos sectores de su distribución la principal demanda actual es el uso de estos bosques como áreas recreativas más que como proveedores de madera. Si bien los sistemas silvícolas que mantienen estructuras coetáneas son los más simples de aplicar para la producción de madera (y por la capacidad natural de estos bosques se los podría considerar en un entorno de rentabilidad económica), se debe tener en cuenta el destino de las áreas forestales de esta región, ya que se observa una creciente presión humana sobre los bosques que pretende una alta diversificación de bienes y servicios (parcelamiento, turismo, recreación, productos no maderables), lo que impone la revisión de la silvicultura clásica.

Conclusiones

- i. La utilización de las estructuras actuales para la toma de decisiones silvícolas debe estar fundamentada en la existencia de una buena relación Edad-DAP. En estos bosques, en condiciones de moderada a fuerte competencia, la estructura de edades no se ve reflejada en la distribución diamétrica.
- ii. La existencia de subpoblaciones de tamaño manifiesta el efecto de la competencia, dificultando

las posibilidades para el manejo actual de estas estructuras.

- iii. Las condiciones iniciales de crecimiento del rodal tienen consecuencias sobre criterios de decisión importantes para la silvicultura como lo es el turno de corta.
- iv. La cuantificación de la población menor a 5 cm de DAP no puede considerarse como único elemento para asegurar la renovación de los rodales sin analizar su estructura de edades.
- v. Resultan prioritarios los estudios tendientes a determinar las condiciones favorables para que la regeneración se establezca, reclute a clases de tamaño superiores y sean capaces de reemplazar al rodal que le dio origen.
- vi. La aplicación de tratamientos silviculturales para preservar estructuras disetáneas resulta la opción más interesante para compatibilizar las múltiples demandas que existen sobre estos bosques.

Agradecimientos

Este trabajo contó con la financiación parcial de la Universidad Nacional de La Plata, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas y de la International Foundation for Science. Se contó con la colaboración del INTA y de la Dirección de Bosques de la Provincia de Río Negro. Deseamos agradecer a todos los alumnos de la carrera de Ingeniería Forestal de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales UNLP que colaboraron con las tareas de campo.

Bibliografía

- ARTURI M.F., J.J. FERRANDO, J.F. GOYA, P.F. YAPURA y J.L. FRANGI. 2001. Tendencias espaciales de la regeneración en bosques de *Austrocedrus chilensis* y su relación con el dosel arbóreo en El Bolsón, Río Negro, Argentina. *Ecología Austral* 11: 31-38.
- ASSMANN, E. 1970. Principles of forest yield study, studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. Pergamon Press Ltd.: 506 p.
- ARSCHANOV, B. 1967. Parcelas experimentales de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus dombeyi* en la Isla Victoria del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Rev. For. Arg.* 11: 37.
- BAILEY, R.L. y J.L. CLUTTER. 1974. Base-age invariant polymorphic site curves. *Forest Science* 20: 155-159.
- BAVA, J. y H. GONDA. 1993. Propuesta silvícola preliminar de manejo para ciprés de la cordillera. *Actas Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano Comisión V. Paraná.* 10 p.
- BAVA, J.; ROO, G.; REY, M. y C. BIAUS. 1993. Respuesta del ciprés de la cordillera a distintos tipos de raleo. En: *Actas del International Symposium on System Analysis and Management decisions in Forestry.* Valdivia, Chile: 24-31.
- BARROETAVERÑA, C. y M. RAJCHENBERG. 1996. Hongos *APHYLLOPHORALES (BASIDIOMYCETES)* que causan pudriciones en *Austrocedrus chilensis* en pie. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica.* 31(3-4): 201-216.
- BRADSHAW, F.J. 1992. Quantifying edge-effect and patch size for multiple-use silviculture- discussion paper. *Forest Ecology and Management* 48: 249-264.
- BRION, C; GRIGERA, D. y P. ROSSO. 1993. The reproduction of *Austrocedrus chilensis* (Don.) Florin et Boutleje. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences* 316: 721-724.
- BURGOS, J.J. y A.L. VIDAL. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornthwaite. *Meteoros* 1: 3-32.
- CABRERA, A.L.. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.
- COSTANTINO, I. 1949. Parcelas experimentales permanentes de *Libocedrus chilensis* (Don.) Endl. *Publicación Técnica 13.* Ministerio de Agricultura y Ganadería (RA): 112 p.
- COSTANTINO, I. 1958. Primeros resultados de las parcelas permanentes de *Libocedrus chilensis*. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 34: 131-159.
- COOK, E.R. 1990. A conceptual linear aggregate model for tree rings. En: Cook, E.R. y L.A. Kairiukstis. *The methods of dendrochronology.* Kluwer Academic Publishers: 98-104.
- CHAUCHARD, L. y J. BARNABÁ. 1986. Plan de Ordenación Cuartel "Loma del Medio-Río Azul" Provincia de Río Negro. IFONA-Servicio Forestal Andino. Informe interno. 62 p.
- CHAUCHARD, L.; REY, M. y M.G. PEÑALBA. 1991. Funciones de volumen para ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (Don.) Flor. et Boutleje). En: *Actas de las VI Jornadas Técnicas: Inventarios-Modelos de Producción y Crecimientos Forestales.* Eldorado. Misiones: 40-48.
- CLUTTER, J.L.; J.C. FORTSON; L.V. PIENAAR; G.H. BRISTER y R.L. BAILEY. 1983. *Timber management: a quantitative approach.* Ed. John Wiley y sons: 333 p.
- CWIELONG, P.; RODRÍGUEZ, N. y G. MEIER. 1993. Regeneración post incendios en bosques de ciprés área Lago Epuyén. En: *Actas Seminario de Ecología y Manejo de Fuego en Ecosistemas Naturales y Modificados,* INTA: 116-127.
- DANIEL, P.W.; HELMS, U.E. y F.S. BAKER. 1982. *Principios de Silvicultura.* Ed Mc Graw Hill, México. 492 p.

- DEZZOTTI, A. y L. SANCHOLUZ. 1991. Los Bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43-52.
- DEZZOTTI, A. 1996. *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* stand development during secondary succession, in northwestern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 89: 125-137.
- DONOSO ZEGERS, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina, Variación, Estructura y Dinámica. Editorial Universitaria SA, Santiago de Chile: 414-424.
- ENRIGHT, N.J. y J. OGDEN. 1995. The southern conifers: A Synthesis. En: Enright, N.J. y Hill, R.S. (Eds.). *Ecology of Southern Conifers*. Melbourne Univ. Press, Victoria: 271-287.
- FERRANDO, J.J. 1997. Biomasa, Productividad y descomposición de rodales de Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis*). Informe, Beca de perfeccionamiento, UNLP. 23 p.
- FORD, E.D. 1984. The Dynamics of Plantation Growth. In *Nutrition of Plantation Forest*, (Nambiar y Bowen Ed.). Academic Press, London: 17-52.
- GOBBI, M. y L. SANCHOLUZ. 1992. Regeneración post-incendio del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en los primeros años. *Bosque* 13: 25-32.
- GOBBI, M. 1993. Estado actual de un bosque de "ciprés de la cordillera" (*Austrocedrus chilensis*) a los 70 años de su incendio. *Actas Seminario de Ecología y Manejo de Fuego en Ecosistemas Naturales y Modificados*, INTA: 58-63
- GOBBI, M y T. SCHLICHTER. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management* 111: 137-146.
- GOELZ, J.C.G. y T.E. BURK. 1992. Development of a well-behaved site index equation: jack pine in north central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 776-784.
- GOOD, B. y S. WHIPPLE. 1982. Tree spatial patterns: South Carolina bottomlands and swamps forests. *Bull. Torrey Bot. Club* 109: 529-536.
- GOYA, J.F.; FERRANDO, J.J.; BOCOS, D.A. y P.F. YAPURA. 1995a. Estructura y desarrollo de un rodal coetáneo de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón (Río Negro). *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 71: 165-171.
- GOYA, J.F.; BARRERA, M.D.; FERRANDO, J.J.; BOCOS, D.A.; YAPURA, P.F. y M.F. URRETAVIZCAYA. 1995b. Adaptación del Sistema Silvícola de Selección a la estructura y dinámica de un rodal de ciprés de la cordillera. IV Jornadas Forestales Patagónicas. San Martín de los Andes, Neuquén.
- GOYA, JF, PF YAPURA, JJ FERRANDO, MD BARRERA y MF ARTURI. 1998. Crecimiento individual y de rodales de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 103: 31-37.
- HUECK, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. *GTZ, RF de Alemania*: 476.
- LANG, G.E. y D.H. KNIGHT. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64: 1075-1080.
- LARSEN, B.J. 1995. Ecological stability of forests and sustainable silviculture. *Forest Ecology and Management* 73: 85-96.
- LOGUERCIO, G.A. 1997. Alternativas silviculturales para el uso sustentable de bosques de ciprés de la cordillera. II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Posadas: 7 p.
- MORISITA, M. 1959. Measuring of dispersion of individuals and analysis of the distributional pattern. *Memoirs of the Faculty of Science of Kyushu University, Series E, Biology* 2: 215-235.
- OLIVER, C.D. 1990. Similarities of stand structures and stand development processes throughout the World-

- Some evidence and applications to silviculture through adaptive management. En: Kelty J.; Larson, B. y C. Oliver. The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forest. Kluwer Academic Publishers: 11-26.
- PEET, R. y N. CHRISTENSEN. 1987. Competition and tree death. *Bioscience* 37(8): 586-595.
- RAJCHENBERG, M. y P. CWIELONG. 1993. El mal del ciprés (*Austrocedrus chilensis*): su relación con las pudriciones radiculares y el sitio. En: Actas del I Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Paraná, Argentina.
- RICHARDS, F. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10 : 290-300.
- ROSSO, P.; BACCALÁ, N.; HAVRYLENKO, M. y S. FONTELA. 1994. Spatial pattern of *Austrocedrus chilensis* wilting and scope of autocorrelation analysis in natural forests. *Forest Ecology and Management* 67: 273-279.
- SCHMIDT, H. 1985. Tratamientos silviculturales para el manejo de los bosques nativos de las provincias patagónicas de la República Argentina. OEA. 59 p.
- SEIBERT, P. 1982. Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. *Documenta Phitosociológica* 2: 1-120.
- SMITH, D.M. 1962. The practice of silviculture. Ed. John Wiley y Sons, New York. 578 p.
- SERVICIO FORESTAL ANDINO. 1997. Estadísticas de producción de madera de especies nativas. Servicio Forestal Andino de Río Negro. Reporte Interno: 1 p.
- VAN KONYNENBURG, E. 1990. Los bosques de ciprés en la Provincia de Río Negro: estado, estructura y dinámica. *Dendron* II : 2.
- VEBLEN, T. y D. LORENZ. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetatio* 71:113-26.
- VEBLEN, T. y D. LORENZ. 1988. Recent vegetation changes along the forests/steppe ecotone of the Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78 (1).
- VEBLEN, T. y V. MARKGRAF 1988. Steppe Expansion in Patagonia? *Quaternary Research* 30: 331-338.
- VEBLEN, T. 1988. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal Forest Research* 19: 365-371.
- VEBLEN, T.; KITZBERGER, T. y A. LARA. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- VEBLEN, T.; BURNS B.; KITZBERGER, T.; LARA, A. y R. VILLALBA. 1995. The Ecology of the Conifers of Southern South America. En: Enright, N. y R. Hills. *The Ecology of Southern Conifers*. Ed. Melbourne Univ. Press.
- VILLALBA, R; y T. VEBLEN 1998. Influences of LargeScale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624-2640.
- WALTER, H. 1977. Zonas de vegetación y clima. Ed. Omega SA, Barcelona. 245 p.
- WESTMAN, W.E. 1985. Ecology, impact assessment, and environmental planning. Ed. John Wiley y Sons, New York. 532 p.
- WILLIS, B. 1914. El Norte de la Patagonia. Tomo 1. EUDEBA, Buenos Aires. 500 p.
- ZEIDE, B. y W.T. ZAKRZEWSKI. 1993. Selection of site trees: the combined method and its application. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1019-1025.



Regeneración de *Austrocedrus chilensis*

Adriana E. Rovere¹, Miriam E. Gobbi¹ y María A. Relva^{1y2}

Resumen

En el presente trabajo se describen diversos aspectos de la biología de *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), los requerimientos ambientales en las primeras etapas de su establecimiento y desarrollo, y finalmente, su relación con los principales disturbios antrópicos presentes en la región norpatagónica.

Austrocedrus chilensis es una conífera dioica (Brión *et al.*, 1993; Castor *et al.*, 1996) que se reproduce principalmente por vía sexual. Su período de floración se extiende desde septiembre hasta mediados de noviembre y luego de una polinización anemófila los conos femeninos comienzan su desarrollo. Cada cono femenino desarrolla 4 semillas aladas que son dispersadas por el viento entre abril y agosto, a muy corta distancia de los árboles madres. El banco de semillas de esta especie está asociado a la hojarasca y es de mayor tamaño en los bosques puros y densos que en los bosques mixtos o puros y ralos (marginales). La sobrevivencia de plántulas al verano en los bosques densos se asocia a condiciones de moderada a alta luminosidad, baja cobertura de hojarasca de *A. chilensis*, a la presencia de hierbas, musgos y hojarasca de latifoliadas, mientras que la sobrevivencia al invierno se asocia con la presencia de arbustos. Las condiciones del nicho regenerativo en los bosques puros densos varía con la estación y el modo regenerativo está relacionado a bordes o a pequeños claros.

Disturbios de distinto tipo afectan la regeneración de *A. chilensis*. Los incendios dificultan la regeneración en los primeros años, principalmente debido a la reducción en el tamaño del banco de semillas y al aumento del estrés hídrico en las plántulas. El efecto de las prácticas forestales depende de las condiciones del sitio y del tipo de tratamiento. La mayor presión del ganado doméstico y de los ciervos exóticos está asociada a rodales de *A. chilensis* con baja cobertura arbórea y a claros del bosque, sitios donde precisamente regenera la especie. *A. chilensis* constituye una porción importante en la dieta de los ciervos exóticos, en particular durante el invierno. Si bien *A. chilensis* es resistente al ramoneo, cuando este es

intenso produce la pérdida de la yema apical, y la proliferación de las yemas laterales les confiere un aspecto achaparrado.

Futuros estudios deberán profundizar el conocimiento sobre las relaciones entre la calidad del sitio y la biología y ecofisiología de *A. chilensis*, en el marco de los diversos disturbios naturales y antrópicos presentes, como el fuego, la herbivoría y el manejo silvícola. Estos estudios deberán tener una aproximación experimental de mediano a largo plazo, de manera de permitir predecir las respuestas ante diversos escenarios de crecimiento.

Abstract

This work describes different aspects of *Austrocedrus chilensis* biology, the environment requested in first stages of its establishment, development and its relation with main anthropic disturbances in the northern Patagonia region. *A. chilensis* is a dioecious conifer whose major reproduction mode is sexual. Flowering extends between September and November, and then after of anemophilous pollination begin the development of fruit. Each fruit develops 4 wing seeds, which are dispersed by wind between April and August at short distance from the female trees. The seed bank is associated to litter and it is biggest in pure and dense *A. chilensis* forests. During summer in dense forests, seedling survival is associated to moderate-to-high light environments, soil cover with low *A. chilensis* litter, and high moss cover, presence of herbs and broadleaf litter. In winter, seedling survival is associated to shrubs.

Different disturbances like fire, browsing and deforestation affect *A. chilensis* regeneration. Fire difficult regeneration during the first years, mainly due to seed size bank reduction and to increase of seedling water stress. Logging impact depends on site conditions and type of management. Other disturbances that affect natural regeneration of *A. chilensis* is ungulate browsing, which is intense in forest gaps and stands

with low basal area. *A. chilensis* constitute a very important portion in exotic deer diet, particularly during winter. Intense browsing occurs upon saplings of intermediate heights, reducing height growth and producing dwarf trees.

Future studies should go deeply the knowledge about relation between site quality, biology and ecophysiology of *A. chilensis*, in the frame of different natural and anthropic disturbances like fire, browsing and management. These studies should include experimental approach in a long-time term, to allow predict responses below diverse growth scenarios.

Introducción

Austrocedrus chilensis (D. Don) Florin et Boutleje (Cupressaceae) es una conífera endémica de los bosques andino-patagónicos que forma extensos bosques entre los 39° 30' y 43° 35' S (Seibert, 1982; Veblen et al., 1995a). Esta región se caracteriza por una abrupta disminución de la precipitación, debido al efecto orográfico de los Andes, declina de >3000 mm/año al oeste a 200 mm/año al este (De Fina, 1972). Este gradiente ambiental se refleja en una sucesión de distintas formaciones vegetales: bosques lluviosos, bosques puros de *Nothofagus dombeyi*, bosques mixtos de *Nothofagus-A. chilensis*, bosques puros de *A. chilensis* (Fig. 1) y un bosque puro pero menos denso de *A. chilensis* al este, en la estepa patagónica (bosque marginal sensu Dezzotti y Sancholuz, 1991).

La estrategia regenerativa de *A. chilensis* ha sido ampliamente documentada, particularmente en relación con los regímenes de disturbios a gran escala de la región, como lo son el fuego, el viento y los sismos (Veblen y Lorenz, 1987; Veblen et al., 1992; Kitzberger, 1994; Dezzotti, 1996; Veblen et al., 1995b). *Austrocedrus chilensis* presenta algunas de las características típicas de las especies arbóreas que regeneran después de disturbios (Pickett y White, 1985), como son la temprana madurez sexual que le permite aportar en corto tiempo semillas en el área y poseer semillas livianas de dispersión anemófila. Acorde a su relativa intolerancia a la sombra su modo de

regeneración (sensu Veblen et al., 1989) puede definirse como dependiente de los claros en el dosel arbóreo, sin embargo, ésta estrategia varía según el tipo de bosque. En bosques mixtos con *N. dombeyi*, ambas especies regeneran luego de incendios, formando ambas especies rodales coetáneos y de estructura diamétrica bimodal, dada la menor tasa de crecimiento de *A. chilensis* (Veblen et al., 1995a). Con el desarrollo del rodal, aproximadamente con más de 150 años, se producen claros en el dosel generándose condiciones propicias para el reclutamiento de plántulas de *A. chilensis* y *N. dombeyi*. En los rodales puros y mésicos también *A. chilensis* regenera masivamente luego de ocurrido un disturbio, formando densos rodales de edad uniforme. El reclutamiento cesa cuando se cierra el dosel, reiniciándose en claros de pequeña escala. Por el contrario, en sitios más xéricos la regeneración es esporádica formando bosquetes multietáneos, y se halla condicionada por el fuego (de baja intensidad y más frecuentes que en los sitios mésicos) y por las variaciones climáticas entre años (Kitzberger et al., 2000) En los últimos años se han realizado estudios referidos a la autoecología de la especie en distintas condiciones microambientales y a los efectos de los disturbios asociados a las actividades humanas, los cuales se describen a continuación.



Fig. 1. Vista general de un Bosque puro y denso de ciprés.

Aspectos de su biología reproductiva

Austrocedrus chilensis se reproduce principalmente por vía sexual y la propagación vegetativa es considerada rara. Este último modo de propagación ha sido observado en poblaciones

marginales del norte de Chile ([Le Quesne et al.](#), 1994) y de la estepa patagónica argentina ([Pastorino y Gallo](#), 1997), en ambos estudios es señalada como una estrategia que despliega la especie cuando está limitada su capacidad de reproducción sexual. En estos sitios *A. chilensis* forma agrupamientos de aproximadamente quince troncos conectados por extensiones basales. [Pastorino y Gallo](#) (1997) detectaron clones en algunas de estas poblaciones y en otras el genotipo de los individuos fue diferente.

El ciclo reproductivo de *A. chilensis*, comprendido desde la formación de los primordios florales hasta la caída de las semillas maduras, dura aproximadamente un año ([Brión et al.](#), 1993; [Donoso](#), 1993). Los árboles femeninos y masculinos de *A. chilensis*, alcanzan su madurez sexual aproximadamente a los 20 años de edad ([Rovere](#), 2000 b). El período de floración se extiende desde principios de septiembre hasta mediados de noviembre, la polinización es anemófila y la proporción de polen abortado aumenta con la edad y el tamaño del árbol ([Aizen y Rovere](#), 1995). La maduración de los frutos comienza a mediados de noviembre y se extiende hasta mediados de mayo ([Krebs](#), 1959). Cuando los conos están maduros se abren con facilidad y comienza la dispersión anemófila de sus semillas ([Krebs](#), 1959; [Lucero](#), 1996). La producción de semillas de *A. chilensis* es muy variable entre los distintos tipos de bosques a lo largo del gradiente de precipitación: la producción de semillas totales (viables y no viables) disminuyen desde los bosques puros densos hacia los bosques puros ralos y es menor en los bosques mixtos ([Rovere](#), 1991; [Lucero](#), 1996) (Fig. 2). Sin embargo, debido a una depredación diferencial de las semillas, la producción de semillas viables decae desde los bosques puros densos a mixtos, siendo el bosque puro ralo el tipo forestal que presenta menor cantidad de semillas viables ([Rovere y Sancholuz](#), 1991; [Lucero](#), 1996). La mayor parte de las semillas son atacadas por insectos cuando aún están en los conos, antes de que ocurra la maduración de los frutos y la dispersión de las mismas ([Rovere y](#)

[Sancholuz](#), 1991). Existe una gran variedad de artrópodos asociados a los frutos de *A. chilensis*, en su mayoría son larvas de lepidópteros que perforan el fruto y sus semillas ([Gentili](#), 1987, 1988).

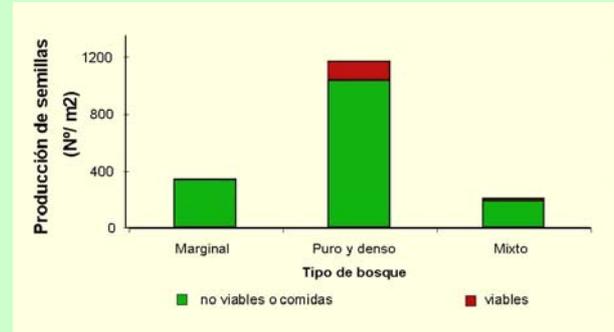


Fig. 2: Producción de semillas viables y no viables (n°/m²) según el tipo de bosque: marginal o bosque puro ralo, bosque puro denso y bosque mixto.

La dispersión de semillas está influenciada por la dirección de los vientos pero se ve acotada a la proximidad de las hembras ([Gobbi](#), 1992; [Schmaltz](#), 1992). Aún en condiciones óptimas de dispersión (árboles hembras aislados) la presencia de semillas en el suelo disminuye bruscamente a pocos metros del árbol, excepto en la dirección predominante de los vientos donde, de cualquier manera, no supera en distancia la proyección de la copa del árbol (Fig. 3).

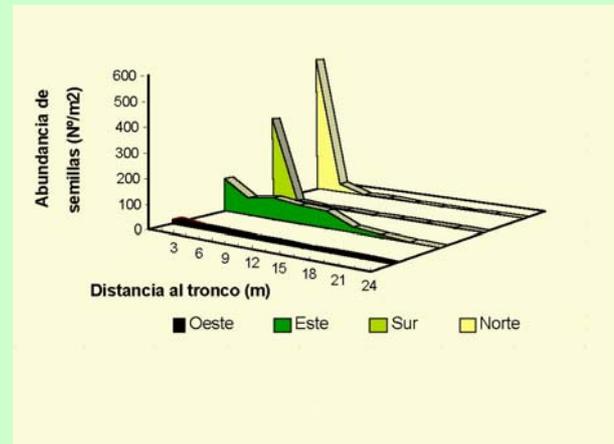


Fig. 3. Abundancia de semillas sobre el suelo, a partir de un árbol hembra y en función de la distancia y de la orientación.

Luego de la dispersión de las semillas durante el otoño, éstas permanecen todo el invierno en el piso del bosque, período en que están expuestas a bajas temperaturas y alta humedad previo a la germinación. La emergencia de plántulas comienza a mediados de

primavera y se prolonga hasta mediados del verano (Rovere, 1991; Gobbi y Schlichter, 1998). La germinación es de tipo epigea donde la parte aérea de la plántula emerge envuelta en los cotiledones. Luego de la profundización y consolidación de la radícula continúa el desarrollo del hipocótilo, con la liberación de los cotiledones y la aparición de las hojas primordiales, posteriormente aparecen las hojas secundarias o diferenciadas (Urrutia 1986) (Fig. 4). Las hojas primarias son lineares y se encuentran dispuestas en verticilos, mientras que las hojas diferenciadas son escumiformes como en el árbol adulto. La humedad es condicionante, aún en el extremo más húmedo, debido a que en Patagonia los veranos son particularmente secos. Experimentos de germinación de *A. chilensis* en laboratorio y en vivero muestran la importancia de la estratificación húmeda y fría (Donoso et al., 1980; Rovere, 1991, Gobbi y Sancholuz, 1992; Rovere, 1996). La luz no afecta la germinación, pero su efecto desecante indirecto afecta la supervivencia inmediata de las plántulas. En laboratorio se obtuvo el 70% de germinación, mientras que en vivero fue de 30% (Rovere, 1991).



Fig. 4. Plántula de *Austrocedrus chilensis*

En el piso del bosque, la abundancia de semillas en condiciones de germinar depende del sustrato presente, de la época del año y del tipo de bosque. La mayoría de las semillas viables se encontraron en la hojarasca (98%) y no en el suelo mineral, siendo el banco de semillas de esta especie transitorio, altamente variable entre años y más abundante en los bosques puros y densos

que en los marginales y mixtos (53:1:1 respectivamente) (Raffaele y Gobbi, 1996; Urretavizcaya y Defossé, 2004).

El marcado gradiente de precipitación en el área de distribución de la especie, condiciona el crecimiento y supervivencia de las plántulas. En el extremo más xérico (al este) el efecto nodriza de los arbustos condiciona la sobrevivencia de las plántulas al verano, debido a que los arbustos reducen la radiación, la evaporación del agua y la temperatura estival del suelo; a la vez que aportan materia orgánica que incrementa la retención de agua (Lebedeff, 1942; Constantino, 1949; Kitzberger, 1994; Veblen et al., 1995b). La asociación con arbustos puede deberse a que éstos actúen como trampas de semilla, protección contra grandes herbívoros o heladas y por asociaciones micorrízicas preexistentes (Kitzberger, 1994). En bosques más húmedos y cerrados la supervivencia de las plántulas al primer verano puede ser alta (más de un 60 %), y está asociada a bordes de claros o a doseles abiertos, alta cobertura de musgos y de hierbas sobre el suelo y baja cantidad de hojarasca de la misma especie. La sequía y la depredación constituyen las principales causas de mortalidad. La supervivencia al primer invierno alcanza valores similares y está asociada a la presencia de arbustos, que en estos casos reducen el efecto de las heladas y minimizan el descalce por hielo (Gobbi y Schlichter, 1998). Las plántulas con emergencia tardía tienen una tasa de supervivencia más alta, principalmente debido a una menor mortalidad por depredación de insectos (Gobbi, 2000).

Los antecedentes mencionados confieren a la disposición espacial de los árboles hembras, al tipo de sustrato y a la presencia de arbustos una gran importancia en la regeneración de esta especie. El efecto de la baja dispersión de las semillas y la asociación con los arbustos se refleja aún en los primeros estadios de renovales (< 50 cm de altura). Damascos (1998) considera a los renovales de *A. chilensis* como generalistas, con mayor crecimiento y

una leve tendencia a aumentar la frecuencia bajo dosel arbóreo que bajo claros, en particular son más frecuentes bajo adultos de la misma especie que bajo otras especies (Arturi et al., 2001). La densidad de renovales resulta mayor bajo árboles hembras que bajo árboles machos o en claros (0,36:0:0,01 ind./m² respectivamente) (Gobbi, 1992), (Fig. 5). Al igual que las plántulas, la presencia de juveniles esta asociada a cobertura del sotobosque alta o intermedia (Rovere, 2000a) llegando a valores casi 10 veces mayores bajo arbustos que fuera de ellos. Los arbustos facilitan el crecimiento de los renovales en años con estación de crecimiento seca, independientemente del tamaño de éstos, pero en años húmedos compiten con los renovales de mayor tamaño (Letourneau et al., 2004; Gobbi, 1992, 2000) (Fig. 6).



Fig. 5. Ejemplar hembra de *Austrocedrus chilensis*, rodeado por juveniles de la misma especie en Paso Córdoba

Los requerimientos lumínicos cambian en los individuos de mayor tamaño (juveniles). La abundancia de juveniles presenta una asociación negativa con el área basal del rodal (Relva y Veblen, 1998) y con la cobertura arbórea de la misma especie (Arturi et al., 2001). El tamaño de estos individuos depende más de las condiciones de crecimiento que de la edad (Arturi et al., 2001) y se ha verificado liberación del crecimiento diamétrico cuando sobrepasan la altura del sotobosque alto (Veblen et al., 1995b). El tiempo que tarda en superar esa altura, puede variar entre 6 y 30 años, dependiendo de otras condiciones del sitio (Veblen y Lorenz, 1987, Goya com. pers., Ferrando com. pers.).

Estas características son esperables en una especie de relativa intolerancia a la sombra (Donoso, 1990). *Austrocedrus chilensis* cambia de requerimientos en sus diferentes etapas de crecimiento, necesitando protección durante los primeros años y condiciones más expuestas a medida que crece (Rovere, 2000a). La especie con frecuencia desarrolla un abundante banco de juveniles, que solo se liberan ante perturbaciones que impliquen abertura del dosel arbóreo, sin embargo, en muchos casos cuando esto ocurre la morfometría de dichos individuos les impide sobrevivir a las nuevas condiciones (acumulación de nieve y mayor exposición a vientos) (Rey com. pers.).

Perturbaciones que afectan la regeneración de *A. chilensis*

Distintos tipos de disturbios naturales o antrópicos afectan los rodales de *A. chilensis* en el noroeste de la Patagonia. Entre los más importantes cabe mencionar el fuego, la herbivoría por ungulados exóticos y las prácticas forestales (Veblen et al., 1992). Debido a que los principales asentamientos humanos en la región se superponen con el área de distribución de los bosques puros y densos de *A. chilensis*, son uno de los tipos de bosques más vinculados a disturbios antrópicos anteriormente mencionados.



Fig. 6. Juveniles de *Austrocedrus chilensis* creciendo debajo de arbustos.

Efecto del fuego sobre la regeneración

Una serie de condiciones hacen a los bosques de *A. chilensis* particularmente susceptibles al fuego: (i) la frecuencia de incendios de la región andinopatagónica,

asociados principalmente a las actividades humanas, (ii) las zonas de distribución de los bosques puros de esta especie son particularmente secas en verano, (iii) los troncos tienen una corteza relativamente delgada y alto contenido de resinas y (iv) su baja capacidad de reproducirse vegetativamente después de un incendio (Veblen et al., 1995b). En los bosques de *A. chilensis* mixtos y puros los incendios son devastadores e infrecuentes, mientras que en los bosques abiertos son de menor intensidad y más frecuentes (Veblen et al., 1995b). Los aspectos referidos a la historia del fuego en estos bosques, en particular la frecuencia, intensidad y dinámica regenerativa, están ampliamente documentados (Veblen y Lorenz, 1987; Veblen et al., 1992; Kitzberger, 1994; Dezzotti, 1996; Veblen et al., 1996). En consecuencia, a continuación se describirá brevemente el efecto del fuego sobre los estados tempranos de la regeneración de *A. chilensis*, en relación a las condiciones de micrositio generadas por dicho evento.

El establecimiento de *A. chilensis* con posterioridad a los incendios se inicia en las proximidades de individuos hembras remanentes, principalmente en las zonas de borde, donde la intensidad del fuego es menor (Gobbi y Sancholuz, 1992). El fuego elimina la hojarasca, y por lo tanto el banco de semillas de la especie, e indirectamente afecta la probabilidad de instalación de las plántulas, al menos hasta que el sotobosque se recupere y pueda ejercer un efecto nodriza (Gobbi, 1994; Kitzberger, 1994). De esta manera la recolonización de las áreas incendiadas se inicia sobre una matriz de matorrales o asociada a la presencia de arbustos aislados y está condicionada por la presencia de árboles hembras fértiles que sobrevivieron al fuego.

Herbivoría por grandes mamíferos

Los bosques del noroeste de la Patagonia se hallan pastoreados y ramoneados por distintas especies de ungulados autóctonos e introducidos. Los herbívoros ramoneadores nativos comprenden dos especies de cérvidos, *Pudu pudu* (*pudu*) e *Hippocamelus bisulcus*

(huemul), y un camélido, *Lama guanicoe* (guanaco). Probablemente, debido a la modificación del hábitat natural y a la presión de caza ejercida sobre ellos en el pasado, en la actualidad su presencia en los bosques de *A. chilensis* es rara (Serret, 1992). Por el contrario, las poblaciones de ungulados exóticos (ganado bovino y ciervo colorado (*Cervus elaphus*) principalmente), han tenido y tienen actualmente un impacto importante sobre diferentes comunidades boscosas de la región (Veblen et al., 1995b). La actividad ganadera se realiza en la región norpatagónica desde principios del siglo pasado, es decir previamente a la creación de los Parques Nacionales, lo cual, entre otros factores, ha hecho y hace dificultosa su erradicación. La carga del ganado doméstico en el Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH), descendió de 4000 unidades a 2842 en el período 1940-1992 (Lauría y Romero, 1999). Sin embargo, desde 1992 hasta 1998 la carga animal ascendió a 4462 unidades, correspondiendo 63% a ganado bovino, 23% a ovinos, 10% a caballo y 4% a caprinos. Cabe hacer notar que estas cifras están subvaluadas, dado que no contemplan el ganado presente en las propiedades privadas situadas en el Parque, además de desconocerse el número de animales que se han asilvestrado. Según Martín et al. (1987), el 35% de los bosques puros de *A. chilensis* en el PNNH están pastoreados. Por otro lado, las poblaciones de ciervo colorado en la región norpatagónica están en expansión hacia el este en la estepa y hacia el oeste en Chile (Flueck et al., 1993). Estas poblaciones tienen una marcada preferencia por ocupar las zonas ecotonales entre el bosque y la estepa (Ramilo, 1984), precisamente donde se extienden los bosques puros de *A. chilensis*. Estudios realizados en distintas comunidades de los bosques norpatagónicos señalan la disminución de la cobertura arbórea y arbustiva (Gallopín, 1978; Martín et al., 1985; Raffaele y Veblen, 1998), la proliferación de hierbas exóticas (Daciuk 1973, Seibert 1982) y la inhibición de la regeneración arbórea (Lebedeff, 1942; Veblen et al., 1989, 1992)

como consecuencia del intenso ramoneo. En particular para los bosques méxicos de *A. chilensis*, [Relva y Veblen \(1998\)](#) determinaron que el ramoneo tiene influencia en términos de reducir el crecimiento en altura, más que en la abundancia de los juveniles. En

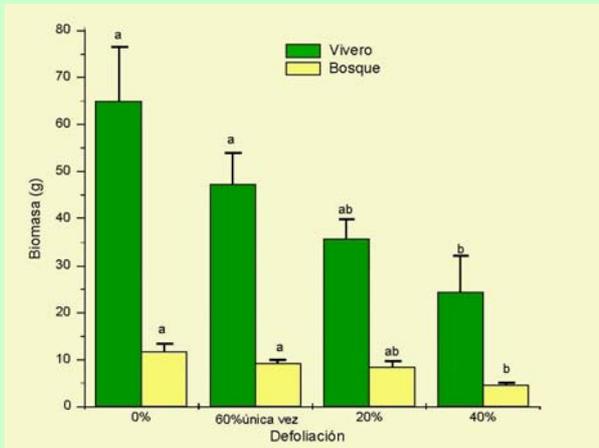


Fig. 7. Biomasa final promedio (SE) en juveniles de *Austrocedrus chilensis* en dos sitios (con y sin estrés hídrico) luego de cuatro años de ramoneo simulado.

sitios con intenso ramoneo la densidad de juveniles puede ser alta, pero el desarrollo de algunos de estos individuos es severamente inhibido por el ramoneo. El intenso y/o repetido ramoneo provoca la pérdida de la dominancia apical y la proliferación de las ramas laterales les confiere un aspecto achaparrado. La relación altura/diámetro, tomada como indicadora de la deformación por ramoneo ([Relva, 1999](#)), fue 30% menor en los juveniles ramoneados (n= 782) respecto a los no ramoneados (n= 235). A nivel individual y sin discriminar por especie de herbívoro, el ramoneo más intenso ocurre en los juveniles de altura 0.5-1m, mientras que por debajo de 0.3 m y por encima de 1 m de altura el daño es leve a moderado ([Relva y Veblen, 1998](#)). Además, se ha observado en los tallos de los juveniles de *A. chilensis*, daño por raspado de astas, que los ciervos ejercen para ayudar a la caída de la cornamenta, para remover la felpa que las recubre y/o para la demarcación del territorio durante la brama. Los individuos de *A. chilensis* de 4 cm de dap (diámetro a la altura del pecho) fueron los más afectados por este tipo de daño, el cual en muchos casos es letal ([Relva y Kitzberger, 2000](#)). El impacto de la herbivoría en los bosques xéricos de *A. chilensis* se conoce escasamente,

sin embargo hay algunos registros que señalan la inhibición del crecimiento en altura de los juveniles de hasta 1.5 m por el ramoneo del ganado vacuno ([Schmaltz, 1992](#)). [Relva y Sancholuz \(2000\)](#), simulando el ramoneo en juveniles de *A. chilensis* mediante distintos tipos e intensidades de poda y mantenidos en dos condiciones hídricas contrastantes, encontraron que el mismo produce una reducción en biomasa de 44%, significativa sólo para los niveles intensos de ramoneo. Las diferencias en la biomasa final ([Fig. 7](#)) y/o incremento en volumen detectadas en los juveniles creciendo en sitios con y sin estrés hídrico, ocurrieron en términos de magnitud pero no en el tipo de respuesta al ramoneo.

La mayor incidencia de ramoneo (número juveniles ramoneados/ número juveniles totales) en los

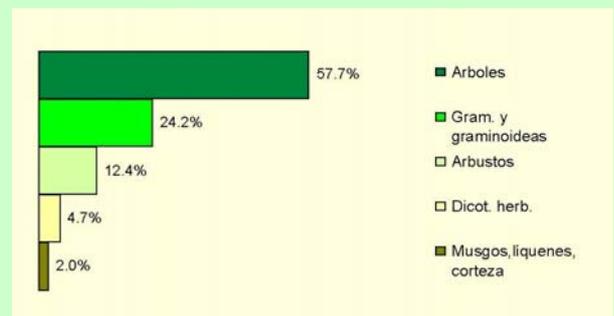


Fig. 8. Frecuencias relativas (promedio anual) de los ítems alimentarios presentes en la dieta de ciervos exóticos en Isla Victoria, Parque Nacional Nahuel Huapi.

bosques méxicos de *A. chilensis*, de acuerdo a [Relva y Veblen \(1998\)](#) se registró en bosques con presencia de cabras (*Capra hircus*) y ovejas (*Ovis aries*). En estos bosques el sotobosque está dominado por especies leñosas no palatables (*Berberis buxifolia* y *Lomatia hirsuta*), *A. chilensis* y gramíneas. Aunque no existen estudios específicos sobre las preferencias alimentarias de los grandes mamíferos de la región, las vacas, por sus características anatómicas y fisiológicas, tienen una dieta más pastoreadora que los ciervos y un ramoneo más uniforme sobre toda la vegetación, consumiendo mayormente entre las especies leñosas *Maytenus boaria*, *Aristolelia chilensis* y *Schinus patagonicus* ([Veblen et al., 1992](#); [Relva y Veblen, 1998](#)).

Hourdequin (1999), en un experimento que realizó en claros originados por tala rasa de plantaciones en Isla Victoria y consistente en plantar igual número de juveniles de *A. chilensis*, *N. dombeyi* y *Lomatia hirsuta*, demuestra que si bien *A. chilensis* no es la especie más ramoneada, es la más vulnerable en términos de crecimiento en altura. Estudios basados en el análisis de heces ([Bahamonde](#), 1984; [Galende y Grigera](#), 1998; [Relva y Caldiz](#), 1998) y en relevamientos sobre la vegetación ([Lebedeff](#), 1942; [Anziano](#), 1962; [Daciuk](#), 1973; [Veblen et al.](#), 1989; 1992; [Relva y Veblen](#), 1998) permiten afirmar que *A. chilensis* constituye una parte importante en la



Fig. 9. Bosque de *Austrocedrus chilensis* con decaimiento en Isla Victoria (PN Nahuel Huapi). Ejemplares de *Aristotelia chilensis* creciendo entre los troncos caídos.

dieta del ciervo colorado. [Relva y Caldiz](#) (1998) determinaron la dieta estacional del ciervo colorado y el ciervo dama (*Dama dama*) en Isla Victoria (PNNH) y encontraron que las especies arbóreas constituyen aproximadamente el 60% de la misma (Fig. 8). En particular para *A. chilensis*, la frecuencia relativa en la dieta de ciervos exóticos es similar durante el otoño (18%), invierno (22%) y primavera (16%) descendiendo a 8% en el verano. En este período se observa un mayor consumo de ítems de *dicotiledóneas herbáceas* y

gramíneas-graminoideas, coincidente con su mayor disponibilidad en el ambiente. Aún en las zonas más secas, donde *A. chilensis* forma bosquetes aislados en una matriz esteparia, su aporte a la dieta del ciervo colorado es importante, en particular durante la primavera cuando constituye el 33% de la dieta de estos herbívoros ([Galende y Grigera](#), 1998).

Mediante el recuento estacional de las heces, también efectuado en Isla Victoria, [Ramilo](#) (com. pers) y [Relva](#) (1999), señalan que los ciervos exóticos utilizan relativamente más el bosque maduro de *A. chilensis* durante el otoño y el invierno respecto a la primavera y verano. Esto se debería a la protección térmica al frío y a la nieve que brinda su dosel cerrado respecto a las grandes áreas abiertas (pampas o bosques abiertos), así como el forraje alternativo presente en los claros. Precisamente, el ramoneo más intenso se ha registrado en los claros del dosel ([Veblen et al.](#), 1989, [Relva y Veblen](#), 1998), sitios que, dado el modo regenerativo de la especie, presentan alta densidad de juveniles de *A. chilensis*. No obstante, grandes áreas de bosques de *A. chilensis* recientemente disturbados, principalmente por el fuego, también pueden tener alto impacto de ramoneo por ungulados, debido a la mayor diversidad y disponibilidad de forraje que presentan años después del disturbio. [Raffaele y Veblen](#) (2001) encontraron, en un matorral con individuos dispersos de *Maytenus boaria* y *A. chilensis*, quemado y pastoreado levemente por vacas, una disminución de la riqueza específica y de la cobertura de algunos arbustos (*Berberis buxifolia*, *Ribes magellanicum*, *Fabiana imbricata*) y árboles (*M. boaria*). Aunque tres años después de ocurrido el fuego no hubo regeneración de *A. chilensis*, el efecto negativo del ganado sobre esta especie podría ocurrir de modo indirecto a través de la reducción o eliminación de los arbustos nodriza (ej. *Maytenus boaria*) ([Raffaele y Veblen](#), 1998) necesarios para el establecimiento de *A. chilensis* en años climáticamente subóptimos ([Kitzberger et al.](#), 2000). En rodales méxicos de *A. chilensis* en Isla Victoria,

afectados por un decaimiento masivo de los árboles del dosel conocido como "mal del ciprés" ([Filip y Rosso, 1999](#)), [Relva y Kitzberger \(2001\)](#) registraron bajo uso de ciervos en aquellos rodales con decaimiento más reciente (aproximadamente 10-20 años). Sin embargo, acorde aumenta la edad del disturbio, el uso animal se incrementa debido a la disminución de los troncos en el suelo y a la mayor disponibilidad de vegetación ([Fig. 9](#)). En aquellos rodales donde el decaimiento fue masivo (muerte del 70-80% del área basal de *A. chilensis*) no se registraron juveniles de la especie, y sólo se encontraron plántulas en los más antiguos (aproximadamente 30 años). Cuando el decaimiento ocurre de manera no masiva (muerte del 50% del área basal del bosque) permite el establecimiento abundante de plántulas de *A. chilensis* y/o la liberación del crecimiento de la regeneración avanzada. Sin embargo esta última es intensamente ramoneada por los ciervos, lo cual según se ha demostrado retarda su incorporación al dosel superior ([Veblen et al., 1989](#)). Históricamente, el manejo que se efectúa de estos rodales con decaimiento, está limitado a la extracción total de los individuos moribundos y muertos ([Fig. 10](#)), aunque existen recomendaciones recientes de efectuar una extracción paulatina con el fin de favorecer el establecimiento de las plántulas de *A. chilensis* ([Loguercio et al., 1998](#)). Asimismo, se recomienda también el cercado de estos rodales, para evitar el pastoreo del ganado. En rodales afectados por el mencionado decaimiento y en presencia de ciervos, se ha señalado recientemente ([Relva com. pers.](#)) que la remoción del material muerto caído afecta negativamente a la regeneración de modo indirecto, dado que permite el acceso de estos grandes herbívoros, los cuales ramonean las plantas jóvenes.



Fig. 10. Operaciones forestales en el bosque de *Austrocedrus chilensis* con decaimiento.

Si bien la actividad ganadera en los bosques de *A. chilensis* persiste, existe una política oficial de erradicación, especialmente en las áreas protegidas de la región. Sin embargo no sucede lo mismo con el ciervo colorado, ya que la expansión de sus poblaciones, su preferencia por habitar las zonas ecotonales y la falta de políticas de control, lo constituyen en un factor importante capaz de alterar la estructura y composición de los bosques de la región.

Efecto del manejo forestal sobre la regeneración

Principalmente, tres tipos de explotaciones forestales se han desarrollado en áreas de *A. chilensis*: la tala rasa, el reemplazo por plantaciones de coníferas exóticas y el manejo de la masa forestal. La tala rasa es una práctica descartada en la actualidad, aunque tuvo importancia en épocas pasadas. Al menos hasta que la vegetación arbustiva recolonice el área y permita la instalación de plántulas, la regeneración está fuertemente comprometida bajo este tipo de manejo. En las plantaciones de coníferas exóticas es muy raro observar el ingreso natural de ejemplares de *A. chilensis*, sin embargo es posible encontrar individuos remanentes, instalados previamente a la plantación con distinto grado de desarrollo, según el manejo de la plantación; el pino ponderosa puede cumplir un rol facilitador durante el primer año de plantiles de ciprés ([Dalla Salda et al., 2001](#)). Los raleos reducen la cantidad de árboles semilleros y tienen implicancias a nivel de microsítios, creando nuevas condiciones o modificando la frecuencia de las mismas ([Figs. 11 y 12](#)). El número

y la disposición espacial de las hembras remanentes al raleo puede ser un condicionante de la cantidad y distribución de las semillas. Respecto a las condiciones de micrositos, aperturas leves del dosel y aumento de cobertura del sotobosque resultan apropiadas para la regeneración de la especie, pero las reducciones en la cobertura de musgos sobre el suelo podrían afectar la sobrevivencia al verano (Gobbi y Schlichter, 1998). Los raleos provocan incrementos en la abundancia de plántulas menores de un año sólo en los sitios con alta regeneración, mientras la abundancia se reduce en los sitios de pobre regeneración (Gobbi, 1999). La abundancia de plántulas mayores de un año es independiente de los raleos, indicando que otros factores condicionan la sobrevivencia en esta etapa.



Fig. 11. Aspecto de un bosque puro de *Austrocedrus chilensis* no manejado.

Los antecedentes de plantaciones de *A. chilensis* de edad avanzada son escasos, se conocen dos ensayos realizados en Isla Victoria, con resultados negativos debido a la gran mortalidad por efectos de sequía (Kouche, 1943). En los últimos años se han realizado estudios de producción de plantines con resultados interesantes, tanto por el tamaño como por la calidad de los mismos (Enricci y Massone, 2003). Ensayos de instalación a campo, en áreas con incendios de pocos años, han obtenido importantes tasas de sobrevivencia, con valores que oscilan entre 45 y 96 % dependiendo de la cobertura vegetal, condiciones de humedad de la estación de crecimiento y características del sitio (Urretavizcaya, 2002; Oudkerk, 2003; Urretavizcaya, 2004). La remoción de arbustos como estrategia de manejo para incrementar el crecimiento

podría ser implementada en renovales de mayor tamaño aunque algunos efectos negativos podrían esperarse en condiciones sequía (Letourneau *et al.*, 2004).

Consideraciones finales

Los conocimientos actuales sobre biología y ecología de la regeneración de *A. chilensis* perfilan una serie de interrogantes, cuyas respuestas contribuirían a un mejor conocimiento de la especie y facilitarían el manejo, tanto en lo que respecta a la conservación como al uso de estos bosques. A continuación se enumeran algunos de ellos:



Fig. 12. Aspecto de un bosque puro de *Austrocedrus chilensis* manejado.

- futuros estudios deberían continuar considerando el marcado gradiente ambiental sobre el que se distribuye la especie, poniendo particular énfasis en la respuesta ecofisiológica asociada;
- el abastecimiento adecuado de semillas está fuertemente condicionado por los daños causados por insectos y se desconocen resultados sobre ciclo de vida y dinámica de estas poblaciones;

- los estudios sobre fertilidad de suelos en los bosques Andino-patagónicos son escasos y no existen registros de la producción y calidad de semillas de *A. chilensis* en función de un gradiente de fertilidad, así como tampoco de las tasas de crecimiento de plántulas y renovales en diferentes condiciones de fertilidad química del suelo;
- son aún escasas las experiencias en plantaciones con *A. chilensis*; un seguimiento de las plantaciones a nivel masivo permitiría aportar importante información tanto sobre los requerimientos nutricionales como ambientales, que permitan optimizar el manejo de la especie para la producción y para la restauración de áreas degradadas. Se hace necesario monitorear plantaciones en distintas condiciones ambientales, diferentes historias de sitio y asociaciones con otras especies nativas y exóticas,
- estudios de regeneración de la especie en áreas afectadas con el "mal del ciprés" permitirían predecir la sucesión en dichas áreas y establecer estrategias de manejo;
- son escasos los estudios que cuantifican el impacto del ganado y de los ciervos exóticos sobre la regeneración de los bosques de *A. chilensis*. En particular debería promoverse a aquellos que consideran la presencia animal en el contexto de los disturbios presentes en los bosques, como el fuego, el decaimiento masivo y el manejo silvícola.

Los bosques de *A. chilensis* presentan un potencial importante por los múltiples bienes y servicios que ofrecen (conservación de la biodiversidad, protección de cuencas, valor paisajístico, maderable, turístico y recreativo, entre los más importantes); el conocimiento de la biología y de la ecología reproductiva de la especie es

fundamental para analizar e interpretar la dinámica regenerativa de estos bosques.

Agradecimientos

Los proyectos de investigación sobre ecología de *Austrocedrus chilensis* han sido financiados por la Universidad Nacional del Comahue y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Agradecemos a P. Mathiasen y a S. Hermann por las fotografías de su autoría incluidas en este trabajo.

Bibliografía

- AIZEN, M y A. ROVERE. 1995. Does pollen viability decrease with aging? A cross-population examination in *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *International Journal of Plant Science*, 156 : 227-231.
- ANZIANO, A.F. 1962. Acción de los animales sobre la flora. *Anales de Parques Nacionales*, 9: 107-112.
- ARTURI, M.F.; J.J. FERRANDO; J.F. GOYA; P.F. YAPURA y J.L. FRANGI. 2001. Tendencias espaciales de la regeneración de *Austrocedrus chilensis* en relación con el dosel arbóreo. *Ecología Austral* 11: 31-38.
- BAHAMONDE, N. 1984. Dieta primaveral y estival de guanaco, ciervo colorado y ovino en un área precordillerana patagónica. Trabajo de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, 44 p.
- BRION, C.; GRIGERA, D. y P. ROSSO. 1993. The reproduction of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutleje. *CR Acad. Sci. Paris* 316: 721-724.
- CASTOR, C.; CUEVAS, J.G.; KALIN ARROYO, M.T.; RAFH, Z.; DODD, R.; y A. PEÑALOZA. 1996. *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.- Ser. Et. Bizz (Cupressaceae) from Chile and Argentina: monoecious or dioecious?. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 89-95.
- CONSTANTINO, I. 1949. Parcelas experimentales permanentes. Estudios de crecimiento y regeneración natural. Ministerio de Agricultura y Ganadería, Publicación técnica N°13, 112 p.
- DACIUK, J. 1973. Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdez y Patagonia. VII. Estudio de la coacción del ganado en la cuenca del Río Manso Superior, (P.N. Nahuel Huapi, Río Negro, Argentina). *Physis* 32: 383-402.
- DALLA SALDA, G; SCHLICHTER, T.; FERNANDEZ, M.E. y J.E. GYENGE. 2001. Efecto nodriza de pino ponderosa sobre plantines de ciprés de la cordillera. 1° Reunión Binacional de Ecología. Pp 89.
- DAMASCOS, M. 1998. Morfología de las plantas de claros y áreas sombreadas del bosque de *Austrocedrus chilensis*, Argentina. *Ecología Austral* 8: 13-22.
- DE FINA, A. 1972. El clima de la región de los bosques andino-patagónicos argentinos. In Dimitri (ed). *La región de los bosques andino-patagónicos. Sinopsis general*, pp 35-58. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Argentina.
- DEZZOTTI, A. 1996. *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* stand development during secondary succession, in northwestern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 89: 125-137.
- DEZZOTTI, A. y L.A. SANCHOLUZ. 1991. Los Bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43-52.
- DONOSO, C. 1990. *Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente*, 2da Edición, Editorial Universitaria, Universidad Austral de Chile, Santiago de Chile.
- DONOSO, C. 1993. Bosques Templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Colección Nueva Técnica, Santiago de Chile.
- DONOSO, C.; CORTES, M. y L. SOTO. 1980. Antecedentes sobre semillas y germinación de alerce, ciprés de las guaytecas, ciprés de la cordillera y tino. *Bosque* 3 : 96-100.
- ENRICCI, J.A. y D.S. MASSONE. 2003. Producción de plantines plug+0 de *Austrocedrus chilensis* en Patagonia Argentina. XII Congreso Mundial Forestal. Québec, Canadá. <http://www.fao.org/DOCREP/ARTICLE//WFC/XII/0241-B3.HTM>
- FILIP, G.M. y P.H. ROSSO. 1999. Cypress mortality (mal de cipres) in the Patagonian Andes: comparison with similar forest diseases and declines in North America. *European Journal of Forest Pathology* 29: 89-96.
- FLUECK, W.T.; SMITH-FLUECK, J.M y K.A. RUEGG 1993. On the introduced red deer in Argentina: distribution and tendencies. First International Wildlife Management Congress, San José, Costa Rica.

- GALENDE, G.I y D. GRIGERA. 1998. Relaciones alimentarias de *Lagidium viscacia* con herbívoros introducidos en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Iheringia* 84: 3-10.
- GALLOPÍN, G. 1978. Estudio ecológico integrado de la cuenca superior de Río Manso (Río Negro, Argentina). I. Descripción general de la cuenca. *Anales de Parques Nacionales* 14: 161-230.
- GENTILI, M. 1987. Informe sobre el resultado del estudio de la fauna de artrópodos que atacan frutos del ciprés, *Austrocedrus chilensis* (Don) Florin et Boutl.. Manuscrito. 12 p.
- GENTILI, M. 1988. Fauna de artrópodos que atacan frutos del ciprés, *Austrocedrus chilensis* (Don) Florin et Boutl. Informe temporada 1987/88, Manuscrito, 11 p.
- GOBBI, M. 1992. Condiciones para la regeneración natural del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en áreas incendiadas. Resúmenes del II Congreso Latinoamericano de Ecología. Brasil.
- GOBBI, M.E. 1994. Regeneración post-incendio del sotobosque de cipresales. *Medio Ambiente*, 12: 9-15.
- GOBBI, M.E. 1999. *Austrocedrus chilensis* management: effects on microsites and regeneration. *Int. J. of Ecol. and Env. Sci* 25:71-83.
- GOBBI, M.E. 2000. Aspectos ecológicos del manejo productivos de bosques puros y densos de *Austrocedrus chilensis*. Trabajo de Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue. 204 pp.
- GOBBI, M.E. y L. SANCHOLUZ. 1992. Regeneración post-incendio del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en los primeros años. *Bosque*, 13: 25-32.
- GOBBI, M.E. y T. SCHLICHTER. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management* 111: 137-146.
- HOURDEQUIN, M. 1999. Ecological restoration after removal of exotic conifer plantations in Argentine Patagonia's Nahuel Huapi National Park. MsC Thesis, University of Montana, 106 p.
- KITZBERGER, T. 1994. Fire regime variation along a northern patagonian forest-steppe gradient: stand and landscape response. PhD Thesis, University of Colorado at Boulder, 203 p.
- KITZBERGER, T.; STEINAKER, D. y VEBLEN, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- KOUCHE, V. 1943. Informe sobre plantación experimental de ciprés. Expediente N° 1466. Dirección de Parques Nacionales, Manuscrito, 11 p.
- KREBS, C. 1959. Observaciones fenológicas sobre plantas indígenas del Parque Nacional Nahuel Huapi. *Anales Parques Nacionales* 8: 127-133.
- LAURÍA, R.M. y C. ROMERO. 1999. La ganadería doméstica de los pobladores con permiso de ocupación y pastaje (p.p.o.p) en tierras fiscales del Parque Nacional Nahuel Huapi. Administración de Parques Nacionales, Intendencia Parque Nacional Nahuel Huapi, S.C. de Bariloche.
- LEBEDEFF, N. 1942. Rejuvenecimiento del Ciprés e influencia de la ganadería. *Boletín Forestal*, Dirección General de Parques Nacionales, Buenos Aires, 125-158 p.
- LE QUESNE, C.; ARAVENA, J.C.; JIMENEZ, H. Y L.F. HINOJOSA. 1994. Dendroecología de una población relicta de *A. chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizz. en la Reserva Nacional Río Clarillo. Resúmenes del VI Congreso Latinoamericano de Botánica. Mar del Plata, Argentina.
- LETOURNEAU, F.J., E. ANDENMATTEN y T. SCHLICHTER. 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management*. 191:29-38.
- LOGUERCIO, G.; URRETAVIZCAYA, F.; REY, M. y E. ANDENMATTEN, 1998. El "mal del ciprés" como condicionante de la silvicultura de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en el norte de la

- patagonia argentina. Primer Congreso Latinoamericano IUFRO, Valdivia, Chile.
- LUCERO, M. 1996. Regeneración temprana del bosque de ciprés de la cordillera. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue. 46 p.
- MARTIN, C; MERMOZ, M y G. GALLOPIN. 1985. Impacto de la ganadería en la cuenca del Río Manso Superior. Parte I: Bosque de ñire con laura. Manuscrito, Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 39 p.
- MARTIN, C.; MERMOZ, M. y E. RAMILO. 1987. Valor ecológico y situación actual del parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi. Curso taller Latinoamericano para Administradores de Parques Nacionales, Buenos Aires, 36 p.
- OUDKERK, L., M. PASTORINO y L. GALLO. 2003. Siete años de experiencia en la restauración postincendio de un bosques de Ciprés de la Cordillera. *Patagonia Forestal* 2:4-7.
- PASTORINO, M. y L. GALLO. 1997. Natural vegetative propagation of *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) in marginal populations. Programs and Abstracts, II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile.
- PICKETT, S. y P. WHITE, 1985. The ecology of Natural Disturbance and patch dynamics. Academic press, INC. 472 p.
- RAFFAELE, E. y M. GOBBI. 1996. Seed bank composition variability in *Austrocedrus chilensis* sites in Patagonia, Argentina. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22: 59-72.
- RAFFAELE, E. y T.T. VEBLEN, 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9: 693-698.
- RAFFAELE, E. y T.T. VEBLEN, 2001. Effects of cattle grazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Natural Areas Journal* 21 : 243-249.
- RAMILO, E. 1984. Situación y manejo del ciervo colorado en los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi. Manuscrito Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, 16p.
- RELVA, M.A. 1999. Efectos del ramoneo sobre la regeneración de los bosques de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). Trabajo de Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue. 128 p.
- RELVA, M.A. y M. S. CALDIZ. 1998. Composición estacional de la dieta de ciervos exóticos en Isla Victoria, P. N. Nahuel Huapi, Argentina. *Gayana Zoológica* 62 : 101-108.
- RELVA , M.A. y T.T. VEBLEN. 1998. Impacts of large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108: 27-40.
- RELVA, M.A. y L.A. SANCHOLUZ, L.A. 2000. Effects of simulated browsing on the growth of *Austrocedrus chilensis* saplings. *Plant Ecology* 151: 121-127.
- RELVA, M.A. y KITZBERGER, T. 2000. A tree ring based reconstruction of fraying and bark stripping damage by exotic deer in northern Patagonia, Argentina. *International Conference on Dendrochronology for the Third Millennium*. Mendoza, Argentina.
- RELVA, M.A. & KITZBERGER, T. 2001. Historia de decaimiento de *Austrocedrus chilensis* y su relación con la regeneración y el uso por ciervos. Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile), S.C. de Bariloche.
- ROVERE, A. 1991. Estudio experimental de germinación y desarrollo temprano del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue. 79 p.
- ROVERE, A. 1996. Técnicas de vivero para el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). *Revista Patagonia Silvestre* N° 3, Sociedad Naturalista Andino Patagónica. 34p.

- ROVERE, A. 2000 a. Condiciones ambientales de la regeneración del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). *Bosque* 21: 57-64.
- ROVERE, A. 2000 b. Razón de sexos y crecimiento diferencial del ciprés de la cordillera *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae), a lo largo de un gradiente de precipitación. Trabajo de Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue. 155 p.
- ROVERE, A. y L. SANCHOLUZ. 1991. Relación entre lluvia, banco de semillas y regeneración del ciprés de la Cordillera *Austrocedrus chilensis*. XVI Reunión Argentina de Ecología, Rosario, Argentina.
- SCHMALTZ, J. 1992. La reconquista de la estepa por el bosque de ciprés. Descripción de un caso estudiado. Primer informe. Publicación Técnica 11, CIEFAP, Esquel. 7 p.
- SEIBERT, P. 1982. Carta de vegetación de la región de "El Bolsón", Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. *Documenta Phytosociológica* 2: 120 p.
- SERRET, A. 1992. Distribución actual del huemul en la República Argentina. *Boletín Técnico* N° 1, Fundación Vida Silvestre. 20 p.
- URRETAVIZCAYA, M.F. y G. DEFOSSÉ. 2004. Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*. 187:361-372.
- URRETAVIZCAYA, M.F. Y G. DEFOSSÉ. 2002. Restauración ecológica postincendio en bosques de ciprés de la cordillera. *Patagonia Forestal* 2:2-5.
- URRETAVIZCAYA, M.F.;G. DEFOSSÉ, H.E. GONDA y L. TALADRIZ. 2004. Restauración ecológica de bosques quemados de cirprés (*Austrocedrus chilensis*): efecto de la cobertura sobre la siembra y plantación. II Reunión Binacional de Ecología (XX Rae / XI RSECH). Mendoza.
- URRUTIA, J. 1986. Análisis bibliográfico y pictórico de semillas y sus procesos germinativos para 32 especies forestales nativas. Tesis de Ingeniería forestal. Universidad Austral de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Valdivia, Chile. 150 p.
- VEBLEN, T.T y D. LORENZ. 1987. Postfire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern patagonia. *Vegetatio* 71: 113-126.
- VEBLEN, T.; MERMOZ, M.; MARTIN, C. y E. RAMILO. 1989. Effects of exotic deer on forest composition in northern patagonia. *Journal of Applied Ecology* 26: 711-724.
- VEBLEN, T.T.; MERMOZ; M.; MARTIN, C. y T. KITZBERGER. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6: 71-83.
- VEBLEN, T.T., B. R. BURNS, T. KITZBERGER, A. LARA y R. VILLALBA, 1995 a. The ecology of the conifers of souther South America. Pages 120-155 in N. J. Enright y R. S. Hill (ed.). *Ecology of Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne.
- VEBLEN, T.T; KITZBERGER, T; BURNS, B.R. y A. REBERTUS. 1995 b. Perturbaciones y dinámica de regeneración en Bosques Andinos del sur de Chile y Argentina. En: Armesto, J.J., Villagrán C. y M.T. Kalin Arroyo (eds.) *Ecología de los Bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 169-198 p.



El “mal del ciprés” y la silvicultura del ciprés de la cordillera

Gabriel A. Loguercio¹ y Mario Rajchenberg²

Resumen

Para aplicar un manejo forestal con bases ecológicas es indispensable conocer las estructuras y el funcionamiento natural del bosque a intervenir. Al mismo tiempo es necesario identificar los factores de inestabilidad que, como disturbios, pueden incidir sobre la dinámica natural de los rodales. Dentro de estos factores se destacan las enfermedades, que obligan a cambiar la silvicultura, y hasta pueden imposibilitar el manejo del bosque. El "mal del ciprés" es el principal disturbio sanitario presente en los bosques de *Austrocedrus chilensis*, provocando la muerte de árboles en rodales más o menos extensos y el desmoronamiento progresivo de las estructuras. En el presente trabajo se resumen las diversas observaciones y estudios ecológicos, dendrocronológicos y sobre la existencia de hongos posiblemente patógenos, que justifican encuadrar al "mal del ciprés" como una enfermedad forestal de declinación. Aunque no se conozcan las causas que inician a la enfermedad, es necesario saber si es posible aplicar las pautas de manejo recomendables para bosques sanos, si deben modificarse tales criterios o aún si resulta imposible hacer silvicultura en cipresales enfermos. Se presentan ejemplos de intensidades de ataque, los cambios que se producen a nivel de árboles y de rodales y las respuestas de bosques enfermos a prácticas tradicionales de uso. La persistencia del ciprés en bosques enfermos sería posible mediante su continua regeneración natural; por ello se analizan las condiciones necesarias para el establecimiento de su regeneración. Se concluye que en bosques fuertemente atacados no es posible aplicar una silvicultura intensiva con objetivos productivos exigentes. Se hacen igualmente recomendaciones silviculturales prácticas para el manejo de bosques de ciprés enfermos, cuyo principal objetivo es asegurar el éxito de la regeneración natural.

Introducción

La estabilidad de un ecosistema forestal se explica como la capacidad de conservarse como tal

frente a disturbios internos y externos o recuperar su estado original luego de ocurrida alguna perturbación. En general se mide a través de los cambios en su productividad.

El manejo sustentable de los bosques con bases ecológicas requiere del conocimiento de las estructuras y la comprensión de la dinámica natural de los mismos sin influencia antrópica. Cuando las intervenciones silviculturales imitan a aquellos procesos que naturalmente regulan la dinámica de rodales, se lograrán los objetivos de manejo forestal con bajo input de energía (adicional a la solar) y menor riesgo de producir inestabilidades en el ecosistema.

Según Burschel y Huss (1997) existen varios factores que influyen la estabilidad de los bosques, tanto vírgenes como manejados, y deben ser considerados al hacer silvicultura. Estos son de orden antrópico como la lluvia ácida, el reemplazo de especies, la explotación forestal; abióticos como tormentas de nieve o de viento, incendios, inundaciones y bióticos: como plagas y enfermedades. Además, un factor particular de inestabilidad, por la incertidumbre sobre las causas asociadas a su ocurrencia, son las llamadas enfermedades de decaimiento. Las mismas están caracterizadas por causas y procesos bióticos y abióticos que interactúan entre sí en forma compleja, desencadenando un proceso de deterioro que luego se torna irreversible ([Manion 1991](#); [Manion y Lachance 1992](#)). Factores de largo alcance, como el potencial genético, la edad, el clima, condiciones de sitio, contaminación ambiental, actúan predisponiendo al hospedante, alterando su habilidad de enfrentar adversidades y causándoles estrés. Factores de corta duración, como una sequía, el congelamiento excesivo, daños mecánicos, defoliación por insectos, actúan incitando el desarrollo de la enfermedad. Por último, otros factores de largo alcance, como la presencia de insectos y/o de organismos patógenos oportunistas, que

sólo actúan en condiciones de debilitamiento del hospedante, contribuyen a la muerte del árbol.

El ciprés de la cordillera *Austrocedrus chilensis* (D. DON) FLORIN ET BOUTELJE, la conífera de más amplia distribución de los bosques andino-patagónicos-argentinos, está siendo afectada por un síndrome de etiología aún desconocida, que puede encuadrarse dentro del tipo de enfermedades de decaimiento. El "mal del ciprés" o "secamiento del ciprés" es el principal disturbio sanitario presente en los bosques de *Austrocedrus chilensis* y su presencia está condicionando las posibilidades de manejo silvicultural de esta especie. Se manifiesta como una defoliación prematura de las copas juntamente con el deterioro del sistema radical, culminando con la muerte del árbol en pie ([Havrylenko 1980](#); [Rajchenberg y Cwielong 1993](#)). Su extensión e importancia ha ido en aumento desde su detección en 1948 ([Hranilovic 1988](#)). Se han realizado diversos estudios para dilucidar el o los agentes causales de la enfermedad, lográndose importantes avances en cuanto a la etiología ([Varsavski et al. 1975](#); [Rajchenberg y Cwielong 1993](#); [Barrotaveña y Rajchenberg 1996](#); [Rajchenberg et al. 1997](#)), su relación con las condiciones de sitio ([Havrylenko et al. 1980](#); [Rosso et al. 1994](#); [Rajchenberg y Cwielong 1993](#)) la incidencia del clima y otros efectos abióticos ([Cali 1996](#); [Villalba y Veblen 1998](#)). Sin embargo, aún no se ha logrado determinar completamente la o las causas que inician el proceso de decaimiento ([Filip y Rosso 1999](#)).

Hasta hace poco tiempo los estudios sobre la ecología y la silvicultura de los bosques ciprés no habían considerado este disturbio como uno de los principales factores de inestabilidad. Pero su expansión cada vez mayor preocupa seriamente a los pobladores e instituciones de la región. Al mismo tiempo que se estudian las causas de la enfermedad, ha resultado imperioso, entonces, evaluar si las pautas de manejo recomendables para bosques sanos, son aplicables con éxito en bosques enfermos, o en su defecto que criterios silviculturales deberían adoptarse ante su ocurrencia. En

el presente trabajo se sintetiza el estado del conocimiento sobre esta enfermedad de decaimiento, sus consecuencias silviculturales y se realizan recomendaciones prácticas con el objetivo de conservar al ciprés cuando los rodales están afectados por la enfermedad.

Sintomatología

Defoliación

La enfermedad se caracteriza por el marchitamiento progresivo del follaje, su amarronamiento y la ulterior defoliación de la copa a lo largo de varios años; el árbol finalmente muere en pie (Figs. [1](#) y [2](#)), pudiendo ser volteado por el viento antes o después de que se produzca la defoliación total. Son afectados individuos de distintas edades, tamaños y posiciones sociológicas. En la mayoría de los casos la defoliación progresa uniformemente desde las ramas inferiores a las superiores y desde el fuste hacia las puntas de las ramas. No obstante, se encuentran copas de árboles diversamente defoliados, tal como han mostrado [Havrylenko et al. \(1980\)](#). De esta manera, en los rodales afectados se encuentran individuos con distintos tipos de copas que pueden clasificarse en base a la coloración del follaje y al porcentaje de defoliación (o porcentaje de copa 'abierta'), lo cual ha sido utilizado como criterio para otorgar grados de sanidad o de vitalidad a cada individuo ([Rajchenberg y Cwielong 1993](#); [Loguercio 1997](#)). En las características de la copa también intervienen factores como la edad, la densidad del rodal, y la posición sociológica, que pueden dificultar la categorización en las clases donde la

enfermedad aparece como incipiente.



Figura 1. Rodal de ciprés de la cordillera afectado con el "mal del ciprés", en el Parque Nacional Los Alerces, Chubut, Argentina

Si bien esta clasificación es a veces deficiente para identificar con certeza si un árbol está enfermo o sano (más adelante se explicarán otras razones que dificultan su reconocimiento), es de suma utilidad como elemento práctico para la caracterización silvícola de los rodales. Cuando un árbol se clasifica como fuertemente afectado en base a su intenso grado de defoliación, no existen dudas que está enfermo, y se lo marca para su corta.

Previo a la defoliación total es frecuente hallar cipreses femeninos enfermos que están intensamente fructificados. Además, la corteza puede abrirse longitudinalmente en el estadio final del proceso de defoliación o, más frecuentemente, luego de transcurridos más de dos años de la muerte.

Pudrición del sistema radical

El deterioro progresivo del sistema radical es la principal sintomatología encontrada bajo el nivel del suelo. Este deterioro se detecta por la pérdida de las características vitales de los tejidos sanos: la



Figura 2. Rodal de ciprés de la cordillera afectado con el "mal del ciprés", en el Parque Nacional Los Alerces, Chubut, Argentina

consistencia turgente y la coloración violácea de la corteza (presente también en la parte interna, aún en las raíces de diámetros mayores a los 3 cm), la coloración blanca de la albura y la resinación rápida ante el corte con cuchillo. Por el contrario, la relativa dureza (consistencia de corcho) y el desarrollo de una coloración marrón opaca de la corteza, una coloración que varía de beige, blanco ceniciento, amarillo-castaño a diversos tonos de marrón en la albura, y la resinación lenta o nula ante el corte con cuchillo, caracterizan las raíces afectadas (Fig. 3).



Figura 3. Raíz de ciprés de la cordillera afectada por la enfermedad. A la izquierda el tejido se encuentra sano, a la derecha está afectado
El deterioro afecta a algunas o a todas las raíces principales del sistema radical, pudiendo co-existir sectores totalmente sanos con otros enfermos. La pérdida de las características vitales progresa tanto en las raíces de diámetros menores al centímetro como en aquellas de diámetros mayores y se extiende incluso en la base del fuste. De esta manera es común encontrar en la albura de los tocones de árboles muertos por la enfermedad manchas más o menos continuas que se corresponden con las raíces afectadas. El deterioro



Figura 4. Parte basal de un fuste revelando la presencia de pudriciones castañas en la albura.
progresivo de las raíces culmina en el desarrollo de pudriciones, mayormente del tipo castaño-cúbicas (Figs. 4 y 5).

Las pudriciones castaño-cúbicas involucran a las raíces principales y al cuello, fueron detectadas desde el primer estudio realizado sobre la enfermedad por [Varsavsky et al.](#) (1975) y confirmado luego por



Figura 5. Tocón descalzado de ciprés de la cordillera muerto por la enfermedad mostrando un intenso desarrollo de pudriciones castañas en la albura del fuste y de las raíces principales.
[Rajchenberg y Cwielong](#) (1993) y [Barroetaveña y Rajchenberg](#) (1996). [Havrylenko et al.](#) (1980) también detectaron el desarrollo de pudriciones blancas, pero no fueron cuantificadas ni identificadas. Las pudriciones castaño-cúbicas se restringen a la albura y pueden avanzar en el fuste hasta aproximadamente el metro de altura. En los ejemplares afectados se encuentran distintas situaciones referidas al grado de deterioro de las raíces que varían desde el desarrollo de tejidos manchados a la presencia de pudriciones más o menos desarrolladas. En los casos extremos toda la albura de la base del fuste está comprometida con pudriciones, en otros las pudriciones avanzan como ‘columnas’ que se corresponden con una-varias raíces afectadas. El deterioro y la muerte de una parte del sistema radical produce la muerte del cambium correspondiente en la base del fuste. De tal manera pueden encontrarse sectores del cambium en la base del árbol que ya no producen anillos de crecimiento entremezclados con otros sectores aún vivos o muertos a diferentes edades (Fig. 6). El cambium se ‘reconstituye’ hacia arriba, a medida que los flujos de nutrientes provenientes de otras partes sanas del sistema radical se redistribuye en todo el perímetro del fuste. La intensidad de la pudrición y el número de raíces podridas o afectadas compromete la estabilidad de los árboles, que fácilmente pueden ser volteados por el viento. Es usual el vuelco de los árboles tras el secamiento, pero también se hallan individuos con copas verdes que han sido volteados debido a que parte de su sistema radical está

afectado con pudriciones ([Rajchenberg y Cwielong 1993](#)).

Agregación espacial, distribución y condiciones de sitio

La enfermedad se manifiesta en forma agregada (Figs. 1 y 2) o desagregada (Fig. 7), en grupos pequeños de individuos (4-5) o en rodales extensos de varias hectáreas, formando 'manchones' más o menos circulares o 'lenguas' alargadas. Se ubican generalmente en la zona intermedia o inferior de las pendientes, pero no existen datos cuantificados al respecto. [Rosso et al.](#) (1994) demostraron, por métodos estadísticos de análisis de autocorrelación espacial, que la enfermedad se desarrolla y extiende en forma agregada, existiendo una mutua segregación entre los individuos sanos y los afectados cuando la incidencia de la enfermedad era baja. Las condiciones ambientales particulares de cada parcela estudiada también tuvieron influencia en el grado de agregación en determinados niveles de incidencia de la enfermedad.

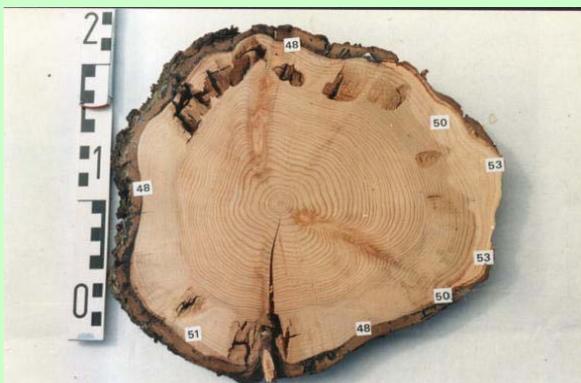


Figura 6. Sección transversal del fuste de un ejemplar de ciprés de la cordillera afectado, con el "mal del ciprés", obtenido a la altura del tocón. El ejemplar, aún vivo, presentaba una copa parcialmente defoliada. Los números indican la edad a la cual se murió el cambium en un determinado sector. Se observa el desarrollo de pudriciones castaño-cúbicas en la albura. El sector de la derecha resultó el único sector vivo de albura y cambium al momento del apeo del ejemplar.

A partir de un mapa de distribución de la enfermedad realizado para el P.N. Nahuel Huapi ([Havrylenko et al.](#) 1980; [Rosso et al.](#) 1994) y del estudio de numerosas parcelas en el mismo ([Baccalá et al.](#) 1998), se han podido establecer algunos patrones ecológicos para la enfermedad. Los patrones relacionados con una mayor incidencia de la

enfermedad incluyen sitios con: alta precipitación, pendiente media a baja y altitudes bajas. Ello parece cierto según observaciones en otros bosques en las provincias de Chubut, Neuquén y Río Negro, incluidos los P.N. Los Alerces y Lanín. Existen, no obstante, excepciones, como por ejemplo 'manchones' de enfermedad en la zona de Confluencia (RN) con precipitaciones aproximadas de 700 mm y en distintos rodales del Valle del río Futaleufú (CH) donde existen 'manchones' ubicados en pendientes muy acentuadas.



Figura 7. Rodal de ciprés de la cordillera afectado por el "mal del ciprés", con distribución espacial desagregada de la enfermedad; Valle 16 de Octubre, futaleufú, Chubut, Argentina.

Las características edáficas del sitio junto con las mencionadas más arriba, parecen jugar un rol importante como disparadores del deterioro del sistema radical y de su progresión. Sitios que presentan un mal o pobre drenaje del agua, han sido señalados reiteradamente como los más susceptibles a desarrollar la enfermedad ([Havrylenko et al.](#) 1989; [Rajchenberg y Cwielong 1993](#); [Baccalá et al.](#) 1998). Se ha hipotetizado que estas condiciones actúan beneficiando el desarrollo de organismos patógenos del suelo o por acción directa del agua.

En un rodal del Valle del río Futaleufú en Chubut, [Rajchenberg y Cwielong](#) (inédito) midieron la tensión hídrica del suelo durante 1994 en dos parcelas contiguas, una sana y otra intensamente afectada. Encontraron que en la parcela sana siempre existió tensión hídrica negativa, aún durante los meses de máxima precipitación, en tanto que en la parcela

enferma la tensión fue mínima o casi nula desde mediados de mayo hasta septiembre (Fig. 8). Esto último se correlaciona con la existencia de anegamiento del suelo durante un período prolongado. La Manna y [Rajchenberg](#) (2001) mostraron que la conductividad hidráulica saturada del suelo en rodales enfermos es menor que en los rodales sanos, sugiriendo que existe una relación entre la enfermedad y el drenaje deficiente. La presencia de anegamiento correlacionada con la ocurrencia de un horizonte arcilloso a poca profundidad ha sido observada en muchos rodales enfermos, aunque aún no ha sido debidamente estudiada.

Etiología

En el mismo estudio se monitoreó la presencia de Oomycota (Pythiaceae), cuya presencia y relación con la enfermedad ha sido sugerida numerosas veces

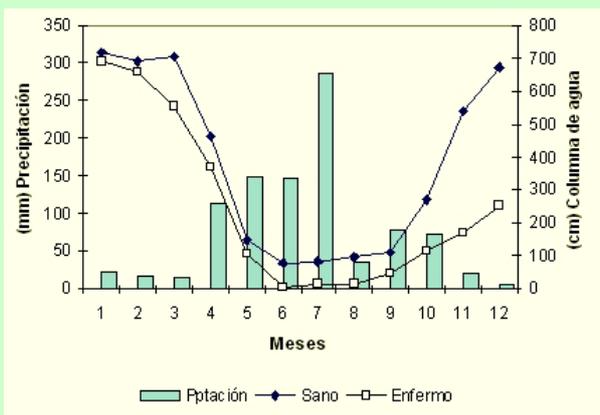


Figura 8. Variación anual de la precipitación y la tensión hídrica del suelo en dos rodales contiguos (sano y enfermo) del ciprés de la cordillera (Valle 16 de Octubre, Futaleufú, Chubut, Argentina), 1994. ([Baccalá et al.](#) 1998; [Hansen](#) 1999; [Havrylenko et al.](#) 1989; [Rajchenberg y Cwielong](#) 1993). Se identificaron numerosas especies de los géneros *Pythium* y *Phytophthora*, siendo las de *Phytophthora* más frecuentemente halladas en rodales enfermos que en los sanos. La mayoría de las especies aisladas estuvieron

relacionadas con el sitio y sólo *Pythium elongatum* Mathews y *Phytophthora pseudotsugae* Hamm & Hansen fueron relativamente frecuentes. La determinación de



Figura 9. Aspecto de *Coniophora arida* en la base de un ejemplar de ciprés de la cordillera muerto y volteado por el viento. muchos taxones, no obstante, debe ser aún confirmada ([Hansen](#) 1999).

Las pudriciones castañas halladas en la albura de las raíces y de la base del fuste son producidas por dos basidiomicetes, *Coniophora arida* (Fr.) Karst. (Boletales, Coniophoraceae, Fig. 9) y *Postia dissecta* (Lév.) Rajchenb. (Aphyllporales, Polyporaceae, Fig. 10) ([Barroetaveña y Rajchenberg](#) 1996). Estas dos especies son hongos lignívoros saprófitos frecuentes en todos los bosques nativos de la región Andino Patagónica. Si bien se han observado numerosos ejemplares de individuos en pie o recientemente volteados (ambos con follaje aún presente) que presentaron fructificaciones de ambos hongos en la base del fuste o de las raíces, parecería que su presencia es del tipo oportunista.



Figura 10. Fructificación de *Postia dissecta*

Una pudrición blanca en el duramen de ejemplares sanos y enfermos también ha sido detectada, pero no tiene relación con la enfermedad ([Barroetaveña y Rajchenberg](#) 1996, Fig. 11).

Estudios dendrocronológicos



Figura 11. Aspecto de las pudriciones blancas en el duramen de ciprés de la cordillera.

utilizando métodos dendrocronológicos. Encontró que el decaimiento de los ejemplares afectados (reflejado en los anillos de crecimiento) podía iniciarse hasta 75 años antes de ocurrir su muerte, y mucho antes que se manifestaran los síntomas en el follaje. No siempre existía correlato entre la sintomatología externa y las características de los anillos de crecimiento. El inicio del decaimiento, en un caso estuvo precedido por períodos secos y cálidos que habrían actuado como ‘disparadores’ del deterioro y en el otro caso el inicio del decaimiento fue precedido por eventos geológicos como el

terremoto ocurrido en 1960 fuera de la costa de Valdivia en el sur de Chile, el cual habría ocasionado descalce y rotura de raíces (*cf.* [Kitzberger et al](#), 1995) o bien modificado las napas freáticas. Estos eventos estuvieron seguidos por períodos de alta precipitación de primavera y temperaturas relativamente bajas a fin de primavera y verano que, si bien se correlacionan con buenos crecimientos en el ciprés, también benefician el crecimiento y desarrollo de numerosos patógenos del suelo. En las parcelas estudiadas, [Cali](#) (1996) también encontró cursos de agua relacionados con los sitios donde se inició o desde donde progresó la enfermedad en el rodal. Este estudio señala factores abióticos como los disparadores de la enfermedad, pero por sí solo no

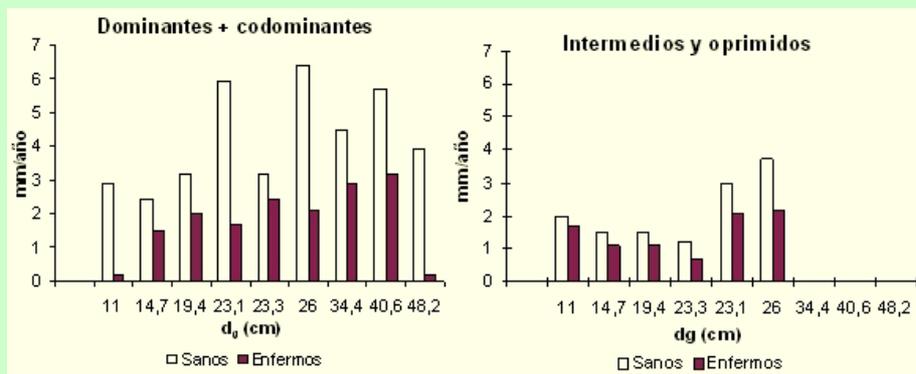


Figura 12. Incremento corriente anual en diámetros promedio de cipreses sanos y enfermos dominantes + codominantes (izquierda) e intermedios + oprimidos (derecha) de 9 parcelas permanentes del Cuartel Loma del Medio-Río Azul (Loguercio 1999). d₀= diámetro medio cuadrático de cada parcela

[Cali](#) (1996) realizó investigaciones sobre la enfermedad en dos parcelas afectadas por el Mal en el Parque Municipal Llao-Llao de S.C. de Bariloche

explica el proceso de cómo y porqué se desarrolla la misma.

Consecuencias silviculturales

Intensidades de afectación a nivel de rodal

Las intensidades de ataque observadas, según el grados de defoliación, han sido variables, tanto en rodales sin intervenciones, como en aquellos donde se habían extraído las plantas muertas. Como se observa en

reducción de la densidad, aumenta la inestabilidad del rodal, y los árboles remanentes enfermos comienzan a caerse por efecto del viento y la nieve, como se describió en el punto anterior.

Es sabido que los árboles dominantes y

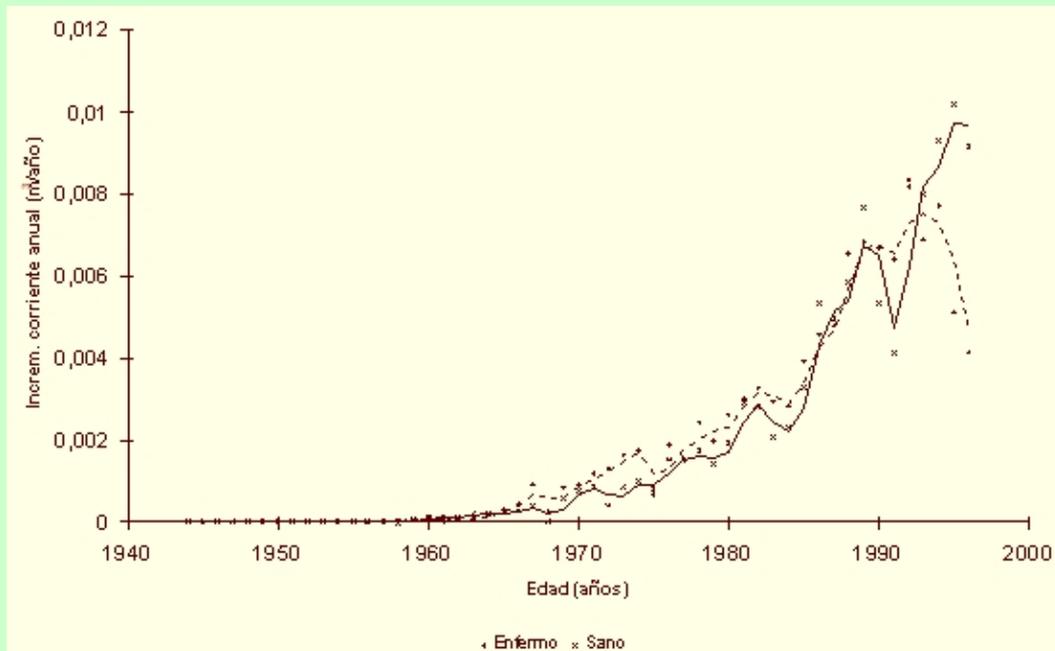


Figura 13. Ejemplo de la disminución abrupta del incremento corriente anual en volumen de un ciprés enfermo respecto a otro sano, ambos individuos de dimensiones similares y bajo un estado de competencia comparable.

la Tabla 1, en 10 parcelas (1000 m² c/u) representativas de rodales muy atacados, se han registrado entre 28 y 86 % de árboles enfermos, que representan entre 22 y 91 % del área basal del rodal (Loguercio 1997). Esto significa que en bosques muy afectados prácticamente todos los individuos pueden estar enfermos.

Incidencia del "mal del ciprés" sobre el crecimiento

Como ya se ha mencionado el "mal del ciprés" tiene influencia sobre el crecimiento (Cali 1996), y esto tiene importancia silvicultural (Loguercio 1997). Tres parcelas permanentes ubicadas en rodales enfermos en un sitio húmedo (Cuartel Loma del Medio -Río Azul, El Bolsón, RN), con 30, 40 y 58 m²/ha de área basal, respectivamente, presentaron, un incremento corriente anual en volumen de 4, 5 y 8 m³/ha/año (Loguercio 1997). En el mismo período, por cortas de ejemplares muertos y enfermos, se extrajeron de dichas parcelas 3, 7 y 22 m³/ha/año. Cuando el volumen de las plantas que mueren en un determinado período supera al incremento de las plantas vivas en el mismo tiempo, se produce una

codominantes crecen más rápido que los intermedios y oprimidos. En bosques con "mal del ciprés", ambos estratos ven

afectado su desarrollo. La figura 12 muestra la pérdida promedio del incremento corriente anual en diámetro de bosques puros de ciprés en 9 parcelas permanentes (ubicadas en el Cuartel Loma del Medio - Río Azul, RN). Las plantas dominantes y codominantes de cada parcela crecieron, en promedio, 1-4 mm/año menos que las plantas sanas. En el estrato inferior la diferencia fue menor, entre 0,3 -1,5 mm/año por parcela.

Tabla 1 Parámetros dasométricos de rodales afectados con distintas intensidades del "mal del ciprés".

Rodal N°	N/ha	% Enfermos + Muertos	AB (m ² /ha)	% Enfermos + Muertos
1	1030	28	56	22
2	870	55	58	25
3	1880	55	79	44
4	1030	35	70	28
5	2050	46	79	37
6	1440	86	53	91
7	1110	72	50	64
8	1230	43	53	43
9	2525	30	67	61
10	3250	38	60	52
Promedio		49		47

En otro estudio (Loguercio 1997) se analizó la evolución del incremento individual de 11 pares de cipreses del estrato dominantes, de los cuales un árbol de cada par estaba sano y el otro fuertemente afectado

metodológico que esto conlleva es que no es posible diferenciar con facilidad dentro del rodal plantas sanas de enfermas en el estado inicial del ataque.

Cortas de saneamiento

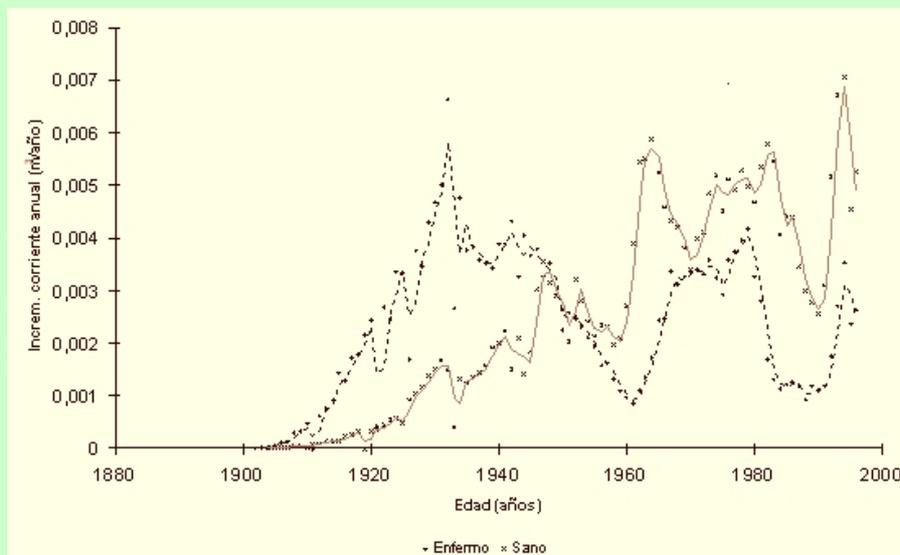


Figura 14. Ejemplo de la disminución paulatina del incremento corriente anual en volumen de un ciprés enfermos respecto otro sano, ambos individuos de dimensiones similares y bajo un estado de competencia comparable por el "mal del ciprés", de dimensiones similares y en

situaciones de competencia comparables. Se observaron dos tendencias en la evolución del crecimiento. Por un lado hubo plantas enfermas que en comparación a su pares sanas, redujeron su incremento en un período de tiempo relativamente corto, entre 5 y 25 años (Fig. 13). Por otro lado hubo plantas enfermas que redujeron su incremento en forma paulatina, en un período que llevó entre 25 y 50 años.

Estos resultados concuerdan con las observaciones de Cali (1996), respecto a que la enfermedad estaría presente en el árbol mucho antes de que se manifieste por la defoliación. El problema

Una característica de la enfermedad es que la madera de las plantas afectadas conserva sus propiedades tecnológicas, incluso luego de la muerte. Por esta razón, en un principio, frente al avance regional de la enfermedad, comenzaron a realizarse cortas denominadas *de saneamiento*, que tenían dos objetivos (1) disminuir los focos de infección para evitar la expansión de la enfermedad a árboles y rodales vecinos y (2) el aprovechamiento comercial de la madera de las plantas afectadas, muertas y enfermas. Un ejemplo de ello es el bosque dominado por ciprés del Cuartel Loma del Medio-Río Azul, en la Provincia de Río Negro, cuyo

Plan de Ordenación ([Chauchard y Barnaba 1986](#)) prescribió cortas de saneamiento sobre toda la superficie en 5 años, extrayendo las plantas muertas y con intensa defoliación, por un total de 25.000 m³. El resultado de tales intervenciones no fue el esperado. Por un lado, luego de las cortas, la enfermedad continuó su avance sobre plantas aparentemente sanas, por otro lado,

"mal del ciprés", ubicados en las proximidades de la localidad de Epuyén, Provincia del Chubut ([Loguercio et al. 1998](#)). En el rodal I, con baja intensidad del "mal del ciprés", la densidad en área basal es 42 m²/ha. En las clases diamétricas menores se observan los primeros ejemplares enfermos y muertos. El rodal II, donde se había realizado una corta de ejemplares muertos y

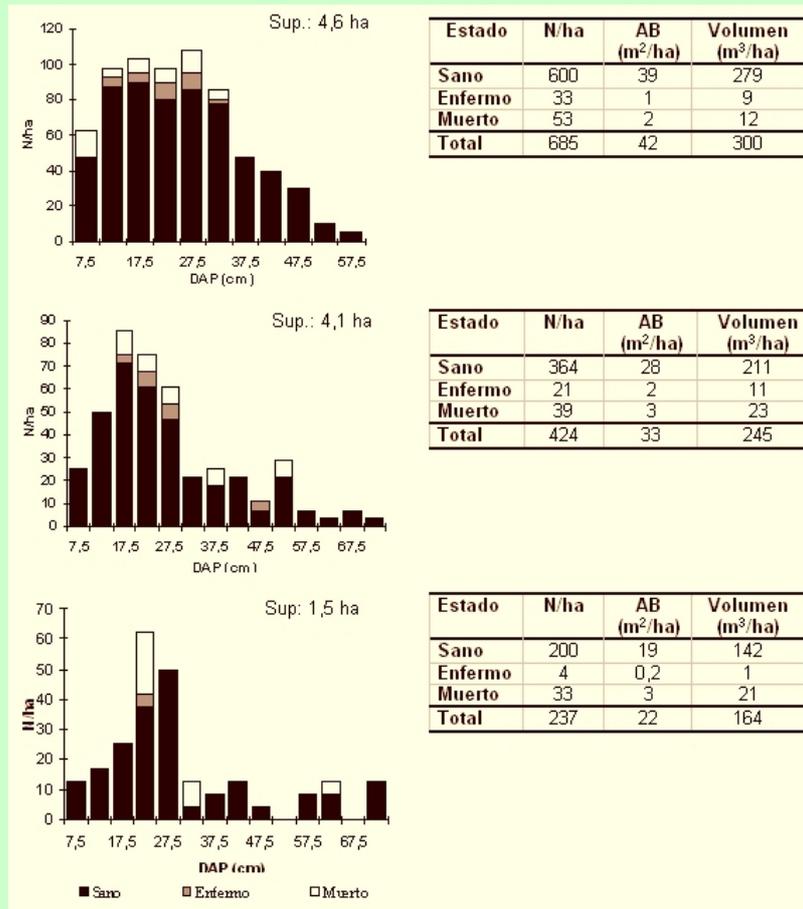


Figura 15. Diagrama de frecuencias (izquierda) y parámetros dasométricos (derecha) de tres rodales puros de ciprés de la cordillera, según su estado sanitario. Arriba: rodal I; centro: rodal II; abajo: rodal III. Predio privado. Localidad de Epuyén, Chubut

algunos rodales que en principio se habían 'saneado', volvieron en poco tiempo a presentar nuevos árboles enfermos y muertos. Ello obligó a reiterar las intervenciones, perdiéndose el objetivo de controlar el avance de la enfermedad. Entre 1987 y 1996 se extrajeron 32.800 m³, 7800 m³ más del previsto por el 'saneamiento'.

Cambios de estructura por avance de la enfermedad

La enfermedad afecta a los rodales produciendo cambios sustanciales en sus estructuras. La figura 15 muestra un ejemplo de tres rodales de un mismo origen postfuego, con diferentes intensidades del

enfermos, en pocos años volvieron a aparecer nuevos individuos con el mismo estado, reduciendo la densidad a 33 m²/ha. Por último el rodal III, donde se habían realizado más de dos cortas recurrentes de individuos muertos y enfermos, volvieron a aparecer nuevos cipreses afectados, bajando la densidad remanente a

solo 22 m²/ha. De esto se desprende que (1) cualquier planta del rodal puede ser afectada, independientemente de su tamaño (DAP) y (2) bajo el supuesto que la estructura de los tres rodales representaría la evolución

postfuego, concluyéndose que la existencia de bosques regulares al oeste e irregulares hacia el este, está definida por las diferentes condiciones de sitio (Donoso 1993; [Veblen et al.](#) 1995; 1996; [Kitzberger](#) 1994;

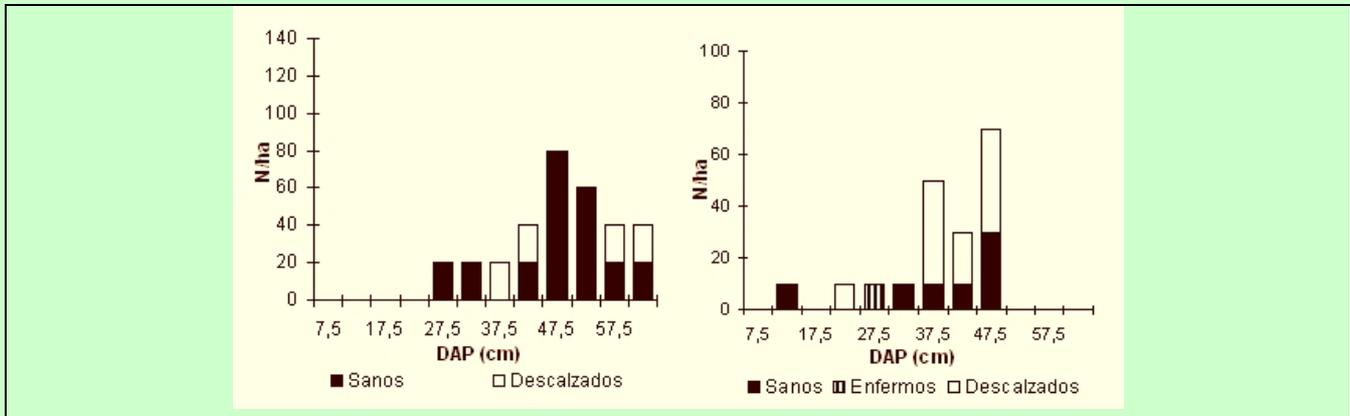


Figura 16. Distribución diamétrica de cipreses caídos por viento en dos parcelas permanentes, fuertemente afectados por el "mal del ciprés" en el Cuartel Loma del Medio- Río Azul, SFA-INTA. El Bolsón, Río Negro

de la enfermedad con el transcurso del tiempo, la pérdida de densidad de I a III ocurriría en dirección al desmoronamiento total de la estructura del rodal (salvo que se tomaran las precauciones para que se recuperara por regeneración natural).

[Villalba](#) 1995; [Loguercio](#) 1997).

El establecimiento de la regeneración natural del ciprés está en relación con la humedad del suelo, principalmente durante el primero y segundo verano de vida de los renovales, que es cuando ocurre la mayor

Tabla 2 Sobrevivencia relativa (%) por tratamiento luego del primer período de crecimiento en dos experimentos realizados en las localidades de Trevelin y Epuyén, Chubut.

Experimento	Tratamiento	Env. 2:1	Rd.2:0	Rd. 4:0
● Trevelin	Prot. Natural	80	45	60
	Prot. Artificial	12	15	3
	Sin protección	0	0	1
● Epuyen	Tratamiento	Env. 1:2	Rd. 4:0	Rd. ?:2(*)
	Prot. Natural	63	83	50
	Prot. Artificial	32	45	4
	Sin protección	0	1	0

Env.: planta en envase; Rd.: planta a raíz desnuda;(*) plantas repicadas del bosque.

El último aspecto se acentúa por la mayor exposición de los árboles enfermos con sus raíces podridas, que son volteados por la presión del viento y la nieve. Suele observarse en rodales muy afectados, la presencia de árboles descalzados de diferentes tamaños, con sus platos de raíces podridas expuestas (Fig. 16).

mortalidad ([Gobbi y Schlichter](#) 1998). En rodales intervenidos, con menor cobertura arbórea, la existencia de arbustos en el sotobosque estarían jugando un rol de protección para la regeneración, que favorece la sobrevivencia de los renovales ([Loguercio](#) 1997; [Gobbi y Schlichter](#) 1998).

La regeneración del ciprés en bosques degradados

La regeneración natural

Los estudios de estructura de los bosques de ciprés sin intervenciones permitieron interpretar la dinámica de establecimiento de la regeneración natural

Reforestación con ciprés en sitios degradados

La necesidad de protección de la regeneración durante los primeros años de vida fueron corroboradas en experimentos de plantación de ciprés, bajo diferentes condiciones de sitio, cuyos resultados se presentan en la

Tabla 2 (Loguercio 1997). En el tratamiento sin ninguna protección, la sobrevivencia de los plantines -tanto del

coberturas de protección: *cobertura arbórea sin sotobosque*, *cobertura arbórea con sotobosque* y

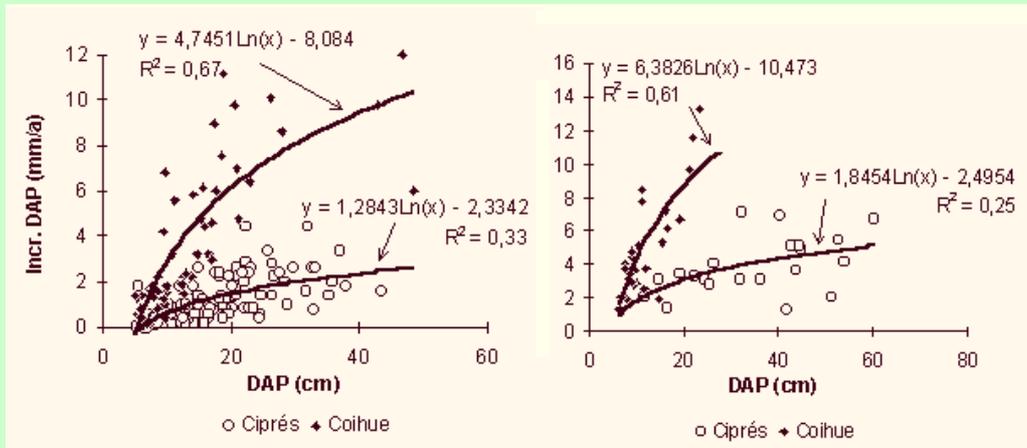


Figura 17. Incremento corriente anual en diámetro (mm/año) de árboles de ciprés y coihue en dos parcelas permanentes de la Reserva Forestal "Loma del Medio-Río Azul".

tipo "raíz desnuda", como "en envase"- transcurrido el primer verano, fue prácticamente nula. Con una protección artificial, colocando una tablita al norte de

matorral sin cobertura arbórea. En los dos últimos tratamientos los plantines fueron colocados cuidadosamente en la sombra sur de cada arbusto. Luego de un año, la sobrevivencia promedio del

Tabla 3 Sobrevivencia relativa (%) según clases de cobertura y niveles de precipitación en una transecta a la latitud de las ciudades de El Bolsón-El Maitén.

Precipitación (mm/año)	Cobertura arbórea con sotobosque	Cobertura arbórea sin sotobosque	Sin cobertura arbórea, con matorral
1200	76	88	92
900	85	91	92
---	--	--	--

Tabla 4 Sobrevivencia relativa promedio de los experimentos de reforestación con ciprés, coihue, roble pellín y raulí, en los tratamietos bajo cobertura arbórea y en matorral.

Tratamientos	ciprés	altura (cm)	coihue	altura (cm)	roble pellín	altura (cm)	raulí	altura (cm)
Cobertura de matorral	98	14	91	32	98	33	98	33
	--	--	--	--	--	--	--	--

cada planta, mejoró la sobrevivencia, aunque en ningún caso superó el 50 %. En el tratamiento bajo protección arbustiva la sobrevivencia aumentó considerablemente, llegando al 80 % de los plantines en envase en Trevelin y a raíz desnuda en Epuyén.

El matorral arbustivo naturalmente no presenta una distribución regular; sin embargo la plantación se realizó con una equidistancia de dos x dos metros, quedando algunas plantas más expuestas que otras, y es allí donde se produjeron las mayores pérdidas. Con base en esta observación se realizó otro experimento para evaluar, en función del gradiente de humedad oeste-este (tres niveles de precipitación), el efecto de diferentes

conjunto de los tratamientos superó el 80 %, como lo indica la Tabla 3. Bajo cobertura arbórea de rodales abiertos, con y sin sotobosque, la sobrevivencia fue alta. Esto significa que la protección arbustiva del sotobosque sería solo necesaria los primeros años de vida de los plantines.

Reforestación para el desarrollo de bosques mixtos

La reforestación podría considerarse como una estrategia para la recuperación de bosques degradados por el "mal del ciprés": En los bosques naturales mixtos de coihue-ciprés, el coihue *Nothofagus dombeyi* (MIRB.) OERST. aumenta notablemente la producción del sitio

respecto a los bosques puros de ciprés ([Loguercio 1997](#)). Mientras que en bosques puros de ciprés densos a los 60 a 80 años de edad se registraron incrementos corrientes en volumen de 2,5 a 7,5 m³/ha/año, bosques mixtos de coihue-ciprés de edades similares, presentaron incrementos entre 6,5 m³/ha/año (participación relativa en área basal = ciprés: 74 %, coihue: 26 %) y 17,5 m³/ha/año (participación relativa en área basal= ciprés: 20 %, coihue: 80 %) ([Loguercio 1997](#)). La figura [17](#) muestra incrementos en diámetro de dos parcelas permanentes de ciprés-coihue en la Reserva Forestal “Loma del Medio-Río Azul”. Se aprecia, que para los mismos diámetros, el coihue duplicó los incrementos respecto al ciprés.

Este hecho resulta sumamente interesante a considerar para la recuperación de los bosques degradados por “mal del ciprés” ([Loguercio, 1997](#)). El roble pellín *Nothofagus obliqua* (MIRB.) OERST., una especie de buen crecimiento y con madera de alto valor, en parte de su área de distribución, también se combina naturalmente con el ciprés (ej. costas del río Aluminé en Neuquén). Esto plantea un interrogante: ¿Sería posible transformar bosques de ciprés puros degradados en bosques mixtos, introduciendo coihue y/u otras especies nativas de la región?. El objetivo en este caso sería aumentar la producción forestal y su valor por el enriquecimiento con especies latifoliadas de la región, conservando al mismo tiempo al ciprés en los rodales. Para buscar respuestas a esta pregunta se han iniciado experiencias de reforestación con ciprés, coihue, roble pellín y raulí en rodales fuertemente afectados por el "mal del ciprés". Los tratamientos incluyeron *cobertura abierta de cipreses adultos enfermos, sin sotobosque* y *bajo matorral arbustivo, sin cobertura arbórea*. Cada tratamiento se realizó sobre parcelas de 15 plantas/especies (en total 60 plantas) con tres repeticiones cada una. La plantación en matorral se realizó abriendo fajas en sentido oeste-este y colocando cada planta a la sombra sur de los arbustos.

En la Tabla [4](#) se presentan los resultados luego

del primer verano de la plantación. La sobrevivencia fue muy alta en todos los casos, superando en promedio el 90 % de prendimiento. Las mayores pérdidas -solo del 13 %- fueron de coihue en el tratamiento bajo cobertura arbórea. En el tratamiento bajo matorral, el efecto de colocar cada plantín protegido al sur de uno o un grupo de arbustos, tuvo efectos positivos.

Si bien estos resultados son alentadores, es necesario repetir esta experiencia en distintas condiciones de sitio, con distintos tipos de plantas y con un seguimiento de por lo menos 3-4 años.

Conclusiones

Causas de la enfermedad

El conjunto de evidencias con que se dispone permite encuadrar al ‘mal del ciprés’ dentro del tipo de las enfermedades forestales de decaimiento ([Manion 1991](#); [Manion y Lachance 1992](#)), caracterizadas por: a) la ausencia de un agente etiológico biótico definido; b) la aparición de organismos oportunistas; c) la existencia de factores que inician o ‘disparan’ un proceso de declinación en el árbol; y d) la existencia de factores que predisponen y/o contribuyen para que la declinación prosiga.

Es factible presentar un esquema de cómo se desarrollaría esta enfermedad. Algunas condiciones climáticas (como ser un período de primaveras y veranos relativamente secos ([Cali 1996](#)] o eventos sísmicos ([Kitzberger et al. 1995](#)) dispararían el proceso de decaimiento mediante la muerte de las raíces primarias. A esto contribuirían las características de los sitios que determinarían, con la profundidad del suelo y la capacidad de retención de agua, el tipo de crecimiento del rodal y la oportunidad de ‘resistir’ a un desecamiento ([Rajchenbeg y Cwielong 1993](#); [Cali 1996](#); [Havrylenko et al. 1980](#)). El sitio, junto con condiciones climáticas favorables (primaveras relativamente lluviosas y frías) contribuirían a que agentes patógenos presentes en el suelo actúen sobre el sistema radical,

infectándolo y deteriorándolo. La progresión del deterioro radical determinaría la muerte del cambium y el deterioro y muerte de la albura, con lo cual el crecimiento y la conducción de nutrientes se alteraría, ocasionando la marchitez y la defoliación progresiva, siempre que las condiciones prevalecieran. El hallazgo de numerosas especies patógenas que habitan en el suelo, encontradas en diferentes sitios con la enfermedad, plantean la posibilidad de que diferentes organismos aprovechan las condiciones de estrés a las que está sometido un determinado rodal afectado con la enfermedad. Los tejidos de la albura afectados son rápidamente colonizados y podridos por hongos lignívoros que provocan pudriciones castañas.

Se impone la realización de estudios que permitan caracterizar en forma sistemática los sitios donde se desarrolla la enfermedad, en contraposición con aquellos adyacentes donde no ocurre, con el fin de recabar datos que permitan predecir el desarrollo de la enfermedad.

Consideraciones silviculturales

Desde el punto de vista silvicultural la influencia del "mal del ciprés" sobre los cambios de estructura y dinámica de los rodales y las consecuencias para el manejo se pueden resumir en los siguientes puntos:

- i. La enfermedad puede afectar a árboles de cualquier clase diamétrica.
- ii. Las intensidades del "mal del ciprés" observadas en bosques fuertemente atacados (considerando árboles con defoliación y muertos) son variables, pudiendo afectar a casi todos los individuos del rodal.
- iii. Aún árboles aparentemente sanos, juzgado por el estado de sus copas, pueden estar afectados, ya que varios años antes de la manifestación externa de la enfermedad, presentan disminución de su incremento. Esto imposibilita saber con facilidad que individuos

dentro de un rodal pueden estar afectados en una etapa inicial de la enfermedad.

iv. El avance de la enfermedad produce inestabilidad de los árboles por pudrición de las raíces y su vuelco por el viento, conduciendo tarde o temprano al desmoronamiento del rodal, cuando no hay recuperación por regeneración natural.

v. La denominada "corta de saneamiento" (eliminación de árboles muertos y con fuerte defoliación, para aprovechar su madera y con el fin de reducir la infección) que fue concebida en la práctica, no ha sido efectiva en el sentido de controlar el avance de la enfermedad, y por lo tanto no es útil para este objetivo.

vi. De esto surge que, mientras no exista algún nuevo conocimiento sobre la enfermedad y su control, no es posible realizar una silvicultura intensiva con objetivos productivos exigentes.

vii. La opción silvicultural para el aprovechamiento económico de los bosques enfermos y su conservación es la aplicación de "Cortas de Recuperación y Regeneración" que consisten en la corta periódica (cada 3-5 años) de cipreses muertos o con defoliación prácticamente completa, salvo de las plantas femeninas que deben conservarse hasta su muerte por ser proveedoras de semillas para la regeneración y al mismo tiempo mantener la cobertura de protección del sotobosque hasta que los renovales alcancen una altura de 30-50 cm.

viii. La reforestación con ciprés para la recuperación de bosques y tierras degradadas es técnicamente posible. La plantación bajo cobertura arbórea puede realizarse con un diseño regular. En superficies sin bosque, el diseño y la densidad de la plantación deben adaptarse a la existencia y distribución de una cobertura arbustiva.

ix. Debe seguir experimentándose la introducción de otras especies de la región en rodales fuertemente afectados por el "mal del ciprés", como coihue, roble pellín y raulí, para evaluar su compatibilidad con el

ciprés en la creación de bosques mixtos y con el fin de aumentar el valor de la producción forestal futura a través de la aplicación de una silvicultura intensiva. El enriquecimiento de rodales enfermos debe, al mismo tiempo, asegurar la conservación del ciprés a través de la regeneración natural.

La propuesta silvicultural realizada debe ser monitoreada en la práctica de manera de cuantificar la producción del sistema silvícola según el avance de la enfermedad y el crecimiento de los nuevos árboles a partir de la regeneración natural. Luego de realizadas las cortas de recuperación y establecida la regeneración (30-50 cm), una medida a evaluar sería la realización de una corta de limpieza parcial del sotobosque para la liberación de los renovales y para la reducción de combustible como medida de prevención de incendios forestales.

BIBLIOGRAFÍA

- BACCALA N. B., ROSSO H. P. y HAVRYLENKO M. 1998. *Austrocedrus chilensis* mortality in the Nahuel Huapi National Park (Argentina). For. Ecol. & Manag. 109: 261-269.
- BARROTAVEÑA C. y RAJCHENBERG M. 1996. Hongos Aphyllphorales (Basidiomycetes) que causan pudriciones en *Austrocedrus chilensis* en pie. Bol. Soc. Argent. Bot., 31: 201-216.
- CALI S.G. 1996. *Austrocedrus chilensis*: estudio de los anillos de crecimiento y su relación con la dinámica del "Mal del Ciprés" en el P.N. Nahuel Huapi, Argentina. Tesis de Licenciatura en Cs. Biológicas, Univ. Nac. del Comahue, Bariloche, 143 pp.
- CHAUCHARD L. M. y BARNABA J. C. 1986. Plan de Ordenación Cuartel de Loma del Medio- Río Azul. Comisión Mixta, convenio IFONA- Servicio Forestal Andino. El Bolsón, Río Negro.
- DONOSO C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. . Editorial Universitaria. Conaf. Santiago de Chile. 483 pp.
- FILIP G. M. y ROSSO P. H. Cypress mortality (mal del ciprés) in the Patagonian Andes: comparisons with similar forest diseases and declines in North America. Eur. J. For. Path. 29: 89-96.
- GOBBI M. y SCHLICHTER T. 1998. Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. Forest Ecology and Management 111: 137-146
- GOYA J. P., FERRANDO J. J., BOCOS D. A. y YAPURA P. F. 1995. Estructura y desarrollo de un rodal coetáneo de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata 71: 165-171.
- HANSEN E. M. 1999. Phytophthora in the Americas. En E. M. Hansen y W. Sutton (Eds.), *Phytophthora Diseases of Forest Trees*, pp. 23-27. Proceedings First International Meeting on Phytophthoras in Forest and Wildland Ecosystems, Grant Pass, OR, USA, Aug.3-Sep. 3, 1999.
- HAVRYLENKO M., ROSSO P.H. y FONTELA S. 1989. *Austrocedrus chilensis*: contribución al estudio de su mortalidad en Argentina. Bosque, 10: 29-36.
- HRANILOVIC S. 1988. Informe histórico sobre el 'Mal del Ciprés de la Cordillera' (*Austrocedrus chilensis*). Rev. Asoc. Forest. Argent. 42: 58-62.
- KITZBERGER T., VEBLEN T. y VILLALBA R. 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. Can. J. For. Res. 25: 1684-1696.
- KITZBERGER T. 1995. Fire regime variation along a Northern Patagonia Forest-Steppe gradient: stand and landscape response. Ph. D. thesis, University of Colorado, Boulder, Co., USA. p 203.
- LA MANNA L. A. y RAJCHENBERG M. 2001. La declinación de *Austrocedrus chilensis* y su relación con el drenaje. Resúmenes XX Reunión Argentina de Ecología, S.C. de Bariloche, Abril 2001, pág. 142.
- LOGUERCIO G. A. 1997. Erhaltung der Baumart "ciprés de la cordillera" AUSTROCEDRUS CHILENSIS (D. DON) FLORIN ET BOUTELJE durch nachhaltige Nutzung.

- Dissertation. Waldbau und Forsteinrichtungsinstitut. Forstwissenschaftliche Fakultät. Ludwig Maximilians-Universität München. 212 S.
- LOGUERCIO G. A., URRETAVIZCAYA M. F., REY M. y ANDENMATTEN E. 1998. El "Mal del ciprés" como condicionante de la silvicultura del ciprés de la cordillera *Austrocedrus chilensis* (D. DON) FLORIN ET BOUTELJE en el norte de la Patagonia argentina. Primer Congreso Latinoamericano IUFRO, Valdivia. Chile.
- MANION P.D. 1991. Tree disease concepts 2nd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ USA, 402 pp.
- MANION P.D. LACHANCE D. 1992. Forest Decline Concepts. APS Press, St. Paul, MN USA, 249 pp.
- RAJCHENBERG M., BARROETAVEÑA C., CWIELONG P.P., ROSSINI M., CABRAL D. y SIVORI A. 1997. Fungal species associated with the decline of *Austrocedrus chilensis* in Patagonia, Argentina: preliminary results. En Delatour C., Guillaumin J.J., Lung-Escarmant B., Marçais B. (Eds.): Proceedings 9th Int. Conf. on Root & Butt Rots of Forest Trees, INRA Ed., Paris, France: 235-244.
- RAJCHENBERG M. y CWIELONG P.P. 1993. El "Mal del Ciprés (*A. chilensis*)": su relación con las pudriciones radicales y el sitio. Actas 1° Congreso For. Argen. y Latinoamer., Paraná, Entre Ríos. 10 pp.
- ROSSO P.H., BACCALA N., HAVRYLENKO M. y FONTENLA S. 1994. Spatial pattern of *Austrocedrus chilensis* wilting and the scope of autocorrelation analysis in natural forests. For. Ecol. & Manag. 67: 273-279.
- 9: 2624-2640.
- VARSAVSKY E., BETTUCCI L., GARCIA RODRIGUEZ D. y GOMEZ C. 1975. Observaciones preliminares sobre la mortalidad del ciprés en los bosques Patagónicos. Bariloche, Fund. Bariloche Publ. Téc. 19, 11 pp.
- VEBLEN T.T., BURNS B.R., KITZBERGER T., LARA A. y VILLALBA R. 1995. The Ecology of the Conifers of Southern South America. In "Ecology of the Southern Conifers". Neal J. Enright y Robert S. Hill (Eds). Cp. 6. Melbourne University Press. Carlton.
- VEBLEN T. T., KITZBERGER T., BURNS B. R. y REBERTUS A. J. 1996. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. Ecología de los bosques nativos de Chile. Cap. 9. Editorial Universitaria, Santiago de Chile. Págs. 169-198.
- VEBLEN T. T. y LORENZ D. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of Northern Patagonia. Annales Association of American Geographers 78:93-111.
- VILLALBA R. 1995 Climatic influences on forest dynamics along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. Ph. D. thesis, University of Colorado, Boulder, Co., USA.
- VILLALBA R. y VEBLEN T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Argentina. Ecology 7



Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile

Thomas T. Veblen¹, Thomas Kitzberger² y Ricardo Villalba³

¹ University of Colorado, Boulder, CO, USA - ² Universidad del Comahue, Bariloche, Argentina

³ CRICYT, Mendoza, Argentina
e-mail: veblen@colorado.edu

Resumen

El presente capítulo describe los cambios de paradigma que se produjeron en el desarrollo de la teoría de dinámica de la vegetación y presenta brevemente estudios de casos provenientes de la región de los bosques templados de los Andes del Sur que ejemplifican los conceptos y aproximaciones contemporáneas al estudio de la dinámica de bosques. La teoría sucesional clásica enfatizaba la naturaleza predecible y ordenada de la sucesión con estados finales climáticos de la vegetación de máxima estabilidad y en equilibrio con el clima regional. Con ella se buscaban causas universales de sucesión que pudieran ser aplicadas de igual forma en todos los ecosistemas. En contraposición a estos modelos determinísticos de desarrollo y equilibrio, las explicaciones contemporáneas y reduccionistas de la dinámica de la vegetación, asignan un rol importante a los procesos estocásticos o quasi-estocásticos de disturbio y dispersión, los gradientes de recursos, las fluctuaciones ambientales, las interacciones biológicas y las características de historia de vida de las especies. Varias hipótesis mutuamente no excluyentes pueden explicar las similitudes entre patrones sucesionales en forma consistente con condiciones y eventos específicos del sitio ("condiciones iniciales").

Las aproximaciones actuales al estudio de la dinámica de la vegetación interpretan la heterogeneidad de los mosaicos de comunidades en función tanto de la discontinuidad espacial del ambiente abiótico subyacente como de la heterogeneidad espacial ("patchiness") asociado a disturbios naturales o antropogénicos. Dentro de esta nueva perspectiva de cambio de la vegetación por dinámica de parches, ha surgido el concepto de régimen de disturbio como un paradigma integrador de estudios de dinámica de la vegetación tanto a escalas de rodal como de paisaje. Más

recientemente, grandes esfuerzos fueron dirigidos a comprender la influencia de la variación climática sobre los regímenes de disturbio y sus consecuencias sobre la dinámica de bosques. La dinámica de los bosques de los Andes del Sur ilustran la utilidad de la perspectiva de dinámica de parches y sirven como base empírica para mostrar la transición de paradigmas de equilibrio a no-equilibrio ocurrida durante los años 70s. Se presentan en forma resumida las investigaciones recientes y en curso sobre dinámica de bosques de la región de los Andes del Sur, con el propósito de examinar los siguientes problemas conceptuales y metodológicos: 1) desarrollo de modelos apropiados de dinámica de bosques; 2) aplicación del concepto de régimen de disturbio; 3) integración de estudios de dinámica de bosques con estudios de interacción entre disturbios a varias escalas espaciales; y 4) evaluación de la influencia de las variaciones climáticas sobre la dinámica de bosques.

Introducción

La dinámica de bosques se centra en el estudio de los cambios sucesionales y de dinámica de regeneración que ocurren en bosques. En el primer caso, se trata de cambios direccionales en la composición de especies del bosque mientras que en el segundo se consideran los cambios estructurales y demográficos que mantienen la misma o similar composición de especies ([Oliver y Larson 1990](#), [Veblen 1992](#)). Los estudios de la dinámica de bosques se centran en los procesos demográficos que determinan las características del bosque tales como sus estructuras de edades, de tamaños y su composición específica. El presente capítulo realiza una breve revisión de los cambios de paradigmas tradicionales a paradigmas contemporáneos que tuvieron lugar durante el

desarrollo de las teorías de dinámica de la vegetación. A su vez se presentan estudios llevados a cabo en los bosques templados de la región de los Andes del Sur para ejemplificar conceptos y aproximaciones al estudio de la dinámica de bosques. Dada la importancia de los disturbios en esta región, como caídas masivas por viento, avalanchas de nieve, deslizamientos de terreno y fuego (Veblen, 1985a; Veblen y Ashton, 1978; Veblen *et al.*, 1981; Heusser, 1987; Markgraf y Anderson, 1994; Kitzberger *et al.*, 1995; 1997; Rebertus *et al.*, 1997), se enfatiza en forma particular el papel que cumplen dichos eventos en la dinámica de bosques.

Cabe aclarar que el propósito de este capítulo no es el de revisar en forma exhaustiva el conocimiento actual de la dinámica de los bosques templados de Sudamérica, lo cual se presenta en otros capítulos de este libro y otras revisiones recientes (Donoso, 1993, Veblen *et al.*, 1995, 1996a, Armesto *et al.*, 1996, Donoso y Lara, 1999). El énfasis de este capítulo es el avance del conocimiento empírico conjunto con el progreso teórico en el campo de los estudios de la dinámica de bosques. Por ello, en la sección titulada “Algunos Aspectos de La Investigación Actual en la Región de los Andes del Sur” no se incluyen descripciones detalladas de los varios tipos forestales. Para descripciones y mapas de las distribuciones de estos tipos forestales y tratamientos comprensivos de su ecología deben verse los otros capítulos de este libro y también los trabajos publicados sobre los bosques chilenos (Armesto *et al.*, 1996, Donoso y Lara, 1999). El objetivo de este capítulo es presentar algunos aspectos de investigaciones realizadas recientemente sobre la dinámica de estos bosques, colocándolos dentro del contexto de los problemas conceptuales y metodológicos comunes al estudio de la dinámica de bosques en general. Se cubrirán los siguientes

aspectos: 1) desarrollo de modelos conceptuales apropiados en dinámica de bosques; 2) la aplicación del concepto de régimen de disturbio; 3) la integración del estudio de dinámica de bosques e interacciones entre disturbios a diversas escalas espaciales y 4) la ponderación de la influencia de las variaciones climáticas sobre la dinámica de bosques. Común a estos cuatro temas se encuentra la importancia de las escalas espacial y temporal (Fig. 1). Si bien se ha puesto énfasis en la región del norte de Patagonia en Argentina, los problemas son considerados también a latitudes mas altas (Tierra del Fuego) así como en el sur de Chile.

Uno de los temas de este capítulo es el valor heurístico de estudios que comparan la dinámica de bosques a lo largo de gradientes latitudinales y de precipitación (por ejemplo comparaciones Trans-Andinas) en determinadas áreas biogeográficas, en forma análoga a los beneficios obtenidos de las comparaciones Trans-Pacíficas con otras regiones que conformaban el continente de Gondwana (por ejemplo Enright y Hill, 1995, Veblen *et al.*, 1996c). En la sección final del capítulo, se delinean algunas necesidades de futura investigación sobre la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile.



Fig. 1. Diagrama jerárquico de las escalas temporales y espaciales empleadas en la discusión de la dinámica de bosques. Los límites entre las escalas no son siempre rígidos o fijos

Cambio de paradigma en el estudio de la dinámica de bosques

El Cambio hacia un Paradigma de No-Equilibrio

El concepto tradicional de clímax, tal como lo formulaba [F. E. Clements](#) (1916), enfatizaba la dominancia continua en un dado sitio por el mismo ensamble de especies como resultado de la capacidad de especies climáticas de establecerse y crecer bajo la influencia de adultos de la misma especie. Bajo la teoría sucesional clementsiana, un estado climático que se auto-perpetúa es la culminación de cambios progresivos en la composición de especies, determinados por el arribo secuencial de propágulas al sitio y por cambios ambientales inducidos por especies pioneras (es decir cambios autogénicos) que favorecen el establecimiento y reproducción de especies características de etapas más tardías. [Clements](#) (1916) sostenía que luego de un disturbio se desencadena una sucesión altamente predecible de diferentes estados de la vegetación hasta alcanzar un estado de máxima integración entre especies, cuya composición se auto-perpetúa.

[Clements](#) (1916) equiparó a la sucesión con el desarrollo de un super-organismo. Argumentaba que comunidades que partían de distintos estados iniciales por causas históricas o ambientales, convergerían a través del proceso de sucesión hacia la vegetación climática cuyas características eran dictadas principalmente por el clima regional. El clímax por ende era considerado como condición de gran estabilidad en la cual la vegetación había alcanzado un equilibrio con el clima reinante. La teoría sucesional clásica adhería al paradigma de equilibrio al asumir que toda comunidad progresaría invariablemente a una composición estable y en equilibrio con el clima regional. Era además determinística al postular que el desarrollo del

clímax era tan ordenado y predecible como el desarrollo vital de un organismo. Un énfasis en la estabilidad de la vegetación también era típico de los estudios fitosociológicos europeos durante la primera mitad del siglo XX ([Braun-Blanquet, 1932](#)). La tendencia de considerar la vegetación como un fenómeno estático es evidente en los estudios fitosociológicos llevado a cabo a mediados del siglo XX en el sur de Chile ([Oberdorfer, 1960](#), [Schmithusen, 1960](#)).

Las ideas sucesionales clásicas dominaron el campo de la ecología vegetal durante la primera mitad del siglo XX a pesar de tempranas y agudas críticas. Por ejemplo, [Gleason](#) (1917, 1926, 1927) rechazó la aseveración de que las comunidades vegetales eran entidades orgánicas altamente integradas y enfatizó el comportamiento único e individualista de las especies así como el papel de los eventos aleatorios (estocásticos). Si bien Gleason fue inicialmente ignorado por la mayoría de los ecólogos, su fuerte desafío a los supuestos fundamentales de la teoría sucesional clementsiana son hoy en día ampliamente aceptados ([Glenn-Lewin et al., 1992](#)). [Tansley](#) (1935) criticó duramente el supuesto de la teoría clásica de la convergencia de la vegetación de todo sitio de una región hacia una única comunidad climática. El argumenta que factores locales como tipo de sustrato y posición topográfica, conducirían la sucesión a distintos tipos de clímax. Por ello, si bien el concepto de policlímax de Tansley era aún de equilibrio en su supuesto de un desarrollo progresivo a determinados clímax, su visión era menos determinista al atribuir importancia a otros factores no climáticos.

Otras críticas que surgieron en pleno auge de la teoría sucesional de Clements, pero que ya presagiaban visiones contemporáneas de la dinámica de la vegetación, ponían su énfasis en la importancia de disturbios periódicos que a menudo

impedían el desarrollo de vegetación de tipo climática (Jones, 1945, Whittaker, 1953, Raup, 1957). Estos apuntaban al supuesto de estabilidad de largo plazo del ambiente físico, argumentando que ésta no se correspondía con datos empíricos que demostraban una alta inestabilidad en la mayoría de los sitios. Estudios recientes llevados a cabo en una gran variedad de hábitats, demuestran la importancia de componentes espaciales y temporales de disturbios naturales repetidos, los cuales impedirían alcanzar los estados climáticos predichos por la teoría clásica (White, 1979, Sousa, 1984).

Estudios realizados a partir de los años 70s han confirmado muchas de estas críticas tempranas de la teoría clásica de sucesión, incluyendo la importancia de los factores estocásticos en la dinámica de la vegetación tal como lo proponía Gleason (Horn, 1975, Johnstone, 1986, Glenn-Lewin *et al.*, 1992). A pesar de toda la crítica, la identificación de los procesos básicos que operan en la sucesión desarrollada por Clements constituye un importante aporte a la teoría contemporánea, aunque los ecólogos modernos no coincidan con su interpretación original de la importancia relativa atribuida a los diferentes procesos (Pickett *et al.*, 1987). En contraposición a los modelos tradicionales determinísticos y de equilibrio, las explicaciones contemporáneas reduccionistas de la dinámica de la vegetación asignan un importante papel a los procesos estocásticos o quasi-estocásticos de disturbio y de dispersión, los gradientes de recursos, las fluctuaciones ambientales, las interacciones biológicas y las características de historia de vida de las especies (Drury y Nisbet, 1971, 1973, Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Si bien actualmente en ecología se trata de explicar semejanzas en los patrones sucesionales, también se enfatiza sobre la importancia de la sucesión temporal de condiciones y eventos en el sitio (es decir las “condiciones iniciales”, por ej. la

disponibilidad de propágulos). Además no se considera más a la sucesión como un proceso impulsado exclusivamente por el proceso de “reacción”, es decir la modificación ambiental autogénica (por parte de especies vegetales pioneras) (Drury y Nisbet, 1973, Connell y Slatyer, 1977, Peet y Christensen, 1980, McCook, 1994). La teoría clásica ha sido reemplazada por un cúmulo de hipótesis mutuamente no-excluyentes que son aplicables a cualquier secuencia sucesional. Estas hipótesis tienen como denominador común la perspectiva reduccionista que enfatiza la historia de vida e interacciones competitivas de la especie, más que las propiedades emergentes de las comunidades (Peet y Christensen, 1980) y tienen como objetivo encontrar características generales de toda sucesión que forme una base con poder predictivo del cambio en la vegetación (Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Una importante aproximación enfatiza las estrategias y compromisos de asignación de recursos y la observación de que estrategias o características de historias de vida particulares, que aseguran el éxito de las especies en determinadas posiciones de los gradientes ambientales, pueden tener su correlato con gradientes temporales de cambio sucesional (Egler, 1954, Drury y Nisbet, 1973). De acuerdo a esta perspectiva, los patrones sucesionales de reemplazo de especies pueden ser explicados a través de correlaciones entre características de historia de vida (por ej. forma de crecimiento, tasa de crecimiento y tolerancia a la sombra) que reflejan limitaciones estructurales sobre la asignación de recursos metabólicos. Por ejemplo especies intolerantes a la sombra tienden a ser de crecimiento rápido y alta capacidad de dispersión mientras que especies tolerantes a niveles lumínicos menores tienden invariablemente a crecer más lentamente y alcanzar tamaños y edades mayores. Entre este tipo de aproximaciones

encontramos la visión de sucesión como el reemplazo de estrategias r por estrategias K ([MacArthur y Wilson, 1967](#)), el esquema bidimensional de [Grime](#) (1979) de estrategias adaptativas a stress y disturbio, la hipótesis de [Tilman](#) (1982, 1990) de la relaciones entre los niveles recursos ("resource ratio hypothesis"), que

de nuevas especies. Si bien estudios subsiguientes demuestran que los mecanismos de sucesión no son tan simples como originalmente los formulaba el modelo de Connell y Slatyer ([Walker y Chapin, 1987](#), [Connell et al., 1987](#)), sus ideas constituyeron el marco conceptual y metodológico dentro del cual se desarrolló la investigación contemporánea en

Causas generales	Procesos contribuyentes o condicionales	Factores modificadores
1. Disponibilidad del sitio	Disturbio de escala gruesa	Tamaño, severidad, frecuencia, distribución
2. Disponibilidad de especies	Dispersión	Patrón del paisaje, agentes de dispersión
	Banco de semillas o renuevos	Tiempo desde el disturbio, historia de uso de la tierra
	Disponibilidad de recursos	Condiciones edáficas, topografía, microclima, historia de uso de la tierra
3. Comportamiento diferencial de las especies	Ecofisiología	Necesidades para germinación, tasas de crecimiento
	Ciclo de vida	Alocación de fotosintatos, comportamiento reproductivo
	Estrés ambiental	Variación climática, historia del sitio
	Competencia	Presencia de competidores, herbivoría, disturbio de escala fina
	Alelopatía	Química del suelo, estructura del suelo, micro-organismos
	Herbivoría, predación y enfermedades	Ciclos de predadores, vigor de plantas, variación climática, heterogeneidad local, defensas contra herbivoría

Tabla 1. Resumen jerárquico de las causas, procesos, y factores modificadores de la dinámica de la vegetación (abreviado y modificado de Pickett *et al.* 1987)

considera entre otras, la asignación de recursos a tejidos aéreos vs. subterráneos, y el esquema de [Noble y Slatyer](#) (1980) basado en atributos vitales en relación a los patrones de disturbio.

[Connell y Slatyer](#) (1977) expanden ideas anteriores de Egler (1954) y [Drury y Nisbet](#) (1973) y las combinan con un enfoque de interacciones entre especies para desarrollar su influyente modelo de tres trayectorias ("pathways") mecanísticas de la sucesión: facilitación, tolerancia e inhibición. En esencia presentan tres posibilidades alternativas de influencia de especies tempranas sobre tardías: las especies colonizadoras podrían inhibir, no ejercer efecto, o facilitar el establecimiento y/o crecimiento

de nuevas especies. Si bien estudios subsiguientes demuestran que los mecanismos de sucesión no son tan simples como originalmente los formulaba el modelo de Connell y Slatyer ([Walker y Chapin, 1987](#), [Connell et al., 1987](#)), sus ideas constituyeron el marco conceptual y metodológico dentro del cual se desarrolló la investigación contemporánea en

sucesión, es decir, la puesta a prueba de hipótesis puntuales acerca de las interacciones entre especies. Hoy en día es ampliamente aceptado el hecho de que cambios interpretados como facilitación, inhibición o tolerancia son, en realidad, el resultado de un conjunto de diversos mecanismos, que en combinación producen el patrón de cambio sucesional observado (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992, Peet, 1992, McCook, 1994, [Fastie](#), 1995). En la actualidad se reconoce que hay una multitud de factores interactuantes durante la sucesión incluyendo, entre otros, variación en disponibilidad de semillas y de sitios abiertos, diferencias de ciclos vitales ("life

history”), competencia, herbivoría, y cambios en el ambiente físico. [Pickett et al.](#) (1987) han resumido en una forma jerárquica los procesos que contribuyen a la disponibilidad de sitios y especies y rendimiento de especies (Tabla 1).

El énfasis que la teoría clásica pone en períodos largos libres de disturbio no se condice con datos empíricos de historia y dinámica de la vegetación de muchos sitios ([Drury y Nisbet, 1971](#), [Pickett y White, 1985](#)). Debido a la fluctuación climática y la frecuencia de disturbios, son pocos los paisajes en los que el cambio sucesional avanza hacia estadios finales estables. Debido a ello, la visión contemporánea de la dinámica de la vegetación es en esencia "cinética" en el sentido de que no se asume la estabilidad de largo plazo del sitio ni la existencia de estados finales de la sucesión ([Drury y Nisbet, 1971](#)). Por el contrario se enfatiza en la importancia de disturbios repetidos y frecuentes y se acepta como norma el cambio continuo de la vegetación a diversas escalas temporales como la norma ([Pickett y White, 1985](#)). Esta visión "cinética" de la vegetación es la que ha guiado gran parte del desarrollo del conocimiento de la dinámica de los bosques de la región de los Andes del Sur ([Veblen et al., 1981](#), [Donoso, 1993](#), [Veblen et al., 1996b](#)).

La Perspectiva de Dinámica de Parches

La discontinuidad espacial de la distribución de especies vegetales da lugar frecuentemente a mosaicos de parches que difieren en estructura y/o composición ([Wiens, 1976](#), [Whittaker y Levin, 1977](#), [Pickett y Thompson, 1978](#), [Sousa, 1984](#), [Veblen, 1992](#)). Parte de estas discontinuidades reflejan la heterogeneidad del ambiente abiótico. Sin embargo, en muchos casos en los que a pesar de que el ambiente físico es

relativamente uniforme, marcadas diferencias en las oportunidades de establecimiento y crecimiento dan lugar a parches relativamente discretos que consisten de individuos de similar edad. La formación de estos mosaicos pueden ser el resultado de la influencia de disturbios sobre la disponibilidad de recursos y la intensidad de la interacciones biológicas. Esta visión ha sido denominada perspectiva de *dinámica de parches* ([Pickett y Thompson, 1978](#)).

En comunidades de hábitats méxicos donde la densidad de individuos es lo suficientemente elevada como para tornar en limitante los recursos relacionados al espacio, un grupo de individuos es usualmente capaz de dominar el sitio durante períodos considerables (cientos de años en el caso de árboles). Mientras estos dominan el sitio, las condiciones de sitio cambian lentamente y eventualmente, algunos de estos individuos muere haciendo accesibles a otros individuos los recursos directamente relacionados con su espacio ocupado (por ej. luz, nutrientes, agua). En consecuencia, durante un período de tiempo relativamente corto conocido como *fase de claros*, ocurren cambios relativamente rápidos a medida que nuevos individuos logran dominar el sitio ([Watt, 1923, 1947](#), [Bray, 1956](#)). La fase de claros es característica tanto de comunidades cercanas a un estado estacionario de composición florística, como de comunidades sucesionales donde el/los nuevos individuos que se establecen no pertenecen a la especie inicialmente dominante. Un similar esquema dinámico fue desarrollado para bosques tropicales africanos por el ecólogo francés [Aubréville](#) (1938). Existen numerosos ejemplos de comunidades donde se dan reemplazos por fase de claros ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#)), sin embargo donde mejor se ha estudiado y comprendido el fenómeno es en el bosque méxico. Tal como lo describía hace ya tiempo atrás [A.S.](#)

[Watt](#) (1947), las caídas individuales de árboles controlan a veces la dinámica de regeneración de bosques templados méxicos, creando mosaicos en fases de claro, fases de desarrollo y fases maduras. El desarrollo secuencial de estas fases estructuralmente distintas constituyen el ciclo de crecimiento del bosque ([Watt, 1947](#), [Whitmore, 1982](#)). Así un bosque en equilibrio composicional observado en sitios particulares puede estar cambiando continuamente la composición del dosel, pero observado a escalas de rodal completo, el patrón de reemplazo por fase de claros mantiene la abundancia relativa de las especies dominantes relativamente constante. En este contexto, se ha definido el *disturbio* como "la muerte, desplazamiento o daño puntual y discreto de uno o mas individuos (o colonias) que directa o indirectamente crean oportunidades de establecimiento para nuevos individuos (o colonias)" ([Souza, 1984](#)). Tanto los eventos bióticos (por ej. la herbivoría o los ataques por patógenos) como los eventos abióticos (por ej. volteos individuales por viento), son disturbios frecuentes aún en bosques que aparentan estar cercanos al equilibrio composicional ([Bormann y Likens, 1979](#), [Whitmore, 1982](#)). De acuerdo a las nuevas concepciones de coexistencia de especies mediadas por no-equilibrio, gran parte de las especies y en particular las especies competitivamente inferiores, alcanzan la madurez cuando el control competitivo del sitio por especies dominantes se quiebra por efectos del disturbio ([Pickett, 1980](#)). Por ello, aún en hábitats donde las condiciones del ambiente físico se mantienen uniformes, la acción de disturbios periódicos crea heterogeneidad espacial y temporal en los niveles de recursos permitiendo la coexistencia.

Si bien muchas comunidades de bosque poseen dinámicas dominadas por caídas individuales de árboles, otras son más afectadas por disturbios de

gran escala cuyo resultado es el reemplazo completo del rodal (o cohorte) ([Oliver y Larson, 1990](#)). [Oliver](#) (1981) propone un modelo simple de desarrollo aplicable a bosques donde la dinámica está dominada por disturbios de gran escala que destruyen el rodal e inician nuevas cohortes. Se propone una serie de estadios de desarrollo que pueden reconocerse luego de un disturbio devastador del rodal a saber: 1) iniciación del rodal (dominado por el establecimiento de una cohorte); 2) exclusión de fustes (dominado por el autoraleo luego del cierre del dosel); 3) reiniciación del sotobosque (permitido por aperturas en el dosel); y 4) madurez (regeneración bajo claros producidos por caídas dando lugar a estructuras disetáneas y rodales estructuralmente heterogéneos). El modelo de [Oliver](#) (1981) describe apropiadamente la dinámica de muchos bosques de los Andes del Sur dominados por especies intolerantes a la sombra en una región donde disturbios de grano grueso son relativamente comunes ([Veblen et al., 1995](#), [Veblen et al., 1996a](#)).

Relacionados con la dinámica de parches encontramos los conceptos de "nicho de regeneración" y "modo de regeneración." El *nicho de regeneración* de una especie es "la expresión de los requerimientos para una elevada probabilidad de éxito en el reemplazo de un individuo maduro por un nuevo individuo de la siguiente generación..." ([Grubb, 1977](#)). El concepto del nicho de regeneración se aplica al estado juvenil de las especies arbóreas en contraste con el concepto tradicional del nicho que se enfoca más en el organismo adulto ([Kimmins, 1997](#)). Relacionado con el concepto tradicional del nicho es *el principio de exclusión competitiva* de [Gause](#) (1934) que declara que dos especies que compiten por los mismos recursos no pueden coexistir permanentemente. Dado la semejanza de necesidades de recursos de muchas especies

arbóreas, a veces es difícil detectar diferencias entre los nichos de los árboles adultos y entender como pueden coexistir unos con otros en el mismo rodal. En contraste, según el concepto del nicho de regeneración, diferencias importantes de nicho entre especies coexistentes podrían manifestarse únicamente durante etapas tempranas de sus historias de vida. Los requerimientos en procesos como la iniciación de la reproducción vegetativa, dispersión de propágulos, germinación y establecimiento de plántulas y crecimiento de juveniles pueden ser distintos en especies que aparentemente poseen requerimientos similares como individuos adultos. Si bien una comprensión acabada del nicho de regeneración requiere de estudios de largo plazo acerca de la biología reproductiva y especialmente la demografía de juveniles, la observación de corto plazo de micrositios donde existe mayor supervivencia de plántulas constituye una primera aproximación al nicho de regeneración. En algunos bosques subantárticos dominados por dos especies de *Nothofagus*, leves diferencias en el nicho de regeneración como la habilidad diferencial de establecerse sobre troncos caídos (por ej. *N. dombeyi* o *N. betuloides*), la capacidad de reproducción vegetativa (*N. antarctica*), o la habilidad de persistir como plántula en el sotobosque (por ej. regeneración de avance de *N. pumilio*) pueden explicar la coexistencia de dos especies en el mismo rodal (Veblen, 1979, Veblen et al., 1981).

Un primer paso para caracterizar el nicho de regeneración es describir su modo general de regeneración. El *modo de regeneración* de una especie está dado por su comportamiento de regeneración en relación al disturbio (Veblen, 1992). Se refiere a las escalas espacial y temporal a las que ocurre la regeneración luego de un disturbio, lo que usualmente puede ser inferido a partir del

análisis de las estructuras de edades y los patrones de disposición espacial de las poblaciones de árboles. El *continuum* de modos de regeneración que se dan en bosques méxicos, puede ser dividido arbitrariamente en tres tipos: catastrófico, de fase de claros, y continuo. El *modo catastrófico* es el establecimiento de la mayoría de las poblaciones locales durante un período relativamente corto de tiempo, luego de una liberación repentina de recursos comúnmente asociada a disturbios devastadores del rodal: (por ej. fuego, volteos por viento, inundación, etc.). Sus poblaciones son inicialmente coetáneas (de edades similares), aunque el rango edades de la cohorte es altamente variable y dependiente de condiciones de sitio y de disponibilidad de propágulos. El *modo de regeneración de fase de claros* se refiere al mecanismo por el cual ciertos árboles son capaces de llegar al dosel en condiciones de claros chicos a medianos resultado de la muerte de un árbol o un pequeño grupo de árboles (Watt, 1947, Bray, 1956). Mientras el modo catastrófico se relaciona principalmente a disturbios exógenos, éste modo surge como respuesta a un proceso endógeno que inevitablemente ocurre tanto en rodales sucesionales como en rodales cercanos al equilibrio compositivo. En muchos bosques maduros, la regeneración en claros de aprox. 25 a 1000 m² genera un mosaico de pequeños parches coetáneos. El *modo de regeneración continuo* se da en especies que son capaces de adquirir madurez y eventualmente llegar al dosel en ausencia de disturbios. A diferencia de los otros dos modos, la disponibilidad de recursos requerida para su regeneración es más baja y uniforme en tiempo y espacio.

Disturbio y Régimen de Disturbio

Los patrones de la vegetación a escalas de paisaje son el resultado de dos patrones superpuestos: el de la distribución de especies determinado por gradientes ambientales y el impuesto por disturbios. Durante décadas los ecólogos se abocaron al estudio de los patrones de vegetación en relación a gradientes ambientales ([Whittaker, 1956, 1967](#)). A su vez ha habido también importantes avances en describir las respuestas de determinadas comunidades frente a determinados tipos de disturbio. Sin embargo, han sido menos frecuentes los esfuerzos en comprender cómo un cúmulo de disturbios interactúan con los gradientes físicos, determinando el patrón de la vegetación a escalas de paisaje ([Harmon et al., 1983](#), [Veblen et al., 1994](#)). Algunas investigaciones en curso en el norte de Patagonia se están desarrollando en este marco conceptual ([Veblen et al., 1992a](#), [Kitzberger y Veblen, 1999](#)).

Tradicionalmente, el disturbio ha sido concebido como el mecanismo que vuelve atrás la inexorable marcha sucesional hacia el equilibrio ([Drury y Nisbet, 1971](#), [White y Pickett, 1985](#)). Por ende, hasta hace poco tiempo, el disturbio *per se* no había sido incorporado en forma adecuada dentro de la teoría dinámica de comunidades ([Pickett y White, 1985](#)). Sin embargo, gradualmente el reconocimiento de la importancia de la acción de disturbios recurrentes en la estructuración de comunidades vegetales y paisajes ha dado lugar a una intensificación en la investigación de la influencia de disturbios sobre la dinámica de la vegetación ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#), [Pickett y White, 1985](#), [Turner, 1987](#), [White and Jentsch 2001](#)).

La comprensión de las características espaciales y temporales de los disturbios y de cómo las poblaciones de plantas responden a los mismos, son objetivos primordiales propios de la teoría emergente de dinámica de la vegetación ([Pickett y](#)

[McDonnell, 1989](#)). El marco para analizar las características y consecuencias de los disturbios lo da el concepto de *régimen de disturbio* definido como el conjunto de características espaciales y temporales del disturbio en un paisaje dado (Paine y Levin, 1981, [Pickett y White, 1985](#)). Los descriptores más importantes del régimen de disturbio son: (1) la distribución espacial de la ocurrencia de los eventos, en particular a lo largo de gradientes ambientales; (2) la frecuencia de ocurrencia; (3) el tamaño del área disturbada; (4) el intervalo de retorno entre eventos (es decir la inversa de la frecuencia); (5) la predecibilidad de la recurrencia de eventos; (6) el período de rotación (el tiempo requerido para disturbar un área equivalente al tamaño del área analizada); (7) la magnitud del disturbio medida ya sea directamente como intensidad del agente de disturbio o indirectamente a través del impacto sobre la vegetación (es decir, la severidad), y (8) las interacciones entre los diferentes tipos de disturbios (sinergismo). Estos descriptores se basan fundamentalmente en la datación precisa de eventos pasados de disturbio y en la determinación del área y severidad de su impacto, lo cual para muchos tipos de disturbio como fuego y ataques de insectos es realizable gracias a técnicas dendroecológicas, tal como se ilustran en numerosos estudios del norte de la Patagonia ([Kitzberger et al. 2000b](#)).

La interacción entre disturbios es un aspecto particularmente importante del régimen de disturbio, aunque su detección y cuantificación es a menudo difícil. La interacción entre disturbios como el fuego, ataques de insectos o patógenos y volteos por viento es en ocasiones conocida ([Schmid y Frye, 1977](#), [Knight, 1987](#)) pero raramente cuantificada ([Malanson and Butler, 1984](#), [Veblen et al., 1994](#)). Por ejemplo, en muchos ecosistemas de bosque, la susceptibilidad

de rodales de sufrir volteos por viento varía de acuerdo al tiempo transcurrido desde el último fuego devastador del rodal ([Everham y Brokaw, 1996](#)). De manera similar, la susceptibilidad de algunos bosques a desarrollar ataques masivos de insectos depende de características estructurales del rodal, determinadas en muchos casos por la historia previa de fuego ([Veblen et al., 1994](#)). La interacción actúa también en el sentido contrario ya que la mortalidad inducida por el ataque de insectos influye profundamente sobre sus probabilidades de ignición futura ([Stocks, 1987](#)). El ataque de patógenos de raíces debilita a los árboles y los predisponen al volteo por el viento ([Alexander, 1964](#)). Ciertas especies de pinos dañados por fuego se tornan más susceptibles al ataque de escarabajos ([Amman y Ryan, 1991](#)). Eventos de infección por plantas parásitas y hemi-parásitas pueden aumentar la carga de combustible, influenciar la resistencia de árboles al ataque de insectos ([Lotan et al., 1985](#), [Knight, 1987](#)), y modificar la frecuencia de caídas individuales ([Everham y Brokaw, 1996](#)). La acción del fuego seguida por ramoneo intenso por ganado y ciervo puede tener consecuencias sobre la vegetación totalmente diferentes a la que tendría el fuego actuando como único agente de disturbio ([Veblen et al., 1989, 1992b](#), [Raffaele y Veblen, 1998](#), en prensa). A pesar de la actual popularidad del concepto de régimen de disturbio, solamente en unos pocos paisajes se cuenta con datos que lo cuantifiquen. Típicamente un solo disturbio, del numeroso conjunto de disturbios que pueden estar afectando un paisaje, es cuantificado.

Integración de estudios de dinámica de bosques y régimen de disturbio a diversas escalas espaciales

Si bien el conocimiento de la respuesta individual de las especies vegetales a los ambientes biótico y abiótico son fundamentales para una

comprensión mecanística de la dinámica de bosques, tanto los patrones como las causas de dicha dinámica requieren una consideración de factores que operan a escalas espaciales más amplias y a estructuras de niveles superiores ([Allen y Starr, 1982](#), [Pickett y McDonnell, 1989](#)). Un problema común en el estudio de la dinámica de bosques es la extensión espacial de un patrón o procesos observado a la escala de un rodal individual. Aunque la extrapolación de escalas de rodal a escalas de paisaje ("scaling up") aparenta ser conceptualmente sencillo, la evaluación de hipótesis requiere usualmente de enormes esfuerzos de muestreo de campo en combinación con el uso de sensores remotos. Análogamente, si bien el concepto de mecanismos actuando en forma jerárquica en dinámica de bosques ([Pickett y McDonnell, 1989](#)) puede resultar intuitivo, conducir e integrar investigaciones que sostengan dicho marco conceptual requiere de un esfuerzo sostenido durante muchos años. El otro desafío que se plantea es el de la integración de estudios de regímenes de disturbio y particularmente de interacciones entre disturbios a varias escalas.

El problema de los regímenes de disturbio y sus consecuencias sobre los patrones de vegetación a varias escalas, de individuos, pasando por rodales hasta paisajes, ha sido por años el foco de investigación en ecología ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#), [Pickett y White, 1985](#), [Glenn-Lewin et al., 1992](#), [White y Harrod, 1997](#)) aunque son relativamente escasos los trabajos que integran las interacciones entre disturbios. La secuencia de ocurrencia de los distintos tipos de disturbio en un mismo sitio y la coordinación con distintas fases de fluctuación climática pueden tener profundo impacto sobre el paisaje; sin embargo es muy escasa la investigación que se ocupa de estos problemas ([Sousa, 1984](#)). Entre las preguntas que

permanecen sin contestar encontramos por ejemplo: Cómo afectan los disturbios previos de un paisaje a los regímenes subsiguientes, sus patrones de daño y recuperación de los ecosistemas y como varía este potencial de la historia en distintos paisajes?

El patrón de impacto del disturbio puede depender del legado histórico de disturbios previos. Los impactos de un determinado disturbio dependerán de su localización en el paisaje y de qué disturbios (e impactos) le precedieron. Por ejemplo, la carga de combustibles remanente luego de un evento de fuego puede ser determinante del patrón de fuegos futuros (Minnich y Chou, 1997). De manera similar, la estructura del rodal determinada por la historia de fuego y el estado sanitario del rodal en relación a hongos y patógenos, puede ejercer un fuerte control sobre la respuesta del paisaje frente a temporales de viento (Everham y Brokaw, 1996). La posibilidad de que procesos ecológicos como disturbio y sucesión estén influenciados y restringidos por la impronta de la historia, es un problema que sólo recientemente se ha comenzado a investigar a través de análisis espaciales y experimentación (por ej. Fastie, 1995, Berlow, 1997), aunque hasta la fecha ha sido muy limitada la atención puesta sobre esta posibilidad en el contexto de disturbios naturales actuando sobre paisajes completos (por ej. Malanson y Butler, 1984, Veblen *et al.*, 1994, Minnich y Chou, 1997).

Dentro de un paisaje de topografía cambiante, resulta típico encontrar que los disturbios se distribuyan en forma no-uniforme y para muchos tipos de disturbio se espera que una variación en la frecuencia y severidad acompañe gradientes tanto topográficos como climáticos (Harmon *et al.*, 1983, Swanson *et al.*, 1988). La frecuencia de fuego, por ejemplo, varía con la altitud y topografía (Romme y Knight, 1981, Turner y Romme, 1994, Turner *et al.*, 1994, Camp *et al.*, 1997, Kitzberger *et al.*, 1997). La exposición a vientos controlada por topografía ha

demostrado en ciertos casos ser un buen predictor de daño por tormentas de viento (Foster y Boose, 1992, Boose *et al.*, 1994). Las explosiones demográficas de insectos plaga de bosques, ocurren a veces en relación a ciertas posiciones topográficas (Schmid y Beckwith, 1975) y la mortalidad a causa de ciertas plagas de insectos puede verse acrecentada por paisajes más uniformes (Bergeron *et al.*, 1995). La heterogeneidad de paisajes en forma de bordes de parches de distinta estructura, puede incrementar las tasas de caída por viento (Franklin y Forman, 1987), por lo que ciertas modalidades de tala de bosques puede incrementar la ocurrencia de volteos masivos por viento y alterar patrones de ataques de insectos (Alexander, 1964, Perry, 1988, Roland, 1993). De esta breve reseña resulta claro que es necesario comprender mejor la influencia de los patrones del paisaje y el control topográfico sobre los distintos agentes de disturbio y sus interacciones.

Influencia climática sobre la dinámica de bosques

Uno de los desafíos más grandes en la ecología contemporánea, es determinar cómo se manifiestan a escala de paisaje los cambios climáticos de gran escala. Sin duda la influencia de la variación climática sobre la vegetación se hace más evidente a escalas espaciales amplias y escalas temporales largas (Prentice, 1992). Sin embargo es a escalas de décadas a siglos dónde los efectos de la fluctuación climática sobre la dinámica de la vegetación han resultado menos evidentes. En el contexto de cambio climático global es precisamente a éstas escalas temporales donde existe la urgencia de comprender los efectos de la variación climática sobre el cambio en la vegetación. En forma similar, es a escalas espaciales de paisaje a región (por ej. la escala de

un parque o reserva) donde existen mayores demandas, particularmente por parte de profesionales a cargo del manejo de áreas naturales, por comprender los efectos de la variación climática sobre la vegetación. A pesar de estas urgencias, es justamente a estas escalas intermedias donde el conocimiento de los cambios vegetacionales inducidos por clima ha resultado rezagado con respecto a lo que hoy en día se conoce acerca de las respuestas tanto individuales como de biomasa frente al cambio climático.

Dada la escasez de observaciones de largo plazo de los procesos demográficos en relación a la variación climática en bosques, el principal método de investigación de la influencia climática sobre la regeneración de especies arbóreas ha sido el análisis de estructuras estáticas de edades (por ejemplo, [Payette et al., 1989](#), [Kullman, 1989](#), [Baker, 1990](#), [Little et al., 1994](#), [Szeicz y MacDonald, 1995](#)). La mayor parte de estos estudios han sido desarrollados en ecotonos con comunidades no-boscosas, donde la combinación de la proximidad a umbrales climáticos y la disponibilidad de sitios abiertos libres de competencia aumenta la factibilidad de detectar cambios inducidos por el clima sobre las estructuras de edades de árboles. Los cambios en los patrones de reclutamiento de arbóreas en estos hábitats ecotonales han sido relacionados no sólo a la variación climática, sino también a cambios en el tipo y frecuencia de disturbios como fuego y pastoreo ([Archer et al., 1995](#)). El foco de la mayoría de estos estudios ha recaído sobre los efectos de la variación climática sobre el establecimiento y supervivencia de plántulas y renuevos de especies arbóreas, reflejado a través de estructuras de edades de las poblaciones (por ej. [Kullman, 1989](#), [Baker, 1990](#), [Little et al., 1994](#)), mientras que son mucho más escasos los estudios que relacionan la mortalidad de árboles a mecanismos climáticos de gran escala (pero ver

[Betancourt et al., 1993](#), [Szeicz y MacDonald, 1995](#), y [Pederson, 1998](#)). Grandes eventos de sequía que perduran desde un año hasta más de una década, constituyen oportunidades para la aplicación de técnicas históricas de análisis del impacto de las fluctuaciones climáticas sobre los patrones de mortalidad (por ej. [Szeicz y MacDonald, 1995](#), [Villalba y Veblen, 1998](#)), incrementado así el conocimiento de las respuestas de los ecosistemas frente a la variabilidad climática de gran escala. Si bien numerosos episodios de mortalidad de árboles adultos han sido atribuidos a sequías ([Plummer, 1904](#), [Hursh y Haasis, 1931](#), [Jane y Green, 1983](#), [Betancourt et al., 1993](#)), existe escasa información sobre cómo estos eventos afectan diferencialmente los patrones de mortalidad a lo largo de gradientes ambientales o en relación a diferencias estructurales de los rodales. Episodios de mortalidad de árboles inducida por sequía en el norte de Patagonia están actualmente siendo analizados en relación a grandes patrones de clima sinóptico ([Villalba y Veblen, 1998](#)).

Recientemente se está reconociendo que una adecuada comprensión de la influencia climática sobre los regímenes de disturbio (particularmente el de fuego) es de vital importancia para poder predecir los efectos de la variación climática sobre el cambio de la vegetación ([Overpeck et al., 1990](#), [Baker, 1990](#), [Archer et al., 1995](#), [Larsen, 1996](#)). La variación climática influencia los regímenes de fuego a lo largo de un amplia gama de escalas temporales, desde cambios meteorológicos rápidos (por ej. cambios en la velocidad y humedad del viento a escalas de minutos a horas) hasta tendencias multi-decadales en el clima que inducen cambios en la carga de combustible de un bosque. El análisis de las respuestas del régimen de fuego a la variación climática a lo largo de este rango de escalas temporales, es importante para separar los efectos

de variaciones estacionales y anuales sobre la desecación de combustibles e ignición, de las influencias climáticas de largo plazo que afectan cuantitativamente las cargas de combustible ([Rothermel, 1972](#), [Albini, 1984](#), [Clark, 1989](#), [1990](#), [Johnson y Larsen, 1991](#), [Swetnam y Betancourt, 1990](#), [Johnson y Wowchuk, 1993](#), [Swetnam, 1993](#), [Larsen, 1996](#)). Por ejemplo, las sequías estacionales a anuales, a menudo aumentan la frecuencia de fuego y la extensión de los eventos, pero sequías multi-decadales o períodos secos seculares pueden alterar los patrones de vegetación y las cargas de combustible, haciendo eventualmente disminuir la frecuencia de fuego ([Swetnam, 1993](#)). Una adecuada comprensión de los controles de la variación climática de alta y baja frecuencia sobre el régimen de fuego requiere de registros largos de fuego de resolución temporal anual. En un nivel de complejidad aún mayor los controles de la variación climática sobre el régimen de disturbio y la dinámica de la vegetación pueden variar a lo largo de paisajes y deben ser investigados a diferentes escalas espaciales, a fin de distinguir controles por ejemplo, relacionados con fluctuaciones climáticas de gran escala, variación de tipos vegetales en el paisaje, variación de la historia de asentamientos humanos (por ende en el uso del fuego), variaciones debidas a topografía y cambios en las condiciones y carga de combustible en relación a factores locales de la edad del rodal.

El papel que juega la variabilidad climática interanual (a diferencia de cambios en las medias climáticas multi-decadales) sobre los regímenes de disturbio y dinámica de la vegetación, ha estado recibiendo recientemente gran atención tanto en estudios empíricos como en aproximaciones modelísticas ([Overpeck et al., 1990](#), [Swetnam y Betancourt, 1992](#), [Markgraf y Anderson, 1994](#), [Villalba y Veblen, 1998](#)). Por ejemplo, en algunos ecosistemas, el fuego responde marcadamente en

respuesta a períodos húmedos que incrementan la producción de combustibles finos (pastos), seguidos por sequías anuales ([Baisan y Swetnam, 1990](#), [Kitzberger et al., 1997](#), [Veblen et al. 2000](#)). En consecuencia, la alternancia de períodos de 1 a 2 años de contrastante humedad disponible puede promover en forma marcada la ocurrencia y la extensión del fuego. A esta escala temporal, ENOS (El Niño Oscilación Sur) es una importante fuente de variabilidad interanual que afecta regímenes de fuego en muchas partes del globo ([Swetnam y Betancourt, 1990](#), [Leighton y Wirawan, 1986](#), [Nichols, 1992](#), [Kitzberger y Veblen, 1997](#), [Brown, 1998](#), [Laurance, 1998](#), [Veblen et al., 1999](#), [2000](#), [Kitzberger et al. 2001](#)).

A pesar de que la mayoría de los estudios sobre la influencia climática sobre los disturbios se ha focalizado en el fuego, otros tipos de disturbio como los ataques de insectos pueden también estar afectados por la variación climática. Por ejemplo, tanto anomalías húmedas como sequías han sido invocadas como factores que contribuyen al ataque del gusano del brote del abeto de Norteamérica ([Swetnam y Lynch, 1993](#)). Análogamente, los ataques del escarabajo de la corteza del pino de Norteamérica han sido relacionados a sequías ([Furniss y Carolin, 1977](#)) así como a elevadas temperaturas de invierno ([Dyer, 1969](#), [Frye et al., 1974](#)). Las relaciones entre los ataques de insectos con la variación climática se complican por el efecto directo del clima sobre las poblaciones de insectos así como sobre la susceptibilidad del huésped a ser atacado. En la región de los Andes del Sur, se producen defoliaciones masivas de *Nothofagus spp.* por insectos sobre grandes extensiones ([Veblen et al., 1996a](#)) cuyas posibles relaciones con la variabilidad climática están aún bajo investigación ([Veblen et al.](#) datos inéditos). De manera similar los volteos por viento son de gran importancia en algunos bosques de

Nothofagus de Tierra del Fuego (por ej. [Rebertus et al., 1997](#)) y es posible que la dinámica de estos bosques esté relacionada con cambios en los patrones de frecuencia e intensidad de tormentas de viento de aquellas latitudes.

Algunos aspectos de la investigación actual en la región de los andes del sur

Dinámica de bosques de Nothofagus

Los patrones de desarrollo de rodales en los bosques de *Nothofagus* de América del Sur resultan tanto de disturbios de gran escala, que originan el reemplazo de todo el rodal, así como de la caída de árboles individuales, a través de una dinámica de claros de pequeña escala. Las extensas masas boscosas relativamente maduras (> 300 años de edad) presentes en el distrito de los bosques lluviosos valdivianos (3745' a los 4320' S), están dominadas por árboles siempreverdes, intolerantes a la sombra, tales como algunas especies del género *Nothofagus*, *Weinmania trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* ([Veblen y Ashton, 1978](#), [Veblen, 1985a](#), [Donoso et al., 1984](#), [1985](#), [Armesto y Figueroa, 1987](#)). En rodales no alterados por disturbios, los renovales o brinzales de estas especies no están presentes, o son muy escasos. Por el contrario, las especies de aquellos árboles tolerantes a sombra (tales como *Laurelia sempervirens*, *L. philippiana*, *Persea lingue*, *Aextoxicon punctatum*, y numerosas Mirtáceas) son abundantes en sitios no disturbados y están representadas por individuos de todas las edades ([Veblen, 1985a](#), [Donoso et al., 1984](#), [1985](#), [Armesto y Figueroa, 1987](#)). En ausencia de disturbios, existe una tendencia de reemplazo sucesional gradual que favorece el dominio de estas especies tolerantes a la sombra. En aquellos ambientes con una alta frecuencia de disturbios de gran escala, esta tendencia sucesional se trunca y los árboles intolerantes a la sombra (especialmente los

del género *Nothofagus*) se mantienen como dominantes en los rodales más viejos ([Veblen y Ashton, 1978](#), [Veblen et al., 1981](#)). La dependencia de los ejemplares del género *Nothofagus* de la ocurrencia de disturbios de gran escala ha sido claramente documentada en los bosques lluviosos del distrito Valdiviano, pero este fenómeno también ha sido observado en el distrito del bosque lluvioso patagónico (4320' a los 4730' S; [Innes, 1992](#), [Szeicz et al., 1998](#)). A mayores latitudes o elevaciones, o en sitios secos, con menor representación o ausencia total de especies tolerantes a la sombra, la tendencia sucesional al reemplazo de árboles del género *Nothofagus* por otras especies es obviamente menor o no existe ([Veblen, 1989b](#)).

Los patrones de desarrollo de rodales en aquellos ambientes dominados por una alta frecuencia de disturbios de gran escala han sido bien caracterizados por el modelo general de reemplazo total del rodal descrito por [Oliver \(1981\)](#). Luego de un gran disturbio, los árboles del género *Nothofagus* pasan típicamente a través de los siguientes estados sucesionales: (1) iniciación del rodal o establecimiento (2) exclusión de fustes o autorraleo (3) reiniciación del sotobosque en respuesta a aperturas del dosel y (4) madurez del rodal. Este modelo es aplicable tanto a bosques puros o casi puros de *Nothofagus* en los cuales los disturbios de gran escala producen el restablecimiento de la misma especie dominante, o en bosques mixtos lluviosos donde el proceso de reemplazo sucesional de especies existe. En ambos tipos de bosques, los estados de iniciación y exclusión están dados por rodales puros o casi puros con especies de *Nothofagus*. El autorraleo es compensado por la expansión lateral de las copas de los árboles adyacentes en lugar del nuevo establecimiento de ejemplares en los pequeños claros. En aquellas áreas sin presencia de especies

tolerantes a la sombra, los rodales de *N. dombeyi*, *N. pumilio*, y *N. betuloides* comienzan el estado de reiniciación del sotobosque aproximadamente a los 150-200 años, cuando los claros en el dosel del bosque son los suficientemente grandes como para permitir el desarrollo de renovales. En aquellos casos en que el rodal no es afectado por otro disturbio de gran escala, este continúa su desarrollo hasta alcanzar el estado de madurez en el cual las caídas de árboles individuales son frecuentes. En ausencia de especies tolerantes a la sombra, las caídas de árboles dan origen a nuevos individuos del género *Nothofagus*.

En los bosques lluviosos mixtos de *Nothofagus* con especies tolerantes a la sombra, los patrones de desarrollo de rodales en respuesta a disturbios de gran escala varían en función del tipo de disturbio y de su influencia en el sotobosque y en el suelo. Los disturbios que remueven la casi totalidad de la vegetación preexistente y exponen al desnudo el suelo mineral (tales como los movimientos en masa, las inundaciones, y las erupciones volcánicas) dan origen a fases de iniciación y exclusión del bosque caracterizadas por rodales coetáneos con la única presencia de especies no tolerantes a la sombra (generalmente *Nothofagus*). Las especies arbóreas tolerantes a la sombra y al sotobosque alto de *Chusquea* no se establecen abundantemente hasta la fase de reiniciación del sotobosque. A medida que el rodal inicial formado por árboles no tolerantes a la sombra envejece y muere, se van creando claros en el dosel, los cuales son ocupados por las especies de árboles tolerantes, ya establecidas, (regeneración de avance) y por la caña. Si la frecuencia y escala de los disturbios es relativamente alta, los colonizadores no llegan a morir antes de la ocurrencia de otro disturbio y en consecuencia el bosque nunca alcanza el estado de equilibrio.

En bosques lluviosos mixtos donde el disturbio que da origen a nuevos rodales no alcanza a remover el sotobosque (por ejemplo, en las caídas de árboles por fuertes vientos), la respuesta del bosque a los disturbios depende en gran medida del crecimiento acelerado de las plantas que sobrevivieron al disturbio más que del establecimiento de nuevos renovales (Veblen, 1985a). En estos casos, son los individuos pequeños de los árboles tolerantes a la sombra y la caña *Chusquea* los que incrementan notoriamente sus velocidades de crecimiento. Sin embargo, algunas especies intolerantes a la sombra, tales como *N. dombeyi* pueden también regenerar en número reducido. En caídas de árboles de bosques lluviosos mixtos, algunos ejemplares dispersos de *N. dombeyi* pueden llegar a establecerse sobre los troncos derribados por el viento y alcanzar la madurez, a pesar de la competencia intensiva por parte de la caña y la liberación de las especies tolerantes a la sombra. En este tipo de rodales, *N. dombeyi* puede o no dominar las fases iniciales del desarrollo del rodal dependiendo de la abundancia de micrositios adecuados para el establecimiento de renovales y de la composición específica del sotobosque previa al disturbio.

Los bosques lluviosos maduros de la región montañosa costera de Chiloé y del distrito de los Lagos Chilenos, se caracterizan por una menor frecuencia de disturbios de gran escala de origen geológico, debido a su litología de tipo no-volcánica que determina una menor frecuencia de deslizamientos. En estos sitios más estables, la dinámica del bosque está controlada por la apertura de claros creados por las caídas de árboles (Donoso *et al.*, 1984, 1985, Veblen, 1985a, Veblen *et al.*, 1981, Armesto y Figueroa, 1987, Armesto y Fuentes, 1988, Lusk, 1995, 1996a, 1996b). Las especies más tolerantes a la sombra tienen la capacidad de regenerar bajo un dosel cerrado, pero

su velocidad de crecimiento se ve aumentada en respuesta a la creación de pequeños claros en el dosel (Veblen, 1985a, Armesto y Fuentes, 1988). La regeneración de las especies semi-tolerantes a la sombra, tanto de porte dominante como co-dominante, depende enteramente de la formación de claros en el dosel creados por la caída de árboles (Armesto y Fuentes, 1988). La rápida ocupación de los claros por parte de la caña *Chusquea* puede inhibir la regeneración de los árboles, aún de la mayoría de las especies tolerantes a la sombra, y en consecuencia reducir la velocidad de recuperación del bosque en dichos claros (Veblen, 1982a). Aquellas especies arbóreas que poseen algún tipo de reproducción vegetativa (por ejemplo rebrote de raíces o de la base del fuste), son las más favorecidas para ocupar los claros creados en el bosque (Veblen et al., 1981). En aquellos ambientes caracterizados por una baja incidencia de disturbios de gran escala, tales como la región montañosa costera del distrito de los Lagos Chilenos, los bosques exhiben una mayor dominancia de especies tolerantes a la sombra y parecerían estar próximos a un estado de equilibrio (Veblen et al., 1981, Armesto y Figueroa, 1987).

Los patrones de regeneración de *N. dombeyi* ilustran claramente cómo el modo de regeneración de una especie puede variar geográficamente en función de las especies dominantes asociadas, la composición específica del sotobosque, y los factores abióticos de un sitio en particular (Veblen, 1989b). En los bosques lluviosos Valdiviano y Patagónico, donde existe una fuerte competencia por parte de numerosas especies tolerantes a la sombra, la regeneración de *N. dombeyi* depende en gran medida de disturbios de gran escala. En bosques relativamente pobres en especies de sitios elevados (entre los 1200 y los 1500 m) en ambas vertientes de los Andes, y en los bosques dominados por *N. dombeyi* de Argentina,

los claros de tamaño pequeño a moderado, producidos por la caída de árboles, son suficientes para permitir la regeneración de *N. dombeyi*. Los disturbios de gran escala comunes en el norte de Patagonia, principalmente fuego, también crean condiciones favorables para la regeneración de *N. dombeyi*, ya sea en rodales puros o en asociación con *A. chilensis* y/o *Nothofagus antarctica* (Fig. 2; Veblen y Lorenz, 1987). En consecuencia, en estos bosques relativamente secos donde están ausentes las especies tolerantes a la sombra propias del bosque lluvioso, la regeneración de *N. dombeyi* no depende enteramente de los disturbios de gran escala.

N. betuloides es otra especie siempreverde del género *Nothofagus*. Esta especie es similar en aspecto a *N. dombeyi* y alcanza casi el mismo porte. En Tierra del Fuego, en sitios bajos próximos a la costa, *N. betuloides* crece en asociación con *Drimys winteri* como especie co-dominante. En estos bosques húmedos, el sotobosque está dominado por pequeños individuos de *Drimys* que actúan limitando la regeneración de *N. betuloides* (Rebertus y Veblen, 1993b). En los pequeños claros del dosel, aún cuando el número de individuos de *Drimys* sobrepasa notablemente el número de ejemplares de *N. betuloides*, la presencia de algunos individuos de *N. betuloides* en aproximadamente la mitad de los claros observados, sugeriría que esta especie también regenera en baja proporción en los claros de reducido tamaño creados por la caída de árboles (Rebertus y Veblen, 1993b). Sin embargo, la regeneración de *N. betuloides* en los bosques lluviosos costeros es mucho más abundante en los claros de grandes dimensiones (aprox. 1000 m²)

resultantes de la caída de numerosos individuos por efectos de fuertes vientos. En las áreas más alejadas del mar, *Drimys* desaparece y en su ausencia, la

regeneración de *N. betuloides* en respuesta a claros en el dosel es abundante.



Fig. 2. Un bosque coetáneo de *Nothofagus dombeyi* que se ha desarrollado después de incendio, Lago Guillermo, Argentina. Fuente: T. Veblen

Los bosques dominados por la especie decidua *Nothofagus pumilio*, forman el límite superior del bosque al sur de aproximadamente los 37° S. *N. pumilio* también se encuentra a menores elevaciones hacia el este del bosque perenne de *Nothofagus*, sobre la ladera oriental de los Andes. En forma similar a las especies perennes del género *Nothofagus*, *N. pumilio* también posee los modos catastróficos de gran escala y de claros a escala reducida (Veblen *et al.*, 1981, Rusch, 1987, Schlegel *et al.*, 1979, Rebertus y Veblen, 1993b). Al norte de su distribución (es decir, al norte de 43° de latitud S), la caña *Chusquea* inhibe frecuentemente la regeneración de *N. pumilio*, aún cuando no llega a impedirla totalmente. En los claros creados por las caídas de árboles en los bosques subalpinos húmedos de Chile, la altura y la densidad de la caña en el sotobosque disminuye muy probablemente en respuesta a la mayor carga de nieve y a las temperaturas más bajas que ocurren en los claros. Esto posibilita que un número reducido de individuos de *N. pumilio* puedan crecer a través de la caña y alcanzar el dosel superior del bosque (Veblen *et al.*, 1981). Por el contrario, en los bosques secos de *N. pumilio* en el norte de Patagonia, el reducido contenido de humedad del suelo en el centro de los claros impediría el

establecimiento de nuevos individuos. Los renovales prosperan mejor a lo largo del perímetro de claro y entre los restos leñosos donde el contenido de humedad del suelo es mayor (Heinemann *et al.* 2000). En los mismos bosques de *N. pumilio* del norte de Patagonia, tanto en sitios secos como húmedos, la extensiva mortalidad parcial de las copas contribuye a la formación de un patrón difuso de pequeñas aperturas en el dosel del bosque. Si este proceso no ocurriese, se producirían aperturas en el dosel de mayor tamaño y la regeneración estaría más concentrada en estos claros y no en todo el bosque.

En los bosques del norte de Patagonia, la especie decidua *N. pumilio* forma, muy a menudo, bosques mixtos con la perenne *N. dombeyi*, con la presencia de un denso sotobosque de caña. En estos bosques, parecería que ambas especies ocupan nichos de regeneración un tanto diferentes, lo que les permite regenerar a pesar de la fuerte competencia con la caña. Mientras los renovales de *N. pumilio* se establecen y persisten por varios años bajo la cobertura de la caña, preparados para responder a la creación de un claro en el dosel, las especies perennes se establecen principalmente sobre grandes troncos o tocones ubicados sobre el nivel de intensa competencia que crea la caña (Veblen *et al.*, 1981). Más hacia el sur (próximo a los 41° de latitud S), pero aún en el área con presencia de caña en el sotobosque, *N. pumilio* crece asociada con *N. betuloides*, una especie de hojas perennes. *N. betuloides* tiende a ser algo más tolerante a la sombra y crece abundantemente debajo de los pequeños claros producto de la caída de árboles, particularmente cuando los renovales se establecen sobre troncos (Veblen *et al.*, 1977, Veblen, 1979). Disturbios del dosel de gran tamaño, tales como los producidos por avalanchas de nieve que crean grandes aperturas donde las temperaturas mínimas son más bajas, favorecerían

la regeneración de *N. pumilio*. En los bosques del sur de Patagonia y d Tierra del Fuego, que no presentan caña en el sotobosque, *N. betuloides* tiende a ser más tolerante a la sombra que *N. pumilio* y es más abundante debajo de los claros creados en el dosel ([Schlegel et al., 1979](#), [Rebertus y Veblen, 1993b](#)). Los individuos pequeños de ambas especies son liberados por la formación de claros en el dosel. Normalmente, las dos especies logran alcanzar el dosel principal. De esta manera, la regeneración bajo claros pequeños, producto de las caídas de árboles, permite la co-dominancia, en forma continua, de *N. betuloides* y *N. pumilio*.

Si bien existe regeneración de *N. pumilio* en claros pequeños, esta especie también regenera en claros de mayor tamaño (> 0.1 ha). La estructura del bosque de *N. pumilio* es a menudo descripta como un mosaico de parches disetáneos de tamaño variable pero en su mayoría de más de 0.1 ha ([Alvarez y Grosse, 1978](#), [Veblen, 1979](#), [Veblen et al., 1981](#), [Schmidt y Urzua, 1982](#), [Armesto et al., 1992](#), [Rebertus et al., 1997](#)). Estas estructuras surgen tanto en respuesta a las caídas de pequeños grupos de árboles viejos del dosel, así como a raíz de disturbios exógenos de gran escala. Los parches coetáneos relativamente grandes resultan de disturbios producidos por fuego, avalanchas, movimientos en masa, o volteo de árboles por fuertes vientos ([Pisano y Dimitri, 1973](#), [Mutarelli y Orfila, 1973](#), [Veblen, 1979](#), [Veblen et al., 1981](#), [Rebertus et al., 1997](#)). Debajo de un rodal coetáneo, la regeneración de *N. pumilio* es muy escasa o nula hasta el momento en que el rodal alcanza una edad de aproximadamente 200 años ([Alvarez y Grosse, 1978](#), [Schlegel et al., 1979](#), [Armesto et al., 1992](#)). Debido a que estos rodales pueden cubrir varias hectáreas, daría la impresión de no existir regeneración en el bosque. Sin embargo, la regeneración está presente en aquellos lugares con senescencia y muerte de grandes individuos del

dosel, o donde el rodal fue alterado por disturbios exógenos (más comúnmente vientos muy fuertes; [Alvarez y Grosse, 1978](#), [Schmidt y Urzua, 1982](#), [Armesto et al., 1992](#), [Rebertus et al., 1997](#)). A pesar del predominio del modo catastrófico de regeneración de *N. pumilio*, el establecimiento de renovales en grandes aberturas del bosque es inadecuado debido muy probablemente al efecto de desecación dado por la exposición continua a vientos muy fuertes ([Roig et al., 1985](#)). La regeneración es inhibida frecuentemente por efectos del pastoreo, ya sea por parte del ganado, el conejo o la liebre ([Mutarelli y Orfila, 1973](#), [Roig et al., 1985](#)). En el norte de Patagonia, Argentina, el patrón de regeneración de *N. pumilio* en respuesta al fuego es errático. En algunos sitios post-fuego, la regeneración es abundante ([Veblen et al. inédito](#)), mientras que en otros es nula (Fig. 3). Este patrón podría responder a diferencias entre sitios (por ejemplo, diferencias en el tipo de suelo o el efecto de herbivoría) o bien podría responder a las variaciones climáticas.

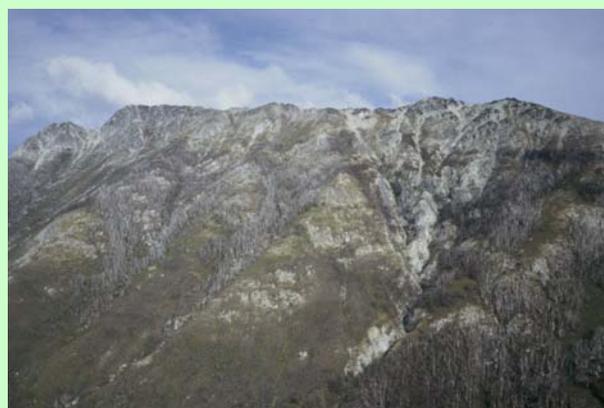


Fig. 3. Un bosque quemado de *Nothofagus pumilio* al sur de Lago Mascarcardi, Argentina. En este caso debido a la falta de semilleros, la regeneración de *N. pumilio* será lentísimo y es probable que un matorral reemplazará el bosque. Fuente: T. Veblen

Dinámica de los bosques dominados por coníferas

i. *Araucaria araucana*

El viento, la actividad volcánica y el fuego son los principales disturbios naturales que afectan las poblaciones de *Araucaria* en los Andes. Normalmente la *Araucaria* es resistente a los

vientos debido a su extensivo sistema radicular (Alfonso, 1941). Por el contrario, el sistema radicular de *N. pumilio* y de las otras especies de *Nothofagus* que crecen asociadas con la *Araucaria* es superficial. Los disturbios causados por las erupciones volcánicas incluyen el sepultamiento de los ejemplares por gruesas capas de tefra (Veblen, 1982b) y los fuegos causados por la lava y los materiales incandescentes (Heusser *et al.*, 1988). Sobre los escoriales de los volcanes Lanín y Llaima, la *Araucaria* sobrevive los sepultamientos masivos de escoria y por lo tanto, actúa como especie colonizadora de nuevos sustratos (Veblen, 1982b, Burns, 1991). Generalmente, en el sotobosque de *Araucaria* se desarrolla una densa población coetánea de *N. pumilio*, impidiendo el establecimiento de ambas especies hasta el momento en que comienza la etapa de autoraleo y el sotobosque se torna más abierto (Burns, 1991).

En los sitios moderadamente secos de los Andes ocupados por la asociación de *Araucaria-N. antarctica*, el fuego actúa como un importante disturbio regulando la estructura del rodal (Burns, 1993). A diferencia de *N.pumilio* y *N.dombeyi*, los cuales no rebrotan después del fuego, *N. antarctica* produce múltiples rebrotes a partir de sus raíces (Tortorelli, 1947). Debido a su vigorosa capacidad de rebrote, *N.antarctica* puede dominar los rodales post-fuego por varias décadas (Veblen y Lorenz, 1987). Sin embargo, los renovales de *Araucaria*, producidos ya sea a partir de semillas de individuos remanentes que sobrevivieron al fuego o bien por nueva dispersión al sitio, se establecen bajo la sombra parcial del dosel de *N. antarctica*. Luego de aproximadamente 70 años, estos individuos de *Araucaria* sobrepasan el dosel de *N. antarctica* y su crecimiento se acelera. En ausencia de fuego por un período de aproximadamente 150 años, *Araucaria* suprime y excluye los individuos senescentes de *N.*

antarctica, transformándose en un bosque dominado por la conífera (Burns, 1993).

La dinámica de los bosques méxicos de *Araucaria* y *N. pumilio* y/o *N. dombeyi* ha sido estudiada por Schmidt (1977), Schmidt *et al.* (1980), y Veblen (1982) en Chile, y por Burns (1993) en Argentina. Schmidt (1977) y Schmidt *et al.* (1980) conceptualizan la dinámica del bosque de *Araucaria-N. pumilio* como un ciclo con tres fases en el cual *Araucaria* se reemplaza a sí misma en forma autogénica. Veblen (1982) por otro lado, sostiene que la dinámica de los rodales de *Araucaria* no es tan fácilmente predecible como el modelo propuesto por Schmidt *et al.* (1980). Estos estudios denotan que la dinámica depende de disturbios alogénicos impredecibles que ocurren a diferentes escalas y a una frecuencia alta en relación a la longevidad de la *Araucaria*. Veblen (1982) señala que en lugar de establecerse bajo un dosel que se degrada lentamente, tanto la *Araucaria* como los *Nothofagus* se establecen luego de disturbios catastróficos o bien en claros creados por la muerte de uno o varios árboles del dosel. En forma similar, Burns (1991) notó que en rodales abiertos y multi-estratificados de Argentina, los ejemplares de *Araucaria* y *Nothofagus* se establecen generalmente luego de disturbios producidos por el fuego o por vientos muy intensos. No obstante, *N. pumilio* y *N. dombeyi* colonizan los claros pequeños en forma más exitosa que la *Araucaria*. Ello es debido a que sus semillas se dispersan más lejos y sus renovales crecen más rápidos que los de *Araucaria* formando densos brinzales de *Nothofagus*. Por el contrario, debido al limitado rango de dispersión de sus grandes semillas, los renovales de *Araucaria* tienden a establecerse bajo la copa de los árboles semilleros. *Araucaria*, a su vez, tiene una mayor tolerancia a la sombra que las especies de *Nothofagus*, lo que le permite persistir en el sotobosque lejos de los

claros. Estos renovales de *Araucaria* que persistieron bajo el dosel creciendo lentamente son más efectivos en alcanzar el dosel que los nuevos árboles establecidos en el momento que se producen claros por la caída de árboles. Algunos individuos de *Araucaria* alcanzan el dosel principal solamente luego de haber experimentado varios episodios de liberación y supresión como puede deducirse de los múltiples episodios de liberación del crecimiento observados en patrones de incremento radial (Burns, 1991).

Burns (1991) también nota que en rodales densos localizados en sitios méxicos, *Araucaria* sobrevive parcialmente la acción de fuegos de baja intensidad u otro tipo de disturbios, pero llamativamente no se observa regeneración. En rodales densos dominados por *N. dombeyi*, *Araucaria* crece como individuos de gran porte en el dosel superior. *N. dombeyi* tiene una mayor velocidad de crecimiento y forma doseles relativamente densos, limitando de esta forma las oportunidades para la regeneración de *Araucaria* (Burns, 1991). Estas observaciones sugieren que la regeneración de *A. araucana* en sitios méxicos respondería mas a un modo de regeneración catastrófico.

ii. *Austrocedrus chilensis*

El viento, los movimientos sísmicos, y el fuego son los principales disturbios naturales que afectan los bosques de *Austrocedrus chilensis* en el noroeste de la Patagonia. El fuego, es sin lugar a dudas, el disturbio natural mas importante que afecta los bosques de *Austrocedrus* en el noroeste de Patagonia (Veblen et al., 1992a). Debido a su corteza relativamente delgada, *Austrocedrus* generalmente muere por fuegos intensos. En los rodales densos y más húmedos que se encuentran más hacia el oeste, ya sean mixtos de *N. dombeyi*-

Austrocedrus o puros de *Austrocedrus*, los fuegos aún cuando infrecuentes son de tipo catastróficos, produciendo la destrucción total del rodal. Por el contrario, en los bosques secos y más abiertos localizados en el borde con la estepa, los fuegos son menos intensos debido al menor ritmo de acumulación de material combustible en el suelo (Veblen y Lorenz, 1988, Kitzberger et al., 1997, Kitzberger y Veblen, 1997). Muchos de los árboles adultos sobreviven estos fuegos de menor intensidad.

En la zona de los bosques méxicos del noroeste de la Patagonia, el análisis de las estructuras de edades revela que tanto los rodales de *Austrocedrus*, como los de *N. dombeyi*, regeneran luego de haber sido destruidos por el fuego (Veblen y Lorenz, 1987, Kitzberger, 1994). La etapa de establecimiento postfuego está dominada inicialmente (durante los primeros 20 a 30 años), tanto en el número como en la velocidad de crecimiento de los renovales, por *N. dombeyi*. Sin embargo, ambas especies dan origen a poblaciones coetáneas luego de fuegos que destruyen totalmente el rodal (Veblen y Lorenz, 1987, Veblen et al., 1992a, Kitzberger, 1994). Debido a que tanto *N. dombeyi* como *Austrocedrus*, no regeneran a la sombra de los rodales postfuego jóvenes o de mediana edad (aproximadamente de 150 años), las nuevas poblaciones presentan estructuras de edades truncadas en las clases de edades más jóvenes.

A medida que los rodales post-fuego de *Austrocedrus*-*N. dombeyi* incrementan sus edades se producen claros relativamente grandes (> 1000 m²) que resultan de la muerte de individuos adultos de *N. dombeyi*. En dichos claros, se puede establecer un reducido número de ejemplares tanto de *N. dombeyi* como de *Austrocedrus*, y en consecuencia, es común encontrar en rodales muy viejos poblaciones disetáneas de estas especies

([Veblen, 1989a](#)). Dado que el establecimiento de ambas especies depende de la ocurrencia de claros grandes, los individuos jóvenes son relativamente escasos aún en los bosques relativamente maduros de *N. dombeyi*-*Austrocedrus*. Sin embargo, cuando el rodal entra en la fase de desarrollo caracterizada por la apertura de claros grandes por mortalidad de individuos de gran tamaño, la abundancia de ejemplares jóvenes de ambas especies es lo suficientemente alta como para asegurar el reemplazo de los árboles del dosel ([Veblen, 1989a](#)). La tendencia de *N. dombeyi* de crecer más rápidamente y alcanzar mayores tamaños que *Austrocedrus*, da origen a bosques mixtos estratificados luego de un fuego de gran intensidad ([Veblen y Lorenz, 1987](#)).

Los patrones de regeneración en bosques monotípicos de *Austrocedrus* en el norte de Patagonia varían en función de las condiciones de sitio. En sitios relativamente mésicos, los renovales de *Austrocedrus* se establecen muy brevemente después de ocurrido el fuego formando bosques densos en los cuales el establecimiento cesa 50-60 años después de haber ocurrido el fuego ([Veblen y Lorenz, 1987, 1988, Kitzberger, 1994](#)). La mayoría de estos rodales postfuego se originaron durante el período de fuegos extensivos asociados a la llegada del poblador europeo entre 1890 y 1920. Los mismos frecuentemente contienen algunos árboles remanentes que sobrevivieron los fuegos y originaron los rodales actualmente existentes. Otros rodales postfuego se originaron a partir de fuegos más antiguos producto de tormentas eléctricas o las actividades de las poblaciones indígenas locales. Los fuegos de menor intensidad, que producen pulsos de regeneración de *Austrocedrus*, dan origen a rodales que presentan una distribución de edades multimodal ([Kitzberger, 1989, Veblen et al., 1992a](#)). Hacia el límite con la estepa, o en las pendientes secas, la regeneración de *Austrocedrus* varía más

esporádicamente en espacio y tiempo, lo que da origen a bosques abiertos con distribuciones de edades esporádicas o disetáneas ([Veblen y Lorenz, 1988, Burns, 1991, Villalba y Veblen, 1997a](#)). En contraste con los rodales mésicos con una alta densidad de individuos, donde la regeneración estaría limitada por las condiciones de luz y la competencia, los factores limitantes para el establecimiento de renovales en los bosques secos y abiertos, serían la intensificación de los efectos desecantes en los sitios más expuestos y/o los efectos del pastoreo por parte de ciervos y el ganado introducido ([Veblen et al., 1992a, Kitzberger, 1994, Villalba y Veblen, 1997a, Relva y Veblen, 1998, Kitzberger et al., 2000a](#)).

En general, los patrones de regeneración de *Austrocedrus* varían en función de las características del sitio y las especies asociadas ([Veblen et al., 1995](#)). Así por ejemplo, en los ambientes mésicos del noroeste de Argentina, *Austrocedrus* sigue un modo de regeneración catastrófico en respuesta a fuegos intensos o deslizamientos que destruyen completamente el rodal. A medida que estos rodales coetáneos envejecen y alcanzan su madurez, el bosque adopta un patrón de regeneración caracterizado por claros de pequeña escala. Sin embargo, debido a los altos requerimientos de luz por parte de *Austrocedrus*, la regeneración en los bosques mésicos maduros tiende a ser esporádica. En los sitios secos no afectados por herbivoría, las estructuras de edades de los bosques de *Austrocedrus* son más continuas en respuesta a la falta de competencia con *Nothofagus dombeyi* o la caña. En los ambientes extremadamente secos del borde estepa-bosque, la escasa disponibilidad de sitios favorables para el establecimiento, en combinación con la falta de condiciones climáticas adecuadas para el establecimiento, dan origen a estructuras de edades de tipo esporádico (Fig. 4). Próximo al límite de

distribución norte de *Austrocedrus* en la región de Chile Central, las distribuciones de edades de tipo esporádico que presentan los bosques, han sido también atribuidas a las variaciones climáticas (Lequesne *et al.* 2000).



Fig. 4. Comunidades abiertas de *Austrocedrus chilensis* en sitios secos cerca del límite con la estepa, Río Traful, Argentina. Fuente: T. Veblen

iii. *Fitzroya cupressoides*

El conocimiento sobre la dinámica de *Fitzroya cupressoides* es un tanto incompleto y con importantes discrepancias en cuanto a la interpretación de los modos de regeneración y las condiciones requeridas para la regeneración de esta especie. Estas discrepancias podrían reflejar diferencias en el comportamiento de regeneración entre sitios en respuesta a diferencias genéticas o ambientales, o simplemente la poca información disponible sobre la dinámica de los bosques de *Fitzroya* (Veblen *et al.*, 1995). Los rodales de *Fitzroya* han sido frecuentemente calificados como "comunidades relictuales" en respuesta a una reducción de su rango actual de distribución como consecuencia de condiciones climáticas desfavorables (Kalela, 1941, Tortorelli, 1956, Kozdon, 1958, Schmithusen, 1960, Rodríguez *et al.*, 1978). Sin embargo, estudios más recientes han documentado una adecuada regeneración del *Fitzroya* en diferentes condiciones ambientales. Diversos autores han documentado la capacidad de *Fitzroya* para colonizar sitios alterados por volcanismo y deslizamientos en los Andes de Chile

(Schmidt y Burgos, 1977, Rodríguez, 1989, Lara, 1991), por fuegos de baja intensidad en sitios elevados de la Cordillera de la Costa (Veblen y Ashton, 1982, Cortés, 1990), o por deslizamientos, fuegos y depósitos aluviales en Argentina (Fig. 5; Veblen *et al.* inédito). Asimismo, Donoso *et al.* (1993) han observado regeneración de *Fitzroya* en respuesta a pequeños claros en el dosel producidos por la caída de árboles.

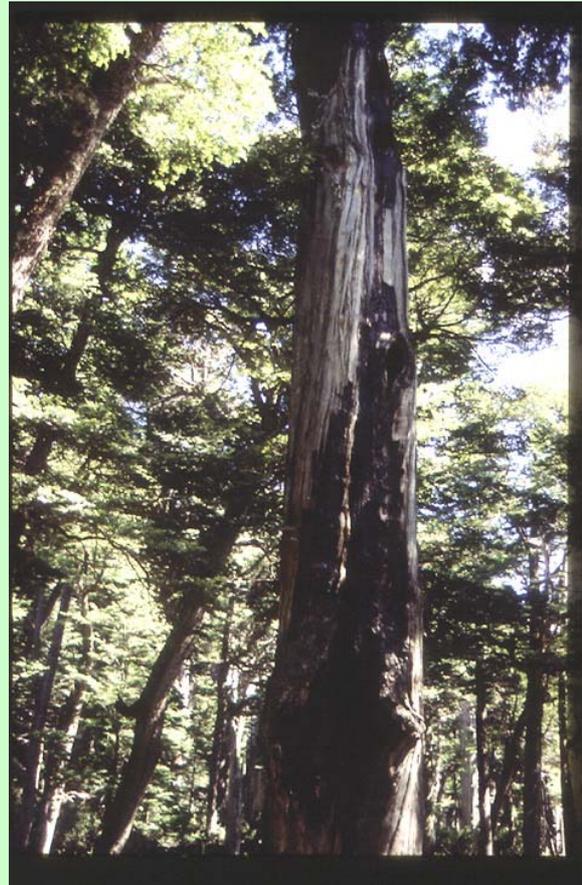


Fig. 5. Un *Fitzroya cupressoides* quemado en un bosque lluvioso cerca de Lago La Esperanza en el sur de Argentina. Fuente: T. Veblen

En Chile, los patrones de regeneración de *Fitzroya* cambian con la altitud y el tipo de bosque. En sitios elevados (entre 800 y 1200 m) y pobres en nutrientes, los rodales maduros tienden a ser abiertos, y la regeneración es adecuada aún en ausencia de disturbios (Veblen y Ashton, 1982, Lara, 1991). Bajo condiciones de sitio más favorables y a menor altitud, donde *Fitzroya* forma bosques mixtos con especies tolerantes a la sombra,

Thomas T. Veblen, Thomas Kitzberger y Ricardo Villalba

la regeneración depende en mayor medida de disturbios de gran escala como fuegos, deslizamientos y flujos de cenizas volcánicas (Veblen *et al.*, 1976, Schmidt y Burgos, 1977, Cortés, 1990, Lara, 1991). A menor altitud (100-500 m), *Fitzroya* coexiste con numerosas especies y es menos dominante que en los bosques a mayor altitud. Las estructuras de edades de los bosques maduros de *Fitzroya* localizados en sitios favorables y de baja altura tanto en Argentina como en Chile, revelan la existencia de períodos sin regeneración de 600 años o más (Lara, 1991, Veblen *et al.* inédito). En estos sitios, la regeneración pareciera depender de disturbios de gran escala que producen la muerte de una alta proporción de las especies que co-dominan el bosque.

Regímenes de disturbio

i . Fuego en el norte de la Patagonia: influencias antropogénicas a lo largo del gradiente de precipitación desde los bosques lluviosos hasta la estepa.

En el norte de la Patagonia, la frecuencia de los fuegos aumenta dramáticamente a lo largo del marcado gradiente de precipitación que va desde los bosques lluviosos de los Andes a los bosques xéricos de *Austrocedrus* en el límite con la estepa (Kitzberger *et al.*, 1997). Los regímenes de fuego a lo largo de este gradiente de precipitación reflejan las interacciones entre las actividades humanas y las condiciones físicas impuestas por dicho gradiente. El gradiente físico determina el clima local, el cual a su vez regula los patrones en la vegetación a escala de paisaje, la velocidad de la acumulación del material combustible, así como sus características de inflamabilidad. Sobreimpuestos a este gradiente ambiental y de vegetación, están los impactos dinámicos atribuidos a las actividades humanas.

Durante el período preeuropeo, los fuegos en los bosques más húmedos dominados por *Fitzroya* y *N. dombeyi*, ocurrieron a intervalos relativamente largos, de varios siglos en el caso de incendios intensos y extensivos (Kitzberger *et al.*, 1997, Veblen *et al.*, 1999). Estos fuegos muy intensos produjeron la muerte de la mayoría de los árboles con excepción de los ejemplares de *Fitzroya* con cortezas muy gruesas. Los fuegos en los rodales puros de *N. dombeyi*, así como los mixtos de *N. dombeyi-Austrocedrus*, fueron también de carácter destructivo y relativamente infrecuentes (Kitzberger, 1994). El intervalo medio de retorno del fuego disminuye sustancialmente en los bosques abiertos de *Austrocedrus*. Sin embargo, este intervalo es mayor en las poblaciones aisladas de *Austrocedrus* en el límite con la estepa. Esta variación espacial en el régimen de fuego se explicaría en base a las diferencias en la carga de combustible entre los distintos tipos de bosques y la frecuencia de ignición de los fuegos por parte de las poblaciones aborígenes. Los intervalos mínimos de retorno del fuego ocurren en los sectores medios del gradiente de precipitación (aproximadamente 700 a 1700 mm por año) en coincidencia con una combinación adecuada de humedad que permite la acumulación sostenida de hojarasca en el suelo y la ocurrencia de períodos secos que facilitan la desecación del material combustible acumulado. En los bosques méxicos, la ocurrencia de fuegos y particularmente el tamaño de los mismos son altamente dependientes de los déficit hídrico de la primavera y el verano (Kitzberger *et al.*, 1997).

El uso conjunto de la datación de cicatrices de fuego, el mapeo de la fecha de inicio de los rodales y el análisis de documentación histórica, ha demostrado que el impacto de las actividades humanas sobre el régimen de fuego ha sido altamente diferencial entre los distintos bosques a lo largo del gradiente ambiental (Veblen y Lorenz, 1988, Veblen et al., 1992a, Kitzberger et al., 1997, Kitzberger y Veblen, 1997). En los bosques dominados por *Austrocedrus*, el registro de las cicatrices de fuego muestra un incremento sustancial en la frecuencia de fuego a mediados del siglo XIX (Figs. 6 y 7). Este aumento coincide con la expulsión de grupos aborígenes del distrito de los lagos de Chile (aproximadamente 37 a 41° S) y su migración hacia Argentina como consecuencia del asentamiento de los europeos en Chile. Este aumento en la frecuencia de fuego tuvo lugar principalmente en los tipos de vegetación xérica (sitios de *Austrocedrus chilensis* en el ecotono con la estepa), los cuales fueron el ambiente natural del guanaco, la principal presa de caza por parte de la población nativa. Por el contrario, el menor uso por parte de los indígenas de los bosques mésicos durante el período anterior al establecimiento del



Fig. 6. Mapa del norte de la Patagonia donde se incluyen los bosques de *Austrocedrus chilensis* muestreados para reconstruir la historia de los incendios forestales en los estudios de Kitzberger y Veblen (1997) y Veblen et al. (1999)

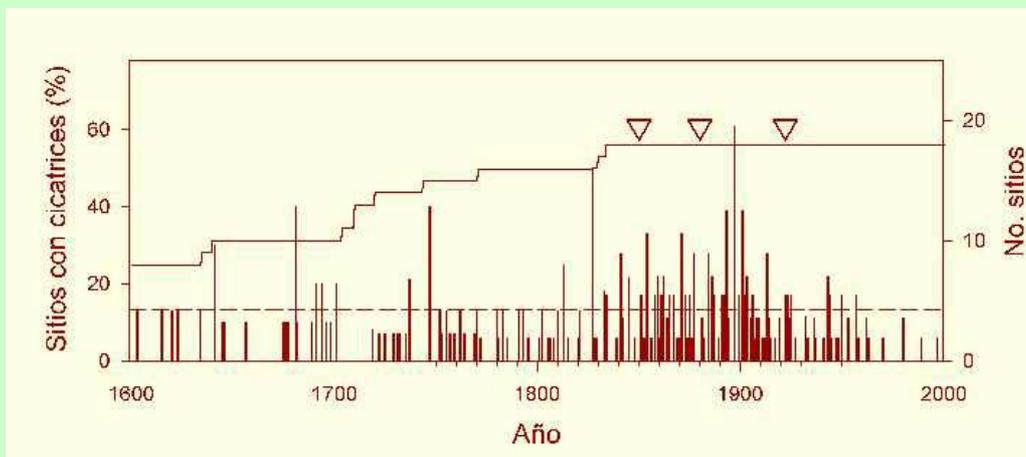


Fig. 7. Porcentajes (líneas verticales) de los 17 sitios de *Austrocedrus chilensis* en el norte de la Patagonia (Fig. 2) que registraron incendios en el mismo año. El número de sitios incluido en el récord está indicado por las líneas horizontales referenciada en el eje de la derecha. Los triángulos indican (de la izquierda a la derecha): 1) migración indígena desde Chile a la zona de estudio en aproximadamente 1850; 2) período de colonización europea (1880s a 1910); y 3) creación del primer Parque Nacional en la Patagonia. Datos tomados de Kitzberger y Veblen (1997) y de Veblen et al. (1999).

hombre europeo queda reflejado en la baja frecuencia de fuego en estos hábitats. La frecuencia de los fuegos aumentó nuevamente en forma sustancial en la década de 1890 en asociación con el establecimiento del hombre europeo en el norte de la Patagonia (Fig. 7). En este caso, sin embargo, el aumento más notable en la frecuencia de fuego ocurrió en los bosques mésicos de *Nothofagus dombeyi* y en los bosques mixtos de *N. dombeyi* con *A. chilensis* (Fig. 8) los que fueron quemados en forma extensiva por los colonizadores europeos en sus intentos de crear pasturas para el ganado. El impacto de estos fuegos se ve reflejado en la actual dominancia de rodales postfuego de entre 80 y 100 años de edad en estos bosques mésicos (Veblen y Lorenz, 1987, Veblen et al., 1992a). Desde la década de, 1920 aproximadamente, la frecuencia de fuego disminuye tanto en los bosques mésicos como en los xéricos en respuesta al control del fuego y al cese de los fuegos asociados con la población indígena. En coincidencia con esta reducción sustancial en la frecuencia de fuego en el ecotono con la estepa, se inicia un período de aumento en la densidad de las poblaciones boscosas (Fig. 9; Veblen y Lorenz, 1988).

ii. Mortalidad de bosques en deslizamientos inducidos por terremotos a lo largo del gradiente andino

Situada en el límite entre dos grandes placas tectónicas, la región de los Andes del Sur es un área de gran actividad volcánica y tectónica. En los bosques lluviosos templados ubicados al oeste de los Andes, los terremotos de gran magnitud (tales como el de Valdivia de 1960 con una intensidad de 8.5 en la escala Richter), desencadenan cientos de movimientos en masa, tales como deslizamientos, caída de rocas y flujos de piedras y/o barro, con la consiguiente mortalidad de extensas áreas de bosque (Veblen y Ashton,

1978). Adicionalmente a estos movimientos inducidos por los terremotos, otros movimientos en masa están asociados a lluvias torrenciales y prolongadas que muy a menudo se desatan sobre las pendientes muy abruptas creadas por la erosión glaciaria en los Andes (Lara, 1991). Los sitios desnudos creados por los movimientos en masa son favorables para el establecimiento de las especies de *Nothofagus* intolerantes a la sombra, las que de otra forma tenderían a ser reemplazadas por numerosas especies tolerantes a la sombra que crecen en los bosques lluviosos de Chile (Veblen y Ashton, 1978, Veblen et al., 1980, Veblen et al., 1981, Lara, 1991).

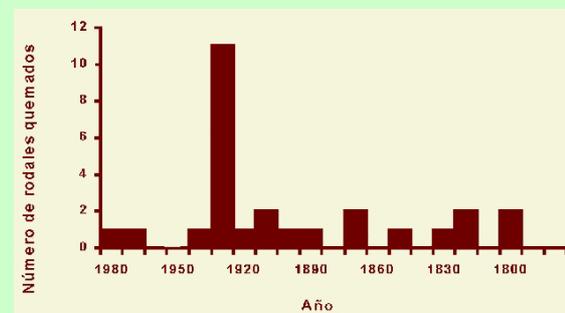


Fig. 8. Fechas de incendios que dieron origen a 31 rodales coetáneos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* en la zona comprendida entre los lagos Lacar y Nahuel Huapi en el norte de la Patagonia. Las fechas están agrupadas por décadas. Datos tomados de Veblen et al. (1992a).

En contraste a los cientos de deslizamientos inducidos por el terremoto de 1960 en el lado chileno de los Andes, relativamente pocos deslizamientos fueron registrados en el sector argentino. Sin embargo, el intenso movimiento del suelo produjo mortalidad de bosques y afectó los patrones de crecimiento de los árboles (Veblen et al., 1992a, Kitzberger et al., 1995). Ciertos rodales ubicados sobre conos aluviales inestables, la mayoría de los árboles emergentes de *N. dombeyi* y *Austrocedrus* murieron en 1960. Esto desencadenó el establecimiento de rodales y el aumento en la tasa de crecimiento de aquellos árboles más pequeños de ambas especies que sobrevivieron al terremoto. Entre las causas que posiblemente

produjeron la muerte de los árboles adultos, pueden considerarse los daños al sistema radicular en combinación con una disminución rápida en la disponibilidad de agua debido al intenso movimiento y acomodación del sustrato. Aún en aquellos rodales que no muestran signos obvios de un disturbio masivo en 1960, el análisis dendroecológico revela aumentos sostenidos del crecimiento debido a liberaciones aparentemente relacionadas con las caídas de árboles inducidas por el terremoto (Veblen *et al.*, 1992a). En aquellos rodales creciendo sobre conos aluviales inestables en el norte de la Patagonia, los cambios abruptos en el ritmo de crecimiento están asociados con los eventos sísmicos más importantes registrados en la región de los Lagos de Chile, los que ocurrieron en 1737, 1751, 1837, y 1960 (Kitzberger *et al.*, 1995). Por otro lado, las cronologías de anillos de árboles de sitios con sustratos más estables muestran una respuesta más atenuada a estos eventos sísmicos. Las cronologías de anillos provenientes de los conos aluviales muestran supresiones muy marcadas en el crecimiento asociadas con los tres primeros eventos sísmicos, en tanto que liberaciones muy abruptas siguieron al terremoto de 1960. Las diferencias en respuestas pueden deberse a que el terremoto de 1960 se produjo durante un período de intensa sequía, la que en combinación con los movimientos violentos del suelo resultaron en una mortalidad extensiva seguida por la liberación de los árboles sobrevivientes. No obstante, las sequías severas en ausencia de terremotos también pueden producir la muerte de algunos ejemplares y la consiguiente liberación de los sobrevivientes. En consecuencia, los efectos sinérgicos de las variaciones climáticas y los eventos sísmicos deben ser evaluados muy detalladamente cuando se desarrollan cronologías tanto para estudios del clima así como eventos sísmicos pasados.

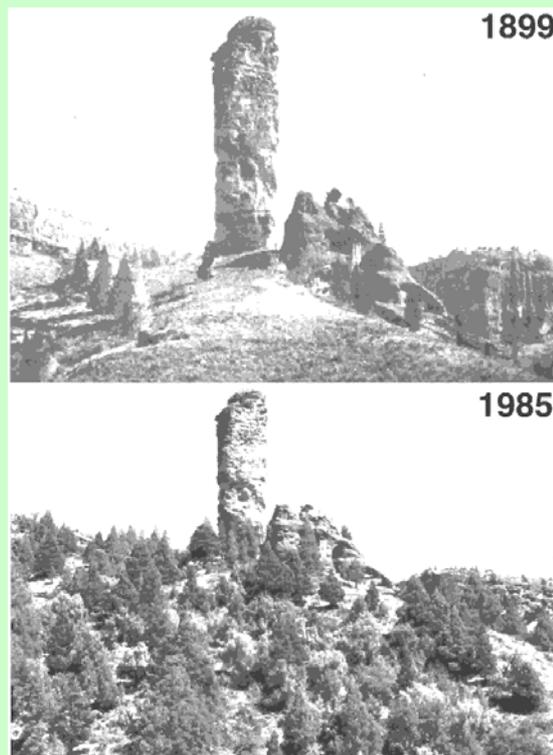


Fig. 9 Fotos del mismo sitio cerca de la confluencia de los Ríos Limay y Traful tomado en 1899 (por F. Moreno) y en 1985 que muestran una invasión de la estepa por *Austrocedrus chilensis* y *Schinus patagonicus*. Fuente: Veblen y Lorenz 1988.

iii. Caídas de árboles de gran escala en Tierra del Fuego

Las altas latitudes de la región de los Andes del Sur son bien conocidas por sus vientos constantes y muy fuertes. En consecuencia, la caída de árboles es un importante tipo de disturbio que afecta los bosques subantárticos de *Nothofagus* (Veblen *et al.*, 1996a). Rebertus *et al.* (1997) estudiaron el efecto de las caídas cíclicas de árboles sobre la dinámica de los bosques de *N. pumilio* en un área de 10.5-km² localizada al norte del Lago Fagnano en Tierra del Fuego. Los rodales originados a partir de caídas masivas de árboles fueron digitalizados a partir de fotografías aéreas y analizados con un Sistema de Información Geográfica. Las edades de disturbios de caídas de árboles fueron determinadas a través de métodos dendroecológicos. Las caídas masivas de árboles, que resultan del paso de tormentas excepcionales,

cubren aproximadamente las dos terceras partes del área de estudio y varían entre los 19 y los 200 años de edad, con una recurrencia de 20-30 años entre mayores eventos. A diferencia de los huracanes que afectan los bosques con especies mixtas en el este de los Estados Unidos, estas tormentas crean parches discretos discretos en los cuales todo el bosque es destruido. Ochenta y nueve por ciento de los parches formados en los últimos 100 años fueron menores de 6 ha. Sin embargo, las caídas más extensas tienen una mayor contribución en términos del área total afectada por estos disturbios. El intervalo medio de retorno para 34 sitios fue de 145 años, con intervalos nunca inferiores a los 100 años. Esta frecuencia de disturbio es 2 a 3 veces mayor que la observada en los rodales maduros donde los claros pequeños producto de la caída de árboles individuales representan el disturbio dominante. La mayoría de los rodales destruidos en el área de estudio eran coetáneos y con un diámetro altura del pecho entre 20 y 32 cm. Muy pocos rodales ubicados en pendientes vulnerables al efecto de fuertes vientos llegan a convertirse en bosques maduros. El daño originado por las tormentas se concentró en la parte alta de las pendientes a sotavento, en los valles, y en aquellos lugares de las pendientes paralelos a la dirección de los vientos.

En el mismo estudio en Tierra del Fuego ([Rebertus et al., 1997](#)), se encontró que el ramoneo por parte del guanaco ha inhibido severamente la regeneración del bosque de *Nothofagus* durante los últimos 75 años. Se ve el efecto del ramoneo principalmente en los claros pequeños y a lo largo del perímetro de los claros de gran tamaño. Debido a ello, algunos rodales se han transformado en pastizales abiertos de herbáceas y comunidades alpinas incipientes.

iv. Diferentes escalas de integración de las interacciones entre la dinámica forestal y los regímenes de disturbio en el norte de la Patagonia

Estudios recientes han demostrado la inestabilidad del ecotono entre los bosques abiertos de *Austrocedrus* y la estepa norpatagónica en relación a los cambios en el régimen de fuego inducidos por las actividades humanas, como así también los efectos de las variaciones climáticas sobre el fuego y el establecimiento de *Austrocedrus* ([Veblen y Lorenz, 1987, 1988](#), [Veblen et al., 1992a](#), [Villalba y Veblen, 1997a, 1998](#)). Estos estudios, basados principalmente en información dendroecológica, han sido realizados en su mayoría a la escala de rodal. Sin embargo, los cambios observados a escala local han sido corroborados a nivel del paisaje regional mediante el uso de fotografías antiguas de 1880 a 1920 ([Veblen y Lorenz, 1988](#), [Veblen y Markgraf, 1988](#)). Para integrar estos estudios a través de diferentes escalas espaciales, la aproximación dendroecológica a nivel de rodal ha sido complementada con análisis de los nichos de regeneración de *Austrocedrus* y la cuantificación a gran escala de los cambios del paisaje ([Kitzberger, 1994](#), [Kitzberger y Veblen, 1999](#), [Kitzberger et al. 2000a](#)). De esta forma es posible lograr un mejor entendimiento de la dinámica del ecotono bosque/estepa a lo largo de diferentes escalas espaciales que abarcan desde los estudios de autoecología de los renovales de *Austrocedrus* hasta alcanzar el nivel de paisaje. Además, sobre la base de un muestreo regional extensivo (desde los 39 a los 43° S), es posible relacionar las variaciones en el régimen de fuego y la dinámica forestal a las variaciones climáticas de larga escala (ver la siguiente sección).

En los bosques en contacto con la estepa, la regeneración de *Austrocedrus* pareciera seguir un modo complejo de regeneración

caracterizado por episodios de establecimiento infrecuentes los que están relacionados con fluctuaciones climáticas en escala de décadas ([Villalba y Veblen, 1997a](#)). El ramoneo por parte de animales introducidos tales como el ciervo y el ganado vacuno también influencia la abundancia de renovales de *Austrocedrus*, al igual que su velocidad y forma de crecimiento ([Veblen et al., 1989, 1992b, Relva y Veblen, 1998](#)). En algunos sitios, el establecimiento de *Austrocedrus* estaría limitado espacialmente a los micrositios creados por los arbustos (Seibert, 1982, [Veblen et al., 1992b, Kitzberger, 1994](#)). En un estudio experimental de los efectos potenciales de protección de los arbustos sobre los procesos de germinación y establecimiento de *Austrocedrus*, [Kitzberger et al. \(2000\)](#) encontró que: 1) el establecimiento estuvo localizado preferencialmente en los sectores sombríos al sur y este de los arbustos protegidos de la fuerte insolación durante el medio día y las primeras horas de la tarde; 2) *Austrocedrus* se estableció bajo todas las especies de arbustos presentes en un número proporcional a la abundancia relativa de cada arbusto; 3) el factor micro-ambiental que mejor explicó la presencia de los renovales fue la sombra; y 4) la sombra tuvo un efecto más importante que la disponibilidad hídrica en la sobrevivencia de los renovales. Estos estudios experimentales sugieren que los efectos de protección de los arbustos sobre la regeneración de *Austrocedrus* serían más críticos durante períodos de sequías, mientras que durante los períodos húmedos los efectos de protección (facilitación) serían menos pronunciados.

Estos estudios de establecimiento de los renovales de *Austrocedrus* en los Parques Nacionales Nahuel Huapí y Lanín, están complementados con el análisis de los cambios en la vegetación a lo largo de un rango de escalas que van desde el nivel de rodal al de paisaje regional ([Kitzberger, 1994, Kitzberger y Veblen, 1999](#)). Los

cambios en la frecuencia de fuego fueron cuantificados a lo largo de un gradiente ambiental que se extiende desde los bosques méxicos de *N. dombeyi* hasta los bosques abiertos xéricos de *Austrocedrus* en el ecotono con la estepa. Las variaciones en los patrones de vegetación coincidentes con los cambios en el régimen de fuego fueron también analizados a lo largo de diferentes escalas espaciales ([Kitzberger y Veblen, 1999](#)). Los cambios en el tipo de cobertura vegetal a una escala regional fueron documentados a través de la comparación de mapas en escala 1: 250.000 de los años 1913 y 1985. A nivel de paisaje dichos cambios fueron analizados comparando los patrones de vegetación a una escala 1:24,000, en base a fotografías aéreas tomadas en 1940 y 1970. La frecuencia de los fuegos alcanzó un máximo al final del siglo XIX en respuesta al uso indiscriminado del fuego y la corta de los bosques por parte de los colonos europeos que se establecieron en ese momento. La frecuencia de los fuegos disminuyó dramáticamente alrededor de 1910 debido al cese de los fuegos intencionales y se ha mantenido baja debido al control efectivo de los mismos. Durante el presente siglo, se ha observado a escala regional, un aumento significativo en la proporción de la cobertura boscosa en relación a las áreas mapeadas como fuegos recientes o matorrales en 1913 ([Kitzberger y Veblen, 1999](#)).

Los parches de bosques remanentes que sobrevivieron los fuegos intencionales de fines del siglo XIX, se han conectado formando una cobertura forestal continua. Asimismo, aquellas áreas de matorrales continuos han comenzado a ser disectadas por el bosque. Aún cuando la fragmentación de los bosques es considerada como una tendencia común en las áreas naturales sometidas a una presión antropogénica creciente ([Harris, 1984](#)), en las áreas

protegidas del norte de la Patagonia, el proceso inverso a la fragmentación (la coalescencia) de los bosques ha sido la norma durante los últimos 70 años. En forma simultánea, las áreas de matorrales y pastizales han comenzado a ser más disyuntas y en muchos casos estas han sido completamente reemplazadas por árboles. Muchas de las áreas que aparecían como pastizales en 1940 fueron reemplazadas por matorrales en 1970, y solamente permanecieron estables aquellas áreas relativamente aisladas de las fuentes de semillas de los árboles. Durante este período de reducida frecuencia de fuegos ha habido un cambio en la dominancia de aquellas especies con un corto período de vida y con alta capacidad de rebrote (arbustos en general) por especies más longevas y con un modo dominante de dispersión a través de semillas (árboles de *Austrocedrus* y *N. dombeyi*). Estos cambios en la vegetación serían consistentes con las predicciones de los modelos de dinámica de la vegetación basados en atributos vitales como fue propuesto por [Noble y Slatyer](#) (1980). La restringida capacidad de dispersión de semillas por parte de *N. dombeyi* y *Austrocedrus*, podría también explicar la presencia de extensivos matorrales formados casi exclusivamente por especies que rebrotan luego de un fuego (por ejemplo, *N. antarctica*, *Maytenus boaria* y *Lomatia hirsuta*). Actualmente, muchas de estas áreas de matorrales están siendo invadidas por un número reducido, pero creciente de renovales de *N. dombeyi* y/o *Austrocedrus*. En forma similar, los estudios dendroecológicos en rodales cercanos, muestran que ha ocurrido un cambio vegetacional durante el período libre de fuegos, en el cual *N. antarctica* de corta longevidad pero de gran capacidad de rebrote después del fuego, ha sido reemplazado por *N. dombeyi*, que alcanza mayor longevidad pero que generalmente muere totalmente durante fuegos intensos ([Veblen y Lorenz](#), 1987). Dada la limitada capacidad de dispersión de las

semillas de estas especies, la configuración espacial de los parches remanentes de bosque juega un papel fundamental en los cambios posteriores de los patrones del paisaje. Los estudios de la proximidad semilla-planta madre indican que la configuración del bosque remanente es decisiva en los cambios posteriores que sufrirán los patrones espaciales del paisaje ([Kitzberger y Veblen](#), 1999). En el norte de la Patagonia, los extensivos rodales coetáneos post-fuego de *N. dombeyi* y *N. dombeyi-Austrocedrus* ([Veblen y Lorenz](#), 1987; [Veblen et al.](#), 1992a) se deben haber desarrollado dentro de un área relativamente reducida (en un radio de aproximadamente 50m a partir de los árboles más altos) y muy próximos a individuos remanentes con capacidad reproductiva

La reducción en la frecuencia de fuego en el norte de la Patagonia ha facilitado la transición a escala regional desde los estados tempranos a los maduros del bosque, siguiendo un proceso de sucesión postfuego ([Veblen et al.](#), 1992a, [Kitzberger y Veblen](#), 1999). Los cambios en la estructura del paisaje y en la composición del bosque asociados a los cambios en el régimen de fuego causado por el establecimiento de los primeros colonos ha alterado también la capacidad potencial para la ignición de futuros fuegos, su dispersión e intensidad. La acumulación de material combustible y su disponibilidad espacial también sigue un proceso de cambio a medida que la vegetación responde a las variaciones en el régimen de fuego. Así por ejemplo, los fuegos masivos en bosques de *N. dombeyi* dieron origen a vastas áreas de bosque que en la actualidad están sufriendo un proceso de autorraleo, lo que se traduce en una abundante disponibilidad de combustible de clase intermedia sobre el piso del bosque. En forma similar, un aumento en la inflamabilidad y la intensidad potencial del fuego, resulta de la reducción en la frecuencia de fuego en

los matorrales de *N. antarctica* y de arbustos. La reducida frecuencia de fuego durante este siglo podría explicar la abundancia de rodales senescentes de *N. antarctica* caracterizados por una mortalidad parcial de sus copas (Veblen y Lorenz, 1988). La dispersión potencial de los fuegos en áreas submésicas que antiguamente estaban formadas por parches aislados de bosque también se ha modificado a medida que los árboles se regeneran y los parches de bosques quedan conectados ofreciendo de este modo una continuidad horizontal en el aumento del combustible. En forma similar, próximo al ecotono con la estepa, los antiguos bosques abiertos de *Austrocedrus* han sido reemplazados por rodales relativamente densos durante los últimos 80 años a partir del período libre de fuego. De esta forma, aún cuando la frecuencia de fuegos iniciados por el hombre se mantenga relativamente baja, la mayor conectividad entre los tipos de vegetación susceptibles al fuego ha aumentado el potencial para la rápida dispersión del fuego (Turner et al., 1989). La reducción en la frecuencia de fuego en el norte de la Patagonia ha alterado profundamente los patrones del paisaje, de manera tal que el potencial actual para la ocurrencia de fuegos más intensos y de rápida dispersión a aumentado.

v. Influencias climáticas sobre los regímenes de disturbio y la dinámica del bosque en el norte de la Patagonia

Recientemente ha surgido particular interés en el impacto que las variaciones climática han tenido sobre los bosques patagónicos durante los últimos 2000 años. Por ejemplo, Auer (1939, 1958) y Kalela (1941) propusieron la hipótesis de una desecación climática gradual para la región de Fuego-Patagonia durante aproximadamente los últimos 2000 años, la que estimuló numerosas investigaciones tanto en el

extremo sur de América del Sur como así también la región suroeste del Pacífico (Veblen y Lorenz, 1988, Veblen y Markgraf, 1988, Enright et al., 1995, Veblen et al., 1995). Sin embargo, las evidencias ecológicas presentadas por Kalela (1941) para explicar la sostenida tendencia de aridificación en el norte de la Patagonia, han sido recientemente descalificadas por varios autores (Veblen y Lorenz, 1988, Veblen y Markgraf, 1988, Burns, 1991). Muchas de las interpretaciones de Kalela se basaban en el estado sanitario del bosque y la estructura de los rodales como evidencias de un proceso de aridificación. Los autores además asumían estados de equilibrio de la vegetación sin tener en cuenta la influencia de la dinámica de parches, los disturbios frecuentes y el decaimiento natural de los bosques (Veblen y Lorenz, 1988, Rebertus et al., 1993).

Patrones modernos de la vegetación así como de los registros polínicos fósiles (Markgraf, 1983, Veblen y Markgraf, 1988) no respaldan la tendencia de sostenida hacia una mayor aridez durante los dos últimos milenios como postulaban Auer (1939) y Kalela (1941). En vez, estudios dendroclimáticos regionales muestran importantes variaciones climáticas durante los siglos más recientes, las coincidirían con los cambios en los regímenes de fuego y el establecimiento de *Austrocedrus* en el norte de la Patagonia (Boninsenga, 1988, 1992, Boninsenga and Holmes, 1985, Villalba, 1990, 1994, Villalba y Veblen, 1997a,b, Villalba et al., 1997a,b, 1998). En combinación con los análisis de los cambios de la vegetación a diferentes escalas previamente descriptos (sección 3), estos estudios dendroecológicos proveen explicaciones de los cambios en la vegetación a escalas de clima regional y sus relaciones con los patrones de circulación atmosférica a escala hemisférica o global (Villalba y Veblen, 1997, 1998, Kitzberger

et al., 1997, [Kitzberger y Veblen](#), 1997, [Veblen et al.](#), 1999).

Análogamente a la asociación entre sequía y fuego, el establecimiento de renovales y la mortalidad de ejemplares adultos de *Austrocedrus* en el norte de la Patagonia están fuertemente asociados con las variaciones climáticas regidas por la celda subtropical de alta presión sobre el sudeste del Océano Pacífico y los eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) ([Villalba y Veblen](#), 1997a, 1998, [Kitzberger et al.](#), 1997, [Kitzberger y Veblen](#), 1997). En la cercanías del ecotono entre la estepa y el bosque, períodos de sequía relativamente cortos (entre uno y dos años), producen a la mortalidad de renovales y árboles adultos de *Austrocedrus*. Por el contrario, el establecimiento de nuevos ejemplares de *Austrocedrus*, se ve favorecido por la ocurrencia de períodos climáticos de larga duración (10 o más años), caracterizados por una disponibilidad hídrica por encima del valor medio. También, el establecimiento de *Nothofagus pumilio* cerca del límite superior altitudinal de bosques muestra una influencia significativa de ENOS (Daniels 2000).

El predominio del modo negativo en la Oscilación del Sur, o de tipo El Niño (anomalías positivas de temperatura del Pacífico oriental) que se registró casi en forma permanente desde mediados de 1970, está asociado en el norte de Patagonia a situaciones climáticas caracterizadas por veranos cálidos y secos (Fig. 10), las que a su vez están relacionadas con la falta de establecimiento de *Austrocedrus* en los ambientes ecotonaes más secos ([Villalba y Veblen](#), 1998). De esta manera las variaciones climáticas de alta frecuencia (de uno a dos años de duración) pueden tener influencias negativas sobre el bosque de *Austrocedrus* al reducir significativamente la sobrevivencia de las plántulas, aumentar la mortalidad de árboles adultos y favorecer la

ocurrencia de fuego. Por el contrario, variaciones climáticas de baja frecuencia (de una década o más largas) son requeridas para la recuperación del bosque. Dada la tendencia a una mayor variabilidad climática en la región del norte de la Patagonia a partir de aproximadamente 1850 en comparación a los siglos anteriores ([Villalba](#), 1995, [Villalba et al.](#), 1998), la recuperación de los bosques de *Austrocedrus* luego de fuegos y sequías intensas, podría ser menos efectiva. En forma similar, los efectos desfavorables de animales introducidos como el ciervo y el ganado sobre la regeneración de *Austrocedrus* ([Veblen et al.](#), 1992b) se espera que continúen retardando la recuperación de los bosques afectados por fuegos o episodios de mortalidad inducidos por sequías.

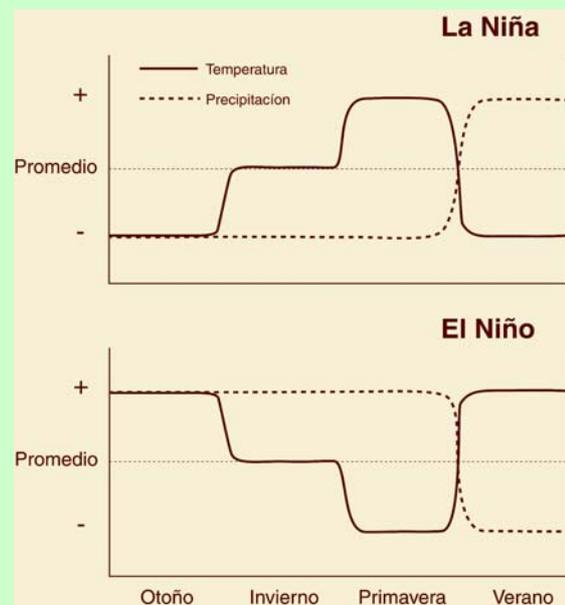


Fig. 10 Relaciones entre el clima del norte de la Patagonia y El Niño-Oscilación del Sur. Las curvas de temperatura y precipitación indican que en general que los eventos La Niña están asociados con inviernos-primaveras más secas y veranos menos secos que lo normal. Condiciones climáticas opuestas están asociadas a los eventos El Niño. Estas relaciones son estadísticamente significativas en base a los análisis elaborados por Daniels y Veblen (2000). Los datos meteorológicos provienen de Bariloche (1905-1997), Esquel (1901-1997), San Martín de los Andes (1936-1975), y Estancia Collun-co (1912-1989).

Además de la importancia de las variaciones climáticas, los cambios en la frecuencia de fuego a escala de décadas en el norte de la Patagonia están fuertemente asociados con los

cambios en las actividades humanas desde mediados del siglo XIX ([Kitzberger y Veblen, 1997](#), [Veblen et al., 1992, 1999](#)). En contraposición, las variaciones interanuales en los regímenes de fuego reflejan estrechamente los cambios en la variabilidad climática regional, lo que se expresa a través de la ocurrencia de fuego en forma sincrónica a lo largo de 400 km en dirección norte-sur y desde los bosques lluviosos a los bosques abiertos secos del ecotono con la estepa.

Las variaciones interanuales tanto en el clima regional como en la extensión de los fuegos en el norte de la Patagonia están relacionadas con variaciones de diversos parámetros de la circulación atmosférica de gran escala ([Kitzberger y Veblen, 1997](#), [Veblen et al., 1999](#)). Las fluctuaciones climáticas que facilitan la dispersión de los fuegos tanto en los bosques húmedos como en los más secos, frecuentemente están relacionadas con los eventos ENOS. Los años en los cuales el anticiclón subtropical del Pacífico es más intenso y posicionado más hacia el sur (desviando la influencia de los vientos del Oeste hacia latitudes más altas), se corresponden con años más secos y con fuegos más extensos. A pesar de la importante influencia del Océano Pacífico tropical, la actividad de ENOS no es el único factor determinante de las condiciones del fuego en el norte de la Patagonia. Los años de fuegos muy extensos están también asociados con una menor proporción de eventos de bloqueo atmosférico a los 50-60° S. Estos eventos de bloqueo en altas latitudes modifican la dirección del flujo de los vientos del Oeste forzando a las masas de aire a desplazarse hacia latitudes más bajas alcanzado el norte de la Patagonia ([Veblen et al., 1999](#)). Los registros de anillos de árboles indican que durante los últimos 250 años han ocurrido importantes variaciones en la sincronía de los principales centros de acción de la atmósfera tales como los eventos ENOS y los bloqueos

atmosféricos en altas latitudes a escalas que van de las décadas a las centurias. Estos cambios en el comportamiento climático global ha afectado también clima del norte de la Patagonia ([Villalba et al., 1997b, 1998](#)). Además, a una escala decadal el récord meteorológico demuestra mucha inestabilidad en las relaciones entre ENOS y patrones regionales de precipitación y temperatura ([Daniels y Veblen 2000](#)). Por lo tanto, al intentar establecer las posibles consecuencias del cambio climático global sobre el régimen de fuegos y la dinámica de la vegetación en el norte de la Patagonia, es importante considerar no sólo las relaciones entre los forzantes climáticos y el clima regional sino también el grado de interacción entre los mismos.

Conclusiones

Este capítulo provee un resumen de algunos temas de investigación que, en relación a la dinámica de los bosques se están desarrollando en la región de los Andes del Sur en el contexto de los nuevos paradigmas en ecología. El desarrollo del conocimiento de la ecología de bosques no evoluciona independientemente de los estudios de tipo empíricos, sino que se nutre de la interacción entre la teoría y el trabajo de campo. Los avances más recientes en el entendimiento de la dinámica de los bosques en la región de los Andes del Sur, surgen como resultado de procesos iterativos entre la aplicación de nuevas perspectivas conceptuales que han emergido de estudios a nivel mundial y la re-evaluación del conocimiento general que surge de grandes líneas y protocolos generales de investigación. Un claro ejemplo es la aplicación de los objetivos y protocolos de investigación desarrollados en la década del 70 en los estudios de los bosques chilenos ([Veblen et al., 1980, 1981](#)) para luego elucidar la dinámica de los bosques de

Nothofagus en la región suroeste del Pacífico ([Read y Hill, 1985](#), [Read et al., 1990](#)). De hecho, cuando surgen los estudios previamente mencionados que relacionan la dinámica de los bosques de *Nothofagus* de Chile con disturbio ([Veblen y Ashton, 1978](#), [Veblen et al., 1980](#)), el campo de la dinámica forestal estaba recién emergiendo de la fuerte influencia de los conceptos de equilibrio tales como la teoría climax de Clements (ver prólogo en [Glenn-Lewin et al., 1992](#)). Efectivamente, las críticas modernas a los paradigmas ecológicos de equilibrio de [Drury y Nisbet](#) (1971, 1973) fueron raramente citados hasta comienzos de los 80. La demostración de la importancia que revestían los disturbios naturales de gran escala sobre la dinámica de los bosques de *Nothofagus* en Chile, fue uno de los primeros intentos a escala regional para interpretar la dinámica de bosques dentro del contexto teórico cinético ([Veblen et al., 1980, 1981](#), [Veblen, 1985b](#)). Junto a otras investigaciones similares en distintas regiones del mundo, estos estudios aceleraron el reemplazo en ecología de los paradigmas de equilibrio por los de no-equilibrio durante la década de 1980 ([Sousa, 1984](#), [Pickett y White, 1985](#)). Regionalmente, los estudios iniciados a mediados de 1970 proveyeron "la base teórica y de terreno de la dinámica de la vegetación" para un gran número de tipos de bosques en Chile ([Donoso, 1993](#), página 13). Estos estudios representaron una estrategia alternativa al esquema de desarrollo en fases del bosque que ignora llanamente el papel de los disturbios ([Schmidt, 1977](#), [Schmidt y Urzúa, 1982](#)) y que ha sido criticado por asumir que los bosques se comportan en forma de organismos, tal como fuese postulado por Clements ([Donoso, 1993](#)).

Si bien numerosos estudios en las décadas de 1970 y 1980 documentan la importancia de los disturbios en la dinámica forestal a nivel mundial ([White, 1979](#), [Sousa, 1984](#)), sólo recientemente han surgido aplicaciones cuantitativas

de los múltiples regímenes de disturbio que afectan un paisaje (por ejemplo, [Veblen et al., 1994](#)). En este contexto, los estudios de los regímenes de disturbio en el norte de la Patagonia y las respuestas de la vegetación a los mismos, son relevantes al proveer una perspectiva integral a escala regional sobre un amplio rango de diferentes tipos de disturbio incluyendo fuego, terremotos, caída de árboles y herbivoría.

El conocimiento que emerge sobre la dinámica de bosques en esta región está basado en la premisa de un control a gran escala por parte de las actividades humanas y las variaciones climáticas sobre la dinámica de bosques. En particular, los estudios en el norte de la Patagonia son únicos en su integración de los efectos del hombre y las variaciones climáticas sobre los disturbios y la demografía forestal a través de un rango de escalas espaciales que va desde el individuo a la región entera y sus relaciones con las anomalías climáticas de gran escala. Si bien numerosas investigaciones aún necesitan ser desarrolladas en el norte de la Patagonia, los estudios aquí descriptos proveen una base empírica diversa pero robusta que permite plantear nuevas hipótesis sobre estas líneas de investigación.

Un tema relevante en este capítulo ha sido el estudio comparativo a través de gradientes latitudinales (norte-sur) y longitudinales (este-oeste) dentro de la región de los Andes Patagónicos. Algunas de estas comparaciones han sido ilustradas con los ejemplos del impacto de los movimientos sísmicos a lo largo del gradiente trans-Andino y el efecto de los fuegos desde los bosques pluviales hasta el ecotono con la estepa en el norte de la Patagonia. Las comparaciones trans-oceánicas con otras regiones de Gondwana también han sido útiles para observar las similitudes en la dinámica forestal y poder establecer

generalizaciones tales como la ecología de la regeneración de las especies de *Nothofagus* (Veblen *et al.*, 1996c) y la ecología comparativa de las coníferas longevas del hemisferio sur (Enright y Hill, 1995). Por ejemplo, en todos los bosques lluviosos templados del hemisferio sur donde especies del género *Nothofagus* crecen en asociación con especies tolerantes a la sombra, los disturbios recurrentes de gran escala son un requisito indispensable para su regeneración (Veblen and Ashton, 1978, Veblen *et al.*, 1981, Wardle, 1984, Read y Hill, 1985, Read *et al.*, 1990, Stewart, 1986). En forma similar, coníferas longevas intolerantes a la sombra tales como *Libocedrus bidwillii* en Nueva Zelanda y *Fitzroya* en América del Sur tienen una estrategia común de regeneración. En sitios favorables para su crecimiento, donde existe una fuerte competencia con otra especie, ambas especies de coníferas requieren de la ocurrencia de disturbios de gran escala para su regeneración. En sitios más pobres donde la competencia es escasa, en cambio, las mismas son capaces de regenerar en ausencia de grandes disturbios (Veblen y Stewart, 1982, Veblen *et al.*, 1995). El patrón común a ambas especies de coníferas de ausencia de renovación en el sotobosque ha sido previamente interpretados en forma errónea, como éste fuera evidencia de largas tendencias hacia climas menos favorables para la regeneración. En ambos casos, el uso de paradigmas y supuestos inapropiados de equilibrio condujo a estas interpretaciones erróneas (Enright *et al.*, 1995, Veblen y Stewart, 1982, Veblen *et al.*, 1995). Si bien los estudios presentados previamente en el capítulo, también enfatizan la influencia de las variaciones climáticas en la dinámica de los bosques de coníferas de los Andes del Sur (especialmente *Austrocedrus*), las interpretaciones de éstos son consistentes con la ideas de no-equilibrio en la dinámica de los bosques.

A pesar de los avances recientes en el estudio de la dinámica de los bosques en la región de los Andes del Sur, el conocimiento existente debe ser considerado como una primera aproximación que necesita ser testeada y expandida a través de nuevos estudios. En particular, la mayoría de los estudios realizados son limitados en relación a su alcance espacial y representación de la variabilidad de ambientes. Las conclusiones obtenidas a partir de estudios realizados en un único ambiente no pueden ser simplemente extrapoladas a otros tipos de ambientes. Un buen ejemplo lo constituye las estrategias de regeneración de *N. dombeyi*, el cual crece en los bosques lluviosos mixtos de Chile y en rodales monoespecíficos en el norte de la Patagonia. En forma similar, *Austrocedrus* en el norte de la Patagonia crece a lo largo de un amplio rango de ambientes que van desde la estepa hasta los bosques mésicos donde aún pequeñas diferencias entre sitios (la posición topográfica, por ejemplo) pueden alterar las jerarquías competitivas y las estrategias reproductivas.

Algunas de las líneas más prometedoras para el desarrollo de futuras investigaciones sobre la dinámica de bosques en la región de los Andes del Sur podrían ser: 1) estudios autoecológicos y experimentales de largo plazo de la ecología de la regeneración concebida dentro del contexto del conocimiento actual a nivel de rodal y que incorpore las influencias potenciales de las interacciones bióticas tales como facilitación y parasitismo; 2) la integración de los estudios a nivel de rodal con los estudios a nivel del paisaje de los regímenes de disturbio y la dinámica de la vegetación, con particular énfasis en las interacciones entre los diferentes tipos de disturbios; 3) el desarrollo y aplicación de modelos espacialmente explícitos al estudio de la dinámica del paisaje donde la existencia de conocimiento

empírico es mayor (por ejemplo, en el norte de la Patagonia); y 4) la integración de los estudios de la dinámica de la vegetación que incluyen una multitud de factores del cambio ambiental global (variaciones

climáticas, cambios en la composición atmosférica, introducción de especies y cambios en el uso de la tierra).

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo económico provisto por National Science Foundation, National Aeronautics and Space Administration, National Geographic Society, y el Consejo de Investigaciones y Trabajos Creativos de la Universidad de Colorado, de los Estados Unidos; la Universidad de Comahue, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina y la Fundación Antorchas. Asimismo, los autores agradecen los comentarios sobre el manuscrito de D.C. Lorenz y A.C. Premoli.

Bibliografía

- ALBINI, F.A. 1984. Wildland fires. *American Scientist* 72: 590-597.
- ALFONSO, J.L. 1941. El Pehuén, Araucaria o Pino del Neuquén en a Argentina. *Ingeniería Agronómica* 14:89-100.
- ALEXANDER, R.R. 1964. Minimizing windfall around clear cuttings in spruce-fir forests. *Forest Science* 10:130-142.
- Allen, T.F.H. y T.B. Starr. 1982. Hierarchy perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago.
- ALVAREZ, S. Y H. GROSSE. 1978. Antecedentes generales y análisis para el manejo de Lenga (N. pumilio) en Alto Mañihuales, Aysén. Thesis, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- AMMAN, G.D. Y K.C. RYAN. 1991. Insect infestation of fire-injured trees in the Greater Yellowstone Area. USDA Forest Service Research Note INT-398, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden, Utah.
- ARCHER, S., SCHIMEL, D.S. Y HOLLAND, E.A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change* 29: 91-99.
- ARMESTO, J.J., I. CASASSA, Y O. DOLLENZ. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio* 98: 13-22.
- ARMESTO, J.J. Y J. FIGUEROA. 1987. Stand structure and dynamics in the temperate rain forests of Chiloé Archipelago, Chile. *J. Biogeog.* 14: 367-376.
- ARMESTO, J.J. Y E.R. FUENTES. 1988. Tree species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloé, Chile. *Vegetatio* 74: 151-159.
- ARMESTO, J.J. M.K. ARROYO, Y C. VILLAGRÁN (eds.). 1995. *Ecología del Bosque Nativo de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- AUBRÉVILLE, A. 1938. La forêt coloniale: les forêts de □ Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon* 9: 1-245.
- AUER, V. 1939. Der Kampf zwischen Wald und Steppe auf Feuerland. *Petermanns Mitteilungen* 6: 193-97.
- AUER, V. 1958. The pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II. The history of the flora and vegetation. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, series A* 50: 1-239.
- BAKER, W.L. 1990. Climatic and hydrological effects on the regeneration of *Populus angustifolia* James, along the Animas River, Colorado. *Journal of Biogeography* 17: 59-73.
- BAISAN, C. H. Y T. W. SWETNAM. 1990. Fire history on a desert mountain range: Rincon Mountain Wilderness, Arizona, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1559-1569.
- BERGERON, Y., A. LEDUC, H. MORIN, Y C. JOYAL. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1375-1384.
- BERLOW, E.L. 1997. From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 67:435-360.
- BETANCOURT, J.L., E.A. PIERSON, K. AASEN RYLANDER, J.A. FAIRCHILD-PARKS, Y J.S. DEAN. 1993. Influence of history and climate on New Mexico Piñon-Juniper woodlands. In: E.F. Aldon, y D.W. Shaw (eds). *Managing Piñon-Juniper ecosystems for sustainability and social needs*. Gen. Tech. Rep. RM-236, Fort Collins, COL USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest y Range Exp. Station, p. 42-62.
- BONINSENGA, J.A. 1988. Santiago de Chile winter rainfall since 1220 as being reconstructed by tree rings. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 6: 67-87.

- BONINSENGA, J.A. 1992. South America dendroclimatological records. En: *Climate Since A.D. 1500* (eds R.S. Bradley y P.D. Jones), pp. 446-462. Unwin Hyman, Boston.
- BONINSEGNA, J.A. Y HOLMES, R.L. 1985. *Fitzroya cupressoides* yields 1534-year long South American chronology. *Tree-Ring Bulletin* 45: 37-42.
- BOOSE, E.R., D.R. FOSTER, Y M. FLUET. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs* 64:369-400.
- BORMANN, F.H. Y G.E. LIKENS. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, Berlin and New York.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1932. *Plant Sociology: The Study of Plant Communities*. McGraw-Hill, New York.
- BROWN, N. 1998. Out of control: fires and forestry in Indonesia. *Trends in Ecology and Evolution* 13:41-44.
- BRAY, J.R., 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology* 37:598-600.
- BURNS, B.R. 1991. *Regeneration dynamics of Araucaria*. Tesis Doctoral Thesis, University of Colorado, Boulder.
- BURNS, B.R. 1993. *Fire-induced dynamics of Araucaria araucana - Nothofagus antarctica forest in the southern Andes*. *Journal of Biogeography* 20: 669-685.
- CAMP, A., C. OLIVER, P. HESSBURG, Y R. EVERETT. 1997. Predicting late-successional fire refugia pre-dating European settlement in the Wenatchee Mountains. *Forest Ecology and Management* 95:63-77.
- CLARK, J. S. 1989. Effects of long-term water balances on fire regime, north-western Minnesota. *Journal of Ecology* 77:989-1004.
- CLARK, J. S. 1990. Fire and climate change during the last 750 yr in northwestern Minnesota. *Ecological Monographs* 60:135-159.
- CLEMENTS, F.E., 1916. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication No. 242.
- CONNELL, J. H. Y R.O. SLATYER. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111:1119-1144.
- CONNELL, J.H., I.R. NOBLE, R.O. SLATYER. 1987. On the mechanisms producing successional change. *Oikos* 50:136-137.
- CORTÉS, M.A. 1990. *Estructura y dinámica de los bosques de Alerce (Fitzroya cupressoides (Mol) Johnston) en la Cordillera de la Costa de la Provincia de Valdivia*. Thesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- DANIELS, L.D. 2000. *The dynamics of alpine treelines in the southern Andes*. Tesis Doctoral, University of Colorado, Boulder, Colorado.
- DANIELS, L.D. Y T.T. VEBLEN. 2000. ENSO effects on temperature and precipitation of the Patagonian-Andean region: Implications for biogeography. *Physical Geography* 21: 223-243.
- DONOSO C., 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, Santiago.
- DONOSO, C., R. GREZ, B. ESCOBAR, Y P. REAL. 1984. Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde en un sector de Chiloé insular. *Bosque* 5:82-104.
- DONOSO, C., B. ESCOBAR, Y J. URRUTIA. 1985. Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.)-Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 171-186.
- DONOSO, C. Y A. LARA. 1999. *Silvicultura de los Bosques Nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DONOSO, C., SANDOVAL, V., GREZ, R. Y RODRÍGUEZ, J. 1993. Dynamics of *Fitzroya*

- cupressoides forests in southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 4: 303-312.
- DRURY, W.H. Y I.C.T. NISBET., 1971. Inter-relations between developmental models in geomorphology, plant ecology, and animal ecology. *General Systems* 16:57-68.
- DRURY, W.H. Y I.C.T. NISBET., 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum Harvard University* 54:331-68.
- DYER, E.D.A. 1969. Influence of temperature inversion on development of spruce beetle. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 66: 41-45
- EGLER, F.E., 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition -- a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- ENRIGHT, N.J. Y R. S. HILL (EDS.) 1995. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- ENRIGHT, N.J. R.S. HILL, Y T. T. VEBLEN. 1995. The southern conifers - an introduction. In: N. Enright y R. Hill (eds.), *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press.
- EVERHAM, E.M. III Y N.V.L. BROKAW. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The Botanical Review* 62:113-185.
- FASTIE, C.L. 1995. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 76:1899-1916.
- FOSTER, D.R. Y E.R. BOOSE. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology* 80:79-98.
- FRANKLIN, J.F. Y R.T.T. FORMAN. 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1:5-18.
- FRYE, R.H., FLAKE, H.W. Y GERMAIN, C.J. 1974. Spruce beetle winter mortality resulting from record low temperatures in Arizona. *Environmental Entomologist* 3: 752-754.
- FURNISS, R.L. Y V.M. CAROLIN. 1977. Western forest insects. Misc. Publ. U.S.D.A. No. 1339.
- GAUSE, G.F. 1924. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins Company, Baltimore, Maryland.
- GLEASON, H.A., 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44:463-481.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:1-20.
- GLEASON, H.A., 1927. Further views on the succession concept. *Ecology* 8:229-326.
- GLENN-LEWIN, D.C., R.K. PEET Y T.T. VEBLEN (Eds.) 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- GLENN-LEWIN, D.C. Y E. VAN DER MAAREL. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. Pp. 11-59 in: Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen (Eds.) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- GRIME, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley y Sons, Chichester, England.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities. The importance of regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.
- HARMON, M.E., S.P. BRATTON, Y P.S. WHITE. 1983. Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetatio* 55:129-139.
- HARRIS, L.D. 1984. *The fragmented forest. Island biogeography and the presevation of biotic diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- HEINEMANN, K., T. KITZBERGER, Y T.T. VEBLEN. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of

- northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30:25-31.
- HEUSSER, C. J. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 5:93-109.
- HEUSSER, C.J., RABASSA, J., BRANDANI, A. Y STUCKENRATH, R. 1988. Late-Holocene vegetation of the Andean Araucaria region, Province of Neuquén, Argentina. *Mountain Research and Development* 8: 53-63.
- HORN, H.S. 1975. Markovian processes of forest succession. Pp. 196-211 in M.L. Cody y J.M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- HURSH, C.R., Y F.W. HAASIS. 1931. Effects of 1925 summer drought on southern Appalachian hardwoods. *Ecology*, 12: 380-386.
- INNES, J.L. 1992. Structure of evergreen temperate rain forest on the Taitao Peninsular, southern Chile. *Journal of Biogeography* 19: 555-562.
- JANE, G.T., Y T.G.A. GREEN. 1983. Vegetation mortality in the Kaimai Ranges, North Island, New Zealand. *Pacific Science* 37: 385-389.
- JOHNSON, E. A. Y D. R. WOWCHUK. 1993. Wildfires in the southern Canadian Rocky Mountains and their relationship to mid-tropospheric anomalies. *Canadian Journal of Forest Research* 23:1213-1222.
- JOHNSON, E. A. Y C. P. S. LARSEN. 1991. Climatically induced change in fire frequency in the southern Canadian Rockies. *Ecology* 72:194-201.
- JOHNSTONE, I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based clasification of invasion potential. *Biol. Rev.* 61:369-394.
- JONES, E.W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New Phytologist* 44:130-148.
- KALELA, E.K. 1941. Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in den Wäldern Ostpatagoniens. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A*, 2: 5-151.
- KIMMINS, J.P. 1997. *Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Management*. Second Edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- KITZBERGER, T. 1989. Los disturbios como modeladores de comunidades boscosas Andino-Patagónicas. Informe, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.
- KITZBERGER, T. 1994. Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe ecotone: stand and landscape response. Tesis Doctoral University of Colorado, Boulder.
- KITZBERGER, T., D.F. Steinaker, and T.T. Veblen. 2000a. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924.
- KITZBERGER, T., T.W. SWETNAM, Y T.T. VEBLEN. 2001. Inter-hemispheric synchrony of forest fires and the El Niño-Southern Oscillation. *Global Ecology and Biogeography* 10: 315-326.
- KITZBERGER, T., T.T. VEBLEN, Y R. VILLALBA. 1995. Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: the roles of substrate stability and climatic variation. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1684-1696.
- KITZBERGER, T. Y T. T. VEBLEN. 1997. Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia, Argentina. *Ecoscience* 4: 508-520.
- KITZBERGER, T., T. T. VEBLEN Y R. VILLALBA. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24:35-47.

- KITZBERGER, T. Y T.T. VEBLÉN. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14:1-15.
- KITZBERGER, T., T.T. VEBLÉN Y R. VILLALBA. 2000b. Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica. Páginas 17-78 en: F. Roig (ed.) *Manual Latinoamericano de Dendrocronología*. Editorial de la Universidad del Cuyo, Mendoza, Argentina.
- KNIGHT, D.H. 1987. Parasites, lightning, and the vegetation mosaic in wilderness landscapes. p. 59-83 In: Turner, M.G. (ed.) *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer-Verlag, New York.
- KOZDON, P. 1958. Las coníferas autóctonas y su progresiva desaparición en la Cordillera Andina. *Montes* 14: 463-472.
- KULLMAN, L. 1989. Recent retrogression of the forest-alpine ecotone (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa* (Ledeb.) Nyman) in the Scandes Mountains, Sweden. *Journal of Biogeography* 16: 83-90.
- LARA, A. 1991. The Dynamics and Disturbance Regimes of *Fitzroya cupressoides* Forests in the South-central Andes of Chile. Tesis Doctoral University of Colorado, Boulder.
- LARSEN, C. P. S. 1996. Fire and climate dynamics in the boreal forest of northern Alberta, Canada, from AD 1850 to 1989. *The Holocene* 6:449-456.
- LAURANCE, W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 411-415.
- LEIGHTON, M. Y N. WIRAWAN. 1986. Catastrophic drought and fire in Borneo tropical rain forest associated with the 1982-1983 El Niño Southern Oscillation event. Pages 75-102 in G. T. Prance, editor. *Tropical rain forest and the world atmosphere*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- LEQUESNE, C., J.C. ARAVENA, M.A. ALVAREZ GARCÍA, Y J.A. FERNÁNDEZ PRIETO. 2000. Dendrocronología de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) en Chile central. Páginas 159-175 en: F. Roig (ed.) *Manual Latinoamericano de Dendrocronología*. Editorial de la Universidad del Cuyo, Mendoza, Argentina.
- LITTLE, R.L., PETERSON, D.L. Y CONQUEST, L.L. 1994. Regeneration of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) following fire: effects of climate and others factors. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 934-944
- LOMNITZ, C. 1970. Major earthquakes and tsunamis in Chile during the period 1535 to 1955. *Geologische Rundschau* 59: 939-960.
- LOTAN, J.E., J.K. BROWN, Y L.F. NEUENSCHWANDER. 1985. Role of fire in lodgepole pine forests. P. 133-152 In: Baumgartner, D.M., R.G. Krebill, J.T. Arnott, y G.F. Weetman (eds) *Lodgepole pine: the species and its management*. Washington State University Cooperative Extension Service, Pullman.
- LUSK, C.H. 1995. Seed size, establishment sites and species coexistence in a Chilean rain forest. *J. Veg. Sci.* 6: 249-256.
- LUSK, C.H. 1996a. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forests of the coast range summit plateau, Valdivia, Chile. *Rev. Chil. Historia Nat.* 69: 401-411.
- LUSK, C.H. 1996b. Stand dynamics of the shade-tolerant conifers *Podocarpus nubigena* and *Saxegothaea conspicua* in Chilean temperate rain forest. *J. Veg. Sci.* 7: 549-558.
- MACARTHUR, R.H. Y E.O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- MALANSON, G.P. Y D.R. BUTLER. 1984. Avalanche paths as fuel breaks: implications for fire management. *Journal of Environmental Management* 19:229-238.

- MARKGRAF, V. 1983. Late and postglacial vegetational and paleoclimatic changes in subantarctic, temperate, and arid environments in Argentina. *Palynology* 7:43-70.
- MARKGRAF, V. Y L. ANDERSON. 1994. Fire history of Patagonia: Climate versus Human Cause. *Revista do Instituto Geográfico do Sao Paulo* 15:33-47.
- MCCOOK, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110:115-147.
- MINNICH, R.A. y Y.H. Chou. 1997. Wildland fire patch dynamics in the chaparral of southern California and northern Baja California. *International Journal of Wildland Fire* 7:221-248.
- NICHOLLS, N. 1992. Historical El Niño/Southern Oscillation variability in the Australasian region. Pages 151-173 in H. F. Diaz y V. Markgraf, editors. *El Niño: Historical and paleoclimatic aspects of the southern oscillation*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- MUTARELLI, E.J. Y E.N. ORFILA. 1973. Algunos resultados de las investigaciones de manejo silvicultural que se realizan en los bosques andino-patagónicos de Argentina. *Rev. Forestal Argentina* 17: 69-74.
- NOBLE, I.R. Y R.O. SLATYER., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43:5-21.
- OBERDORFER, E. 1960. Pflanzensociologische Studien in Chile. *Flora et Vegetatio Mundi* 2: 1-208.
- OLIVER, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3:153-168.
- OLIVER, C.D., y B.C. Larson. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw Hill, New York.
- OVERPECK, J.T., RIND, D. Y GOLDBERG, R. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* 343: 51-53.
- PAINE, R.T. Y S.A. LEVIN. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51:145-178.
- PAYETTE, S., FILION, L., DELWAIDE, A. Y BEGIN, C. 1989. Reconstruction of tree-line vegetation response to long-term climate change. *Nature* 341: 429-432.
- PEDERSON, B.S. 1998. The role of stress in the mortality of Midwestern Oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79:79-93
- PEET, R.K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pp. 103-151 in D.C. Glenn-Lewin, R.K. peet y T.T. Veblen (eds.) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- PEET, R.K., Y N.L. CHRISTENSEN. 1980. Succession: A population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- PERRY, D.A. 1988. Landscape pattern and forest pests. *The Northwest Environmental Journal* 4:213-228.
- PICKETT, S.T.A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club* 107:238-248.
- PICKETT, S.T.A., Y M.J. MCDONNELL. 1989. Changing perspectives in community dynamics: A theory of successional forces. *Trends in Ecol. Evol.* 4:241-245.
- PICKETT S.T.A., S.L. COLLINS Y J.J. ARMESTO. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53:335-371.
- PICKETT, S.T.A., Y J.N. THOMPSON. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation* 13:27-37.
- PICKETT, S.T.A. Y P.S. WHITE (Eds). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.

- PISANO, E. Y M.J. DIMITRI. 1973. Estudio ecológico de la región continental sur del area andino-patagónica. *Anales del Instituto de la Patagonia* 4: 207-271.
- PLUMMER, F.G. 1904. Forest conditions in the Black Mesa Forest Reserve, Arizona. U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 23
- PRENTICE, C. 1992. Climate and long-term vegetation dynamics. *Plant Succession: Theory and Prediction* (eds. D.C. Glenn-Lewin, R.A. Peet, y T.T. Veblen), pp. 293-339. Chapman y Hall, Cambridge.
- RAFFAELE, E. Y T.T. VEBLEN. 1998. Facilitation by nurse shrubs on resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9:693-698.
- RAFFAELE, E. Y T. T. VEBLEN. En prensa. Effects of cattle grazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Natural Areas Journal*.
- RAUP, H.H. 1957. Vegetational adjustment to the instability of site. *Proceeding Paper of the 6th Tech. Meeting Int. Union Conservation Naturalist Research* (Edinburgh), p. 36-48.
- READ, J. Y R.S. HILL. 1985. Dynamics of Nothofagus-dominated rainforest on mainland Australia and lowland Tasmania. *Vegetatio* 63: 67-78.
- READ, J., G. HOPE, Y R. HILL., 1990. The dynamics of Nothofagus-dominated rain forests in Papua New Guinea. *Journal of Biogeography* 17:185-204.
- REBERTUS, A.J., T. KITZBERGER, T.T. VEBLEN, Y L.M. ROOVERS. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology* 78:678-692.
- REBERTUS, A.J. Y T.T. VEBLEN. 1993a. Partial wave formation in old-growth Nothofagus forests on Tierra del Fuego, Argentina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120:461-470.
- REBERTUS, A.J. Y T.T. VEBLEN. 1993b. Structure and treefall gap dynamics of old-growth Nothofagus forests on Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4:641-693.
- REBERTUS, A.J., T.T. VEBLEN, Y T. KITZBERGER. 1993. Gap formation and dieback in Fuego-Patagonian Nothofagus forests. *Phytocoenologia* 23: 581-599.
- RELVA, M.A. Y T.T. VEBLEN. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108: 27-40.
- RODRÍGUEZ, D., SOURROUILLE, A., GALLOPÍN, G.C. Y MONTAÑA, C. 1978. Estudio ecológico integrado de la cuenca del Rio Manso Superior (Rio Negro, Argentina). II. Tipos de vegetación. *Anales de Parques Nacionales (Argentina)* 14: 231-248.
- RODRÍGUEZ, J.P. 1989. Estrategias regenerativas de Alerce (*Fitzroya cupressoides* Mol. (Johnston)) en el sector de Contao, Cordillera de los Andes, Provincia de Palena. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- ROIG, F.A. J. ANCHORENA, O. DOLLENZ, A.M. FAGGI, Y E. MÉNDEZ. 1985. Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia austral. In O. Boelcke, D.M. Moore, y F.A. Roig, (eds.), *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, pp. 350-519.
- ROLAND, J. 1993. Large-scale forest fragmentation increases the duration of tent caterpillar outbreak. *Oecologia* 93:25-30.
- ROMME, W.H. Y D.H. KNIGHT. 1981. Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming. *Ecology* 62:319-326.
- ROTHERMEL, R. C. 1972. A mathematical model for predicting fire spread in wildland fuels. USDA Forest Service, Research Paper INT-115.

- RUSCH, V. 1987. Estudio sobre la regeneración de la lenga en la Cuenca dle Río Manso Superior, Río Negro. Informe Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Buenos Aires.
- SCHLEGEL, F.S., T.T. VEBLEN, Y B. ESCOBAR R. 1979. Estudio ecológico de la estructura, composición, semillación y regeneración del bosque de Lenga (*Nothofagus pumilio*) XI Región. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ingeniería Forestal, Serie Técnica.
- SCHMID, J.M. Y R.C. BECKWITH. 1975. The spruce beetle. Forest Pest Leaflet 127, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- SCHMID, J.M. Y R.H. FRYE. 1977. Spruce beetle in the Rockies. USDA Forest Service General Technical Report RM-49, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- SCHMIDT, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de araucaria-lenga (Chile). *Bosque* 2: 3-11.
- SCHMIDT, H. Y BURGOS, P. 1977. Estructura y desarrollo natural del bosque de Alerce. Informe Forestal de las Areas de Futaleufú y Contao en la X Región, pp.57-64. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile, Santiago.
- SCHMIDT, H., TORAL, M. Y BURGOS, P. 1980. Aspectos de estructura y de regeneración natural para el manejo silvícola de los bosques de Araucaria - lenga en Chile. *Forestry Problems of the Genus Araucaria. Proceedings of a IUFRO meeting, Curitiba, Paraná, Brazil. October 21-28, 1979*, pp. 159-166.
- SCHMIDT, H. Y A. URZÚA. 1982. Transformación y manejo de los bosques de lenga en Magallanes. *Ciencias Agrícolas (Universidad de Chile, Santiago)* No. 11, pp. 1-62.
- SCHMITHÜSEN, J. 1960. Die Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. *Vegetatio* 9: 313-327.
- SEIBERT, P. 1982. Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra. *Documenta Phytosociológica* 2: 1-120.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-391.
- STEWART, G.H., 1986. Forest dynamics and disturbance in a beech/hardwood forest, Fiordland, New Zealand. *Vegetatio* 68:115-126.
- STOCKS, B.J. 1987. Fire potential in the spruce budworm-damaged forests of Ontario. *The Forestry Chronicle* 63: 8-14.
- SWANSON, F.J., T.K. KRATZ, N. CAINE, Y R.G. WOODMANSEE. 1988. Landform effects on ecosystem patterns and processes. *BioScience* 38:92-98.
- SWETNAM, T. W. 1993. Fire history and climate change in giant sequoia groves. *Science* 262:885-889.
- SWETNAM, T. W. Y J. L. BETANCOURT. 1990. Fire-southern oscillation relations in the southwestern United States. *Science* 249:1017-1020.
- SWETNAM, T.W. Y A.M. LYNCH. 1993. Multi-century, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks. *Ecological Monographs*. 63: 399-424.
- SZEICZ, J.M. Y MACDONALD, G.M. 1995. Recent white spruce dynamics at the subarctic alpine treeline of north-western Canada. *Journal of Ecology* 83: 873-885.
- SZEICZ, J.M. B.A. ZEEB, K.K. BENNETT, Y J.P. SMOL. 1998. High-resolution paleoecological analysis of recent disturbance in a southern Chilean *Nothofagus* forest. *J. of Paleolimnology* 20: 235-252.
- TANSLEY, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.

- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TILMAN, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15.
- TORTORELLI, L.A. 1947. Los Incendios de Bosques en la Argentina. Ministerio de Agricultura, Buenos Aires.
- TORTORELLI, L.A. 1956. Maderas y Bosques Argentinos. Editorial Acme, Buenos Aires.
- TURNER, M.G. (Ed.) 1987. Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verlag, New York.
- TURNER, M.G., GARDNER, R.H., DALE, V.H. Y O'NEILL, R.V. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55:121-129.
- TURNER, M.G., W.W. HARGROVE, R.H. GARDNER, Y W.H. ROMME. 1994. Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science* 5:731-742.
- TURNER, M. G. Y W. H. ROMME. 1994. Landscape dynamics in crown fire ecosystems. *Landscape Ecology* 9:59-77.
- VEBLEN, T.T. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in south-central Chile. *Ecol.* 60: 937-945.
- VEBLEN, T.T. 1982a. Growth patterns of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests and their influences in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109:474-487.
- VEBLEN, T.T. 1982b. Regeneration patterns in *Araucaria* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9: 11-28.
- VEBLEN, T.T. 1985a. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research* 1:162-183.
- VEBLEN, 1985b. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. Pp. 35-51 in S. T. A. Pickett y P. S. White, eds., *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- VEBLEN, T.T. 1989a. *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 19:365-371.
- VEBLEN, T.T. 1989b. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70:541-543.
- VEBLEN, T.T. 1992. Regeneration dynamics. Pages 152-187 in D.C. Glenn-Lewin, R.K. peet y T.T. Veblen (Eds.) *Plant Succession: Theory and Prediction*. Chapman and Hall, London.
- VEBLEN, T.T., Y D.H. ASHTON. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 36:149-167.
- VEBLEN, T.T. Y ASHTON, D.H. 1982. The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the Cordillera Pelada, Chile. *Biological Conservation* 23: 141-161.
- VEBLEN, T.T., D.H. ASHTON, F.M. SCHLEGEL, Y A.T. VEBLEN. 1977. Plant succession in a timberline depressed by volcanism in south-central Chile. *J. Biogeog.* 4: 275-294.
- VEBLEN, T. T., B. R. BURNS, T. KITZBERGER, A. LARA Y R. VILLALBA. 1995. The ecology of the conifers of southern South America. Pages 120-155 in N. J. Enright y R. S. Hill, editors. *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia.
- VEBLEN, T.T., DELMASTRO, R.N. Y SCHLATTER, J. 1976. The conservation of *Fitzroya cupressoides* and its environment in southern Chile. *Environmental Conservation* 3:291-301.
- VEBLEN, T.T., C. DONOSO Z., F.M. SCHLEGEL, Y B. ESCOBAR R. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8:211-247.
- VEBLEN, T.T., C. DONOSO, T. KITZBERGER, Y A.J. REBERTUS. 1996a. Ecology of southern

- Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Pages 293-353 in T.T. Veblen, R.S. Hill y J. Read (Eds.), *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- VEBLEN, T.T., K.S. HADLEY, E.M. NEL, T. KITZBERGER, M. REID, Y R. VILLALBA. 1994. Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal of Ecology* 82:125-135.
- VEBLEN, T.T., R.S. HILL Y J. READ (Eds.). 1996c. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- VEBLEN, T.T. T. KITZBERGER, B.R. BURNS Y A.J. REBERTUS. 1996b. Perturbaciones y regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina. Pages 169-198 in: J.J. Armesto, M.K. Arroyo, y C. Villagrán (Eds.), *Ecología del Bosque Nativo de Chile*. Universidad de Chile Press.
- VEBLEN, T.T., T. KITZBERGER AND J. DONNEGAN. 2000. Climatic and human influences on fire regimes in ponderosa pine forests in the Colorado Front Range. *Ecological Applications* 10:1178-1195.
- VEBLEN, T.T. T. KITZBERGER, R. VILLALBA, AND J. DONNEGAN. 1999. Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69:47-67.
- VEBLEN, T. T., T. KITZBERGER Y A. LARA. 1992a. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3:507-520.
- VEBLEN, T. T. Y D. C. LORENZ. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in Patagonia. *Vegetatio* 73:113-126.
- VEBLEN, T. T. Y D. C. LORENZ. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone in northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78:93-111.
- VEBLEN, T. T. Y V. MARKGRAF. 1988. Steppe expansion in Patagonia? *Quaternary Research* 30:331-338.
- VEBLEN, T.T., M. MERMOZ, C. MARTIN, Y E. RAMILO. 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. *J. Appl. Ecol.* 26: 711-724.
- VEBLEN, T. T., M. MERMOZ, C. MARTIN Y T. KITZBERGER. 1992b. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6:71-83.
- VEBLEN, T.T. F. M. SCHLEGEL, Y B. ESCOBAR R. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. *Journal of Ecology* 68:1-31.
- VEBLEN, T.T. Y G. H. STEWART. 1982. On the conifer regeneration gap in New Zealand: the dynamics of *Libocedrus bidwillii* stands on South Island. *Journal of Ecology* 70: 413-436.
- VILLALBA, R. 1990. Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quaternary Research* 34:346-360.
- VILLALBA, R. 1995. Climatic influences on forest dynamics along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. Tesis Doctoral University of Colorado, Boulder.
- VILLALBA, R. 1994. Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in southern South America. *Climatic Change* 26:183-197.
- VILLALBA, R., J. A. BONINSEGNA, A. LARA, T. T. VEBLEN, F. A. ROIG, J. C. ARAVENA Y A. RIPALTA. 1996. Interdecadal climatic variations in millennial temperature reconstructions from southern South America. Pages 161-189 in P. D. Jones y R. Bradley (Eds.) *Climatic forcings of the*

- last 2000 Years. NATO Advanced Sciences Institutes Series.
- VILLALBA, R., J.A. BONINSENGA, T.T. VEBLEN, A. SCHMELTER, Y S. RUBILIS. 1997a. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climatic Change* 36:225-254.
- VILLALBA, R., E. R. COOK, R. D. D'ARRIGO, G. C. JACOBY, P. D. JONES, M. J. SALINGER Y J. PALMER. 1997b. Sea-level pressure variability around Antarctica since A.D. 1750 inferred from subantarctic tree-ring records. *Climate Dynamics* 13: 375-390.
- VILLALBA, R., E.R. COOK, G.C. JACOBY, R.D. D'ARRIGO, T.T. VEBLEN Y P.D. JONES. 1998. Tree-ring based reconstructions of precipitation in Patagonia since A.D. 1600. *The Holocene* 8:659-674.
- VILLALBA, R. Y T. T. VEBLEN. 1997a. Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology* 85:113-124.
- VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1997b. Spatial and temporal variation in tree growth along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Can. J. For. Res.* 27: 580-597.
- VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality at the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Ecology*. 79:2624-2640.
- VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1998. Annual-versus decadal-scale climatic influences on tree establishment and mortality in northern Patagonia. Páginas 145-170 en M. Beniston y J.L. Innes (eds.), *The Impacts of Climate Variability on Forests*. Springer, Berlin, Germany
- WALKER, L.R. Y F.S. CHAPIN. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135.
- WARDLE, J.A., 1984. *The New Zealand Beeches*. New Zealand Forest Service, Christchurch.
- WATT, A.S. 1923. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. Part I. The causes of failure of natural regeneration of the beech (*Fagus sylvatica* L.). *Journal of Ecology* 11:1-48.
- WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- WHITE, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45:229-299.
- WHITE, P.S. y J. Harrod. 1997. Disturbance and diversity in a landscape context. p. 128-159 en: Bissonette, J.A. (Ed.) *Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale*. Springer, New York.
- WHITE, P.S., y A. Jentsch. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-450.
- WHITE, P.S. y S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. Pp. 3-13 in S.T.A. Pickett y P.S. White (eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, N.Y.
- WHITMORE, T.C. 1982. On pattern and process in forests. Pages 45-59 in E. I. Newman (ed.), *The Plant Community as a Working Mechanism*. Blackwell, Oxford.
- WHITTAKER, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23:41-78.
- WHITTAKER, R.H., 1956. Vegetation of the Great Smokey Mountains. *Ecol. Monogr.* 26:1-80.
- WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review* 42:207-64.
- WHITTAKER, R.H., y S.A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12:117-139.

WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:81-120.



Ecología de los bosques de Tierra del Fuego

Jorge L. Frangi ¹, Marcelo D. Barrera ¹, Juan Puigdefábregas ², Pablo F. Yapura ¹, Angélica M. Arambarri ³ y Laura L. Richter ¹

1. LISEA, Facultad de Ciencias Naturales y Museo - Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, CC 31, 1900 La Plata, Argentina. E-mail: lisea@ceres.agro.unlp.edu.ar
2. Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Calle Gral Segura 1, Almería, España.
3. Instituto Spegazzini, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Calle 53 N° 477, B1900AVJ La Plata, Argentina.

Resumen

Este capítulo trata sobre la ecología de los ecosistemas forestales de la Tierra del Fuego, donde dominan los bosques de 3 especies de *Nothofagus*, el ñire (*N. antarctica* (Forst.) Oerst.), la lenga (*N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) y el guindo o coigüe de Magallanes (*N. betuloides* (Mirb.) Oerst.). Ofrece una visión panorámica del conocimiento ecológico de los ecosistemas de bosque fueguinos resaltando aspectos de interés para su gestión y manejo. El enfoque empleado en la consideración de los ecosistemas forestales fueguinos es aquel que enfatiza en el procesamiento de la materia y la energía o aproximación proceso-funcional. Se describe la distribución de las especies de *Nothofagus* y las características de sus ciclos de vida. Así también, se destaca el papel de los hongos presentes en los bosques, sus asociaciones simbióticas y su papel en la pudrición de la madera. Se detallan diferentes aspectos estructurales de las distintas fases de desarrollo como también de los bosques maduros ubicados a distinta elevación. Se sintetiza la acción de factores de disturbio y se discuten aspectos de la dinámica de estos bosques, en particular los efectos de los aludes de turba y el viento, como modeladores del paisaje forestal. Se desarrollan aspectos funcionales de estos bosques, con especial énfasis en la descomposición de los distintos materiales del piso forestal, del ciclo hidrológico, de la productividad primaria, del contenido de nutrientes y del ciclo del N, P, K y Ca en bosques de baja elevación. Por último, se discuten las características de los bosques de lenga, su manejo hasta el presente y los nuevos paradigmas del manejo ecosistémico para la sustentabilidad.

Introducción

La Tierra del Fuego o Fueguia, archipiélago ubicado al sur del estrecho de Magallanes, entre 52° 25' a 56°S y 63° 47' a 74° 45'O, ocupa unos 66000 km². La isla principal es la Grande, con 48000 km² representa el 70% de

la superficie del archipiélago, correspondiendo a la Argentina 21263 km² (Fig. 1).



Fig. 1: Imagen satelital (NASA) del sur de Sudamérica. Pueden observarse el archipiélago fueguino y parte de la Patagonia. Se distinguen los bosques subantárticos sobre el sector cordillerano (tonos verdosos) y la estepa patagónica (amarillentos y ocres) en la Patagonia extra-andina. Se indica la ubicación aproximada de algunas de las localidades y rasgos principales citados en el texto. No se indican divisiones políticas.

La vegetación principal está constituida por (1) la estepa patagónica: integrada por pastizales, arbustales y matorrales enanos, ocupa el norte de la isla; (2) el bosque subantártico: integrado por bosques deciduos y perennifolios de latifoliadas, y en menor proporción por arbustales, turberas, matorrales enanos y pastizales, localizados en el centro y sur de la isla Grande y el norte de las islas al sur del Beagle, extendiéndose hacia el continente siguiendo la trayectoria de la cordillera de los Andes; (3) los turbales o tundra magallánica: predomina en el extremo sur y occidental del archipiélago; y (4) la vegetación altoandina: prados, plantas en placa y cojín, superficies de rocas con escasas plantas superiores y predominio de líquenes por encima del límite del bosque (*timberline*) (Fig. 2).



Fig 2: Mapa de zonas de vegetación de Tierra del Fuego. Tomado de Moore (1983).

Los bosques fueguinos cubren unas 620.000 ha en territorio argentino y, dominados por especies del género *Nothofagus*, son los bosques de hoja ancha más australes del

mundo. El género se extiende en Sudamérica entre los 33°S y los 56°S. En Fuegoia se hallan el ñire (*N. antarctica* (Forst.) Oerst.), la lenga (*N. pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) y el guindo o coigüe de Magallanes (*N. betuloides* (Mirb.) Oerst.) (Fig. 3). El límite altitudinal de los *Nothofagus* en éste subcontinente desciende desde los 2000 m, cerca de su límite norte continental, a 600–700 m en Tierra del Fuego. En el contexto sudamericano los bosques fueguinos son los bosques subantárticos más pobres en especies arbóreas, cuya mayor diversidad biológica y complejidad estructural se encuentra en la selva Valdiviana (40° a 42°S).

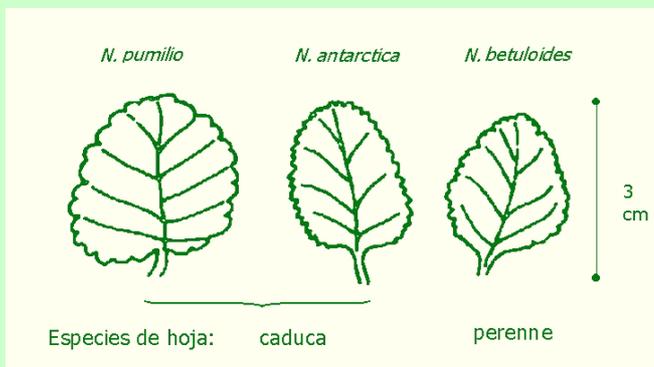


Fig. 3: hojas de las especies de *Nothofagus* presentes en la Tierra del Fuego. El tamaño foliar es aproximado y varía con las condiciones ambientales. Los tipos de borde pueden verse en los detalles.

La flora de los bosques templados del sur de Sudamérica tiene un origen y desarrollo ligado a los principales eventos geológicos y paleoclimáticos que ocurrieron durante el Cretácico tardío y el Terciario (Veblen *et al.*, 1996a; Aizen y Ezcurra, 1998). Los bosques de *Nothofagus* de Argentina y Chile reflejan la conexión de Sudamérica a la región Pacífica sudoeste, a través de la Antártida, durante el Cretácico y Terciario temprano.

El objeto de este capítulo es dar una visión panorámica de nuestro conocimiento ecológico de los ecosistemas de bosque fueguinos poniendo en evidencia algunos aspectos de interés para su gestión y manejo.

La perspectiva elegida en este capítulo acerca de los ecosistemas forestales fueguinos es aquella que enfatiza en el procesamiento de la materia y la energía o aproximación proceso-funcional (O'Neill *et al.*, 1986). A partir de esa consideración se discuten también las

características de los bosques de lenga, su manejo hasta el presente y los nuevos paradigmas del manejo ecosistémico para la sustentabilidad (Vogt *et al.*, 1997; Khom y Franklin, 1997; Lugo *et al.*, 1999). Las definiciones introducidas tratan de facilitar la lectura a quienes no poseen un suficiente conocimiento de los temas tratados.

El ambiente

Cuatro componentes ambientales de gran importancia para la composición, distribución, fisonomía y dinámica de la vegetación son la geomorfología, el clima, los suelos, y las perturbaciones. La geomorfología es considerada en otro capítulo de éste libro (véase Rabassa *et al.*) por lo cual se tratarán los restantes. La relación entre algunos de estos aspectos del entorno y la distribución de bosques de *Nothofagus* en la Tierra del Fuego se presenta en la Fig. 4.

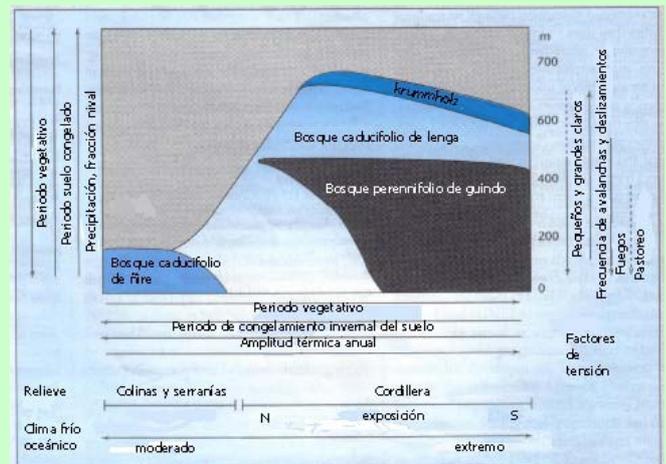


Fig. 4: Clima general, relieve, factores de tensión crónicos y agudos, y procesos que influyen la distribución, estructura y función de los bosques. El viento, no representado en la Fig. es de importancia en toda la isla. Modificado de Frangi y Richter (1992).

Clima

El clima de la Tierra del Fuego está relacionado con las características de la circulación de la atmósfera y las corrientes oceánicas a las latitudes involucradas, la influencia de la masa de hielo antártico, la naturaleza insular del territorio y la localización de la cordillera de los Andes.

La isla se encuentra ubicada en la faja latitudinal de los vientos del oeste que soplan fuerte y persistentemente

todo el año ([Prohaska](#), 1976). La relativa cercanía al hielo antártico influye en las bajas temperaturas reinantes y la expone a ocasionales penetraciones de masas de aire frío, especialmente en invierno, que se desplazan hacia el norte. La condición insular, con escasa influencia de la masa continental y corrientes oceánicas en tres de sus flancos, junto a las bajas temperaturas y gran capacidad termorreguladora del mar favorecen bajas amplitudes térmicas; asimismo en invierno, el agua de mar se congela solamente en zonas costeras de algunas bahías protegidas. Los vientos predominantes intensos de la primavera y verano ayudan a mantener bajas temperaturas, y definen las condiciones climáticas más significativas de la estación de crecimiento. La cordillera constituye un rasgo geomórfico con enorme influencia en la expresión espacial de distintos climas y en la distribución de los ecosistemas de Sudamérica ([Morello](#), 1985). En la Patagonia, la cordillera es una barrera para los vientos occidentales semipermanentes emitidos por el anticiclón del Pacífico Sur, que son obligados a ascender, enfriándose y precipitando su humedad mayormente sobre los flancos occidentales de los Andes y provocando fuertes gradientes descendientes de precipitaciones hacia la Patagonia extraandina. En la región sur de la Tierra del Fuego, la cordillera toma una dirección oeste-este, paralela a los vientos dominantes occidentales, pero transversal a los frentes polares que avanzan desde los mares australes. La cordillera y su dirección en relación a la circulación atmosférica influyen en la expresión zonal y local del clima, afectando la intensidad y dirección de los vientos, y la distribución y magnitud de las precipitaciones y temperaturas. Los vientos más fuertes ocurren en el oeste y sudoeste. Al este de las montañas las velocidades son menores en la cercanía y aumentan al alejarse de ellas. En Ushuaia la velocidad media anual del periodo 1981-1988 fue de 13.5 km.h^{-1} y con máximas horarias extremas de hasta 124 km.h^{-1} ([SMN](#), 1992). En Río Grande la velocidad media anual en igual periodo fue de 23.2 km.h^{-1} y la máxima horaria extrema de 120 km.h^{-1} .

La radiación solar media anual para el trienio 1986-1988 fue de 89 kcal.cm^{-2} ; la media para el periodo octubre-

marzo fue de $0.38 \text{ kcal.cm}^2.\text{día}^{-1}$ y la del periodo abril-setiembre de $0.10 \text{ kcal.cm}^2.\text{día}^{-1}$ (calculadas con datos de [Iturraspe et al.](#), 1989). La temperatura media anual en la isla, a nivel del mar, se encuentra entre los 5.5 °C (Río Grande) y los 5.9 °C (Ushuaia). El interior de la Isla Grande constituye el núcleo de mayor amplitud térmica, con mínimas temperaturas causantes de heladas, debidas a las condiciones nocturnas de relativa calma y baja humedad atmosférica; en él, se observan temperaturas medias bajo cero a mediados del invierno ([Tukhanen](#), 1992). Por el contrario, las bajas temperaturas del mar (4 °C en invierno y primavera) ejercen una gran influencia en las condiciones térmicas costeras que muestran medias sobre cero durante los meses fríos del año; las temperaturas más altas se registran en el oeste del archipiélago. Los veranos son más frescos hacia el sudoeste y sur con temperaturas medias estivales de $8-9 \text{ °C}$ denotando la influencia del mar (7 °C). Las temperaturas medias estivales son mayores en las estepas del norte de la isla (11 °C). De ello resulta que la duración de la estación térmica de crecimiento (número de días con temperaturas medias superiores a 5 °C) a nivel del mar es prolongada, pero tibia, reduciéndose de cerca de 8 meses a cerca de 5 meses en el núcleo frío del interior de la Isla Grande. Durante dicha estación las heladas son frecuentes incluso en el medio del estío, particularmente hacia el centro de la isla, restando en cambio 2 a 3 meses libres de heladas en localidades costeras. En bosques de las tres especies de *Nothofagus* localizados en zonas a baja elevación características para cada especie, uno ubicado al NE del Lago Fagnano (ñirantal), otro en la cordillera al sur de la isla (lengal) y al borde del canal Beagle (guindal) se pueden observar las diferencias en las temperaturas registradas en el aire y suelo en el interior de cada bosque (Tabla 1).

Sobre las montañas las temperaturas decrecen con el aumento de elevación, con gradientes térmicos entre $0.43-0.7 \text{ °C}$ cada 100 m en julio y diciembre, respectivamente, y una media anual de $0.55 \text{ °C.}100 \text{ m}^{-1}$ ([Iturraspe et al.](#), 1989); estos gradientes determinan temperaturas medias bajo cero

durante el invierno y reducción de la estación de crecimiento con el aumento de elevación (Puigdefábregas *et al.*, 1988; Barrera *et al.*, 2000) (Fig. 5). De acuerdo con esto, en el sur de la isla Grande, el límite altitudinal del bosque, localizado entre 600 y 700 m snm, tendría una temperatura media del mes más frío de -1.5 a -2 °C, del mes más cálido de 5 a 6 °C, una media anual de 2.5-3 °C y un período de crecimiento de entre 4 a 5 meses con heladas (Tukhanen, 1992; Barrera *et al.*, 2000). Las amplitudes térmicas anuales son muy bajas: de 4 a 5 °C en el oeste, de 7 a 8 °C en el sur y de cerca de 11 a 13 °C en el interior, norte y este de Fuegoia, lo que denota un grado de oceaneidad extremo más marcado hacia el oeste y sur.

Parámetro	Ñirantal	Lengal	Guindal
Sitio	Ea. María Cristina	Laguna Victoria	Estancia Moat
Latitud	54° 30' S	54° 47' S	54° 54' S
Longitud	67° 05' O	67° 41' O	66° 55' O
Topografía	Loma baja	Montaña	Montaña
Pendiente (%) y exposición	< 5	20 N	19 S
Precipitaciones	489	731	779
Temperatura del aire a 1.5 m (°C)			
Media anual	4.3	5.1	6.0
Mínima media mes más frío	-2.9	-0.2	1.3
Máxima media mes más cálido	10.4	11.0	8.9
Máxima absoluta anual	20.0	20.5	20.0
Mínima absoluta anual	-13.0	-8.5	-4.0
Temperatura del suelo a -10 cm (°C)			
Media anual	3.7	4.8	5.8
Máxima absoluta anual	12.1	9.1	7.9
Mínima absoluta anual	-1.3	-0.7	1.4

Tabla 1: Condiciones del medio físico de localidades típicas de bosques fueguinos. Modificado de Frangi *et al.* (1997)

A menos de 100 m snm las temperaturas del suelo (-10 cm) en bosques maduros en el periodo 1997-1999 mostraron claras diferencias entre bosques denotando una mayor amplitud térmica con mayores temperaturas máximas y mayores posibilidades de congelamiento del suelo en la secuencia ñirantal - lengal – guindal para zonas de la isla dominadas por cada especie (Tabla 1).

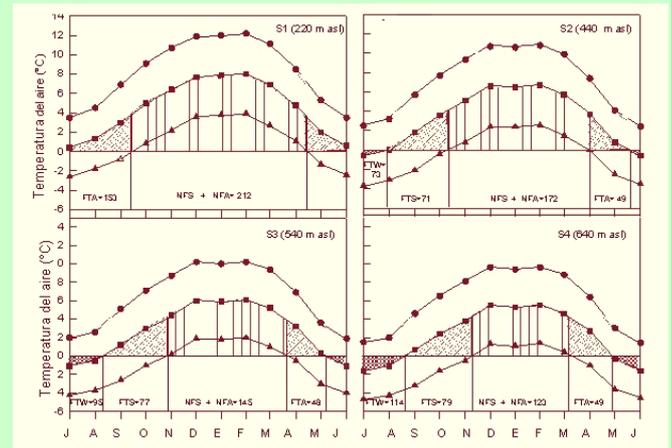


Fig. 5: Estacionalidad térmica (temperaturas del aire a 1.5 m sobre el suelo) en los sitios de estudio a distinta elevación en la ladera sur del Valle de Andorra. FTS = congelamiento-descongelamiento primaveral; FTA = congelamiento-descongelamiento otoñal; FTW = congelamiento-descongelamiento invernal; NFS = primavera sin congelamiento; NFA = otoño sin congelamiento; _ = máxima media; = = media; == mínima media. Fuente: Barrera *et al.* (2000).

En bosques de lenga, las temperaturas del suelo (-10 cm) desde 200 a 640 m snm, en un faldeo de exposición sur en el valle de Andorra, estuvieron en el rango de 6.5 a -2 °C y decrecieron con el aumento de la elevación (Fig. 6). Los valores diurnos de la temperatura edáfica incluyeron valores por debajo de 0 °C hasta mitad de la primavera, con una duración adicional de un mes del congelamiento de suelos en el *timberline* durante dicha estación. En marzo el suelo en el límite superior del bosque ya se observaron temperaturas bajo cero, en tanto a menor altura se registraron a partir de abril.

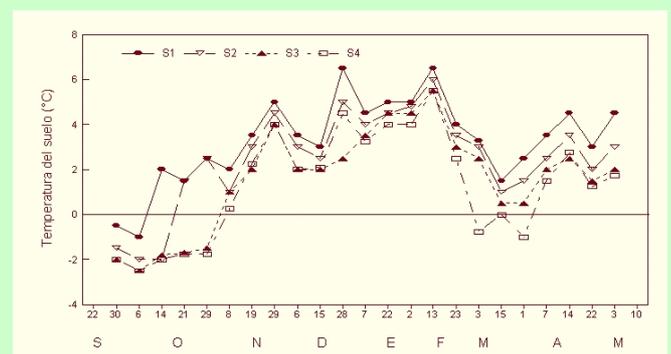


Fig. 6: Temperaturas del suelo a -10 cm en los sitios de estudio a distinta elevación sobre el nivel del mar (S1= 220 m; S2= 440 m; S3= 540 m; S4= 640 m) en la ladera sur del Valle de Andorra. Fuente: Barrera *et al.* (2000).

Las precipitaciones muestran un fuerte gradiente, y caen mayormente en forma de lluvias en las tierras bajas y de nieve en las elevaciones montañosas. Las lluvias se distribuyen más o menos regularmente a través del

año, con un máximo en otoño o verano. Las precipitaciones se incrementan en la cordillera central como consecuencia de la influencia orográfica sobre los vientos. Posteriormente, las masas de aire transportadas, descargadas de su contenido de agua, dan lugar a menores precipitaciones sobre las tierras bajas al E y N de la cordillera fueguina que resultan más secas (Tabla 2). Las mayores precipitaciones anuales a nivel del mar se encuentran en islas chilenas más occidentales; son de 4000 a 5000 mm en las islas más norteñas (Isla Desolación), descendiendo en dirección a las islas del cabo de Hornos hasta 1500 mm. En territorio argentino de la isla Grande, el canal Beagle y la Isla de los Estados, a nivel del mar las mayores precipitaciones se encuentran al SO, el extremo oriental de la Península Mitre y la Isla de los Estados. Las precipitaciones decrecen hacia el centro y N del territorio de la Isla Grande llegando a valores inferiores a los 300 mm al N de la Bahía San Sebastián. Las precipitaciones anuales también muestran un fuerte gradiente con la elevación, por ejemplo, en las inmediaciones de Ushuaia (*ca.* 600 mm) alcanzan > 1100 mm a 550 m snm. La cantidad de precipitaciones se asocia directamente con el número de días con precipitaciones y la fracción nival se incrementa con la elevación. La precipitación aumenta con la elevación, a una tasa media de *ca.* 120 mm/100 m (Barrera *et al.*, 2000). En Ushuaia el porcentaje de nieve es de cerca del 33% *versus ca.* 68-70% en el *timberline*. A baja altitud se observan nevadas aún en verano. La permanencia en el terreno de la nieve invernal aumenta desde un mínimo en las zonas costeras a nivel del mar hacia el centro de la isla y las mayores elevaciones. La altitud inferior de la nieve permanente varía según la topografía y localización entre 700 y 1100 m snm.

La humedad relativa atmosférica (HR) es elevada con escasa variación estacional en la costa del océano Pacífico. La HR media anual de Ushuaia es de 80 % y en Río Grande 76 % (periodo 1981-1990). El congelamiento del suelo en zonas costeras es superficial y raramente permanece todo el invierno. Sin embargo el congelamiento invernal se hace más profundo y perdurable en la estepa. La nubosidad es muy alta y decrece desde el Pacífico hacia el N

de la isla Grande desde un 80-90 % hasta un 60-65 %. Esta nubosidad reduce la duración del brillo solar, en particular durante el estío. La media anual del brillo solar es de 4.4 h.día⁻¹.

Ubicación	Localidad	Altitud	Precipitación	Fuente
Isla Grande				
Norte, estepa	Estancia Cullen	20	360	Iturraspe <i>et al.</i> , 1989
Centro, estepa	Estancias varias	< 80	310-410	Iturraspe <i>et al.</i> , 1989; IDIA, 1977; SMN, 1986.
Centro, bosque	Ea. María Cristina	100	489	Frangi y Richter, 1994.
Oeste, Chile	Bahía Morris		1748	Pisano, 1972.
Sur, Chile	Fiordo Parry		1060	Pisano, 1971.
Sur, Canal de Beagle	Estancia Moat	30	779	Frangi y Richter, 1994.
	Laguna Victoria	100	731	Frangi y Richter, 1994.
	El Martial	535	1190	Iturraspe <i>et al.</i> , 1989.
	Ushuaia	8	517	SMN, 1992.
	SJ Salvamento,			De Fina,
Isla de los Estados	Fa Le Maire, Isla Año Nuevo	12	1000-1700	1972; IDIA, 1977; Walter <i>et al.</i> , 1975.

Tabla 2: Precipitaciones anuales en localidades de la Tierra del Fuego.

Con respecto a la evapotranspiración potencial según Holdridge (1978) esta es de 345 mm.año⁻¹ en Ushuaia y unos 326 mm.año⁻¹ en Río Grande (sin bosques). La necesidad de agua anual según Köppen (Patton *et al.*, 1974) es de 199 mm en Ushuaia y 259 mm en Río Grande.

El clima dominante, que incluye a la zona de bosques, según la clasificación de Köppen es de tipo Cfc, mesotermal marino de latitudes medias (Patton *et al.*, 1974). En la parte más occidental y austral del archipiélago el clima es de tipo polar ET, tundra, demasiado frío para el crecimiento de árboles. Considerando las condiciones de biotemperatura y precipitación correspondientes al nivel del mar, límite inferior de los bosques, ellos se ubican en una franja que incluye la frontera entre las zonas de vida de bosques templado fríos y boreales húmedos, muy húmedos y lluviosos de Holdridge (1978) (Fig. 7). Su *timberline* altitudinal superior alcanza biotemperaturas y precipitaciones pertenecientes a zonas de vida de la tundra alpina muy húmeda y lluviosa. Estas condiciones los ubica

entre aquellos bajo condiciones de biotemperatura más bajas del planeta.

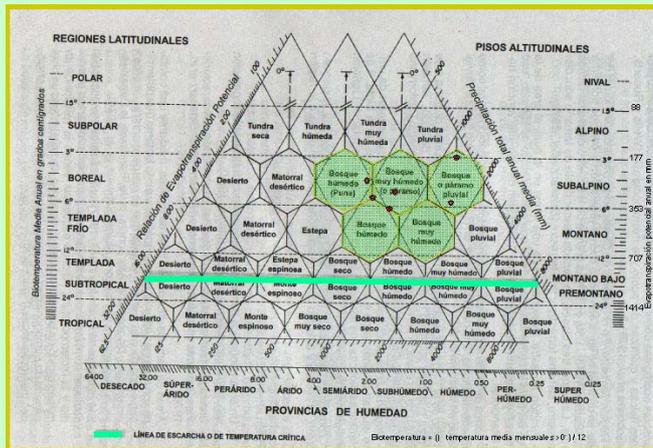


Fig. 7: Zonas de vida (Holdridge, 1978) de los bosques de Tierra del Fuego. Localidades representadas (círculos) de izquierda a derecha: Ea María Cristina, Ushuaia, Estancia Moat, Laguna Victoria, Isla de los Estados, El Martial.

En comparación con las condiciones en otros bosques subantárticos de Sudamérica, la biotemperatura, y también la pauciespecificidad arbórea de los bosques fueguinos se corresponde mejor con aquellas de los bosques de pisos de vegetación de mayor altitud en la zona norte de su distribución continental. Asimismo difiere de las condiciones de baja altitud de los otros bosques subantárticos no sudamericanos (Richter y Frangi, 1992).

Los suelos del bosque y sus implicaciones ecológicas

Del Valle (1998) efectuó una síntesis del conocimiento de los suelos patagónicos, citando para la Tierra del Fuego a los siguientes taxa y porcentaje de la superficie provincial que ocupan, de acuerdo con la clasificación del Soil Survey Staff (1997): Inceptisoles (37.4%), Mollisoles (28.5%), Spodosoles (8.4%), Andisoles (7.6%), Histosoles (4.3%) y Alfisoles (2.3%). A su vez, los suelos de los bosques fueguinos han sido clasificados como Andisoles no-alofánicos, Spodosoles o Inceptisoles desaturados (Ferrer, 1981; Lanciotti et al., 1993 fide Mazzarino et al., 1998).

De los principales factores que determinan las características y la evolución de los suelos, el relieve en

Tierra del Fuego varía de forma aproximadamente paralela al gradiente climático, presentando una morfología alpina en el sur, sobre todo en el suroeste, con valles escarpados en U y otras huellas de glaciario, mientras que en el sector nordeste está constituido por llanuras, de carácter sedimentario. La litología es muy variada, pero su influencia en la evolución de los suelos se debe, sobre todo, a la textura arenosa o limosa de sus productos de meteorización.

En las zonas “perhúmedas” y “húmedas” (sensu Holdridge, 1978) que predominan en el sector suroeste y en el extremo este de la isla Grande (península Mitre) existe un exceso de precipitación sobre la demanda evaporante de la atmósfera que ocasiona una tendencia a la paludificación generalizada. En estas zonas, los turbales abundan en los relieves llanos, tanto en el fondo de los valles, como en situaciones culminales. En ambas condiciones, se forman suelos hidromorfos, con grandes acumulaciones de materia orgánica, sobre todo a base de musgos (*Sphagnum* sp.). La paludificación se ve favorecida en sustratos limosos, poco permeables, respecto a los arenosos, donde el drenaje interno facilita la evacuación del agua.

El bosque perennifolio de *N. betuloides*, de raíces muy superficiales, no puede instalarse en los turbales llanos, debido a la potencia de sus capas orgánicas, y se restringe a las laderas. Estas últimas facilitan el drenaje, tanto por la pendiente como por la evapotranspiración del propio bosque. Con frecuencia, persiste una delgada capa turbosa, pero la hidromorfia tiende a ser reemplazada por la podsolización.

La podsolización (Righi, 1990) comporta un proceso biogeoquímico de alteración que supone el ataque de los minerales primarios por parte de soluciones ricas en compuestos orgánicos ácidos. La consecuencia es la eliminación del aluminio, del hierro y de todos los demás cationes (calcio, magnesio, sodio, potasio, etc) y la consiguiente formación de un horizonte residual, de eluviación (E) esencialmente formado por cuarzo. El drenaje interno facilita la migración de compuestos organo-minerales de aluminio y de hierro, eliminados del horizonte

E y su posterior acumulación en el horizonte B, formando el llamado horizonte espódico.

El horizonte superior (A) de los bosques de guindo suele ser muy rico en materia orgánica ($\approx 50\%$) poco evolucionada (humus tipo *mor*) pobre en nitrógeno ($C/N \approx 30-40$) con la mayor parte de su capacidad de intercambio catiónico (CIC) ocupada por iones H^+ , y por tanto, pH muy ácido, con frecuencia entre 2 y 3. Los fenómenos de podsolización (Fig. 8), indicados en el párrafo anterior, se encuentran muy enmascarados por la movilidad del sustrato y el aporte o pérdida lateral de materiales, debido a la fuerte pendiente de las laderas. Se trata, en definitiva, de suelos pobres en nutrientes, debido a la escasa saturación de su CIC y a la inmovilización, sobre todo del fósforo, como consecuencia de su acidez y del alto contenido en geles de aluminio y de hierro (Cabaneiro *et al.*, *en prensa*).



Fig. 8: suelo de tipo podzólico con horizontes albcos y espódicos morfológicamente bien definidos, y un horizonte orgánico superficial de tipo mor. Bajo bosque de guindo en la estancia Moat.

En los bosques de guindo, son frecuentes las coladas de turba en las laderas (Fig. 9). Un estudio de las mismas, realizado en la bahía de Buen Suceso, en el extremo oriental de la isla (Gallart *et al.*, 1994) muestra que el fenómeno puede alcanzar considerable importancia erosiva e impacto sobre la dinámica del bosque. El fenómeno se comporta como un flujo líquido rápido que involucra al

horizonte orgánico, arrastra a todos los árboles que éste soporta y deja al descubierto el sustrato mineral a lo largo de enormes corredores que se prolongan hasta la base de las laderas e incluso pueden ascender por la vertiente opuesta. La colada supone la pérdida del horizonte orgánico superficial que constituye el principal almacén de nutrientes, y por tanto, compromete seriamente la supervivencia de la regeneración.



Fig. 9: Perspectiva de un ladera afectada por coladas de turba en la bahía de Buen Suceso (bosque de guindo).

Cuando el espesor de la capa turbosa rebasa un cierto umbral, menor cuanto mayor sea la pendiente, adquiere el riesgo de que se fluidifique e inicie una colada. La datación de una muestra de coladas en Buen Suceso, muestra que el fenómeno no ocurre de forma aleatoria en el tiempo, sino que se concentra en determinados períodos. No se sabe qué agentes son los que desencadenan las coladas, pero a modo de especulación, pueden señalarse las precipitaciones prolongadas que causan la saturación de la turba, o la ocurrencia de sismos.

Más al norte, en la provincia de humedad “húmeda” (*sensu* Holdridge, 1978), la paludificación sólo tiene lugar en el fondo de los valles que reciben aportes de escorrentía, además de la precipitación directa. En las laderas, domina el bosque de *N. pumilio* (lenga) cuyos suelos presentan una materia orgánica más evolucionada, de tipo *moder*, en su horizonte superficial ($C/N \approx 25$). Su acidez es menor y la saturación de su CIC puede alcanzar el 24% (Frederiksen, 1988), lo que da idea de la importancia del

reciclado de bases. Con todo, se detectan aún fenómenos de podsolización ([Cabaneiro et al.](#), en prensa) (Fig. 10), enmascarados por los procesos de erosión/sedimentación en las laderas y, en ocasiones, por hidromorfía temporal. Esta última suele estar motivada por la acumulación subsuperficial de arcillas, materiales finos o incluso, cementaciones férricas facilitadas por migración lateral de iones Fe^{2+} ([Frederiksen](#), 1988).



Fig. 10: Suelo de características podzólicas con horizontes alábico y espódico poco definidos y horizonte orgánico de tipo moder. Bajo bosque de lenga en la estancia Laguna Victoria.

La transición del bosque a la estepa, está ocupada por formaciones poco densas de *N. antarctica* (ñire). Aquí la precipitación anual es similar o inferior a la evapotranspiración potencial. La hidromorfía y los turbales se restringen a las áreas cóncavas y desaparecen los signos de podsolización. El horizonte superficial es rico en materia orgánica, pero menos que los anteriores ($\approx 25\%$) y ésta es de tipo *mull* ácido ($C/N \approx 12-15$), presenta un mayor grado de humificación, siendo menos móvil y agresiva. En consecuencia, no existen redistribuciones de hierro ni de aluminio en el interior del perfil (Fig. 11) y su disponibilidad de nutrientes es mayor que en las anteriores condiciones climáticas. La estructura de estos suelos presenta características criogénicas ([Cabaneiro et al.](#), en prensa) debido a los inviernos más fríos y los frecuentes ciclos de hielo-deshielo en el horizonte superficial.

En general, los suelos forestales de Tierra del Fuego son poco profundos y pobres en bases. La mayor parte de los nutrientes se concentra en los horizontes orgánicos, por lo que deficiencias en el reciclado, motivadas por lixiviación excesiva u otras causas, o su erosión por escorrentía, coladas de turba o volteo de árboles, tienen un impacto inmediato sobre la vegetación que soportan.



Fig. 11: Suelo ácido sin signos de podsolización y horizonte orgánico de tipo *mull* ácido. Bajo bosque de ñire en la estancia Mª Cristina.

Composición y distribución de los bosques

Arboles y bosques

Los *Nothofagus* presentes en Fueguia forman parte de un conjunto de especies de dicho género, cuya amplia distribución y diversidad de habitats ocupados, muestra una alta variabilidad natural que expresa plasticidad fenotípica y diferencias genéticas ([Donoso](#), 1987; [Veblen et al.](#), 1996b).

Nothofagus betuloides (nv guindo)

N. betuloides vive en Chile desde 40° 40' a 56°S y en Argentina, principalmente entre 43° y 56°S ([Tortorelli](#), 1956; [Moore](#), 1983; [Donoso Zegers](#), 1993; [Veblen et al.](#), 1996b), desde el nivel del mar hasta aproximadamente 1200 m en su límite norte ([Veblen et al.](#), 1977). Se presenta bajo condiciones más frescas y húmedas, y bajo suelos más anegadizos que *N. dombeyi*. En Fueguia alcanza un tamaño

máximo de ca. 35 m de alto y más de 1.2 m de diámetro, y es importante en zonas con > 800-850 mm de precipitación. Se la considera, junto a *N. dombeyi*, una de las especies de *Nothofagus* sudamericanas más longevas ya que puede alcanzar 500 a 600 años de edad (Veblen *et al.*, 1996b). La composición de sus bosques varía con la distancia a la costa y la altitud. En Fuegoia *N. betuloides* se asocia con *N. pumilio*, formando un bosque mixto deciduo-siempreverde, denominado Bosque Magallánico Mixto (Pisano 1973a, b, 1974) considerado ecotonal (Pisano 1977, Moore 1978). Es una comunidad transicional entre los bosques siempreverdes costeros, occidentales, puros, de *N. betuloides*, de las zonas más lluviosas al sur y oeste, y los bosques deciduos orientales, interiores, puros de *N. pumilio*, con menores precipitaciones.

En la Tierra del Fuego, *N. betuloides* ocupa suelos menos fértiles y más pobres en nitrógeno disponible que los de *N. pumilio* (Gutiérrez *et al.*, 1989). Moore (1983) señala que los bosques más puros de *N. betuloides* se desarrollan alejados de la costa, en suelos usualmente más bien someros, turbosos, que debido a las pendientes del terreno o al sustrato parcialmente permeable, no acumula agua en forma excesiva. Según Moore (1983) un buen drenaje edáfico resulta por ello importante para la presencia del *guindo*, tanto en las zonas con precipitación elevada de la costa como de los faldeos con suelos sometidos a procesos de podsolización. Esos bosques se extienden hasta 350 m de elevación si bien por encima de los 200 m tienden a seguir los valles glaciales, los bordes de los arroyos y lugares protegidos (Moore, 1983). En los valles cordilleranos fueguinos *N. betuloides* forma una faja localizada en una posición altitudinal intermedia entre los bosques de *N. pumilio*. En los bosques lluviosos costeros *N. betuloides* forma un dosel de 15 a 20 m de alto sobre un estrato denso de 5 a 8 m de *Drymis winteri* (canelo) sobre suelos muy húmedos de buen drenaje (Fig. 12). Sin embargo, *N. betuloides* también ocupa suelos hidromórficos anegadizos hasta turbosos en faldeos donde la topografía local es más suave (Gutiérrez *et al.*, 1989). Asimismo *N. betuloides* adopta formas arbustivas, enanas, a veces postradas, tanto

cerca del *timberline* altitudinal o en lugares muy turbosos a baja elevación (Moore, 1983).



Fig. 12: *Nothofagus betuloides* (nv guindo) junto a *N. pumilio*, vista invernal en el Valle El Martial (izquierda); bosque de guindo puro en ladera (centro); bosque de guindo y *Drymis winteri* en la costa del canal Beagle, Ea Moat (derecha).

Ejemplares aislados de *Pilgerodendron uviferum* se presentan junto a los anteriores en condiciones turbosas; aunque es más frecuente en el S y O del Archipiélago, formado bosquetes bajos a matorrales sobre turberas de *Sphagnum* (Moore, 1983). En sitios mejor drenados a lo largo de cursos de agua pueden ser importantes *Maytenus magellanica* (Lam.) Hook.f (leñadura) y *Embothrium coccineum* J.R. et G. Forster (ciruelillo). La leñadura es polinizada por insectos y dispersada por animales; en tanto el *ciruelillo* es polinizado por aves y dispersado por el viento (Aizen y Ezeurra, 1998).

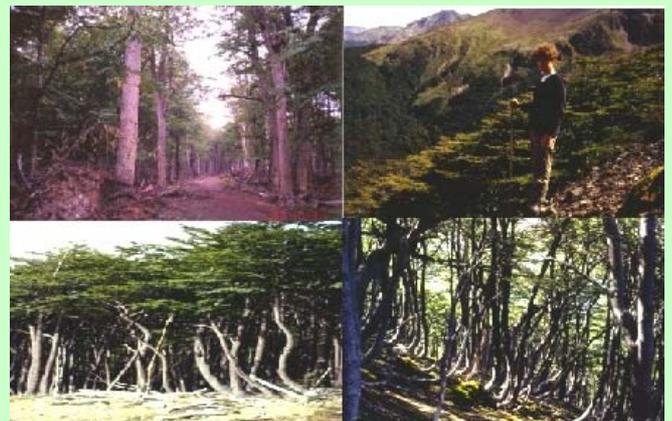


Fig. 13 *Nothofagus pumilio* (nv lenga). Vista de distintos morfotipos: árboles altos a baja elevación (arriba izquierda), árboles erectos sobre faldeos de mediana altura a unos 500 m snm elevados (abajo izquierda), árboles erectos de 3 a 8 m de alto con troncos arqueados en su base (*buttsweep*), 580 m snm (abajo derecha) y lengas achaparradas de 1 m de alto a 640 m snm (arriba derecha).

Nothofagus pumilio (nv lenga)

N. pumilio se encuentra entre 35° 35' a 55°S, desde el nivel del mar hasta los 2000 m (Tortorelli, 1956; Donoso Zegers, 1993). En el continente se halla en sitios con menos de 800 a 5000 mm de precipitación anual. En la Tierra del Fuego vive con precipitaciones anuales >ca. 400 mm, en sitios con mayor amplitud térmica y mínimas más bajas, en suelos menos húmedos que los ocupados por *N. betuloides*. Tiende a formar rodales puros, con la excepción de las fajas mixtas altitudinales compartidas con *N. betuloides* (Fig. 13 y 14). En Fueguia sus individuos alcanzan un máximo de 30 m de alto y más de 1 m de DAP (diámetro a la altura del pecho). Los bosques deciduos de *N. pumilio* de mayor altura, diámetro y cobertura se encuentran a baja elevación sobre suelos bien desarrollados y drenados de tipo podsol pardo forestal, con estratos inferiores pobres en especies, cobertura y biomasa (Moore, 1983; Richter y Frangi, 1992). Su edad máxima se encuentra cerca de los 350 años (Veblen et al., 1996b). A medida que se asciende en las montañas, su altura decrece hasta tener de 8 a 5 m, y formar bosques enanos con árboles de tallos curvados en la base (*butsweep*); finalmente, constituye el *timberline* altitudinal, de forma más o menos continua, sea con forma de árbol enano o bien achaparrada y postrada (Barrera et al., 2000); en esa ubicación suele convivir con *N. antarctica* (Fig. 15).



Fig. 14: Vista de un valle fueguino en el sector cordillerano cercano a Ushuaia. En el fondo se ubican turberas y, en los faldeos, bosques de lenga dominando el gradiente; las zonas intermedias de elevación poseen fajas de bosques de lenga y guindo. Se distingue también el límite del bosque con la vegetación herbácea altoandina a unos 600 m snm.

Nothofagus antarctica (nv ñire)

Nothofagus antarctica se encuentra en la zona cordillerana entre los 36°30' a 56°S, y desde el nivel del mar hasta los 2000 m en la zona norte de distribución (Moore, 1983; Donoso Zegers, 1993; Veblen et al., 1996b). Ocupa



Fig. 15: Perfil de bosques de *N. pumilio* a lo largo del gradiente altitudinal en el Valle de Andorra. Fuente: Barrera et al. (2000).

las condiciones más extremas y el rango más amplio de habitats de todos los *Nothofagus* sudamericanos. Se lo encuentra en sitios turbosos de mal drenaje, en lugares expuestos con sustrato inestable en el *timberline* térmico altitudinal, en depresiones topográficas con circulación de aire frío, pendientes abruptas con suelos someros, costas archipelágicas con suelo ripioso, y en el ecotono con la estepa formando un *timberline* seco. El ñire exhibe la mayor variación morfológica de los *Nothofagus* sudamericanos (Ramirez et al., 1985; Premoli, 1991). Los árboles más viejos alcanzan edades cercanas a los 200 años, aunque en general presentan pudriciones centrales en el tronco que dificultan la estimación de la edad. Adopta distintos morfotipos, tales como el de árbol de 10 a 15 m de alto en sitios óptimos, de pequeño arbusto de <1 m de alto en pantanos, y de árbol arbustiforme sobre suelos secos, rocosos, expuestos, difiriendo en distintas características foliares, de ramas y de la semilla. En la Tierra del Fuego, predomina en su forma arbórea en el ecotono con la estepa fueguina y los bordes de los turbales y arroyuelos, con alturas de 6 a 15 m, tallos con DAP máximos de ca. 80 cm a veces algo tortuosos y copas en general con abundancia de líquenes del género *Usnea* (Fig. 16). Hacia el límite con la estepa el bosque se hace más abierto y los arbolitos reducen su porte a formas enanas muchas veces deformadas por los vientos. En el *timberline* altitudinal adopta forma

achaparrada. Si bien se encuentran plantas con formas foliares intermedias entre los *N. pumilio* y *N. antarctica*, no se sabe nada formal sobre la hibridación entre ellas (Donoso, 1987).

Ciclo de vida

Los *Nothofagus* sudamericanos son monoicos y florecen en primavera, el polen es dispersado por el viento antes que se abran las flores femeninas del mismo árbol, sus semillas maduran durante el verano y se dispersan de febrero a mayo. La producción de semillas varía entre sitios similares y de año a año. El viento y la gravedad son los factores principales de dispersión de semillas en la mayoría de las especies, y no desarrollan bancos persistentes en el suelo (Veblen *et al.*, 1996b). Por ejemplo, la lenga produce semillas abundantes de elevada viabilidad en años pico (similar a los *mast years* de *Nothofagus* no sudamericanos, cf. Poole, 1948; Wardle, 1970; Howard, 1973; Hickey *et al.*, 1982), alternando con años de baja producción y baja viabilidad, que van desde medio millón a 12 millones de semillas por hectárea (Schmidt, 1989). Martínez Pastur *et al.* (1997) realizaron experiencias de laboratorio en las que encontraron algunos cambios significativos en la forma, tamaño y germinación de la semilla de lenga procedentes de bosques a distinta elevación. Las más pequeñas, livianas y de menor capacidad germinativa procedían del bosque achaparrado en el límite altitudinal del árbol.



Fig. 16: *Nothofagus antarctica* (nv ñire). Vista de un ejemplar arbóreo con líquenes del género *Usnea* sobre las ramas (izquierda); paisaje al N del Lago Fagnano con vegetación herbácea en los bajos y bosques de ñire sobre las colinas (derecha arriba); bosque de ñire con ejemplares con numerosas ramas muertas cubiertas de *Usnea*.

La dispersión en general es a corta distancia y en la práctica silvicultural se considera que esta es de una a dos veces la altura del árbol (Donoso Zegers, 1993). Las semillas de *N. pumilio* son consumidas mayormente por insectos y en menor medida por roedores y fauna del mantillo (Rusch, 1987) y mínimo por aves (Veblen *et al.*, 1996b). En Fuegoia hemos observado en dos oportunidades (veranos 1987-1988, 1996-1997), una notable coincidencia entre la gran abundancia de producción de semillas y la visible abundancia de pequeños roedores.



Fig. 17: regeneración de *Nothofagus*. Claro en ñirantal con ñires jóvenes (izquierda arriba); claro en fustal de lenga a 330 m snm con regeneración en claro (derecha arriba), piso de lengal con hierbas y plántulas de menos de 10 cm en mantillo fino (izquierda abajo); regeneración de menos de 1 m en troncos en estado de descomposición 3 que actúan como "guarderías" (*nurseries*). Plántulas de lenga, del año (centro).

Las plántulas (< 1m de alto) de *N. pumilio* y *N. betuloides* frecuentemente se hallan en densidades superiores a los 100.000 ind.ha⁻¹ (Rebertus y Veblen 1993b). Donoso (1990) señala que las plántulas de las especies americanas de *Nothofagus* aparentemente pueden mantenerse en estado de semilatenencia durante años a la sombra de los árboles o del sotobosque, y reaccionan muy bien ante la corta o raleo de los árboles. El crecimiento avanzado de *N. pumilio* es más bien de vida corta y plántulas de hasta 10 cm de alto pueden ser abundantes en sotobosques no perturbados y responder rápido a la creación de claros (Veblen *et al.*, 1981; Rebertus y Veblen, 1993b) (Fig. 17). Rebertus y Veblen (1993b) consideran que *N. betuloides* parece ser más tolerante a la sombra que *N. pumilio*, se establece abundantemente en claros pequeños y

es la única especie capaz de mantener un banco persistente de plántulas, renuevos y hasta regeneración avanzada por hasta 50 a 100 años, en especial a alta elevación o latitud donde hay escasa competencia de las especies del sotobosque. Sin embargo, individuos de ambas especies pueden ser liberados por la creación de claros y llegar al dosel forestal (Veblen *et al.*, 1996b). En general las plántulas de los *Nothofagus* se establecen mejor bajo condiciones moderadamente altas de luz y suelo mineral expuesto (Veblen *et al.*, 1996b) pero su reclutamiento puede verse impedido en las condiciones ventosas y desecantes de los grandes espacios abiertos (Kalela, 1941; Schmidt y Urzúa, 1982). En zonas costeras húmedas el sotobosque de *Drymis winteri* parece restringir pero no impedir la regeneración de *N. betuloides* en los claros (Gutiérrez *et al.*, 1989; Rebertus y Veblen, 1993b). En los bosques costeros lluviosos, la regeneración de *N. betuloides* es mayor en claros de más de 1000 m² derivados del volteo por el viento; en cambio más lejos de la costa, ya sin canelo, la regeneración del guindo es abundante en los claros del dosel. En bosques maduros de *Nothofagus* una gran proporción de plántulas se halla sobre troncos caídos en descomposición y algunas de estas sobreviven hasta la madurez (Veblen *et al.*, 1981).



Fig. 18: Ramas de lenga con raíces surgidas del contacto con el suelo en acodos naturales a 640 m snm. Obsérvese el cascajo de falda de la zona del *timberline* en la foto de la izquierda.

Veblen *et al.* (1996b) mencionan que todas las especies deciduas de *Nothofagus* en alguna medida se multiplican vegetativamente. Martínez Pastur *et al.* (1997) sintetizan las observaciones de diversos autores quienes destacan que si bien la mayor multiplicación es de semilla, también se observa multiplicación vegetativa mediante acodos en lenga y ñire; de rebrotes, sean estos de tocones en árboles adultos de ñire y en renovales de lenga y guindo, o

de esferoblastos o raíz en ñire (Fig. 18). La multiplicación vegetativa es la forma aparentemente predominante en el límite altitudinal del árbol (*timberline*) ya que en el bosque achaparrado la presencia de plántulas es nula (Barrera *et al.*, 2000) o muy rara (Martínez Pastur *et al.*, 1997). En el *timberline* Gutiérrez *et al.* (1991) han observado *krummholz* de *N. betuloides* con reproducción vegetativa basal. La multiplicación vegetativa es la forma de regeneración dominante en el *timberline* con posterioridad a los volteos por el viento (Veblen *et al.*, 1996b). Se considera que *N. antarctica* es la especie sudamericana del género *Nothofagus* que más depende de la reproducción vegetativa (Veblen *et al.*, 1996b).

En la zona de la costa Pacífica, dentro del Complejo de la Tundra Magallánica, se encuentran bosques siempreverdes (a veces matorrales) en general de baja cobertura y porte bajo, distribuidos en mosaico, dominados por *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin, el ciprés de las Guaitecas, que alcanza los 54°S, en suelos pobremente drenados con *Sphagnum*. *P. uviferum* es polinizada, y sus semillas dispersadas, por el viento (Aizen y Ezcurra, 1998). Esta especie también está frecuentemente asociada con *N. betuloides* y *Drymis winteri*, y especies herbáceas de turberas (Pisano, 1997).

En áreas protegidas a lo largo del lado norte de la Bahía Inútil (Chile), en la Isla Grande, se hallan especímenes de *Drymis winteri* (Moore, 1983), polinizados por insectos y de dispersión zoocora (Aizen y Ezcurra, 1998). Estos son remanentes de bosques perennifolios dominados por canelo y leñadura explotados por europeos a partir de los años 1880-1890, cuando se inicia su destrucción para la extracción de leña empleada como combustible y en la fabricación de carbón en las explotaciones de oro (Pisano, 1977). En ellos posiblemente ha estado presente *Embothrium coccineum*, que forma rodales de bosque perennifolio de hasta 5-8 m de alto, en la costa oeste de la isla Grande (Moore, 1983).

Los bosques fueguinos se incluyen en las zonas de vegetación del bosque magallánico (los bosques perennifolios) y templado frío (los bosques caducifolios)

([Veblen et al.](#), 1996b). Poseen una menor biodiversidad general (Godley, 1960) y estructural ([Pisano](#), 1991) que los bosques subantárticos a menor latitud. Ello se ha asociado a las menores temperaturas ([Zamora y Santana](#), 1979) aunque otros parámetros de naturaleza ecológica y biogeográfica puedan estar involucrados en la reducción de la riqueza específica ([Pisano](#), 1997). La menor riqueza de especies hace presumir en una baja redundancia funcional dentro de los tipos biológicos. [Aizen y Ezcurra](#) (1998) han demostrado, en los bosques subantárticos, la importancia de las relaciones mutualistas entre la fauna y un gran número de plantas de distintos tipos funcionales dependientes de la fauna para su polinización y la dispersión de semillas. Estos autores destacaron que la baja redundancia de especies mutualistas asociadas, hace sumamente vulnerables a aquellas plantas ante la pérdida de, a veces, una única especie animal socia. Esto adquiere relevancia en relación con el impacto de las actividades humanas sobre el bosque y la necesidad de la conservación de especies.

Con el aumento de la latitud se reducen la tasa de crecimiento arbóreo en diámetro y altura; con frecuencia también disminuye la duración de la vida y la inmunidad congénita a diversos agentes y enfermedades, lo que se ha considerado consecuencia del estrés climático. Estos elementos han llevado a señalar que estos bosques se encuentran en hábitats cuyo mesoambiente es peor para el desarrollo forestal que aquellos de localidades más meridionales, continentales, con bosques subantárticos ([Pisano](#), 1997).

La importancia de los hongos

El descubrimiento y reconocimiento de la complejidad de la naturaleza ha sido particularmente dramático en el estudio de los procesos y principios ecológicos. Por ejemplo los invertebrados y los hongos tradicionalmente han sido tratados como plagas y patógenos; sin embargo cumplen importantes funciones de reciclado, captura de nutrientes, raleo y control biológico ([Khom y](#)

[Franklin](#), 1997). Los hongos realizan otras funciones como el aporte de materia orgánica al suelo y los organismos en él, a través de las hifas vivas, sus exudados y las hifas muertas, ayudando al mantenimiento de las cadenas tróficas, la formación de microagregados, la porosidad, la aereación del suelo y la retención de humedad ([Amaranthus et al.](#), 1989 *fide* [Schowalter et al.](#), 1997; [Perry et al.](#), 1987). Una de las cuestiones fundamentales para la silvicultura del siglo 21 consiste en comprender las interdependencias entre estas especies y tratar de manejar el delicado equilibrio entre sus efectos positivos y negativos, en lugar de simplemente erradicarlos ([Khom y Franklin](#), 1997; [Schowalter et al.](#), 1997). Su variada utilidad como alimento (son ricos en proteínas y carbohidratos), fermentos, antibióticos, alcaloides, hormonas del crecimiento (giberelinas) ([Gamundí y Horak](#), 2002), hacen asimismo de ellos un grupo de interés para la obtención de productos no madereros del bosque. Dada la importancia de los hongos en los bosques fueguinos se desarrollarán algunos puntos de interés.

Estos organismos heterótrofos se encuentran colonizando todos los ambientes debido a su plasticidad y capacidad de utilización de los sustratos vinculada con sus enzimas degradativas. Las hifas, formadoras del micelio, se desarrollan dentro o sobre los diferentes sustratos, y son las responsables de la nutrición y crecimiento del hongo. Es esa parte vegetativa la que realiza una intensa actividad de descomposición y alteración de los sustratos. El potencial reproductivo y la dispersión de estos organismos es enorme, como asimismo su capacidad de producir nuevos genotipos; poseen también reproducción asexual ([Schowalter et al.](#), 1997). Los hongos, como los insectos, son a menudo protegidos del ambiente adverso por su árbol hospedador, pero durante los períodos críticos de reproducción y dispersión están expuestos y son vulnerables. Las condiciones ambientales y de sus hospederos limitan las oportunidades de crecimiento rápido a micrositios particulares o años especialmente favorables ([Schowalter et al.](#), 1997).

La diversidad morfológica y de comportamiento de los hongos se refleja en su espectacular éxito en términos de biomasa, número de especies, variedad de habitats ocupados y capacidad para hacer simbiosis con otros microorganismos, plantas y animales ([Hawksworth](#), 1991). En Tierra del Fuego la variedad de hongos sorprende, ya que a la fecha hay citadas más de 620 especies (la mayoría mencionadas en [Guarrera et al.](#), 1975-1998); esto contrasta con la baja diversidad de especies arbóreas. Estos números dan una idea de que los hongos, junto a los artrópodos y bacterias comprenden la mayor parte de la diversidad biológica de muchos bosques ([Schowalter et al.](#), 1997).



Fig. 19: Hongos. *Russula nothofaginea* Singer, formador de micorrizas ectotróficas con *Nothofagus* (arriba izquierda). *Cortinarius magellanicus* Spegazzini, hongo sobre suelo, varias especies de este género son micorrízicas (arriba medio). *Cyttaria darwinii* sobre guindo: tumores producidos en el árbol por el hongo parásito y, sobre ellos las fructificaciones del hongo de forma esférica y aspecto parecido al de una pelota de golf (arriba derecha). *Heterotextus* sp, Basidiomicete gelatinoso que degrada la lignina y celulosa en ramas gruesas de lenga (centro izquierda). *Chlorociboria aeruginosa* (Pers) Seaver ex Ramam. et al., hongo Discomicete que descompone la madera y la tiñe de color verde azulado (centro medio). *Mycena pura* (Fries) Kummer, saprótrofo sobre hojarasca de lenga, tóxico (abajo izquierda); *Trametes versicolor* (L.:Fr.) Pilát, poliporo lignívoro y polífago que causa pudrición blanca y esponjosa en la albura (abajo medio); *Fistulina hepática* (Schaeffer:Fries) var. *antarctica* parásita sobre tronco, causa pudrición de la madera.

Tipos nutricionales de hongos

Se pueden reconocer tres modos nutricionales de acuerdo a la naturaleza de la fuente de carbono externo que son capaces de utilizar ([Thrower](#), 1966): hongos biótrofos (simbiontes y parásitos), necrótrofos y saprótrofos.

Los biótrofos simbiontes incluyen hongos asociados con las algas formando líquenes (por ejemplo *Usnea* sp. y otras especies frecuentes en los bosques de

Nothofagus) y con las plantas vasculares en las micorrizas (“hongo-raíz”).

La presencia de micorrizas ectotróficas en bosques de *Nothofagus* de Argentina y su particular valor bajo condiciones húmedas y frías heterotérmicas han sido señaladas por [Singer y Morello](#) (1960), como también se ha reconocido su importancia a través de la amplia distribución geográfica de dicho género en el hemisferio sur (cf. [Veblen et al.](#), 1996a). En las ectomicorrizas los hongos son Ascomicetes, Basidiomicetes y hongos imperfectos ([Grant y Long](#), 1981; [Miller](#), 1982). Las ectomicorrizas parecerían estar muy difundidas en Tierra del Fuego, no obstante estas asociaciones no están probadas experimentalmente. De acuerdo con [Horak](#) (1979) las *Russulaceae* forman micorrizas ectotróficas, estando representada esta familia en Tierra del Fuego por el género *Russula* S.F.Gray (Fig. 19). Varias especies de *Cortinarius* se consideran micorrízicas con especies de *Nothofagus* ([Gamundí y Horak](#), 2002). En general, muchos Agaricales forman micorrizas. Las ectomicorrizas están en la mayoría de los bosques templados del hemisferio norte ya que son comunes en las *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Tiliaceae*, etc. ([Orozco](#), 1996; [Schowalter et al.](#), 1997). También son importantes en las *Myrtaceae* (ej. en *Eucalyptus* spp). Las ectomicorrizas predominarían según [Read](#) (1991) en ecosistemas forestales con acumulaciones superficiales importantes de mantillo orgánico correspondiente a latitudes y altitudes intermedias; no obstante ésta y otras generalizaciones sobre la distribución geográfica de los tipos de micorrizas presentan importantes excepciones ([Guerrero Forero](#), 1996). Asimismo las ectomicorrizas parecen estar asociadas a bosques de baja diversidad (monoespecíficos) y por tanto a especies que en la naturaleza crecen en rodales puros ([Orozco](#), 1996).

La absorción de fósforo especialmente, potasio y nitrógeno es una función crítica de las micorrizas y pueden liberar formas ligadas de estos nutrientes que de otra manera estarían indisponibles para las plantas ([Harley y Smith](#), 1983; [Clarkson](#), 1985; [Chalot et al.](#), 1988; [Schowalter et al.](#), 1997). Se ha comprobado por ejemplo la capacidad de

ciertos hongos micorrízicos de Ericáceas, de descomponer sustratos orgánicos nitrogenados (Read, 1992). De esa familia Moore (1983) cita para Tierra del Fuego a *Gaultheria antarctica* Hook. (en pantanos y turbales), *Pernettya pumila* (L.F.) Hook. (de amplia distribución, presente en bosques muy húmedos y abiertos de *Nothofagus* y en el *timberline*) y *P. mucronata* (L.F.) Gaudich. ex G.Don (en bosques abiertos muy húmedos de *Nothofagus* y *Drymis*, en matorrales y cercanías de pantanos y turberas). En las ectomicorrizas el manto de hifas almacena P, constituye un sumidero temporario que limita pérdidas por lixiviación, podría amortiguar las variaciones en su disponibilidad, y sirve a su posterior liberación (Harley y Mac Cready, 1952; Harley y Smith, 1983; Janos, 1980, 1985; Moyersoén, 1996). Las micorrizas ectotróficas parecen tener cierta aptitud saprotrófica ayudando a cerrar el ciclo de nutrientes (Janos, 1983); la capacidad de absorber amonio y/o moléculas simples de N orgánico tales como aminoácidos (Melin y Nilsson, 1952); de obtener P mediante el empleo de enzimas externas (Ho y Zak, 1979); de proteger a las raicillas de la desecación (Trappe, 1962) y de organismos patógenos (Marx, 1962) aumentando la vida media de las raicillas. En definitiva, estas asociaciones otorgan una ventaja nutritiva a la planta en suelos pobres, pero también beneficios adicionales como el control de patógenos, regulación del balance hídrico y tolerancia a estreses ambientales (Guerrero Forero, 1996).

El costo energético de la asociación micorrízica para las plantas es elevado ya que una importante fracción de los fotosintatos es derivada a los hongos y la asociación se justifica energéticamente sólo en condiciones de escasez de nutrientes que reduce notoriamente la productividad neta en ausencia de la simbiosis. El costo de la micorriza ectotrófica a su planta anfitriona puede ser entre 6 y 36% del carbono fijado (Tinker *et al.*, 1994). En bosques de *Abies amabilis* Vogt *et al.* (1982) estimaron que las micorrizas consumen el 15% de la producción primaria neta y, en un bosque de *Pseudotsuga menziesii*, Fogel y Hunt (1983) calcularon que el 28% del flujo de materia orgánica fue destinado a los hongos. Debido al mayor costo energético de

las micorrizas ectotróficas respecto de las arbusculares, Janos (1980, 1985) encuentra que los árboles ectotróficos tienen ventajas comparativas en hábitats donde existen (Moyersoén, 1996): (1) fluctuaciones de nutrientes minerales y agua, (2) nitrificación inhibida, (3) limitada capacidad de abastecimiento y/o retención de nutrientes en el suelo, y (4) lenta tasa de descomposición de la materia orgánica. Asimismo, en los trópicos, la gran capacidad de propagación de los hongos formadores de ectomicorrizas, respecto de los formadores de endomicorrizas, podría favorecer a la colonización de plantas de etapas sucesionales tempranas.

En los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego diferentes especies de *Cyttaria* representan los biótrosos más ampliamente distribuidos (Fig. 19). Estos hongos son parásitos obligados de las especies de *Nothofagus*. *Cyttaria darwinii* Berk.emend. Espinosa crece sobre lenga y ñire, de nombre vulgar "pan del indio", ha sido una fuente importante de carbohidratos para los indígenas Yaganes; produce con toda probabilidad tumores globosos en ramas y troncos, aunque no se ha comprobado experimentalmente debido a que no se ha logrado inocular plantas nuevas. Con *Cyttaria hariotti* Fisch los araucanos fabricaban un aguardiente similar a la chicha de maíz; para ello utilizaban los estromas de dicho hongo sobre los que se encuentran *Saccharomyces* spp. que producen su fermentación. *C. hariotti*, llamada "llau-llau", también probablemente produzca los tumores sobre los que crece. Estos hongos no afectan negativamente de manera importante a las plantas que parasitan; no obstante, muchos parásitos pueden dañarlas al atacar la celulosa o la lignina o ambas según sus capacidades enzimáticas, causando la pudrición de zonas del árbol en pie y originando áreas necrosadas posteriormente colonizadas por los necrótrofos que aumentan el deterioro arbóreo.

En los bosques de Tierra del Fuego los biótrosos y necrótrofos son particularmente importantes entre los políporos. Entre ellos se pueden citar a los siguientes: (1) *Piptoporus portentosus* (Berk.) G.H.Cunningham, necrótrofo que produce una pudrición castaña cúbica del

duramen, (2) *Spongipellis chubutensis* Wright & Deschamps, que [Wright y Deschamps](#) (1975) consideran uno de los políporos biótrofos más conspicuos de la isla, siendo polífago y atacante de árboles vivos en los que ocasiona un tipo de pudrición muy particular; (3) *Coriolus versicolor* (L.ex Fr) Quélet, especie biótrofa altamente polífaga, lignívora que en las latifoliadas parece atacar tanto la albura como el duramen originando una pudrición blanca.

Los saprótrofos en el bosque pueden crecer sobre madera de diferentes tamaños (ramitas, ramas, troncos), sobre hojarasca o directamente sobre el suelo. Aquellos que viven sobre madera producen pudriciones. En este sustrato se pueden encontrar diferentes Basidiomycetes desde Agaricales como diferentes especies de *Hohenbuelia* Schulzer, *Pluteus* Fr., *Armillariella* (Karst.) Karst., *Crepidotus* (Fr.) Staude, a Aphyllophorales como *Poria* Pers. ex S.F.Gray. También es frecuente encontrar Ascomycetes, en diferentes ambientes, sobre ramitas en descomposición ([Gamundí](#), 1975, 1986) y muchos hongos imperfectos que tienen un papel importante en la descomposición de estos sustratos. En la hojarasca y el suelo se encuentra un gran número de hongos que descomponen la materia orgánica e intervienen en el proceso de formación de los componentes húmicos del suelo; entre ellos es de destacar a las Agaricales, y especialmente al género *Cortinarius* Fr. con 71 especies en Tierra del Fuego ([Horak](#), 1979).

Los tipos de pudriciones de la madera

En referencia a las pudriciones de la madera causadas por los hongos, estas se clasifican según el color y/o la consistencia del sustrato fúngico atacado.

En el caso de la pudrición blanca, los hongos causantes de la misma son capaces de degradar todos los componentes de la madera: celulosa, hemicelulosas, pectinas y lignina hasta CO₂ y H₂O. La utilización de todos los componentes de la madera, responde a la capacidad fúngica para utilizar lignina, polímero recalcitrante que se incrusta en la matriz de la pared celular vegetal. Este tipo de

pudrición se caracteriza por los remanentes de celulosa pura, de color blanquecino, en los sustratos lignocelulósicos atacados ([Buswell](#), 1991).

En la pudrición parda y blanda, los hongos utilizan principalmente los carbohidratos de los sustratos lignocelulósicos con sólo leves modificaciones de la lignina asociada, y así con sólo débiles disminuciones en los tenores de lignina, dando lugar a un sustrato atacado de consistencia blanda. La tonalidad característica de las pudriciones pardas responde a la oxidación de la lignina, y su consecuente incremento relativo en color (formación de grupos cromóforos), pues los carbohidratos del sustrato (principalmente celulosa y hemicelulosas) son degradados en el proceso.

Tomando como criterio al aspecto macroscópico del sustrato atacado por acción fúngica, las pudriciones se dividen en pudriciones alveolares, cúbicas, o fibrosas. Las pudriciones cúbicas se caracterizan por la presencia de clivaje en los sustratos atacados donde las rupturas se producen en forma perpendicular ([Deschamps et al.](#), 1997) (Fig. 20).

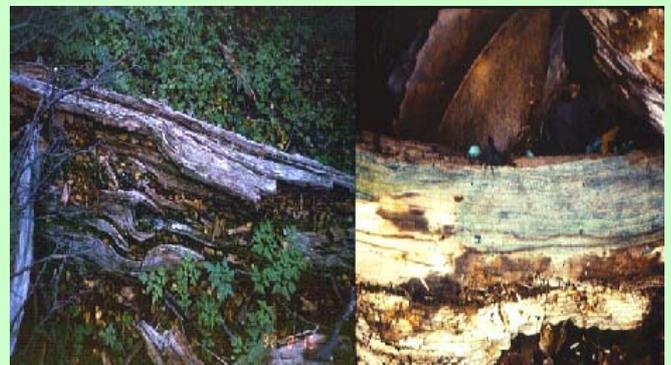


Fig. 20: Tronco de lenga con descomposición parda cúbica (arriba izquierda). Rama con pudrición blanca, en parte con color verde-azulado por la acción del hongo *Chlorociboria aeruginosa* que no es el agente causante de la pudrición blanca (abajo derecha). Fotos JL Frangi, H Spinedi.

Fisonomía y estructura de los bosques

Los árboles son los vegetales que han logrado un mayor grado de control sobre su ambiente, una mayor capacidad para organizarlo ([Terradas](#), 2001). Los árboles han interiorizado una fracción significativa del transporte de

materiales, forman los estratos superiores controlando el flujo de energía solar al interior del bosque, regulan el endoclima y crean nuevos habitats, exploran el espacio aéreo y subterráneo adecuando sus estructuras para la obtención de los recursos en la atmósfera y el suelo. Su carácter modular ayuda a su supervivencia adoptando diversas formas en respuesta a la acción de los factores del ambiente, y les permite recuperarse de las pérdidas de biomasa por perturbaciones naturales, competencia, depredación y manejo. Algunos tienen capacidad de multiplicarse vegetativamente, pueden asociarse entre sí a través de enlaces de raíces (*grasps*) o con otros organismos (hongos, bacterias) mejorando su desempeño en condiciones desfavorables.

La definición de árbol no es única (Hallé *et al.*, 1978). Se conviene en que es una planta de gran tamaño con un eje principal o tronco. Esto incluye desde grandes bambúes, helechos y palmeras hasta angiospermas y gimnospermas con crecimiento secundario; sin embargo no logra englobar todas las posibilidades. Por otra parte, en el campo forestal la definición de árbol considera al mismo como fuente de madera comercial. Por ejemplo Little (1953) define a los árboles como plantas leñosas que tienen un tallo erecto perenne o tronco de al menos 7.5 cm DAP, una copa (follaje) de forma más o menos definida, y una altura de al menos 4 m. Con ésta definición algunos ecosistemas fueguinos de *Nothofagus* no resultan bosques ya que es frecuente hacia el *timberline* altitudinal la presencia de ejemplares leñosos erectos de baja altura (árboles “enanos”) con la parte inferior del tronco curvada (*buttsweep*) hasta ejemplares achaparrados arbustiformes y en cojín denominados *krumholz* (Fig.s 13, 15, 21, 22).



Fig. 21: lenga achaparrada en el ecotono con la estepa altoandina a unos 650 m snm en el Valle de Andorra, verano (arriba izquierda); lenga en cojín entre la vegetación altoandina en el Valle del Martial en invierno, parado Harald Schmidt (arriba derecha).

El concepto de *krumholz* en sentido estricto refiere a ejemplares de especies arbóreas de porte y forma arbustiva cuya morfología y tamaño tienen una base genética. Este término suele aplicarse asimismo en sentido amplio incluyendo también a ejemplares de aspecto similar debido a la influencia del ambiente. Los *krumholz* más comunes en el *timberline* altitudinal fueguino son de los tipos decurrente y postrado de Norton y Schönenberger (1984) descriptos para Nueva Zelanda. Cabe destacar que muchos de estos ejemplares tienen gruesos troncos de posición horizontal apoyados sobre el suelo o enterrados en él.



Fig. 22: Factores ecológicos y sus consecuencias. Troncos de *Nothofagus pumilio* arqueados en su base (*buttsweep*) por efecto de la deformación causada por los mantos de nieve durante su crecimiento, 540 m snm (arriba izquierda); copas de árboles altos a baja elevación, en zonas de vientos fuertes, mostrando el efecto de roce entre copas derivado de la agitación eólica que las modela evitando su entrecruzamiento (*wind shyness*) (abajo izquierda); árbol bandera (*flag-tree*) con copas excéntricas por efecto de los vientos occidentales dominantes que dañan las yemas y afectan el crecimiento del lado expuesto al viento, costa del canal Beagle (abajo derecha); árbol achaparrado de 1 m de alto, exhibiendo ramas entrecruzadas de posición horizontal y numerosas deformaciones en forma de “rodillas” (*knees*) consecuencia del daño causado por la nieve y el cascajo de falda en el *timberline*, 640 m snm (arriba derecha); vista invernal de un gradiente de bosques de lenga desde el bosque alto de media ladera hasta el *krumholz* observándose como el dosel adquiere un aspecto más liso, de “tejado”, a mayor altitud (centro). . Fotos JL Frangi

En Tierra del Fuego los tipos fisonómicos principales dominados por angiospermas arbóreas constituyen bosques planifolios deciduos, bosques planifolios siempreverdes y bosques planifolios mixtos deciduo-siempreverdes. El aspecto de la vegetación está fuertemente influenciado por el ambiente y por ello su estructura es variable en función de las condiciones ecológicas rigurosas más o menos permanentes y los disturbios en los distintos habitats. Por ejemplo, un rasgo visible de muchos rodales forestales es que las copas de los árboles tienen una altura similar y sus copas no se entrecruzan; asimismo hacia la parte superior de las montañas van adoptando cierto aspecto de tejado lo que en ambos casos da lugar a superficies superiores planas del dosel ofreciendo menor resistencia al viento (Fig. 22). Por otra parte los rodales pueden llegar a tener características estructurales que los predisponen o los hacen más vulnerables a la acción de factores de disturbio como se ha destacado al hablar de ondas de viento. Un mal manejo silvicultural que ignore la existencia de umbrales estructurales del bosque de mayor sensibilidad al viento puede favorecer el volteo. Esto, tratado cuando se consideraron los disturbios, se complementa más adelante.

Los bosques de Tierra del Fuego son en su mayoría bosques monoespecíficos puros (> 90% de los individuos de una sola especie) o mixtos biespecíficos (dos especies codominantes). Cuando son puros o pauciespecíficos se suelen asignar denominaciones fisonómico-florísticas, como por ejemplo bosque deciduo de *N. pumilio*, bosque siempreverde de *N. betuloides*, bosque mixto de lenga-guindo.

[Donoso Zegers](#) (1981) ha clasificado a bosques subantárticos chilenos en tipos forestales, reconociendo el tipo *Lenga*, con sus subtipos de *Lenga achaparrada* y *Krummholz de Lenga*, de *Lenga puro*, y de *Lenga-Coigüe*, el tipo *Ciprés de las Guaitecas*, y el tipo *Coigüe de Magallanes*. El tipo forestal ([Cajander](#), 1926), tiene en cuenta únicamente a la composición de la cubierta arbórea para identificar y clasificar a las comunidades vegetales. Un

tipo forestal corresponde a una superficie relativamente extensa de bosques caracterizados por una o más especies forestales que pueden o no estar en condiciones iguales (homogéneas) de sitio. La clasificación en tipos forestales es más bien artificial y responde a conveniencias de orden silvicultural, comercial o de política forestal ([Donoso Zegers](#), 1993).

Dinámica de rodales

Se han propuesto diversos modelos generales de desarrollo de rodales que siguen a grandes disturbios ([Bormann y Likens](#), 1979; [Oliver](#), 1981; [Oliver y Larson](#), 1990; [Peet](#), 1981,1992; [Peet y Christensen](#), 1987; [Spies y Franklin](#), 1995).

[Spies](#) (1997) sintetiza esas ideas y señala que pueden identificarse cuatro fases de desarrollo forestal que son estados idealizados de rodales que van desde fracciones de una hectárea a cientos de ellas: (1) establecimiento o iniciación del rodal, (2) raleo o fase de exclusión, (3) transición y (4) mosaico cambiante. La fase de establecimiento (*establishment phase*), se caracteriza por el ingreso de nuevos individuos después de un disturbio, la liberación de plántulas y renovales, y la multiplicación vegetativa a partir de estructuras subterráneas en el caso de plantas dañadas. La fase de autoraleo (*thinning phase*) o exclusión se caracteriza por el cierre del dosel arbóreo que intensifica las relaciones de competencia por luz y agua dando lugar a una fuerte mortalidad de ejemplares arbóreos y una reducción del sotobosque. Las dos últimas fases están menos comprendidas y presentan distintas variantes o subfases y en general la presencia de nuevas cohortes con especies tolerantes que pueden conducir a estadios denominados de bosque maduro verdadero (*true old-growth phase*, [Oliver y Larson](#), 1990), de estado estable (*steady state*, [Peet y Christensen](#), 1987), mosaico cambiante (*shifting mosaic*, [Bormann y Likens](#), 1979) o claro cambiante (*shifting gap*, [Spies y Franklin](#), 1995).

Tipo de bosque	Densidad	Área basal	DAP _m	DAP _{max}	ALT _m	ALT _{max}	IC	IAF
<i>N. antarctica</i>	1352	51.7	22.1	66.8	8.9	14	7.1	2.1
<i>N. pumilio</i>	407	57.3	42.3	84.0	24.5	27	5.8	1.7
<i>N. betuloides</i>	489	92.8	49.2	93.2	27.5	32	26.9	6.5

Tabla 3: Características estructurales de los tres rodales en crecimiento óptimo de bosques de *Nothofagus* spp. Las localidades son Estancia María Cristina (ñire), Laguna Victoria (lenga) y Estancia Moat (guindo). Densidad (árboles.ha⁻¹), área basal (m².ha⁻¹), DAP_m: diámetro medio de los árboles a la altura del pecho (cm), DAP_{max}: diámetro máximo (cm), ALT_m: altura media del dosel (m), ALT_{max}: altura media de los tres árboles más altos (m), IC: índice de complejidad de Holdridge, IAF: índice de área foliar.

Los bosques fueguinos como se ha señalado desarrollan en distintos ambientes dando lugar a toposecuencias; asimismo están sometidos a diferentes tipos



Fig. 23: Fases de desarrollo del bosque de *Nothofagus pumilio*. Regeneración inicial o brinzal, vista del interior del bosque y detalle de árboles cosechados para ser medidos y cosechados para calcular su biomasa, MD Barrera y LL Richter junto a alumnos (arriba izquierda); regeneración avanzada o latizal (arriba derecha); crecimiento óptimo (abajo izquierda); desmoronamiento con regeneración avanzada vista del dosel y del interior (abajo derecha). Fotos G Caballé, G Martínez Pastur, JL Frangi.

de disturbios lo que permite distinguir mosaicos de rodales de distinta edad y características estructurales (fases), constituyendo distintas cronosecuencias. La particularidad de los bosques australes es que estas fases corresponden a cambios ligados a una única especie arbórea dominante. Schmidt y Urzúa (1982) mencionan que el mosaico de rodales que constituye el bosque de lenga en la región de Magallanes, Chile, es producto de distintos tipos de

estructura, de fases de desarrollo y de los sitios en los que crecen. Dichos autores mencionan que esas fases son etapas de duración variable dentro de un ciclo de desarrollo natural, que es continuo y se repite, definiéndose sobre la base de la presencia de árboles pertenecientes a generaciones distintas. Pueden describirse diferentes categorías o fases como: regeneración inicial (RI), regeneración avanzada (RA), crecimiento óptimo (CO), envejecimiento (EN) y desmoronamiento (DE), desmoronamiento con regeneración (Fig. 23). Algunas de estas categorías pueden asimilarse a las sintetizadas por Spies (1997) como por ejemplo la regeneración inicial presenta las características de la fase de establecimiento, en tanto la regeneración avanzada tiene similitud con la de exclusión.

Densidad, área basal, altura, índice de complejidad y morfología arbórea

Pisano y Dimitri (1973) han encontrado que el área basal de bosques de *N. betuloides*–*N. pumilio* puede alcanzar valores tan elevados como 124 m².ha⁻¹. De manera similar Schmidt y Urzúa (1982) reportan que los bosques puros de *N. pumilio*, ubicados aproximadamente entre 50 y 54°S, varían entre 48 y 103m².ha⁻¹ con un volumen de

Altitud	Plántulas	Renuevos		Árboles		Área basal	DAP	Altura	Edad
		Vivos	Muertos	Vivos	Muertos				
220	2.3 ± 0.7	222 ± 141	1607 ± 972	360 ± 40	20 ± 13	80	53	26	180
440	61.6 ± 7.2	28100 ± 10220	900 ± 458	780 ± 113	150 ± 40	67	33	18	158
540	30.5 ± 4.6	694 ± 390	88 ± 37	2125 ± 144	1088 ± 137	39	15	8	128
640	0	1200 ± 180	0	7520 ± 1670 [#]	0	56	10	2	137

[#] densidad de tallos

Tabla 4: Estructura de rodales de crecimiento óptimo de *Nothofagus pumilio* en un gradiente altitudinal (m sm) en el valle de Andorra, Tierra del Fuego. Media ± error estándar de plántulas, renuevos y árboles (individuos.ha⁻¹). Medias del área basal (m².ha⁻¹), DAP: diámetro a la altura del pecho (cm), altura (m) y edad (años). Modificado de Barrera et al. (2000).

madera de 400 a 600 m³.ha⁻¹. En localidades argentinas bosques de esas especies en la fase de crecimiento óptimo, completamente poblados, hasta aproximadamente 200 m snm presentan áreas basales en los rangos indicados (Tablas 3 y 4). El rodal de *N. antarctica* reportado tuvo valores similares a inferiores del rango de lenga (Tabla 3).

Las características estructurales de los bosques varían entre aquellos de edad comparable dominados por distintas especies, entre bosques de la misma especie de acuerdo con la edad del rodal y con la elevación.

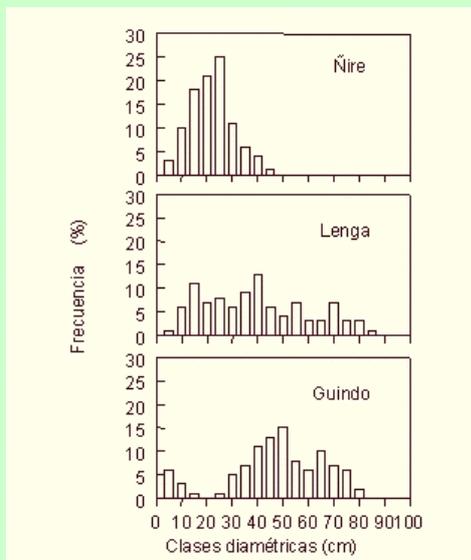


Fig. 24 : Distribución de clases diamétricas en bosques basales en crecimiento óptimo de *Nothofagus* spp.

Bosques basales

En la Tabla 3 se observa que bosques de crecimiento óptimo a baja elevación en localidades donde cada especie es dominante expresan diferencias estructurales. Los bosques de ñire se distinguen notoriamente de los bosques de lenga y de guindo. El bosque de ñire es un bosque bajo que en el caso estudiado alcanza una altura media de casi 9 m y una densidad de 1350 ind.ha⁻¹, con árboles cuyos DAP se concentran en las clases 20-30 cm y 30-40 cm; los árboles de mayor DAP se encuentran en la clase 60-70 cm, y son muy escasos (Fig. 24). Los árboles presentan un aspecto sinuoso, a veces arbustiforme, con ramificación desde la parte inferior del tronco, poseen abundantes líquenes del género *Usnea*, y también un subarbusto hemiparásito del género

Misodendrum. Los hongos del género *Cyttaria* son también frecuentes sobre ésta y las demás especies de *Nothofagus*. El estrato arbustivo es muy ralo y el herbáceo es graminoso, está bien desarrollado y su composición florística difiere de los otros bosques (Collantes *et al.*, 1989). Sobre el suelo puede haber un estrato muscinal (Fig. 25).

Los rodales de lenga y guindo comparten una mayor altura media del dosel (24,5 y 27,5 m respectivamente), una menor densidad (400-500 ind.ha⁻¹), una distribución diamétrica de los árboles más amplia, la escasez de ejemplares de gran DAP (84 y 93 cm), y fustes rectos con fuerte desrreme inferior más notable en el guindo. El nivel superior del dosel es muy uniforme, con copas que no se cruzan. Difieren en el tamaño medio mayor de los árboles de guindo por sobre los de lenga (que sumados a un 20% más de ejemplares resulta en un área basal 62 %

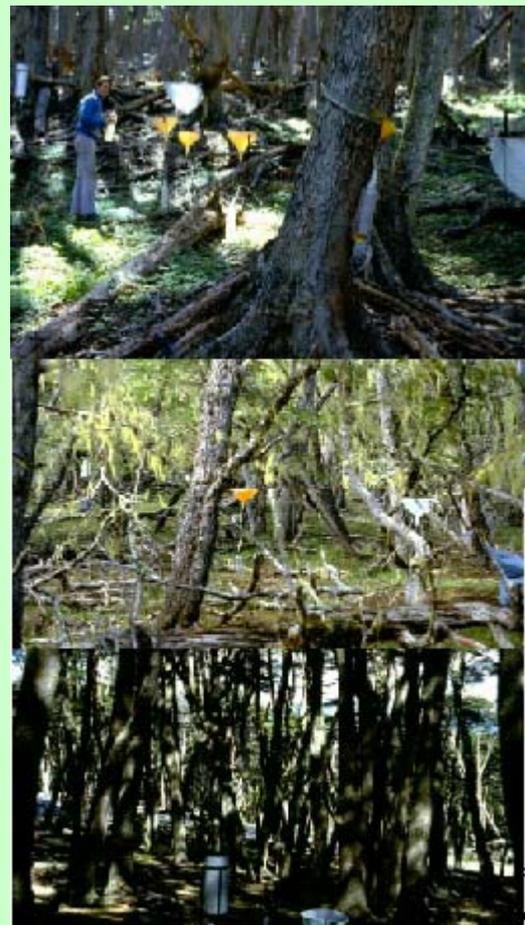


Fig. 25: Bosques basales crecimiento óptimo de Ñire (Ea María Cristina) (arriba), lenga (Laguna Victoria) (centro) y guindo (Ea Moat) (abajo). También puede verse instrumental de medición de caída fina (canastos), trascolación (pluviómetros y embudos plásticos para coleccionar agua para análisis de nutrientes), y flujo caular (anillos con botellas).

mayor), en una mayor abundancia de ejemplares de DAP menor en el bosque de lenga, en la presencia de un estrato arbustivo ralo (lenga) o ausente (guindo), en la presencia (guindo) o ausencia (lenga) de árboles de menor porte de *Drymis winteri* (canelo) relacionado a su proximidad al mar. Tienen en común un estrato herbáceo bajo y ralo donde predominan dicotiledóneas y helechos, y un estrato muscinal sobre porciones del suelo y la necromasa leñosa gruesa caída.

[Holdridge](#) (1978) desarrolló un índice de complejidad de la vegetación que presenta la particularidad de incluir tanto la riqueza de especies arbóreas como parámetros estructurales de interés fisonómico significativos. Este Índice de Complejidad es igual a: $IC = 10^{-3} h.b.d.s$; donde h = altura del rodal en m, b = área basal en m^2 , d = densidad de árboles, s = número de especies de árboles. Todos estos parámetros son estimados para individuos de > 10 cm de DAP y en una parcela de 0.1 ha. El mismo muestra que los bosques caducifolios, con valores muy similares y bajos, son los menos complejos de todos los bosques a baja altitud. Los valores de éstos bosques (5,8 para el lengal y 7,1 para el ñirantal) se aproximan al estimado para la zona de vida bosque muy húmedo boreal (5,6); el ñirantal es mayor al esperado para la zona bosque húmedo boreal (1.25) donde también se localizan sus masas forestales. En el caso del bosque de guindo, su IC (=26,9) se desvía positivamente de los valores de la zona de vida bosque boreal muy húmedo. [Holdridge](#) (1978) menciona que dicho índice puede variar dentro de una zona de vida en caso de tratarse de asociaciones más favorables o desfavorables o bien procedentes de condiciones limitrofes entre zonas de vida donde los valores son el promedio de las zonas colindantes; en este caso los datos provienen de áreas con condiciones bioclimáticas cercanas a los límites entre zonas de bosque muy húmedo boreal, y bosques húmedo (IC=15) y muy húmedo templado fríos (IC=45). El bosque de guindo constituye una asociación atmosférica húmeda, favorecida por las mayores precipitaciones y una fuerte influencia marítima que reduce los riesgos de congelamiento

edáfico. Ambos argumentos de Holdridge podrían explicar lo observado.

Bosques en distintas fases de desarrollo

En la Tabla 5 se presentan algunos datos estructurales de 4 fases de desarrollo para un bosque de lenga en Tierra del Fuego. En la regeneración inicial (RI) el rodal está formado por un solo estrato, con una alta densidad, con individuos con un DAP menor a 10 cm y con una edad de hasta 40 años. Luego continua hacia una etapa de Regeneración Avanzada (RA), etapa de crecimiento vigoroso (60 años), donde la densidad disminuye por mortalidad como producto de una alta competencia. La fase de Crecimiento Óptimo (CO) caracterizada por individuos con un DAP promedio de 53 cm y una edad de 180 años y por último una fase de Desmoronamiento con Regeneración (DE) constituida por dos estratos, uno superior con árboles sobremaduros y uno inferior con individuos pertenecientes a una regeneración inicial.

Fase	Densidad		Área basal	DAP	Altura
	Vivos	Muertos	Vivos		
Regeneración inicial	11500	0	36	7	8
Regeneración avanzada	1638	1000	51	20	23
Crecimiento óptimo	360	20	80	53	26
Desmoronamiento con regeneración	1449	619	52	21	20

Tabla 5: Datos estructurales de diferentes fases de desarrollo de un bosque de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. Densidad de árboles > 5 cm de DAP (árboles.ha⁻¹), área basal (m².ha⁻¹), DAP: diámetro a la altura del pecho (cm), altura (m).

Bosques a lo largo del gradiente altitudinal

[Barrera et al.](#) (2000) estudiaron los cambios estructurales y funcionales en rodales de bosque maduro ubicados a lo largo de laderas de exposición sur en el valle de Andorra, los que sumados a la información de otros autores (datos de [Frangi y Richter](#) no publicados, y [Gutiérrez et al.](#), 1989, [Gutiérrez et al.](#) en [Veblen et al.](#), 1996b) permiten extraer ciertas conclusiones preliminares sobre las características de los bosques en relación con la elevación.

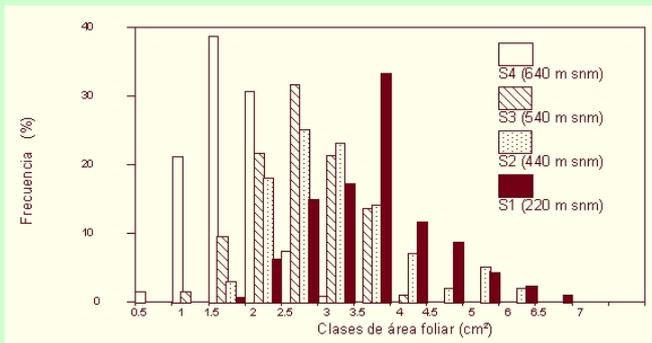


Fig. 26: Frecuencia de hojas de cada clase de tamaño (expresado en área foliar) en cuatro rodales maduros de *Nothofagus pumilio* ubicados a distinta elevación a lo largo del gradiente altitudinal en el valle de Andorra. Fuente: Barrera *et al.* (2000).

Los bosques erectos de *N. pumilio* tienen una densidad variable de plántulas, pero no se encuentran plántulas en el *krummholz* (Barrera *et al.*, 2000) (Tabla 4). La densidad de renuevos muestra gran variación entre bosques y en general es mayor en los bosques de la zona media de los faldeos. En el *krummholz* los renuevos son ramas enraizadas emergiendo de troncos y ramas principales enterradas. Los renuevos muertos decrecen exponencialmente con el aumento de elevación y están ausentes en el *krummholz*. El cociente renuevos vivos/muertos es muy bajo a 220 m, pero >0.87 en los otros sitios.

La densidad de tallos se incrementa hacia arriba de la ladera, excepto para tallos muertos que están ausentes en el *krummholz*. Para tallos, el cociente vivo/muerto decrece con el aumento de elevación en los bosques erectos (220 a 540 m snm), en tanto en el *krummholz* todos los tallos se encuentran vivos. El área basal de los bosques disminuye desde el bosque erecto inferior al superior pero se incrementa en el *krummholz*. El DAP medio y la altura disminuyen exponencialmente con la elevación.

Varios estudios muestran que las variables forestales cambian a lo largo de gradientes altitudinales en varias formas. Sin embargo las comparaciones son difíciles porque: (1) la elevación provee un gradiente complejo donde los factores ecológicos varían en diferentes patrones espaciales, (2) las plantas responden a diferentes combinaciones de factores ecológicos, (3) la extensión altitudinal de los gradientes analizados varían en los distintos estudios entre menos de doscientos a miles de

metros, y (4) las secuencias de bosques involucrada puede incluir o no una faja de *krummholz*.

Martinez Pastur *et al.* (1994) no encontraron diferencias significativas en el área basal de bosques maduros de *N. pumilio* entre 1000 y 1300 m snm en la Argentina continental. En Nueva Zelanda, el área basal de *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* aumenta de 40.9 a 51.8 m²/ha a lo largo de un gradiente de elevación de 800 a >2000 m snm (Wardle, 1984), en una tendencia opuesta a lo observado en Tierra del Fuego por Barrera *et al.* (2000) lo que sugiere que la influencia de los factores de sitio sobre el área basal es variable. Por lo tanto es posible que, dada la escasez de estudios respectivos sobre gradientes altitudinales con distintas calidades de sitio en Tierra del Fuego, puedan encontrarse otros patrones al observado en la ladera sur del valle de Andorra.

La clase de tamaño foliar dominante disminuye con el aumento de la elevación de 3.5 cm² (220 m snm), 2.5 cm² (440 y 540 m snm) a 1.5 cm² (640 m snm) (Fig. 26). El AFE (área foliar específica = superficie foliar/ masa foliar) es mayor en los bosques erectos (aunque la menor ha sido observada a baja elevación) que en el *krummholz*.

El cociente entre el área foliar (m²) y el área basal de la albura (cm²) de un rodal es considerado un índice aridez, un valor alto indicaría un ambiente húmedo, un valor bajo aridez (Waring y Running, 1998). En los bosques situados sobre el gradiente altitudinal estudiado este índice fue de 0.23, 0.21, 0.11 y 0.09, decreciendo a lo largo de la toposecuencia, con un cambio abrupto entre 440 y 540 m snm. Estos valores son similares a los encontrados en bosques montanos (0.12) y alpinos (0.07) de *Nothofagus solandri* en Nueva Zelanda por Benecke y Nordmayer (1982).

Estas características sugieren que la producción de hojas de lenga mantiene una relación del área de éstas con el área de suministro de agua y nutrientes, ajustadas a condiciones térmicas y posiblemente de disponibilidad hídrica limitada por las bajas temperaturas que se hacen extremas en el límite altitudinal del bosque.

En cuanto a la forma de los troncos estos son erectos desde su base en los rodales hasta cerca de 440 m snm, en cambio es frecuente la existencia de rodales cuyos árboles poseen el tramo inferior del tronco decumbente en la faja superior del bosque erecto cercana a 540 m. Las secciones de la base y tronco muestran que los árboles retoman su posición vertical mediante el crecimiento de madera de tensión. La edad de los árboles más viejos decrece desde los sitios inferiores a los superiores sugiriendo que las condiciones ecológicas más rigurosas hacia el *timberline* frío decrecen la probabilidad de alcanzar las mayores edades potenciales de estas especies.

Tipo de bosque	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Biomasa aérea	217.1	431.9	700.9
Biomasa subterránea	30.5	66.3	166.9
Total	247.6	498.2	867.8
Edad	200	230	250

Tabla 6: Biomasa (Mg.ha⁻¹) en bosques maduros de Tierra del Fuego ubicados en Estancia María Cristina (ñire), Laguna Victoria (lenga) y Estancia Moat (guindo). Se indica la edad (años) de los árboles más viejos de cada rodal

Biomasa

La biomasa es la masa de materia viva por unidad de área de terreno. En los bosques la enorme mayoría de la biomasa corresponde a las plantas. En Tierra del Fuego se han realizado estudios de la biomasa de bosques de *Nothofagus* aplicando análisis dimensional y métodos de cosecha (Barrera *et al.*, 2000; Frangi y Richter, datos inéditos).

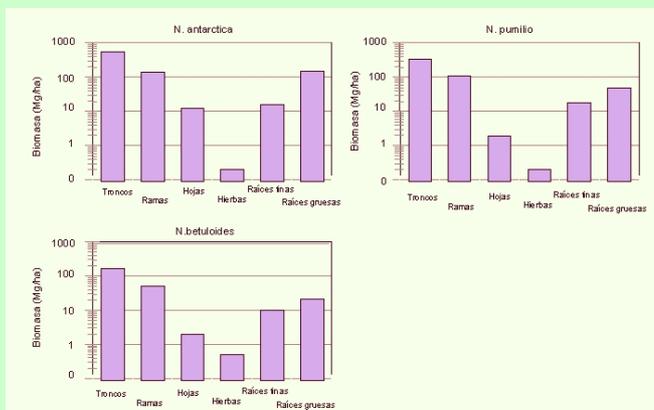


Fig. 27: Biomasa por compartimento de tres rodales de bosques basales de crecimiento óptimo de *Nothofagus* spp. de la Tierra del Fuego.

Bosques basales

Se ha observado que la biomasa total en bosques maduros basales es de 248 a 868 Mg.ha⁻¹ (Tabla 6). Si bien la información disponible es limitada, preliminarmente se puede indicar que las biomásas mayores se encuentran en los bosques de lenga y guindo maduros y las menores en los bosques de ñire, lo cual es consistente con los valores de área basal y altura de los bosques. La distribución de esa biomasa en los distintos compartimentos vegetales es indicada en la Fig. 27. El porcentaje correspondiente a la biomasa aérea y subterránea es similar en los bosques deciduos con ca. 86-88 % y 12-14 %, respectivamente. En los bosques perennifolios la fracción radical asciende a ca. 19% de la biomasa total. La mayor biomasa de raíces totales en el bosque de guindo se debe a las raíces gruesas (90% de la biomasa radical), ya que en términos absolutos la biomasa de raíces finas de los bosques de lenga y guindo no difieren, esto sugiere que los bosques perennifolios basales poseen un sistema de fijación más desarrollado tal vez para resistir mejor el efecto mecánico de los vientos en copas siempreverdes con mayor área foliar. Schulze *et al.*, (1996) han observado que tanto en bosques de *N. pumilio* como en matorrales, pastizales y desierto ubicados a lo largo de una transecta de precipitaciones decrecientes en la Patagonia, la mayoría de las raíces están concentradas en la parte superior del suelo y dependen de las lluvias recientes; asimismo si bien la biomasa de raíces disminuye con el decrecimiento de las precipitaciones, la relación biomasa subterránea/aérea aumenta con la disminución de las precipitaciones. Por otra parte, en esos bosques, cerca del 50% de la biomasa de raíces se localiza en los primeros 20 cm de profundidad, y el 90% en aproximadamente los primeros 60 cm del suelo (Schulze *et al.*, 1996). La mayor parte de la absorción de agua y nutrientes la realizan las raíces finas, la cual se debe a su gran superficie absorbente más que a su biomasa (Kozłowski *et al.*, 1991). La distribución de raíces finas en el perfil del suelo de los tres bosques fueguinos estudiados muestra una concentración de entre 47-52 % en los primeros 10 cm de profundidad; sin embargo, el descenso de la contribución porcentual con la profundidad es mayor en el

bosque de ñire y guindo, que en el de lenga que presenta raíces finas a más de 60 cm. En el bosque de ñire más del 99 %, y en el de guindo el 98% de las raíces finas vivas se encuentran en los primeros 30 cm del suelo; ese porcentaje fue del 78% en el bosque de lenga. La biomasa foliar en el rodal de bosque perennifolio es un orden de magnitud mayor que en los rodales de los bosques deciduos (en éstos la biomasa foliar fue estimada mediante la caída foliar corregida por pérdida de peso). Las hojas constituyen sólo el 0.5-1.1% de la biomasa aérea en el caso de los bosques deciduos y un 1.8 % en el bosque perennifolio, el resto corresponde a las estructuras leñosas las que representan > 98 % de la biomasa aérea de la cual el 77-80 % es troncos.

No disponiendo del área de raíces finas, se puede estimar el cociente biomasa de raíces finas/índice de área foliar (IAF), como indicador de la inversión radical requerida para absorber el agua necesaria para satisfacer la demanda transpiratoria por unidad de área foliar. Este sugiere que el guindo es el que invierte menos fotosintatos en raíces ya que posee el índice más bajo de las tres especies, 2.4 Mg/ha.IAF contra 3.7 y 8.5 Mg/ha.IAF de los bosques caducifolios (ñire y lenga, respectivamente).

La contribución herbácea a la biomasa total de estos bosques es insignificante (0.2-0.02 %) si bien su biomasa es el doble (ca. 0.5 Mg.ha⁻¹) bajo los ñires que en los otros bosques (0.2 Mg.ha⁻¹).

Biomasa y altitud

Por otra parte, la biomasa aérea de los bosques fueguinos disminuye fuertemente con el aumento de la elevación, desde los bosques erectos al *krummholz* (Fig. 28). La pequeña fracción foliar de la biomasa aérea en los bosques en crecimiento óptimo de *N. pumilio* aumenta con la elevación. En aquellos ubicados a 100, 220, 440, 540 y 640 m snm el porcentaje de biomasa foliar respecto a la biomasa aérea total es de 0.5, 0.9, 1.9, 2.0 y 10%.

El aumento del índice de área foliar (IAF = área foliar/área de terreno) en *N. pumilio* varía entre 2.1 y 2.9 para bosques de baja y media elevación y entre 3.1 y 3.3

para el bosque bajo erecto y el *krummholz* del segmento superior boscoso de los faldeos (Frangi y Richter, datos

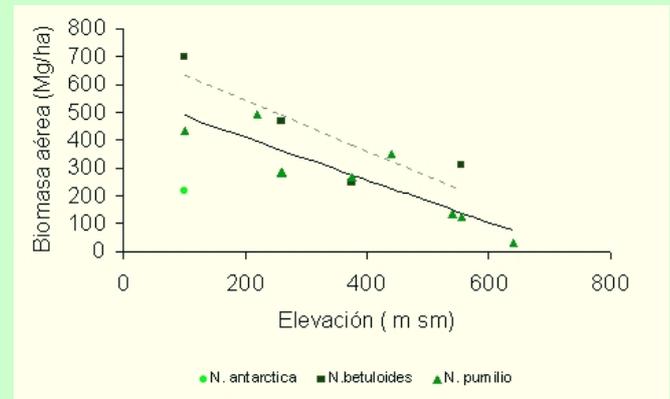


Fig. 28: Biomasa aérea en relación con la elevación en bosque de *Nothofagus*. Se indican las rectas de regresión para lenga (—; $y = 562.3 - 0.76x$, $r^2=0.80$) y guindo (---; $y=723.8-0.91x$, $r^2=0.74$). Fuentes: Frangi y Richter, y Gutiérrez *et al.*, ambos en Veblen *et al.* (1996); Barrera *et al.* (2000).

inéditos; [Barrera *et al.*, 2000](#)).

Para *N. antarctica* se han medido índices de 2.6 (Frangi y Richter, datos inéditos) y para *N. betuloides* de 2.5 a 6.5 ([Gutiérrez *et al.*, 1991](#); Frangi y Richter, datos inéditos). Esto muestra la tendencia de los bosques perennifolios a poseer los mayores IAF.

Con excepción de los bosques que ocurren por debajo de 220 m snm, los musgos del suelo son más importantes que las hierbas, se incrementan con la altitud en los bosques erectos. Su mayor abundancia es notoria a 540 m snm con más de 3.5 Mg.ha⁻¹ y luego decrece a la mitad de ese valor en el *krummholz*. La biomasa de hierbas es escasa (< 0.2 Mg.ha⁻¹) en todo el gradiente altitudinal. Los arbustos no son importantes o están ausentes.

[Röhrig](#) (1991) menciona que con excepciones los rodales de bosques latifoliados templados del hemisferio norte, de más de 100 años de edad, poseen un rango de biomasa aérea entre 150 a 400 Mg.ha⁻¹ (sin considerar su estrato herbáceo). Su proporción de troncos es de 75 a 85% y la de ramas fluctúa entre 10 y 36% de acuerdo a varias causas entre las que se encuentra el propio límite de tamaño entre ambas categorías. La masa foliar es sorprendentemente constante alrededor de 3 Mg.ha⁻¹, con raras valores sobre 4 o menores de 2 Mg.ha⁻¹. La biomasa herbácea es dependiente de las condiciones edáficas y de la luz que

alcanza ese estrato y su rango es de 0.1 a 1.0 Mg.ha⁻¹ en bosques cerrados maduros (Röhrig, 1991). Estos valores permiten notar que los valores de los bosques deciduos fueguinos, con excepción del *krummholz*, corresponden aproximadamente a los rangos citados. Asimismo Vogt *et al.* (1996) estimaron que la relación fitomasa subterránea: total es de 0.13 a 0.19 para los bosques deciduos templado fríos, y de 0.14 a 0.28 para los bosques siempreverdes aciculifolios templado fríos los cuales son similares a los bosques de Tierra del Fuego.

Necromasa

La necromasa es la cantidad de materia orgánica muerta por unidad de área. Sus componentes pueden distinguirse en función de su tamaño en detritos finos y gruesos, y también de su posición en el ecosistema (ver en éste libro Frangi *et al.*). Los restos orgánicos reconocibles de plantas y animales sobre la superficie o dentro del suelo se denomina mantillo (en inglés *litter*). Otros materiales orgánicos están muertos adheridos a las plantas vivas (por ejemplo ramas secas) y un tercer grupo corresponde a árboles muertos en pie (en inglés *snags*) (Fig.s 29).



Fig. 29: Necromasa. Árboles jóvenes muertos en pie en un bosque de lenga (arriba izquierda); árboles muertos en pie (*snags*) erectos e inclinados y troncos caídos (*logs*) (arriba centro); árbol en pie quebrado y troncos caídos en un lengal de ladera (arriba derecha); ramas secas en un ñire (abajo izquierda); detritos finos junto a restos de un tronco en descomposición avanzada que opera como *nursery* en un lengal (abajo centro) y detritos finos en el suelo del *krummholz*.

Los detritos finos de los bosques fueguinos constituyen la fracción menor de la necromasa del piso forestal. Ellos están integrados por partes enteras y

fracciones de hojas, flores, frutos, fracciones menores de tejidos leñosos y corteza, restos de hongos, misodendráceas y líquenes, y otros. En sitios basales maduros de ñire y lenga se han medido masas entre 4.5 y 5.1 Mg.ha⁻¹ de detritos finos, en tanto para bosques de guindo de la costa de Moat se obtuvieron valores más elevados: 8.3 Mg.ha⁻¹. La principal importancia de los detritos finos en el piso forestal se asocia con el ciclado de nutrientes y el aporte de materia orgánica lábil al suelo debido a su mayor concentración de nutrientes y mayor tasa de descomposición como se verá más adelante.

Los detritos leñosos gruesos influyen procesos físicos y ecológicos en los ecosistemas acuáticos y terrestres (Maser *et al.*, 1988). Son una fuente de energía y nutrientes y proveen el habitat a productores y consumidores. Por ejemplo es frecuente la presencia de troncos en descomposición (*logs*) que sirven de “vivero” para las plántulas (entre ellas las de *Nothofagus* spp.) y la presencia en ellos de hongos micorrízicos afecta la supervivencia de las plántulas. Las ectomicorrizas de los árboles invaden la madera enterrada en descomposición (Harvey *et al.*, 1991); insectos y otros artrópodos viven en la madera, encuentran allí su alimento, ayudan a su fraccionamiento y consumo y facilitan la infestación con microorganismos. Hongos ectomicorrízicos, bacterias de vida libre fijadoras de N, cianofíceas y líquenes con capacidad de fijar nitrógeno atmosférico prefieren la madera gruesa caída en especial aquella en estado avanzado de descomposición (Silvester *et al.*, 1982; Schowalter *et al.*, 1992). Por ello la contribución de la fijación de nitrógeno es mayor en la necromasa gruesa más descompuesta que en la poco descompuesta y el suelo (Schowalter *et al.*, 1997). Los detritos leñosos gruesos han sido mencionados como un producto de disturbios (Spies *et al.*, 1988). En Tierra del Fuego su acumulación en el piso forestal es evidente en las zonas que han sufrido aludes, deslizamientos, volteo por el viento y como muertos en pie y troncos caídos en zonas quemadas. Una fracción de la necromasa del piso forestal que se observa en la actualidad procede de bosques del pasado; constituye parte del legado de organismos sobrevivientes y estructuras orgánicas

derivadas como muertos en pie, troncos caídos y horizontes orgánicos del suelo (Franklin *et al.*, 1997). Las características físicas, químicas y bióticas de la necromasa inmediatamente después del disturbio que le dio origen son de interés para el bosque en regeneración. Su acumulación ha sido relacionada al desarrollo forestal (Harmon y Chen, 1991) y como un rasgo que afecta al microrrelieve y los suelos, la frecuencia y transporte de sedimentos por incidir en el escurrimiento superficial y la erosión, y la distribución y severidad de los fuegos e infestaciones de insectos (Furniss y Carolin, 1977; Harmon *et al.*, 1986; Agee y Huff, 1987). La importancia de la necromasa correspondiente a los árboles muertos en pie de los bosques de lenga es evidente entre fases de desarrollo del bosque y a lo largo del gradiente altitudinal como ya se ha indicado (Tabla 4). Si bien no existen datos sobre el comportamiento de la necromasa en pie en los bosques fueguinos, observaciones de campo permiten señalar que perdura por años y decenios esa situación fraccionándose y mineralizándose lentamente como se observa en bosques quemados hace varias décadas.

La diferenciación en detritos finos y gruesos resulta de gran interés en la necromasa del piso forestal. Ambos compartimentos se distinguen por sus características físico-químicas y velocidad de descomposición. Los detritos finos tienen mayores concentraciones de nutrientes y se descomponen más rápido. La masa de un determinado compartimento del mantillo depende del balance entre los aportes (principalmente la caída) y las pérdidas (principalmente la descomposición).

En bosques maduros basales de *Nothofagus* la mayor necromasa del piso forestal corresponde a los detritos leñosos gruesos (86 a 94% del total), el resto corresponde a hojas, detritos leñosos pequeños y otras estructuras vegetales que forman un horizonte orgánico de 2 a 3 cm de espesor (Tabla 7) (Richter y Frangi, 1992). La importancia del mantillo en cada bosque maduro puede vislumbrarse del porcentaje de su necromasa respecto de la biomasa aérea; aquella es el 38, 14 y 9% de la biomasa aérea para el bosque de ñire, lenga y guindo, respectivamente.

Detrito	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Grueso	78.3	58.1	51.9
Fino	5.1	4.5	8.3
Total	83.4	62.6	60.1

Tabla 7: Materia seca ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) del mantillo de bosques de *Nothofagus* spp. El mantillo fino es el promedio de dos muestreos (marzo y mayo).

Los detritos gruesos en el suelo mantillo pueden a su vez subdividirse en categorías en función del aspecto, características físicas y forma de los trozos de madera, presencia de corteza, etc. Por lo general estas categorías se corresponden con distinto grado de descomposición y, por ende, dentro de un cierto tamaño, generalmente con la antigüedad de la madera en el suelo. En los bosques fueguinos la madera en el piso forestal ha sido clasificada en tres categorías que por su numeración creciente indican un mayor grado de deterioro desde maderas sólidas con corteza adherida y formas cilíndricas (estado 1) hasta tablas o formas ahuecadas con maderas pulverulentas (en seco) a plásticas (en húmedo) (estado 3) coincidentes con una reducción de la densidad (Richter y Frangi, datos no publicados). El mayor volumen de madera gruesa en el piso de los bosques corresponde al estadio 3, sin embargo la masa de madera puede estar en distintos estadios debido a la pérdida de masa por descomposición (Fig. 30). El mayor volumen de madera de estadio 3 sugiere que predomina leño caído o muerto en pie mucho tiempo atrás, en parte parcialmente descompuesto en pie, que se acumula en categorías de descomposición avanzadas.

La acumulación de detritos leñosos gruesos en el piso del bosque es común en los bosques templados y boreales del Hemisferio Norte y Sur (Maser y Trappe, 1984; Harmon *et al.*, 1986; Turnbull y Madden, 1986; Vogt *et al.*, 1986; Spies *et al.*, 1988; Stewart y Burroughs, 1994; Krankina y Harmon, 1995). Los 52 a 78 Mg.ha⁻¹ de detritos leñosos gruesos (>10 cm) del piso de los bosques fueguinos resultan superiores a la necromasa de los bosques deciduos templados (11-38 Mg.ha⁻¹) y son comparables al rango inferior de valores hallados en bosques de coníferas (10-511



Fig. 31: Embalses creados por castores mediante el represado de arroyos usando madera como material de construcción, obsérvense los árboles muertos en pie (*snags*) y caídos (*logs*), en el dique y las inmediaciones por la actividad directa de los castores y el anegamiento de las márgenes (arriba). Abajo, árbol roído por los castores (derecha), y un dique abandonado, seco, con renuevos de lenga en su periferia (derecha). Mg.ha⁻¹) (Harmon *et al.*, 1986; Means *et al.*, 1992).

Dinámica y perturbaciones naturales

Veblen *et al.* (1996) resumen la opinión de diversos autores que han estudiado los bosques de *Nothofagus* sp. Ellos coinciden en señalar que dichos bosques ocupan áreas sometidas a severas restricciones ambientales, a perturbaciones intensas y recurrentes que causan daño y muerte a árboles y rodales, y a factores que ocasionan *dieback*. Este último es un proceso de desmejoramiento progresivo de los árboles iniciado con la mortalidad parcial de la copa y su avance gradual hacia la base del árbol.

La persistencia del bosque fueguino de *Nothofagus* está asegurada por la coexistencia de dos condiciones que limitan el acceso de otras especies, sean estas especies herbáceas como las cañas que compiten en las fases tempranas de reclutamiento de la lenga, o especies forestales

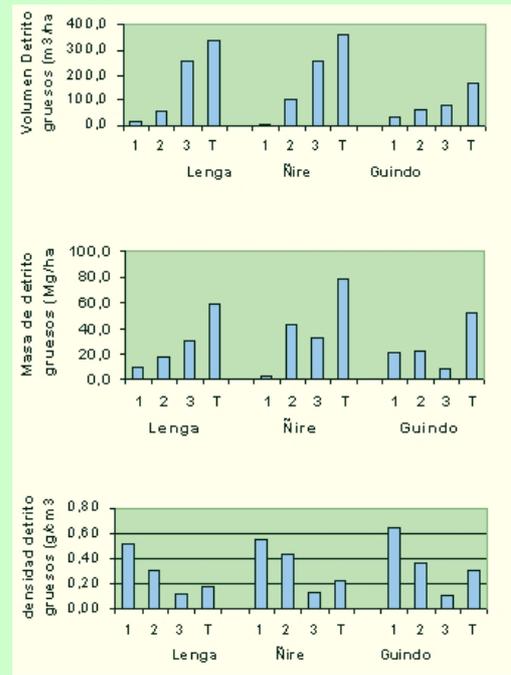


Fig. 30: Volumen, masa y densidad de cada estadio (1, 2 y 3) y total de detritos gruesos en el piso forestal de tres rodales maduros de bosques fueguinos de *Nothofagus*.

tolerantes sucesionalmente tardías como ocurre en territorio continental (Richter y Frangi, 1992). Por una parte, existen restricciones crónicas, principalmente las derivadas de las bajas temperaturas. Por otra, existen factores de recurrencia variable que producen roturas en el vuelo forestal (Tabla 8). La influencia de los factores de tensión crónicos y agudos sobre la composición y estructura de los bosques fueguinos se refleja en rasgos de aparente simplicidad que se corresponden con los denominados sistemas físicamente controlados (Sanders, 1969) y sistemas bajo estrés (Lugo, 1978). Esa simplicidad en la composición y estratificación vertical de cada rodal desaparece si se considera, como se ha señalado previamente, a otros grupos de organismos como los hongos, y a la materia orgánica muerta, o se cambia de paisajes fueguinos escala y se considera el mosaico de rodales que integran los.

La importancia de las perturbaciones físicas no excluye la existencia de perturbaciones bióticas. Destacaremos las debidas al castor (*Beaver canadensis*). A partir de su introducción con fines pilíferos en el año 1946 se extendieron hasta tener, 50 años después, una población estimada entre 35.000 y 50.000 individuos en el sector argentino de la Isla Grande donde ha colonizado el 90% de su sistema hidrográfico (Lizarralde *et al.*, 1996; Lizarralde y Escobar, 2000). Los castores construyen diques en los cursos de agua y causan el anegamiento de sus márgenes lo que ocasiona la mortalidad del bosque que asimismo sufre el daño directo de los animales que anillan y cortan los árboles en las inmediaciones (Fig. 31). También provocó efectos de paludificación, en lo que concierne a la expansión o contracción de las áreas turbosas rodeadas de bosque. La expansión de los castores asimismo causó cambios importantes en los ambientes acuáticos afectados (Lizarralde, 1993; Lizarralde *et al.*, 1996). Los castores prefieren ríos ubicados en valles y no colonizan aquellos que drenan frentes de ladera; la superficie de los embalses y los cambios en el ambiente se relacionan con diferencias en las características del valle (Coronato *et al.*, 2003). Cabe destacar que la fauna de mamíferos silvestres tiene un 65%

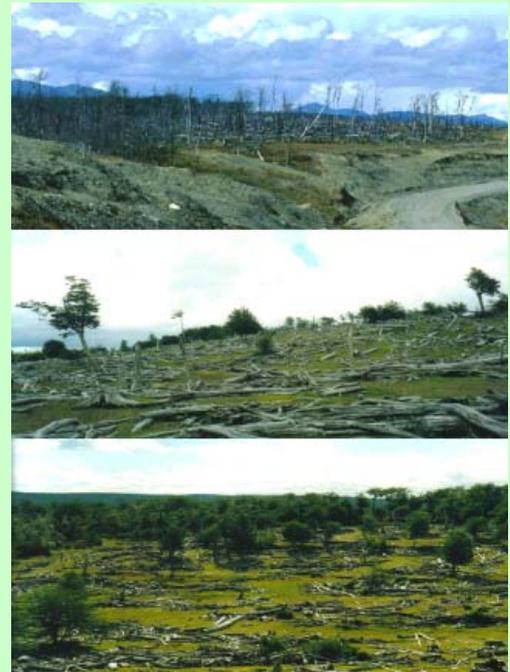


Fig. 32: Área quemada 17 años antes de la toma fotográfica (arriba), obsérvese la necromasa remanente en pie y caída, y la ausencia de regeneración de lenga; bosques de lenga explotados en la década de 1970 mediante tala rasa cercanos al Lago Yehuin sometidos a pastoreo ovino muestran, 30 años después, las consecuencias de esa combinación de usos: una carpeta herbácea, escasa regeneración de lenga y necromasa remanente del bosque intervenido consistente en tocones, trozas posiblemente dejadas en el terreno por tener podredumbres y forma no aprovechable, y en general material leñoso grueso de lenta descomposición (abajo) de componentes exóticos de carácter fuertemente invasor, con sus poblaciones en expansión en el archipiélago (Deferrari *et al.*, 1996; Lizarralde y Escobar, 2000). Dentro

Disturbio (cita)	Disparadores, facilitadores, causales	Impacto causado, características o respuesta del ecosistema
Glaciaciones (12)	Cambios climáticos de periodicidad geológica	Denudación y cobertura con hielo de grandes superficies, bosques en refugios, afectan distribución geográfica de los bosques
Terremotos (9)	Daño en raíces, menor disponibilidad de agua	Aumento tasa de mortalidad y caída de árboles; retardo, luego aumento del crecimiento de árboles supervivientes por menor competencia
Inundación litoral (1)	Subsidencia por terremotos	Muerte de bosques litorales de lagos
Remoción en masa (7)	Terremotos	Remoción del suelo y exposición del subsuelo; colonización por lenga o guindo según sitio
Coladas de turba (11)	Pendientes fuertes, saturación hídrica y fluidificación de la turba	Discontinuidad de la masa forestal con formas semicirculares; arrastre y pérdida del suelo superficial orgánico y de la masa forestal
Aludes o avalanchas de nieve (9, 13)	Topografía (pendiente, elevación, exposición), innivación	Volteo de fajas de bosque de distinta extensión; las más largas en forma de lengua de hasta 300 m con acumulación de necromasa al pie de la faja; dosel uniforme y árboles con <i>butsweep</i>
Vientos fuertes (9)	Tormentas de viento, suelos húmedos que facilitan desenraizamiento, la existencia de claros acelera el proceso de caída	Caída de árboles y rodales; rodales posteriores de estructura uniforme, aparentemente coetáneos, microrelieve de domos y depresiones
Vientos fuertes (4, 6, 7, 9, 10, 11)	Altura del rodal, suelos someros, orientación y posición topográfica respecto de la dirección del viento, sinergismo con guanacos	Ondas de viento en los faldeos; islas de árboles bajos, morfológicamente adaptados a los vientos muy fuertes cerca del <i>timberline</i> ; posible descenso del <i>timberline</i>
Fuegos (3, 9)	Naturales (poco frecuentes), antrópicos (indígenas y pobladores actuales) más frecuentes	Reducción de la biomasa, necromasa gruesa en pie y en el piso forestal, presencia de carbón en el suelo; posteriormente crecimiento de árboles coetáneos
Fuego + pastoreo (5)	Fuegos antrópicos sumado al pastoreo y pisoteo del ganado doméstico (ovejas principalmente)	Sucesión detenida en prado, regeneración impedida por el ganado, abundante legado forestal de necromasa gruesa en pie y en suelo
Caída de grandes árboles (2, 9)	Edad avanzada, enfermedad, competencia, agentes físicos	Regeneración en claros; si estos son muy grandes puede comprometerse la regeneración por la acción desecante del viento
Castores (8)	Introducción de especies exóticas y abandono, ausencia de enemigos naturales, abundancia de hábitats favorables	Formación de diques y represas en ríos y arroyos, muerte de árboles por paludificación y anegamiento de márgenes, anillado y corta de árboles, cambios en el hábitat acuático
Conejos, guanacos (9, 10)	Introducción de especies exóticas, aumento poblacional de herbívoros nativos	Daño o impedimento de la regeneración

Tabla 8: Disturbios que afectan los bosques de la Tierra del Fuego.

Fuentes: (1) Proser Goodall, 1979; (2) Roig *et al.*, 1985; (3) Heusser, 1987; (4) Gallart, 1990; (5) Richter y Frangi, 1992; (6) Rebertus y Veblen, 1993a; (7) Rebertus y Veblen, 1993b; (8) Lizarralde *et al.*, 1993, 1996; (9) Veblen *et al.*, 1996b; (10) Rebertus *et al.*, 1997; (11) Puigdefábregas *et al.*, 1999; (12) Rabassa *et al.*, este volumen; (13) Allogia *et al.*, en prensa.

de las especies silvestres nativas el guanaco (*Lama guanicoe*) ramonea la regeneración del bosque, crea parches abiertos persistentes aún en el *timberline* donde se concentran en el verano (Rebertus *et al.*, 1997). Tampoco son despreciables las contribuciones humanas a la modificación y pérdida de superficies forestales (Fig.s 32 y 33).

La importancia de las perturbaciones naturales como factor modelador del bosque subantártico se percibe inmediatamente al entrar en contacto con el paisaje fueguino. Esta circunstancia otorga a este fenómeno un atractivo especial para el investigador, ya que le ofrece la oportunidad, por una parte, de contrastar con la realidad conceptos teóricos sobre la función de los cambios exógenos en los ecosistemas y por otra, de comprender mejor los factores que regulan su dinámica natural.

El bosque fueguino llama la atención por la extensión que ocupan sus masas sobremaduras, de manera que el papel de las perturbaciones como factor dinamizador y rejuvenecedor, resulta particularmente intrigante. Entre 1984 y 1988 se estudiaron los tres tipos de perturbaciones más frecuentes en el bosque fueguino: los aludes, el viento y las coladas de turba. A continuación, se resumen los resultados obtenidos para los aludes y el viento, mientras que los referidos a las coladas de turba ya se mencionaron en la sección de suelos del bosque fueguino.

Efecto de los aludes sobre la dinámica del bosque

Las avalanchas de nieve constituyen una perturbación de primera magnitud que regula la estructura demográfica del bosque a nivel de ladera. Sus efectos se manifiestan a simple vista, por la homogeneidad de la textura del dosel de copas, en todas las montañas con

altitudes superiores al límite altitudinal del bosque (700 m) y son tanto más frecuentes cuanto más al sur y oeste de la isla, debido a la mayor innivación. Su estudio permite interpretar mejor la dinámica de las masas a escala de ladera y reproducir, hasta cierto punto, las cortas a mata rasa en



Fig. 33: Vista general de Ushuaia y el Valle del Martial sobre la cordillera fueguina. El crecimiento urbano en las últimas dos décadas del siglo XX significó una expansión en gran parte descontrolada sobre el bosque nativo y las turberas; la instalación o expansión de viviendas, las facilidades turísticas tales como grandes hoteles, pistas de ski, aerossillas y caminos, los depósitos de residuos, etc están cambiando rápidamente el paisaje de la zona.

condiciones naturales.

Mediante el análisis de las huellas de avalanchas (Fig. 34) en el valle de Andorra, cerca de Ushuaia (Allogia *et al.*, en prensa) se detectaron eventos de tres magnitudes, en términos de longitud recorrida. Las mayores alcanzan la base de las laderas y ocurren a intervalos próximos al siglo, las moderadas se detienen a media ladera y su recurrencia es de 30-50 años, mientras que las pequeñas interesan sólo al borde superior del bosque y ocurren a intervalos inferiores a los 20 años. Las dos primeras tienden a sincronizar la masa forestal, dando lugar a estructuras más homogéneas que los rodales libres de aludes. Las últimas inducen adaptaciones al paso de la nieve, tales como crecimiento postrado. Las aberturas producidas por los aludes en la cubierta arbórea son inmediatamente ocupadas por el renuevo de la misma especie que a los 10-15 años alcanza ya el área basimétrica de los rodales maduros ($50-60 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$).

Efecto del viento sobre la dinámica del bosque

En Tierra del Fuego, los efectos del viento son perceptibles por doquier debido a la frecuencia de la circulación zonal del O y SO. En el bosque son frecuentes los árboles volteados, aislados o en rodales, sin embargo, una de las huellas más llamativas es el bandeado de árboles muertos, perpendicular a la dirección predominante del viento (Figs 35 y 36). El frente está formado por los árboles más altos y de mayor edad; siguiendo la dirección del viento, a sotavento, se van encontrando árboles más jóvenes, protegidos por los anteriores, hasta llegar al renuevo que crece entre los ejemplares muertos en pie del frente siguiente. Se forman así, conjuntos regulares, parecidos a los *ripple marks* o a las olas marinas. Se trata de un fenómeno descrito en zonas subalpinas de los Apalaches



Fig. 34: Claro de alud reciente en el faldeo de la cordillera, E Rapoport en el camino (arriba izquierda). Huellas de aludes en el valle de Andorra, cerca de Ushuaia, sobre bosque de lenga (abajo derecha), nótese el efecto homogeneizador de las edades y copas de los árboles en los dos corredores de aludes en la izquierda de la imagen.

(Sprugel y Bormann, 1981) y de Japón (Sato e Iwasa, 1993).



Fig. 35: Guindo caído por efecto del viento con su masa de raíces de escasa profundidad, formando un plato, indicada por Ariel Lugo, cuyo desenraizado ha sido facilitado por las condiciones de elevada humedad del suelo y vista lateral del plato de raíces de una lenga con otro árbol caído apoyado sobre él (arriba izquierda y centro); una gran lenga en Río Valdéz junto a otros árboles inclinados, regeneración establecida y mayor cubierta herbácea en el claro (derecha arriba); numerosos árboles en el suelo alineados con la pendiente, árboles maduros con el eje ramificado en bayoneta y ejemplares inclinados más jóvenes denotan la acción del viento y efectos secundarios en distintos eventos recientes y más antiguos (derecha abajo).

Los deslizamientos de terreno también son frecuentes, sobre todo en zonas turbosas. Sus huellas se manifiestan en forma de nichos semicirculares, alojados en la parte alta de las laderas, que se prolongan hacia abajo en corredores decamétricos, en los que la turba ha sido desmantelada.

En el sector argentino de la isla, tanto los bosques bandeados como las coladas de turba ocurren con mayor frecuencia en el sector oriental, caracterizado por un clima oceánico y ventoso. Para el estudio de ambos fenómenos se seleccionó la bahía de Buen Suceso, situada en la costa atlántica, frente a la isla de los Estados. Se trata de una penillanura cubierta de turba, profundamente disecada por la red de drenaje. El bosque de *Nothofagus betuloides* se localiza en las laderas que forman el encajamiento de los cauces fluviales. Debido a la dirección NO-SE de la red fluvial aproximadamente coincidente con la de los vientos predominantes, la mayor parte de las laderas boscosas presentan patrones bandeados en sentido de la pendiente. Alternando con sistemas de bandas, también, son frecuentes las coladas de turba, las cuales, por coalescencia lateral, pueden desmantelar amplios sectores de las laderas.



Fig. 36: Perspectiva del bosque de guindo bandeado en la ladera estudiada del la Bahía de Buen Suceso (Tierra del Fuego, Argentina). Las bandas se desplazan en sentido del viento dominante, de derecha a izquierda de la imagen.

La observación preliminar de este paisaje sugirió la hipótesis de que las coladas de turba eran precursores de las bandas, al generar discontinuidades en la masa forestal, sobre las cuales, el viento actuaría posteriormente propagando el patrón bandeado. Tras realizar mediciones detalladas de ambos fenómenos ([Puigdefábregas et al., 1999](#)), incluyendo edades de árboles, cartografías, determinaciones dasométricas, descripción de perfiles de suelo y determinación de propiedades del horizonte edáfico superficial, la primera hipótesis tuvo que ser desechada. Bandas y coladas ocurrían de forma independiente.

El patrón bandeado, comparado con el bosque no perturbado (Tabla 9) presenta una reducción del 50% en el área basimétrica y de sólo un 11% en la edad de los árboles. La velocidad de propagación de las bandas disminuye desde 1 m.año^{-1} en la base de las laderas hasta 0.4 m.año^{-1} en el sector superior de las mismas. Recorriendo el patrón en dirección perpendicular a las bandas, cara al viento dominante, se observa una disminución de densidad y un aumento de área basimétrica y de altura de los árboles. Paralelamente, la concentración de nitrógeno en el horizonte mineral superior (A_h) disminuye a una tasa de $-0.0016\%.\text{año}^{-1}$, mientras que la relación C/N aumenta de 22 a 30 y el potencial redox (rH) pasa de 271 mV a 355 mV.

<i>Nothofagus betuloides</i>	BNP	SS	SM	SI
AB (m ² / ha)	97	45	52	44
DENS (n / ha)	700	1623	600	541
DAPm (cm)	42	19	33	32
ALT DOM/COD(m)	19 (0.28)	7.4 (0.27)	21 (2.3)	18 (1.47)
ABMUERTOS (m ² / ha)	8	24	27	32
DENSMUERTOS (n / ha)	255	1560	650	987
EDADm (1.3 m) (año)	Sd	168 (17)	192 (33)	184 (24)
EDADPLOT (año)	165**	137	147	153
ANCHOBANDA (m)	-	60	125	150
TAS PROP BAND (m. año ⁻¹)	-	0.4	0.8	1

Tabla 9. Estructura de rodales maduros de guindo en la Bahía de Buen Suceso (Tierra del Fuego, Argentina). BNP, bosque no perturbado; SS, sector superior de la ladera; SM, sector medio de la ladera; SI, sector inferior de la ladera; AB, área basimétrica; DENS, densidad de árboles vivos; DAPm, diámetro normal del árbol promedio; ALT DOM/COD, altura de árboles dominantes/codominantes; ABMUERTOS, área basimétrica, en la base, de árboles muertos; DENSMUERTOS, densidad de árboles muertos; EDADm, edad media de árboles dominantes/codominantes; EDADPLOT, tiempo transcurrido desde el último frente de árboles muertos; ANCHOBANDA, anchura de la banda; TASA PROP BAND, velocidad de propagación del bandeo; sd, sin datos; paréntesis, 1 error estándar; **, estimado a partir de curvas DAPm-EDADPLOT. Fuente: Puigdefábregas *et al* (1999).

Estos resultados indican que el bandeo supone la ordenación espacial de los procesos de regeneración y maduración de la masa forestal, con el consiguiente auto-aclareo, incorporación de nutrientes a la biomasa, a costa de los disponibles en el suelo y drenaje del horizonte superficial, por evapotranspiración, y paralelo aumento de las condiciones de oxidación (rH).

La comprensión de las causas del bandeo requiere distinguir las que originan la mortalidad de los árboles y las que conducen a la estructura espacial en bandas. Respecto a las primeras, debe señalarse que se trata de un *dieback* que afecta a los árboles adultos avanzando desde la parte alta de la copa hacia abajo. El factor más frecuentemente invocado es la sequía fisiológica invernal (Sato e Iwasa, 1993). Esto explica la localización subalpina de los casos descritos: en invierno, la demanda evaporante de la atmósfera no puede ser satisfecha por el agua absorbida por las raíces, debido a que el suelo está helado. Como se ha dicho anteriormente en el caso de Tierra del

Fuego, el suelo cerca de la costa se hiela raras veces pero las temperaturas entre 0°C y 1°C persisten durante largos períodos. Se sabe (Hinckley *et al.*, 1985) que en esas condiciones, la conductancia del flujo de agua en las raíces disminuye drásticamente y, por tanto, también lo hace su suministro a las hojas perennes de *Nothofagus betuloides*.

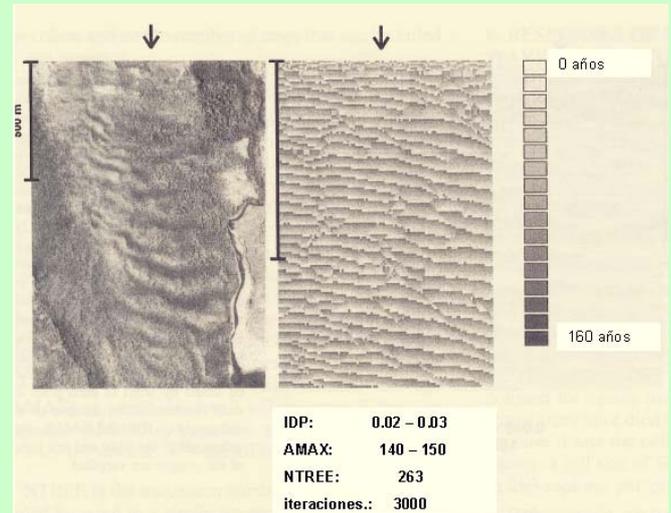


Fig. 37: Comparación de campo (izquierda) y simulación (derecha) del efecto de ladera sobre el bandeo del bosque. El sistema se propaga en sentido del viento dominante, de arriba abajo. En ambos casos la parte alta de la ladera está a la izquierda y la baja, a la derecha. Los valores de los parámetros se indican debajo de la imagen de simulación. IDP (probabilidad intrínseca de muerte) y AMAX (edad, a partir de la cual, los árboles pueden ser eliminados por el viento) aumentan de izquierda a derecha y pueden considerarse asociadas a la productividad local y a la morbilidad del viento respectivamente. La escala de tonos grises representa las edades de las cohortes en cada pixel. La imagen de la izquierda es una fotografía aérea de la ladera estudiada, orientada al norte, en la Bahía de Buen Suceso (Tierra del Fuego, Argentina). Fuente: Puigdefábregas *et al* (1999).

Los factores que controlan la estructura espacial del bandeo apenas han sido estudiados. En el caso fueguino estudiado, una vez descartado el papel desencadenante de los deslizamientos de tierra, hizo pensar en una hipótesis alternativa que ya había sido propuesta por Sato e Iwasa (1993): el bandeo puede generarse por el efecto del viento sobre un bosque inicialmente heterogéneo.

Esta hipótesis supone que los árboles, una vez rebasado un umbral de altura, experimentan mayor probabilidad de muerte, debido a la falta de protección de sus vecinos a barlovento. Un árbol o rodal, produce, a sotavento, una sombra de viento cónica que protege a un rodal más extenso. Este proceso, repetido en el tiempo, sería capaz de producir bandas.

A fin de contrastar esta hipótesis [Puigdefábregas et al.](#) (1999), empleando un modelo de autómatas celulares, simularon el comportamiento de una masa heterogénea, sometida al efecto del viento, y examinaron cualitativamente la coherencia de los resultados con los patrones en las fotografías aéreas de la misma ladera de bahía Buen Suceso. Los resultados mostraron que el modelo reproduce bastante bien el bandeo observado (Fig. 37). Las bandas son más anchas y viajan a mayor velocidad en el sector inferior de la ladera que en el superior.

La imagen real, muestra además dos características importantes que revelan aspectos no considerados por el modelo. Las bandas no alcanzan la parte más alta de la ladera ni el sector más a barlovento (a la izquierda y arriba de la Fig., respectivamente). En el primer caso, la velocidad del viento aumenta y se hace más persistente, de forma que los árboles desarrollan arquitecturas adaptativas que aumentan su probabilidad de supervivencia. En estas condiciones, más que bandas tienden a formarse islas, bajo la protección de los ejemplares adaptados. El segundo caso muestra el efecto de una antigua colada de turba, cuyas huellas aparecen en la parte superior de la Fig.. A sotavento de la colada, el bandeo aparece una vez rebasada cierta distancia (*fetch*). La existencia de un *fetch* confirma la hipótesis propuesta, indicando que el patrón se forma progresivamente y no puede consolidarse hasta que se ha formado una banda lo bastante continua como para transmitirlo a sotavento.

Los resultados obtenidos en Buen Suceso indican que el bosque bandeado por el viento representa una estructura espacial de resonancia entre los ciclos temporales de regeneración y senescencia de la masa forestal y la morbilidad asociada al viento. El fenómeno puede generarse en masas inicialmente heterogéneas y sugiere el interés de investigaciones más formales acerca de cómo pueden generarse anisotropías a partir de interacciones entre un proceso vectorial (efecto del viento) operando sobre un sistema isotrópico.

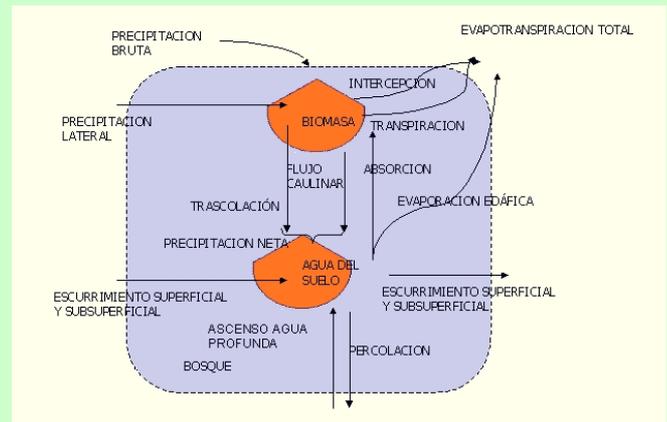


Fig. 38: Modelo gráfico general de balance hídrico de un bosque.

Ciclos del agua, carbono y minerales en bosques basales

Balances hídricos

El agua cumple un papel crucial en todos los procesos fisiológicos de las plantas y es requerida en importantes volúmenes ([Lambers et al.](#), 1998). Es un integrante de la materia viva (hasta 80 a 95% de la biomasa de tejidos no leñosos como hojas y raíces finas), es el medio principal para el transporte de iones y metabolitos orgánicos polares como azúcares, aminoácidos y proteínas, y a nivel de la planta completa transporta de un órgano a otro los nutrientes, los hidratos de carbono y las fitohormonas necesarios para el crecimiento y desarrollo. Si bien éstas incorporan en sus tejidos más del 90% del N, P y K absorbido y del 10 al 70% del C fijado por fotosíntesis, menos del 1% del agua absorbida es retenida en la biomasa ([Lambers et al.](#), 1998).

El agua circula en, hacia y desde los ecosistemas forestales por vías características (Fig. 38). Los ecosistemas forestales afectan la circulación del agua interceptándola en la biomasa y necromasa, redistribuyéndola en su interior, regulando su almacenamiento en el suelo, influyendo en la fracción devuelta a la atmósfera en estado de vapor, y en la velocidad con que la misma fluye en estado líquido por el interior del bosque y los suelos y sale del ecosistema. Los flujos hídricos cambian su composición química al entrar en contacto e interacción con las distintas componentes bióticas y edáficas del bosque. Mediante la regulación del movimiento

del agua los bosques reducen la erosión y las pérdidas de elementos químicos y contribuyen a mejorar la calidad hídrica y su disponibilidad temporal en los arroyos y ríos que drenan los terrenos forestales.



Fig. 39: Equipamiento de medición de balance hídrico. Casilla meteorológica con termohigrógrafos a 1.5 m en el interior del bosque, y collares de flujo caular (izquierda); estación a cielo abierto, con pluviómetro con protector de viento, pluviógrafo y anemómetro totalizador en un claro en Laguna Victoria (abajo izquierda); parcela de escurrimiento, red de pluviómetros, y también una canasta de caída fina (arriba derecha); liisímetros de tensión cero a -0.40 cm en el suelo del interior del bosque (abajo derecha).

En los bosques de Tierra del Fuego se realizaron estudios de balances hidrológicos empleando un modelo conceptual simplificado y definiciones de los flujos adecuadas a ese fin (Frangi y Richter, 1994) (Fig. 39). El balance de agua es un balance de masas y para el modelo empleado es:

$$Pg = I + EVTe + Esc + Per + \Delta S$$

donde,

Pg = precipitación bruta

I = intercepción dosel, calculada como $I = Pg - (\text{Trascolación} + \text{Flujo caular})$

$EVTe$ = evapotranspiración edáfica, calculada como $EVTe = (\text{Trascolación} + \text{Flujo caular}) - (\text{Esc} + \text{Per})$

Esc = escurrimiento superficial

Per = percolación

ΔS = variación del almacenaje de agua del suelo, considerada =0 debido a las condiciones de inicio y fin del estudio.

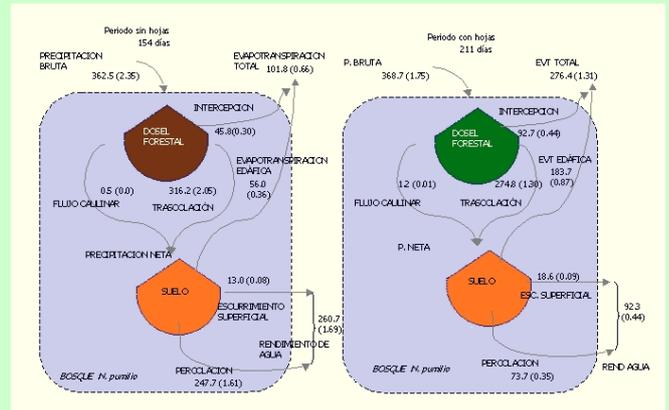


Fig. 40: Balance hidrológico del Bosque de *N. pumilio* de Laguna Victoria. Valores totales por flujo (mm) en el periodo y, entre paréntesis valores medios diarios (mm/día) en el periodo. Modificado de Frangi y Richter (1994).

El porcentaje de la precipitación bruta interceptada por las copas y pérdida por evaporación es elevada lo que parece estar asociado con la baja densidad de lluvias (1.28 a 2.1 mm.día⁻¹ según el bosque y estación) y favorecida por los vientos (Figs 40, 41 y 42). Los bosques caducifolios presentan diferencias estacionales marcadas en la intercepción asociadas a la presencia o ausencia de hojas; eso resulta en una mayor precipitación neta invernal (Figs 40y 41).

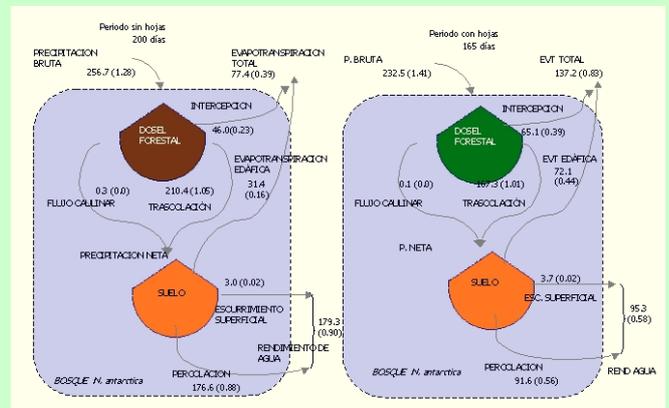


Fig. 41: Balance hidrológico del Bosque de *N. antarctica* de Estancia María Cristina. Valores totales por flujo (mm) en el periodo y, entre paréntesis valores medios diarios (mm/día) en el periodo. Modificado de Frangi y Richter (1994).

La intercepción anual de los bosques caducifolios es muy similar (19 a 23 %) y es inferior a la del bosque perennifolio (41%), denotando las diferencias en el índice del área foliar y en la duración del periodo con hojas en ambos tipos de bosques (Fig. 43). En todos los bosques fueguinos a baja elevación el agua alcanza el piso forestal mayormente por trascolación ya que es despreciable el flujo caular de agua.

La disposición espacial de ramas y hojas y el régimen pluviométrico de alta frecuencia y baja intensidad resultan

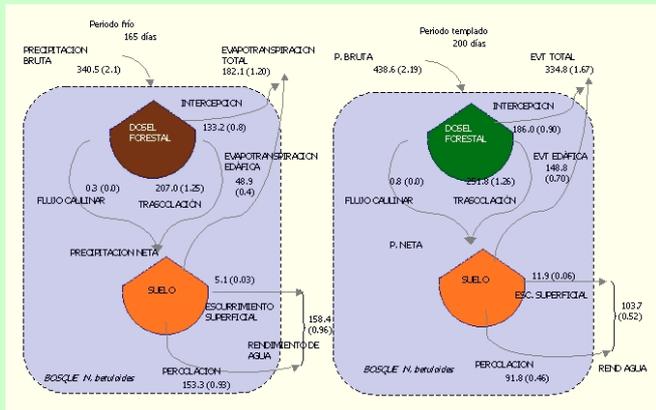


Fig. 42: Balance hidrológico del Bosque de *N. betuloides* de Estancia Moat. Valores totales por flujo (mm) en el periodo y, entre paréntesis valores medios diarios (mm/día) en el periodo. Modificado de Frangi y Richter (1994).

poco favorables a un elevado descenso de agua por los tallos. La baja intercepción del bosque de lenga también tiene que ver con su mayor trascología absoluta respecto del bosque de guindo ubicado también en la zona cordillerana basal más lluviosa. El escurrimiento superficial (2 al 5% de la precipitación neta) es muy bajo en los tres bosques lo que

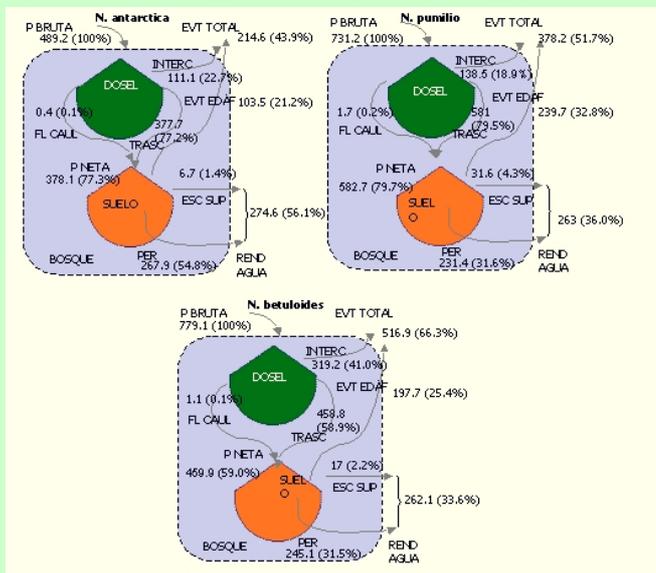


Fig. 43: Balance hidrológico anual de bosques basales de *Nothofagus*. Los flujos son en mm/año. Los valores entre paréntesis son porcentajes del flujo en relación a la precipitación bruta. Modificado de Frangi y Richter (1994).

puede asociarse al régimen pluviométrico; las diferencias entre bosques pueden explicarse por un aumento del escurrimiento relacionado positivamente con el aumento de la precipitación neta y la pendiente. El mayor espesor y masa de

detritos del bosque de guindo contribuye a la mayor infiltración y el bajo escurrimiento en este bosque. Por otra parte, las precipitaciones nivales se asocian con un menor escurrimiento superficial durante el invierno, en tanto las lluvias dan lugar a un mayor escurrimiento durante el verano. La evapotranspiración edáfica que estima la transpiración de las plantas y la evaporación desde el suelo es mayor en el lengal, similar al guindo, ambos el doble que en el ñirantal. En el periodo en que todas las especies están con hojas el lengal presenta las tasas diarias más elevadas seguida del guindal y por último el ñirantal. En el período frío –con las especies caducifolias sin hojas- las pérdidas desde la superficie del suelo son significativas y el doble en el lengal que en el ñirantal lo cual parece asociarse con mayores precipitaciones y temperaturas en el interior del bosque de lenga y una más corta estación con temperaturas muy bajas en la exposición norte. Durante el período frío el lengal (sin hojas) y guindal (con hojas) poseen tasas evapotranspiratorias edáficas semejantes lo que reflejaría el efecto opuesto IAF-termoplumiometría invernal en la exposición sur (guindo). La estimación por diferencia de la evapotranspiración es muy dependiente de las mediciones de percolación realizadas en lisímetros. Las medidas de percolación en zonas de pendiente pueden estar afectadas por otros flujos del suelo además del propio de la percolación, lo cual podría estar sobreestimando a ésta y subestimando la evapotranspiración edáfica y por ende la evapotranspiración total (Frangi y Richter, 1994). Los bosques cordilleranos (lengal y guindal) resultan con mayor rendimiento de agua anual que los bosques de ñire del paisaje ondulado del centro insular.

El agua no parece ser limitante para los bosques de baja elevación, en particular para los bosques cordilleranos. Las prácticas silviculturales que impliquen una reducción significativa de la cubierta arbórea tales como talas rasas o cortas intensas con distintos fines es de esperar que en los primeros años ocasionen aumentos notorios de la precipitación neta y cambios en el escurrimiento superficial del agua con posibles consecuencias erosivas. Los cambios microclimáticos a nivel del suelo asociados con la remoción del bosque (tales como extremos térmicos más marcados)

pueden asociarse con mayor riesgo de congelamiento nocturno de la superficie del suelo y tendencia a mantener una vegetación herbácea especialmente en fondos de valle.

Productividad primaria y descomposición

Productividad primaria

La mayoría de los estudios realizados se han centrado en el estudio de la Productividad Primaria Neta (PPN) aérea, sin embargo en las últimas dos décadas se ha incrementado el estudio de la PPN subterránea ya que se ha advertido la importancia de la productividad neta de raíces, en particular las finas o delgadas, para el funcionamiento de los ecosistemas. Es recomendable obtener estimaciones de la productividad aérea (especialmente hojas) y subterránea (especialmente raíces finas) porque ambas son indicadores de cómo la planta responde a su ambiente y porque cada fracción es sensible a un diferente conjunto de variables (Vogt *et al.*, 1997).

Una de las formas más frecuentemente usadas de medición de la PPN es mediante la estimación de los flujos de la siguiente fórmula:

$$PPN = \Delta B + C + H$$

Donde,

ΔB = cambio en la biomasa vegetal

C = caída de detritos

H = consumo por animales

La PPN resulta igual al cambio anual de la biomasa vegetal más las pérdidas durante el ciclo anual por caída de detritos al mantillo (en inglés, *litterfall*) y el consumo herbívoro. Objetivamente existen otras pérdidas que integran la PPN tales como exudados foliares y de raíces, ácidos orgánicos y el consumo de las micorrizas, pero estas habitualmente no se estiman a nivel ecosistémico. El consumo por herbívoros en general se ha demostrado que es inferior al 10% y éste valor entra en el rango de error de estimación de la biomasa por lo

que puede ignorarse (Bray y Gorham, 1964). La mayor parte de la PPN del bosque ocurre mediante la caída de detritos (Vogt *et al.*, 1997). Kimmins (1987) ha señalado que la caída de hojarasca es entre el 57 y 85 % de la PPN aérea.

El silvicultor convencional efectúa prácticas de manejo sobre la estructura forestal para aumentar la PPN del bosque, en particular de la fracción aérea de su interés. La cosecha en pie (en inglés, *standing-crop*) es la biomasa acumulada hasta el momento de medirse la cual depende de la tasa de acumulación neta que es una fracción de la PPN. La parte útil de la biomasa producida, vista desde la silvicultura, depende del objetivo de manejo y se la suele designar como volumen útil o rendimiento. Por ejemplo el *standing-crop*/ha en un bosque de 700-800 años de *Pseudotsuga menziesii* del Pacífico Noroeste de los EEUU tiene unos 2000 m³.ha⁻¹ de madera en su standing crop, sin embargo su tasa de acumulación neta es de 2.5-3 m³/ha.año en ese intervalo. Un ecosistema implantado de eucalipto o pino de rápido crecimiento en el NE de Argentina de 14 a 20 años de edad sin embargo, puede tener sólo una fracción (cerca 1/5) de la biomasa del ecosistema de la *Pseudotsuga*, pero a su vez, tiene una tasa de acumulación neta muchas veces superior (25-30 m³/ha.año). En resumen, la cosecha en pie no es una medida de la PPN ni de la tasa de acumulación neta de una masa o sitio forestal, a menos que se conozca la edad o tiempo de crecimiento del bosque.

El cociente de *standing-crop* (SC) o biomasa (B) con la productividad primaria neta (SC/PPN o B/PPN) es normalmente inferior en los bosques jóvenes, donde la mayor parte de la energía se usa para el crecimiento, y mayor en los bosques maduros, donde la mayor parte de la energía se utiliza para mantener la alta biomasa existente. Cuando el sistema tiene su biomasa en estado estable ese cociente es el tiempo de recambio o residencia de la biomasa.

A nivel del ecosistema se puede calcular una Producción Neta del Ecosistema (PNE) según $PNE = PB - (R_a + R_h)$, donde R_h es igual a la respiración heterotrófica. Como se ha destacado gran parte de esa respiración se realiza durante la descomposición de los detritos finos y gruesos. Cuando la PNE es positiva, los ecosistemas crecen, se

Tipo de bosque (Ubicación)	n	MS	N	P	K	Ca	Mg	Fuente
Boreal deciduo	1	2.6	20.2	5.2	9.8	35.5	9.7	Cole y Rapp, 1981.
Templado Coníferas	13	4.4	36.6	4.4	26.1	37.3	5.6	Cole y Rapp, 1981.
Templado deciduo	14	5.4	61.4	4.0	41.6	67.7	11.0	Cole y Rapp, 1981.
Bosques de <i>Nothofagus</i> spp. [#]								
Perennifolios								
<i>N. cunninghami</i> (site 2, T)	1	4.7	sd	sd	sd	sd	sd	Turnbull y Madden, 1986.
<i>N. solandri</i> (N.Z.) ¹	1	4.5	sd	sd	sd	sd	sd	Bagnall, 1972.
<i>N. solandri</i> (N.Z.) ¹	1	5.3	sd	sd	sd	sd	sd	Bagnall, 1972.
<i>N. truncata</i> (N.Z., Is.N.)	1	6.0	34.0	2.3	9.0	68.0	10.0	Miller, 1968.
<i>N. truncata</i> (N.Z., Is.S.)	1	7.3	40.1	2.8	10.4	62.4	9.6	Levett <i>et al.</i> , 1985.
Media		5.7	37.1	2.5	9.7	65.2	9.8	
Error estándar		1.2	4.3	0.3	1.0	4.0	0.3	
<i>N. betuloides</i> (T.F.)	1	2.7	16.2	1.9	8.6	23.8	3.7	Este trabajo
Deciduos								
<i>N. antarctica</i> (T.F.)	1	3.0	29.4	4.7	12.5	29.2	6.6	Este trabajo
<i>N. pumilio</i> (T.F.)	1	3.7	33.0	7.2	22.4	53.1	12.5	Este trabajo
Media		3.4	31.2	6.0	17.5	41.2	9.6	
Error estándar		0.5	2.5	1.8	7.0	16.9	4.2	

Tabla 11: Caída promedio de hojarasca fina (MS en Mg.ha⁻¹.año⁻¹) y retorno de nutrientes (N, P, K, Ca y Mg en kg.ha⁻¹.año⁻¹) en sitios del Programa Biológico Internacional (IBP) (Hemisferio Norte) y bosques de *Nothofagus* spp (Hemisferio Sur). MS= materia seca; n= número de sitios.

diversifican o intercambian energía con otros sistemas (Odum y Odum, 1981).

En Tierra del Fuego se han medido el cambio de biomasa aérea, la caída de detritos finos y gruesos al mantillo y la PPN subterránea en bosques basales de ñire, lenga y guindo (Frangi, Barrera y Richter, datos no publicados). También se han medido la biomasa aérea y la caída de detritos finos a lo largo de un gradiente de elevación de exposición sur en el valle de Andorra (Barrera *et al.*, 2000). Cabe señalar que debido a la pérdida de masa previa a la caída fina, en especial foliar por reabsorción, la

Compartimiento	<i>N. antarctica</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. betuloides</i>
Aéreo			
Caída detritos finos	2.9	3.5	2.6
Caída detritos gruesos	0.2	1.9	2.7
Cambio biomasa	2.3	3.1	0.2
Subtotal	5.5	8.5	5.6
Subterráneo			
Raíces finas [#]	3.8	5.0	1.7
Total	9.3	13.5	7.3

[#] 0-30 cm profundidad

Tabla 10: Componentes de la Productividad Primaria Neta (Mg.ha⁻¹.año⁻¹) en bosques basales de *Nothofagus* spp.

caída fina subestima la producción de las estructuras anuales de la planta. Debido a que normalmente la productividad no se corrige por esa pérdida en ésta sección se discute la caída sin corrección, aunque también se informa la caída fina corregida.

El lengal resultó el más productivo de los tres bosques maduros estudiados con 13.5 Mg/ha.año sobre los 9.3 Mg/ha.año del ñirantal y los 7.3 Mg/ha.año del bosque de guindo (Tabla 10). La PPN aérea constituyó el 59, 63 y 77% de la PPN total de los bosques de ñire, lenga y guindo respectivamente, y por ende el 41, 37 y 23% correspondió a las raíces finas. La caída fina total (material arbóreo, líquenes, *Cyttaria* spp. y *Misodendrum* spp.) en los bosques de ñire, lenga y guindo fue el 53, 42 y 47% respectivamente de la PPN aérea. Aún estando ausente perturbaciones fuertes, la caída gruesa suele ser temporalmente más irregular ya que varios factores ambientales y características de las plantas como la edad, tamaño y estado sanitario, influyen en ella. La caída total medida en esos bosques fue de 3.2, 3.9 y 5.4 Mg/ha.año; a pesar que la masa caída aumenta con la biomasa del bosque, el porcentaje de la biomasa aérea que representa esa caída se reduce a medida que es mayor la biomasa forestal (de 1.5% en el ñire a 0.8% en el guindo). La caída total fue el 57, 64 y 96% de la PPN aérea, lo que muestra que para el año estudiado sólo los bosques deciduos tuvieron un incremento relativo importante de biomasa. El aumento de biomasa aérea se ve afectado especialmente por la caída de los componentes leñosos mayores de los árboles.

La caída de detritos finos de los bosques fueguinos de *Nothofagus* resultan inferiores a las de bosques templados del Hemisferio Norte y a las de *Nothofagus* perennifolios de Tasmania y Nueva Zelanda (Tabla 11). Estos últimos están ubicados en latitudes más bajas que los bosques de Tierra del Fuego.

La biomasa total tiene un tiempo de recambio (B/PPN) de 25-27, 35-37 y 114-119 años para los bosques de ñire, lenga y guindo respectivamente. Los tiempos de recambio de la biomasa aérea se han estimado en 35-39, 48-51 y 119-125 años para bosques de ñire, lenga y guindo maduros de baja elevación, respectivamente. La biomasa de raíces finas (Brf) tiene un cociente Brf/PPNrf de 2.6, 3.6 y 9.4 años para esos bosques respectivamente, que muestran la alta velocidad con que se recambian las raíces finas. La tasa de recambio de las raíces finas (PPNrf/Brf) de los bosques deciduos fueguinos resulta ser menor (0.4 y 0.3 año^{-1} , para ñire y lenga respectivamente) que los estimados para bosques deciduos del hemisferio norte (0.94 a 2.2 año^{-1}) por [Nadelhoffer et al.](#) (1985); no obstante las categorías diamétricas de raíces asignadas como finas por distintos autores, las dificultades en determinar cuales son vivas y las diferentes metodologías para calcular la productividad radical dificultan el análisis de esas diferencias.

[Vogt et al.](#) (1997) resaltan la importancia de la PPN total de los bosques templados de acuerdo con la información de las últimas dos décadas, anteriormente informada como inferior a los bosques tropicales en base a la PPN aérea. En ello influye también el conocimiento actual de la PPN de raíces finas, que en el caso de los bosques deciduos latifoliados templado fríos representan un 21-22 % de la PPN total. El rango de PPN aérea de esos bosques es de 9.7 a 12.4 Mg/ha.año y el de la PPN total es de 12.3 a 15.8 Mg/ha.año ([Vogt et al.](#), 1996; [Vogt et al.](#), 1997). Los bosques maduros de lenga a baja elevación se encuentran en el rango de la PPN total mencionado aunque tanto éstos como los bosques de ñire, de inferior PPN total al rango citado, muestran una mayor fracción correspondiente a la PPN subterránea, con cocientes parecidos a los de bosques

deciduos latifoliados boreales (41%, con datos de [Vogt et al.](#), 1997).

La marcha anual de la caída fina de origen arbóreo muestra que en los bosques deciduos la misma se concentra a mediados de otoño (abril–mayo) coincidente con la caída de las hojas senescentes de fines de la estación de crecimiento, y un pequeño pico a mediados de la primavera vinculado con el periodo de apertura de yemas (Fig. 44). La baja caída durante gran parte del periodo vegetativo incluye hojas verdes. La caída fina en el bosque perennifolio es más o menos regular durante todo el período térmicamente favorable del año, reduciéndose en el invierno. La producción de raíces finas está concentrada entre los meses de octubre y mayo en los tres bosques.

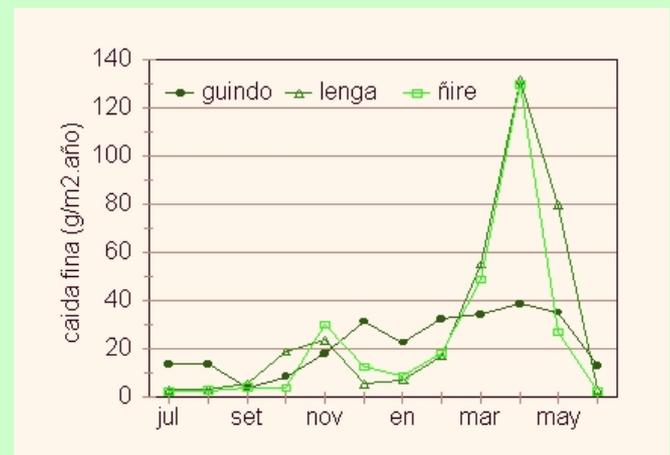


Fig. 44: Caída mensual de detritos finos de origen arbóreo (hojas, leño fino, material reproductivo y miscelánea) en bosques basales de *N. betuloides* en Ea Moat, *N. pumilio* en Laguna Victoria y *N. antarctica* en Ea María Cristina (julio 1987 - junio 1988).

En bosques de lenga situados sobre el gradiente altitudinal del valle de Andorra, la caída total de hojarasca fina disminuye con la elevación en los bosques erectos (358 , 276 y 270 g.m^{-2}) y aumenta en el bosque achaparrado (336 g.m^{-2}) ([Barrera et al.](#), 2000). Las hojas son el principal componente, variando desde un 83 % en el bosque basal hasta un 69 % en el bosque achaparrado.

El incremento corriente anual en área basal estimado a través de los anillos de crecimiento (Fig. 45), y según el método de proyección de tablas de rodal (Barrera, datos no publicados) fue $0.707 \text{ m}^2/\text{ha.año}$ en el bosque de

ñire, 0.387 m²/ha.año en el de lenga y 0.433 m²/ha.año en el de guindo.



Fig. 45: Uso de barreno forestal para obtener tarugos del tronco del árbol, en éste caso un ñire, y estimar su edad y tasas de crecimiento en diámetro; en la foto MD Barrera.

Descomposición

La descomposición es el proceso complejo por el cual la materia orgánica muerta es partida a partículas más pequeñas y a formas solubles de nutrientes que quedan disponibles para la absorción vegetal y en parte inmobilizadas en la biomasa microbiana. Esa desintegración gradual es efectuada por agentes físicos y biológicos (bacterias, hongos e invertebrados) que realizan la fragmentación (reducción de tamaño), lixiviación (salida de materiales solubles por acción del agua) y mineralización (conversión de una forma orgánica a una inorgánica) de los detritos orgánicos y su transporte. La descomposición es un proceso aeróbico que, además de la mineralización de los elementos esenciales, contribuye a la formación de la materia orgánica del suelo (acumulación de la fracción celular y formación de humus mediante resíntesis o transformación directa de compuestos alimenticios) (Swift *et al.*, 1979). Es una vía fundamental en el ciclo de nutrientes por medio de la trama trófica de los detritos o subsistema descomponedor que probablemente canaliza más del 90 % de la PPN de los bosques, ya que la mayoría de los nutrientes disponibles del suelo derivan de la descomposición de la materia fresca de los detritos vegetales y de los microbios asociados.

La descomposición depende de la calidad del sustrato (la composición química y características físicas del recurso), el ambiente físico (como la temperatura, humedad y disponibilidad de oxígeno) y la biota saprótrófa (Swift *et al.*, 1979).

En sentido estricto la descomposición ocurre en los distintos compartimentos de la necromasa y no sólo en el mantillo edáfico. En lo referente a la parte aérea, los componentes vegetales vivos, senescentes y muertos están expuestos a la lixiviación, fragmentación y ataque de hongos. Habitualmente aquellos materiales orgánicos llegan al mantillo, parcialmente descompuestos e invadidos por organismos. Por lo tanto, el material de la superficie del suelo es heterogéneo, en parte estratificado, derivado de la caída a través del tiempo de fragmentos de tejidos vegetales en distintos estados de senescencia y descomposición. Los hongos saprotrofos juegan un papel relevante en la descomposición en suelos ácidos como también en aquella de la necromasa leñosa en pie (véase sección de hongos).



Fig. 46: Bolsas de red plástica para un ensayo de descomposición de hojas de ñire instalado en la Ea. María Cristina. Obsérvese la cubierta gramínea del suelo.

En Tierra del Fuego se han realizado mediciones de descomposición de acuerdo al modelo de Olson (1963) y liberación de nutrientes en materiales finos (hojas y ramas finas) y gruesos (ramas gruesas y troncos) del mantillo (Richter y Frangi, 1992; Frangi *et al.* 1997; Frangi y Richter, datos no publicados) (Fig. 46).

Especie	k^* (año ⁻¹)	$0.693/k$ (años)	$1/k$ (años)	$3/k$ (años)
Ñire	0.23 a	3	4	2
Lenga	0.17 a	4	6	18
Guindo	0.47 b	1	2	6

No incluyen trascolación ni flujo caulinar, excepto ¹ con trascolación. La caída fina de bosques fueguinos incluye los compartimientos arbóreos, *Cyttaria* spp, líquenes y *Misodendrum* spp. T: Tasmania, N.Z.: Nueva Zelanda, Is.N.: Isla Norte, Is.S.: Isla Sur, T.F.: Tierra del Fuego, sd: sin datos.

Tabla 12: Descomposición foliar en tres rodales de *Nothofagus* spp. ubicados a ca. 100 msn. k : tasa de descomposición (año⁻¹), $0.693/k$: vida media (años), $1/k$: tiempo de recambio (años), $3/k$: tiempo para descomponer el 95% del peso seco (años), k_1 : tasa de descomposición (cociente caída/mantillo foliar)(año⁻¹) y $1/k_1$: tiempo de recambio según k_1 (años). El período de incubación a campo fue de 935 (guindo y ñire) y 729 (lenga) días, desde mayo de 1987 hasta noviembre 1989.

La descomposición de las hojas del mantillo de bosques basales muestra que las de especies caducifolias lo hacen más rápido que las de la especie perennifolia (Tabla 12). Las hojas caídas durante el mes de máximo desfronde tienen una mayor concentración de nutrientes, principalmente N (4.8 a 6.6 mg.g⁻¹) y P (1.6 a 2.4 vs 0.8 mg.g⁻¹) y una relación C/N más baja (66 a 79 vs 92) que favorecen una más rápida descomposición. Asimismo bajos contenidos de lignina y del cociente lignina/N, indicadores de la calidad de los compuestos carbonados y de la abundancia relativa de nitrógeno mineralizable, influyen también positivamente en la tasa de descomposición. [Mazzarino et al.](#) (1998) reportan para bosques de Tierra del Fuego, que las hojas senescentes de lenga y ñire tienen concentraciones de 24.9 y 21.1% de lignina, respectivamente y cocientes lignina/N de 33 y 21, respectivamente; mientras que en Bariloche *N. dombeyi* (especie siempreverde vicariante de *N. betuloides*) tiene 18.3% de lignina y 37 de Lignina/N. Además existen características físicas que favorecen una más rápida descomposición. Por ejemplo la densidad foliar, utilizada como indicador de escleromorfismo ([Weinberger et al.](#), 1973), es cerca de la mitad en la lenga y ñire (11 y 9 mg.cm⁻²) que en el guindo (19 mg.cm⁻²), lo que supone una mayor cantidad de estructuras de soporte y protección en las hojas ([Miller y Mooney](#), 1974) de éste último que hacen más lenta su descomposición. Proporciones parecidas entre las hojas perennes de *N. dombeyi* y las caducas de lenga y ñire han

sido indicadas para bosques subantárticos continentales ([Gómez et al.](#), 1987).

Es de destacar que [Mazzarino et al.](#) (1998) realizaron experiencias de laboratorio donde midieron tasas de mineralización potencial de N mediante incubaciones de suelos, observando que la tasa de mineralización potencial era mayor, bajo los bosques deciduos que en los bosques perennifolios. El desfronde con alto C/N en general tiene baja tasa de mineralización de N, la nitrificación es mínima u ocurre con retraso, predominando la amonificación ([Vitousek et al.](#), 1982; [Adams y Attiwill](#), 1986). Por ello [Mazzarino et al.](#) (1998) sugieren que los ecosistemas con desfrondes de alto C/N podrían mostrar alta resistencia a las pérdidas de N después de los disturbios ya que al haber menos nitratos ocurriría menos lixiviación y denitrificación; asimismo habría menos N disponible, lo que ocasionaría una respuesta lenta del nuevo crecimiento (baja resiliencia).

Comparado con los valores de k , la k_1 o cociente entre la caída y la necromasa foliar del mantillo en los bosques a baja elevación estudiados, ha dado valores de descomposición más elevados y tiempos de recambio menores. Esto puede deberse a que en condiciones naturales las pérdidas por descomposición son mayores, lo que resulta en una escasa acumulación de hojas especialmente en los bosques deciduos; sin embargo también puede deberse a cuestiones de muestreo y a la dificultad en tener una estimación confiable de la masa foliar del mantillo que varía en forma marcada en espacio y tiempo.

A lo largo del gradiente altitudinal la tasa de descomposición foliar anual decrece con el aumento de la elevación desde $k= 0.84$ (a 100 m snm) hasta $k= 0.40$ (a 640 m snm), aumentando en esa dirección el tiempo de recambio (Fig. 47).

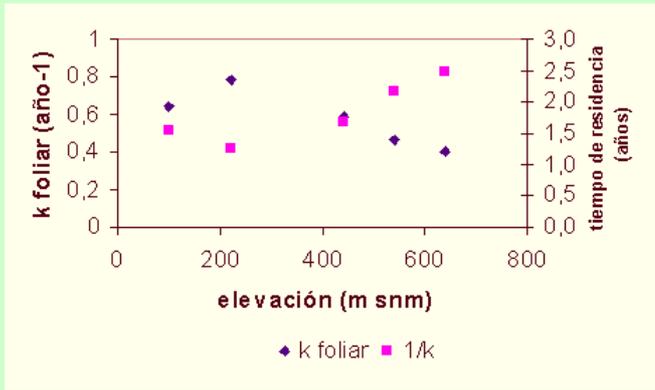


Fig. 47: Tasa de descomposición foliar (k) y tiempo de residencia o recambio ($1/k$) en el mantillo de bosques de *Nothofagus pumilio* ubicados a distinta elevación sobre el nivel del mar en Tierra del Fuego. Datos: Richter y Frangi (no publicado) y Barrera *et al.* (2000).

El rango de la k foliar anual de los bosques deciduos fueguinos (0.40 a 0.84) mayormente coincide con el amplio rango de k correspondiente a los bosques deciduos templados (rango ca. 0.7 a 0.25, k medio= 0.50) (Swift *et al.*, 1979) y valores cercanos a la media han sido medidos en lenga en Neuquén, a 40° S y 1300 m snm, por Godeas *et al.* (1985). La k anual del bosque siempreverde de guindo es poco mayor a la media de los bosques boreales de coníferas ($k=0.13$) reportados por Swift *et al.* (1979).

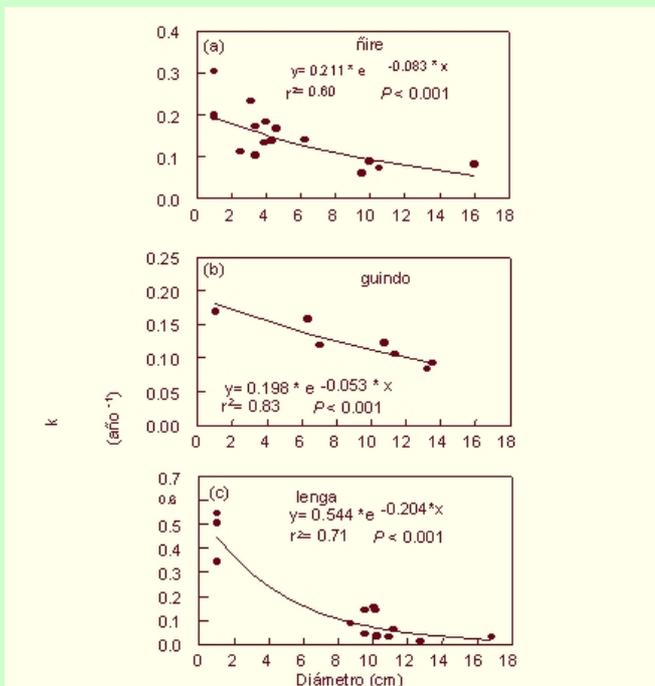


Fig. 48: Tasa de descomposición (k) en función del diámetro de ramas de las tres especies de *Nothofagus* presentes en Tierra del Fuego. Fuente: Frangi *et al.* (1997).

Con respecto a la descomposición de detritos gruesos del mantillo se han constatado diferencias en los

valores k de las ramas finas (<1 cm diámetro) entre las distintas especies (Tabla 13). La lenga es la especie de

Especie	r^2	k	$0.693/k$	$1/k$	$3/k$	k_1	$1/k_1$
<i>N. antarctica</i>	0.95	0.59	1.2	1.7	5.1	0.89	1.1
<i>N. pumilio</i>	0.74	0.64	0.8	1.1	4.7	0.99	1.0
<i>N. betuloides</i>	0.95	0.16	4.3	6.3	18.8	0.57	1.8

* Valores seguidos de igual letra no difieren significativamente ($P < 0.05$)
Tabla 13: Tasas de descomposición (k), vida media ($0.693/k$), tiempo de recambio ($1/k$) y tiempo para descomponer el 95% del peso seco ($3/k$) para ramas pequeñas (<1 cm de diámetro) de *Nothofagus* spp en bosques a baja elevación. Fuente: Frangi *et al.* (1997).

mayor descomposición con un tiempo de recambio de 2.1 años, siendo los de ñire y guindo dos a tres veces mayor. Esas diferencias coinciden con diferencias ambientales entre sitios que pueden afectar en gran medida a fracciones pequeñas en contacto directo con el suelo mineral. El rodal de lenga se halla en suelos húmedos a muy húmedos bien drenados, con temperaturas estivales relativamente altas, y un período breve invernal con temperaturas edáficas bajo cero (Tabla 1). Las condiciones limitantes para la descomposición parecen diferentes en los sitios de ñire y guindo. En el ñirantal los suelos están congelados durante un período invernal más prolongado, en el guindal hay condiciones oceánicas extremas con menores temperaturas durante la estación de crecimiento y condiciones de suelos saturados todo el año que reducen la aireación del material en contacto. Esta condición afecta negativamente la acción de descomponedores, principalmente hongos, que son aerobios obligados (Griffin, 1977).

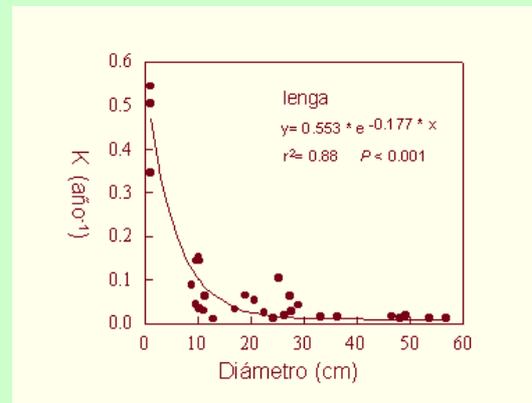


Fig. 49: Tasas de descomposición (k) en función del diámetro de madera caída de *N. pumilio*. Fuente: Frangi *et al.* (1997).

La k anual de las ramas hasta 17 cm de diámetro de las tres especies decrece con el aumento del diámetro (Fig.

48) (Frangi *et al.*, 1997). Las ramas más gruesas (8-17 cm) y los troncos (19 a 60 cm de diámetro) de lenga tienen un k anual de 0.019 y 0.010, respectivamente, lo que indica que para perder el 95 % de su peso ($3/k$) tardan 158 y 300 años respectivamente. En lenga se observa que el valor de k para los materiales leñosos desciende rápidamente desde las ramas más finas hasta las ramas de ca. 10 cm para luego hacerlo menos y en forma más variable hasta los 30 cm de diámetro y, posteriormente, mantenerse relativamente constante entre 30 y 60 cm con la pérdida anual de peso indicada de 1% (Fig. 49). Con respecto al tamaño de la madera, la relación superficie/volumen, la concentración de nitrógeno y el contenido total de cenizas de la madera recién caída mostró una tendencia similar a la tasa de descomposición, lo que sugiere que tanto el tamaño como la concentración de nutrientes están afectando a la velocidad de descomposición. Además las mayores tasas de descomposición observadas en maderas de similar diámetro con menor número de años descomponiéndose, en comparación con aquellas con mayor tiempo de descomposición, sugiere que no existe período de retraso en el inicio de la descomposición (Frangi *et al.*, 1997).

Las tasas de descomposición de la madera de *N. pumilio* son menores que las de especies de hoja ancha de América del Norte a latitudes menores de 49° N. En cambio esas tasas en lenga son similares o levemente superiores a las de varias especies de los bosques costeros del Pacífico Noroeste y de los bosques de hoja ancha del Norte (*sensu* Duffield 1991).

La descomposición de la madera en el contexto de la dinámica de rodales y el funcionamiento de los ecosistemas tiene interés silvicultural y ecológico. Según Pesutic (1978 *vide* Schmidt y Urzúa, 1982) las pudriciones de la biomasa de madera alcanzan porcentajes elevados y resultan mayores (43 % del volumen maderable bruto) en los bosques multietáneos que en los bosques de estructura simple, y en la fase de desmoronamiento respecto de las otras fases. Estos datos muestran que una fracción importante de árboles en pie se va descomponiendo mucho antes de morir, sin que esto cause aparentes inconvenientes

en la continuidad del crecimiento de árboles adultos. Esta descomposición “anticipada” de parte de la madera en pie transforma a los fustes y ramas gruesas caídas en contenedores de nutrientes que estarán disponibles en el suelo tal vez más rápido de lo esperado, reduciéndose el tiempo efectivo de permanencia de los detritos gruesos en el piso forestal (Richter y Frangi, 1992). La mayor frecuencia de pudriciones fúngicas en los árboles maduros y sobremaduros de bosques multietáneos y fases en desmoronamiento es de interés para advertir las características del legado de necromasa gruesa al bosque futuro. Este legado de árboles y bosque en desmoronamiento semidescompuesto acelera el aporte de nutrientes al suelo acoplándolo a la nueva cohorte en fase de establecimiento que acumula nutrientes en la biomasa.

Carbono en los bosques fueguinos

Los flujos y depósitos de carbono, en especial de los bosques, han adquirido una importancia ecológica, adicional, en relación con el ciclo global del carbono y el cambio climático. Los depósitos de C en los bosques del mundo son de 359 Gt en la biomasa y 787 Gt en los suelos (Watson *et al.*, 2000). Ello representa el 77% del C de la biomasa, el 39% del C de los suelos y el 46% del C total de los ecosistemas terrestres. Las funciones de los bosques pueden verse afectadas por cambios en las temperaturas y precipitaciones derivadas del aumento de los gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera, y, en consecuencia, esto puede implicar cambios en los depósitos de carbono en la vegetación, los suelos y la propia atmósfera. De igual manera la deforestación, el manejo forestal y el abandono a la sucesión de tierras forestales desmontadas modifican los flujos y depósitos de C. Por otra parte, la proporción del C total ecosistémico en la biomasa y los suelos (hasta 1m de profundidad) es de 37 y 63% respectivamente, en los bosques templados, y de 16 y 84% respectivamente, en los bosques boreales (Watson *et al.*, 2000).

relación inversa entre su concentración y su tiempo de vida, con las especies caducifolias presentando mayores concentraciones (en especial de N) respecto de las especies perennifolias.

Nutriente	Bosques deciduos	
	Fueguinos	Hemisferio Norte
N	22.5-22.8	21.3-25.1
P	2.8-4.3	1.1-2.1
K	7.9-9.8	0.9-11.8
Ca	7.3-13.9	4.2-17.4
Mg	2.2-3.4	0.8-2.5

Tabla 14: Comparación de los rangos de las medias de concentración de nutrientes ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) en hojas de bosques deciduos del Hemisferio Norte (condensado de Khanna y Ulrich, 1991) y de bosques a baja elevación de Tierra del Fuego (Frangi y Richter, datos no publicados).

Las concentraciones de elementos como el N, P, K y Mg descienden inicialmente (hojas jóvenes) al diluirse los nutrientes debido al aumento del material de la pared celular; luego, los cambios son débiles a nulos durante el periodo de maduración foliar (hojas adultas) y, por último hacia el final del ciclo de la misma. Es frecuente la reducción de la concentración de los elementos metabólicos debido a la reabsorción o traslocación por vía floemática durante la senescencia foliar evidenciada por los cambios de color durante el cual parte de los nutrientes es trasladada a los tejidos recién formados y a los de almacenamiento. Por el contrario el Ca, integrante de las paredes celulares no es reabsorbido y suele aumentar su concentración desde la apertura de las yemas hasta la senescencia. Las ramas y troncos tienen una concentración que decrece con el aumento del diámetro. La corteza, un sumidero de nutrientes, tiene una concentración mayor que la albura y el duramen de los órganos leñosos, por ello la proporción de corteza resulta de importancia en el contenido total de nutrientes del material leñoso. El Ca suele estar más concentrado en los tejidos leñosos que en las hojas. Las raíces tienen concentraciones intermedias entre las estructuras leñosas aéreas y las foliares (Lambers *et al.*, 1998). Varias de las tendencias en la concentración de nutrientes en compartimentos de la biomasa arbórea se verifican en los bosques fueguinos (Fig. 53).

En la Tabla 14 se comparan los rangos de las medias medidas en hojas de especies caducifolias, en distintos bosques del hemisferio norte (Khanna y Ulrich, 1991) con los valores de lenga y ñire de Tierra del Fuego. La amplitud de condiciones ecológicas representadas en los estudios efectuados en aquel hemisferio dan un rango amplio de concentraciones de la mayoría de los nutrientes en las hojas de sus especies deciduas, quedando los escasos valores de los bosques deciduos fueguinos comprendidos en la mayoría de los rangos citados; se destaca la elevada concentración de P en éstos últimos si bien existen especies caducifolias en el hemisferio norte con concentraciones de P aún superiores (véase Tabla 11 de Duvigneaud y Denaeyer De Smet, 1964).

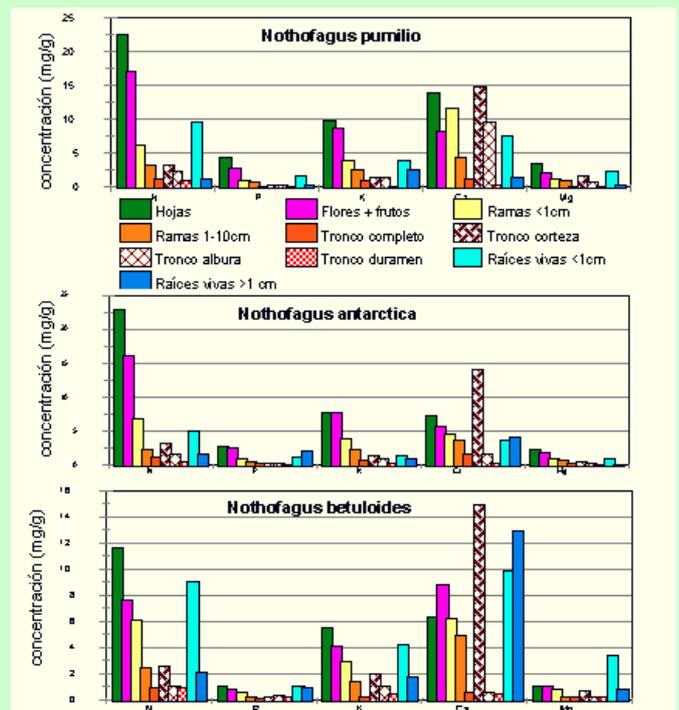


Fig. 53: concentración de macronutrientes en la biomasa de especies de *Nothofagus* en bosques de Tierra del Fuego. Frangi y Richter, datos inéditos

La relación C/N en las hojas de las especies caducifolias de Fueguia es de 19 ± 1 en tanto que en el guindo de 39 ± 2 . La diferencia se debe a las bajas concentraciones de N en el guindo (11.6 vs $22.5-22.8 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ en ñire y lenga), ya que las concentraciones de C en las especies caducifolias de *Nothofagus* presentan escasa diferencia con la especie perennifolia ($427 \pm 2 - 440 \pm 1$ vs $447 \pm 1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$). Gutiérrez *et al.* (1991) encontraron valores

semejantes de N y C/N para la lenga (23 mg.g⁻¹; C/N= 20) y el guindo (12.5 mg.g⁻¹; C/N=40) en otros bosques de la isla. En el guindo, la concentración de N foliar y la relación C/N son respectivamente inferior y similar a las de *N. dombeyi* (16.1 mg.g⁻¹ y C/N=40) cerca de Bariloche, reportada por [Mazzarino et al.](#) (1998). A los fines comparativos, valores de C/N > 40 se encuentran en hojas de coníferas perennifolias ([Duvigneaud y Denaeyer De Smet](#), 1964).

Las hojas de lenga muestran una secuencia decreciente de concentración (mg.g⁻¹) de macronutrientes N>Ca>K>P>Mg; las de ñire N>K≈Ca>P>Mg y las de guindo N >Ca >K >Mg ≈P. Los troncos de lenga y ñire presentan una concentración decreciente según Ca >N >K >Mg >P en tanto en el guindo cambia el orden inicial según N >Ca >K >Mg >P.

El ambiente afecta la concentración de nutrientes, en especial de aquellos asociados con el metabolismo, cambiando su distribución entre órganos como la composición de los tejidos individuales ([Lambers et al.](#), 1998). [Khanna y Ulrich](#) (1991) destacan que las concentraciones promedio de nutrientes de un determinado compartimento vegetal en bosques templados deciduos varían escasamente para un sitio determinado cuando se la compara con la variación entre sitios diferentes; las

según el bosque y tejido entre la secuencia indicada, y las dos siguientes N >K >Ca >Mg y N >K≈Ca >Mg.

Las plantas presentan altas concentraciones de N, P y K cuando el suministro de agua y nutrientes es adecuado. Además de las concentraciones de los nutrientes es importante la abundancia relativa entre nutrientes para establecer el balance nutricional de la planta. [Ingestad y Agren](#) (1988) indicaron que el cociente N/P es constante (8 a 10) cuando las plantas reciben estos nutrientes en un cociente similar a aquel en sus tejidos independientemente de si los nutrientes o la luz limitan el crecimiento ([Lambers et al.](#), 1998). En las plantas terrestres el cociente N/P es ca. 10, y cuando se desvía de ese valor generalmente indica un desbalance nutricional causado por la absorción restringida del nutriente limitante del crecimiento ([Koerselman y Meuleman](#), 1996; [Verhoeven et al.](#), 1996). Cuando es >10 el P sería el limitante y si es <10 lo sería el N. De acuerdo con este indicador aplicado a las concentraciones de nutrientes en las hojas, los bosques maduros de lenga y de ñire estudiados estarían limitados por N (N/P= 5 y 8, respectivamente) y el de guindo (N/P= 12) estaría limitado principalmente por P. Si se consideran las concentraciones ponderadas de macronutrientes en la biomasa aérea (nutrientes en la biomasa aérea/biomasa aérea) se observa

Bosques	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al	Cenizas	C	C:N	N:P	Ca:Mg	N:K
<i>N. antarctica</i>	1.79	0.43	1.29	2.22	0.33	0.04	0.02	0.01	6.43	456	254	4	7	1.4
<i>N. pumilio</i>	1.83	0.29	1.46	2.31	0.38	0.09	0.03	0.01	6.75	457	249	6	6	1.3
<i>N. betuloides</i>	1.50	0.14	0.64	1.62	0.23	0.05	0.07	0.01	6.05	457	305	11	7	2.3
Deciduos HN	2.96	0.21	1.80	4.82	0.41							14	12	1.6

Tabla 15: Concentraciones ponderadas de nutrientes, carbono y cenizas totales (mg.g⁻¹) en la biomasa aérea (nutrientes en la biomasa/biomasa) y cocientes de concentración entre nutrientes en bosques maduros de baja elevación de Tierra del Fuego comparados con bosques deciduos del hemisferio norte (HN) compilados por [Khanna y Ulrich](#) (1991).

variaciones entre sitios puede deberse a la composición química de los suelos.

[Khanna y Ulrich](#) (1991) utilizando concentraciones expresadas en moles (moles nutriente.kg⁻¹MS) han señalado que en los bosques deciduos templados la secuencia de nutrientes decrece en el sentido N >Ca >K >Mg, con la excepción de los bosques ubicados sobre materiales rocosos ricos en calcio. En los bosques deciduos fueguinos las concentraciones (en moles) de nutrientes en los tejidos varía

que las concentraciones ponderadas en el bosque perennifolio son inferiores a las de los bosques deciduos, notablemente menos de la mitad en P y K. Si se comparan los bosques deciduos fueguinos con los bosques deciduos del hemisferio norte compilados por [Khanna y Ulrich](#) (1991) (Tabla 15) puede notarse que las concentraciones ponderadas de N, Ca y K son notoriamente inferiores en los bosques fueguinos y las de P son superiores.

Asimismo los cocientes de N/P en la biomasa aérea de bosques fueguinos son inferiores a los bosques

muestra un mayor contenido aéreo de N y K pero menos contrastante con el porcentaje subterráneo que en los

Bosque	MS	Cenizas	C	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al
<i>N. antarctica</i>											
Aérea	217	1.4	99	390	92	281	481	73	9	4	2
Subterránea	31	0.5	13	93	86	106	97	43	46	5	33
Total	248	1.9	112	482	178	387	578	116	56	9	34
<i>N. pumilio</i>											
Aérea	432	2.9	197	791	126	629	997	163	38	11	5
Subterránea	66	2.1	29	218	40	176	238	53	10	60	55
Total	498	5.0	227	1009	166	806	1235	217	48	71	60
<i>N. betuloides</i>											
Aérea	701	4.2	320	1050	96	450	1132	160	32	51	6
Subterránea	167	7.8	73	458	156	333	2110	166	21	68	128
Total	868	12.0	394	1508	252	783	3242	326	53	119	134

Tabla 16: Biomasa (MS) y mineralomasa aérea y subterránea de tres rodales de bosque maduro de *Nothofagus* spp. en Tierra del Fuego. MS, cenizas y C en Mg.ha⁻¹; N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe y Al en kg.ha⁻¹.

deciduos del hemisferio norte y confirman las conclusiones respecto al balance nutricional indicadas por el mismo cociente en las hojas. El cociente Ca/Mg sugiere un menor uso de Ca por cada Mg empleado. La Mineralomasa es el contenido de nutrientes en la biomasa; ella resulta del producto de la concentración de nutrientes por la masa de materia seca en cada compartimento vegetal (Tabla 16). Como consecuencia de las diferencias de concentración de nutrientes y biomasa de cada compartimento las proporciones de la mineralomasa de un nutriente en las partes aéreas y subterráneas no suelen ser similares a las de las respectivas biomásas. El mayor porcentaje del contenido total de macronutrientes y de Mn en el bosque caducifolio de lenga se encuentra en la biomasa aérea, en general con una menor proporción que aquella correspondiente a la materia seca; en éste aspecto es similar a lo observado en bosques de *Fagus sylvatica* (Khanna y Ulrich, 1991). Por el contrario el Fe y Al se encuentra porcentualmente en su mayoría en las raíces, también de manera similar a lo observado en *Fagus sylvatica* en la cual, hay una proporción menos desigual en el contenido de ambos compartimentos vegetales. El bosque de ñire tiene un contenido porcentual de nutrientes entre partes aéreas y subterráneas similar a la lenga en lo referente al N, K, Ca y Al; pero su fracción subterránea de P, Mg y Mn es mayor y la de Fe es menor. El contenido de macronutrientes en el bosque de guindo

bosques caducifolios. El contenido porcentual aéreo de P y Ca es menor al subterráneo y el de Mg se encuentra equilibrado entre ambos compartimentos; la diferencia entre los porcentajes aéreos y subterráneos de Fe es también menor pero el contenido de Al es, como en los bosques deciduos, esencialmente subterráneo.

Asimismo dado que los compartimentos de menor tamaño tienen las mayores concentraciones de nutrientes, la copa y la corteza suelen contener proporciones elevadas del contenido de nutrientes en la biomasa aérea. Por ejemplo la copa fina (hojas, ramas finas, tejidos reproductivos) de lenga representa el 4% de la biomasa aérea, sin embargo ella contiene el 17 % del N y del P, el 12 % del K y el 20 % del Ca de la mineralomasa aérea. Estas proporciones varían con el tipo de bosque, en guindo con el 5 % de la biomasa aérea, la copa fina contiene el 26 % del N y del P, el 29 % del K y el 19 % del Ca. En términos de manejo esto implica que una cosecha de biomasa aérea que deje las fracciones más pequeñas (copas y corteza) en el terreno implicará una extracción de nutrientes del sistema forestal inferior al que aparenta la escasa magnitud representada por su materia seca.

Concentraciones de nutrientes en los flujos de agua

El ingreso de nutrientes a los bosques desde la atmósfera puede ocurrir por varias vías donde se destacan la deposición húmeda (con las precipitaciones) y seca (en los intervalos sin lluvias), y la fijación biológica (CO₂, nitrógeno). Los muestreos de flujos hídricos efectuados se han realizado con mediciones periódicas. En el caso de las precipitaciones los ingresos de nutrientes con ellas en zonas con un gran número de días lluviosos como es el caso de Tierra del Fuego, permiten estimar los ingresos por deposición húmeda y seca, dado que los dispositivos instalados no permitieron separar ambos

consecuencia de esas variaciones es que en general las medias de los flujos, a pesar de mostrar ciertas tendencias, no presentan diferencias estadísticamente significativas.

En las precipitaciones, la magnitud de los eventos individuales y el número de días previos sin lluvia resultan de gran influencia en la concentración de nutrientes; a su vez esas intensidades influyen en los flujos derivados. Los valores de concentración de nutrientes en la precipitación, por ejemplo de N-nitratos (soluble) y fósforo total (finamente particulado + soluble) muestran valores muy

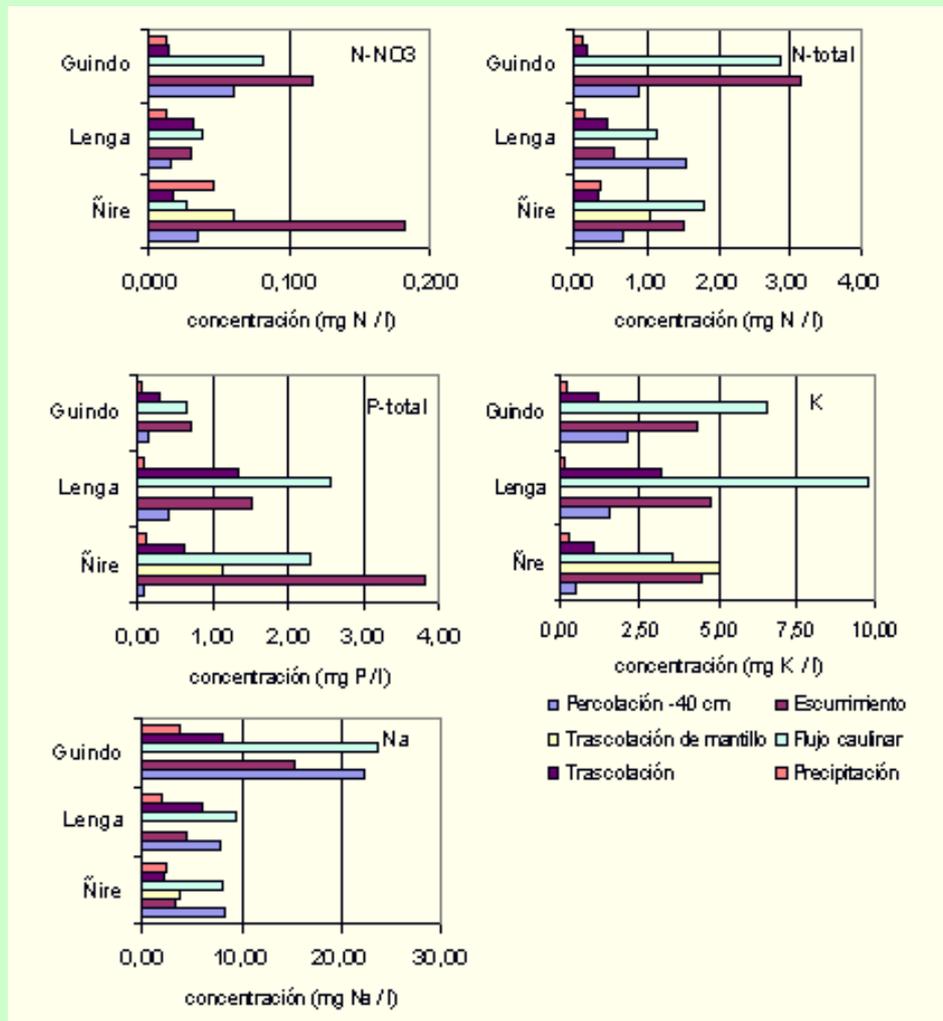


Fig. 54: Concentración promedio de nutrientes en flujos hídricos de bosques de tierras bajas ubicados en Ea María Cristina (*N. antarctica*), Laguna Victoria (*N. pumilio*) y Ea Moat (*N. betuloides*) en el periodo 1987-1988. Frangi y Richter, datos inéditos.

tipos de ingresos. A continuación se destacan las concentraciones medias no ponderadas observadas en los distintos flujos en intervalos aproximadamente mensuales durante un ciclo anual que incluye el verano 1987-1988.

Habitualmente los valores de los distintos flujos muestran rangos muy amplios de variación. Una

bajos de concentración.

Las tendencias con los distintos nutrientes a medida que el agua desciende hasta la superficie del suelo mineral de los tres bosques es a un aumento de la concentración de nutrientes (Fig. 54).

El flujo caulinar y el agua de trascolación aumentan su concentración debido a la pérdida de una fracción de agua interceptada por el dosel que es evaporada y en parte por enriquecimiento con aerosoles y partículas que llegan por deposición seca o son atrapados desde las nubes y nieblas (precipitación lateral), y por lixiviación del dosel arbóreo. El flujo caulinar es quien mayor concentración presenta de estos dos flujos.

Al entrar en contacto con el piso forestal el lavado de la hojarasca en descomposición y cierta evaporación adicional aumentan su concentración con respecto al agua de trascolación (que es la mayor parte de la contribución de agua al suelo) por lo cual el agua que trascola el mantillo e infiltra en los horizontes minerales como también aquella fracción que escurre superficialmente poseen una mayor concentración de nutrientes. Por ejemplo, la concentración de nitratos en el agua de trascolación del mantillo del bosque de ñire, evidencia que a pesar que los restos orgánicos en descomposición del piso forestal suelen manifestar inmovilización de nitrógeno (ausencia de mineralización neta) existe un flujo de nitratos hacia los horizontes minerales.

Para la mayoría de los solutos el agua de percolación por debajo de la zona de mayor biomasa de raíces finas tiene concentraciones notoriamente más bajas que las observadas en el piso forestal, destacando la eficacia del sistema de raíces y micorrizas en la retención y recuperación de los nutrientes limitantes. Entre las excepciones se halla el Na^+ , el cual aumenta o mantiene su concentración en la percolación respecto de los flujos por encima del suelo mineral, y en algún bosque el N-total debido probablemente a la salida de N-orgánico. [Lizarralde et al.](#) (1996) reportan concentraciones de nutrientes para arroyos no perturbados de cuencas ocupadas por bosques de lenga cuyas concentraciones de nitratos y Na no difieren de los valores observados en el agua de percolación del bosque de lenga aquí informados.

El bosque de lenga presenta las mayores concentraciones medias no ponderadas en la trascolación

para el P-total, el K^+ , N-total y N-nitratos. La concentración de P-total, N-total y N-nitratos en la trascolación del bosque de guindo es la más baja, y comparte con el bosque de ñire la menor concentración de K^+ en ese flujo. La concentración de Na^+ en las precipitaciones y flujos de la precipitación neta es mayor en los rodales de bosque cordilleranos fueguinos destacándose el guindo frente a la costa del Canal Beagle por sobre el rodal de lenga en exposición norte; esto denota la influencia de la cercanía al mar que es más marcada en laderas directamente expuestas a los vientos procedentes del mismo.

En el sur de Chile, se han efectuado estudios químicos de las precipitaciones que muestran que la atmósfera se hallaría en condiciones cercanas a las preindustriales ([Likens et al.](#), 1987; [Galloway et al.](#), 1996). Los valores medios de N-nitrato en las precipitaciones de los bosques fueguinos se hallan en el rango medido en bosques subantárticos chilenos. En diversas zonas boscosas chilenas desde los 40° a los 51°S , con precipitaciones anuales que van de ca. 500 a > 6000 mm, distintos estudios encontraron valores que se encuentran en los siguientes rangos de concentración de N: 7.0 a $43.2 \mu\text{gN-NO}_3 \text{ L}^{-1}$ y 8.4 a $52.5 \mu\text{gN-NH}_4 \text{ L}^{-1}$ ([Oyarzún et al.](#), 2002). Los menores valores se midieron en Torres del Paine ($51^\circ 10' \text{ S}$, ca. 500 mm de precipitación anual, [Weathers y Likens](#), 1997). Un punto de interés es la concentración de N-inorgánico en las nubes y neblinas que contribuyen en áreas montañas a la precipitación lateral que interceptan los bosques. [Oyarzún et al.](#) (2002) midieron en el Parque Nacional Puyehue neblinas con concentraciones de nitrato 5 veces la del agua de lluvia (87.1 vs $16.7 \mu\text{g. L}^{-1}$, respectivamente). [Weathers y Likens](#) (1997) encontraron también mayores concentraciones en las nieblas en Torres del Paine y sugirieron que estas podrían ser una fuente de N en sistemas deficitarios en nitrógeno. Los valores de concentración de nutrientes en la precipitación resultan muy bajos comparados con zonas de fuerte actividad humana de Europa, donde en la precipitación se han medido valores de nitratos de hasta 5 mg. L^{-1} , y de amonio de $1-3 \text{ mg. L}^{-1}$ ([De Schrijver et al.](#), 2000; [Fangmeier et al.](#), 1994).

El N está fuertemente ligado al C y circula de un compartimento a otro dependiendo de la transferencia de C o la liberación de N del C por mineralización (Cole y Rapp, 1981). En esos aspectos es similar al comportamiento del P y S. Los procesos de fijación de N atmosférico, nitrificación y denitrificación también están involucrados en el ciclo de este elemento en los ecosistemas de bosque pero no han sido considerados en éste trabajo.

El K no se asocia con estructuras orgánicas y circula en forma básicamente independiente del C. Las cantidades de K en la trascolación suelen ser proporcionalmente mayores que las de N ya que su transferencia es independiente de la mineralización. Asimismo su tasa de circulación es rápida comparada con otros elementos (Cole y Rapp, 1981). El Ca no es parte componente de las proteínas y por lo tanto no depende de la mineralización para mobilizarse como ocurre con el N (Cole y Rapp, 1981). No obstante, forma parte de la estructura orgánica del árbol o se lo encuentra precipitado como una sal de oxalato o sulfato en los tejidos vegetales (Cole y Rapp, 1981). El ciclado de Ca es relativamente lento dentro de un ecosistema, y su reciclado dentro del árbol es casi inexistente, comportándose en ese sentido de manera similar al Mg y Mn.

Cuantificar los componentes de un ciclo de nutrientes en un determinado ecosistema requiere la medición o cálculo de un número significativo de compartimentos y flujos. La definición y cálculo de algunos de los flujos puede efectuarse de al menos dos maneras según lo han hecho Cole y Rapp (1981) y Gray (1983). La terminología y forma de cálculo empleado en los modelos es la de Cole y Rapp (1981). La *retención* es el incremento anual neto de nutrientes en la biomasa leñosa. Los *requerimientos* han sido calculados como la suma de la retención más los nutrientes en la producción de estructuras del año (hojas, flores, frutos, ramitas del año). El *retorno* es la suma de nutrientes en la trascolación neta, el flujo caulinar neto, la caída gruesa, la caída fina y la mortalidad de raíces finas. Considerando que se trata de bosques maduros, y que en el plazo de un año en que se estudiaron

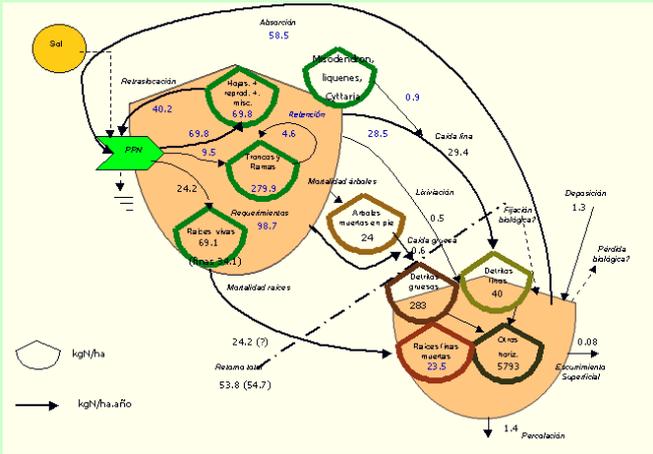


Fig 56 : Ciclo del N en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina.

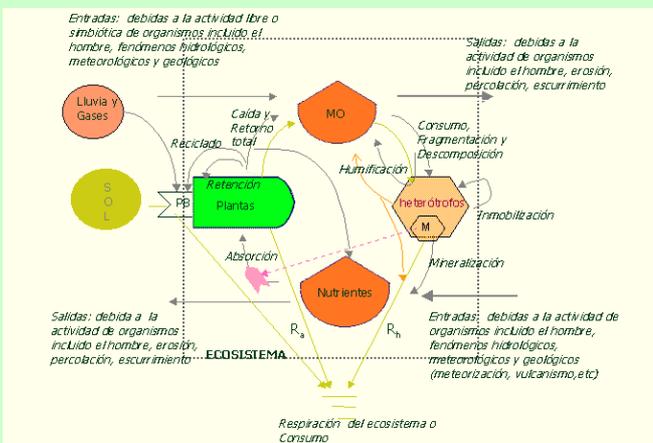


Fig 55: Modelo general de energía y materia en un ecosistema

Ciclos del nitrógeno, fósforo, potasio y calcio

La materia se dispone en compartimentos bióticos y abióticos del ecosistema forestal y circula hacia, dentro y desde los bosques por vías características o flujos. El conjunto de vías por los que circulan los elementos químicos se denomina ciclo de la materia; cuando los elementos químicos son esenciales para los seres vivos se denomina ciclo de nutrientes. El flujo de la energía y el ciclo de la materia están íntimamente relacionados (Fig. 55). En su circulación los elementos químicos forman parte de distintas especies químicas, interactúan de diversa manera entre sí, cambian de estado físico e integran temporariamente los componentes ecosistémicos. Se movilizan entre ecosistemas (ciclos biogeoquímicos) y entre sus componentes (ciclos bioquímicos), como también se movilizan dentro de los organismos (ciclos biológicos) (Switzer y Nelson, 1972).

sus ciclos no se produjeron perturbaciones que afectaran la biomasa de las parcelas estudiadas, se ha supuesto que la biomasa está estable y por lo tanto la mortalidad y retorno de raíces finas es igual a la productividad neta. La *absorción* es igual al retorno más la retención. El *reciclado* es igual a los requerimientos menos la absorción.

Un estudio del ciclo de nutrientes que permitiera un conocimiento detallado del mismo, debería realizarse durante periodos prolongados que comprendan la variabilidad de los factores ecológicos y las respuestas de los bosques. Asimismo debería contemplarse la heterogeneidad de sitios y fases de desarrollo de los bosques. Estas cuestiones exceden la disponibilidad de recursos que habitualmente subsidian la investigación científica en el país. Por lo tanto los datos que se presentan corresponden a tres sitios de localidades características para cada tipo de bosque en un periodo anual que sólo dan pistas de cómo funcionan estos bosques en determinada fase de desarrollo y localidad. Más aún existen vías de flujo (como la fijación microbiana de nitrógeno) que no han sido estimadas en estos ciclos.

Los tres tipos de bosques fueguinos muestran ingresos atmosféricos anuales muy bajos de N ($1.1-1.3 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$), P ($0.2-0.4 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$), K ($0.7-1.5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) y casi nulos para el Ca ($0.0 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) (Fig.s 56 a 67). La baja concentración de elementos químicos en la precipitación directa y el bajo aporte total se vinculan con un régimen pluviométrico que mantiene el suelo húmedo y hace escasa a la deposición seca, y con la circulación atmosférica de una región escasamente poblada e industrializada.

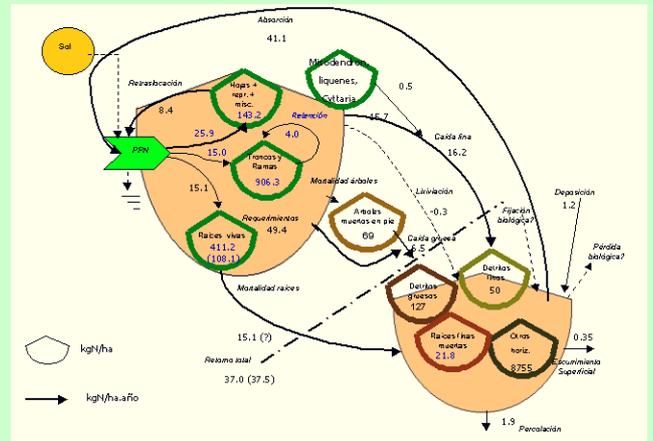


Fig 58 : Ciclo del N en Bosque basal de Guindo de Estancia Moat

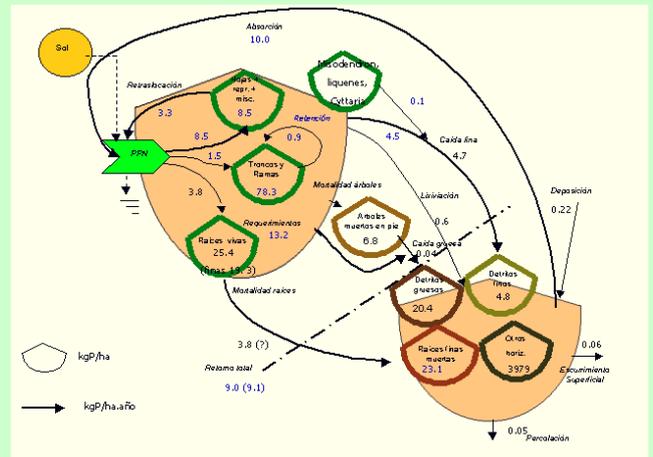


Fig 59: Ciclo del P en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

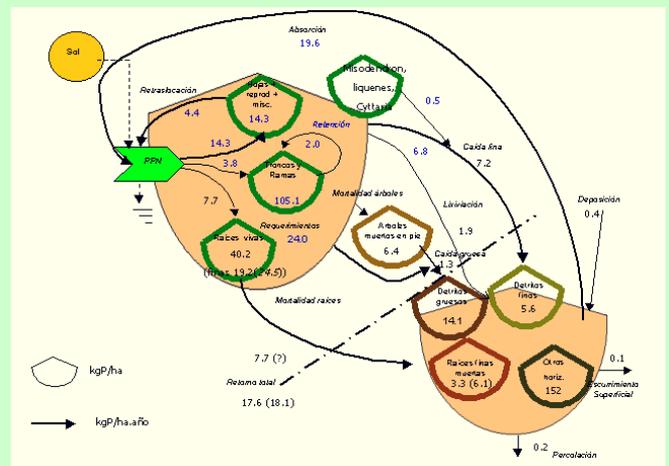


Fig 60: Ciclo del P en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

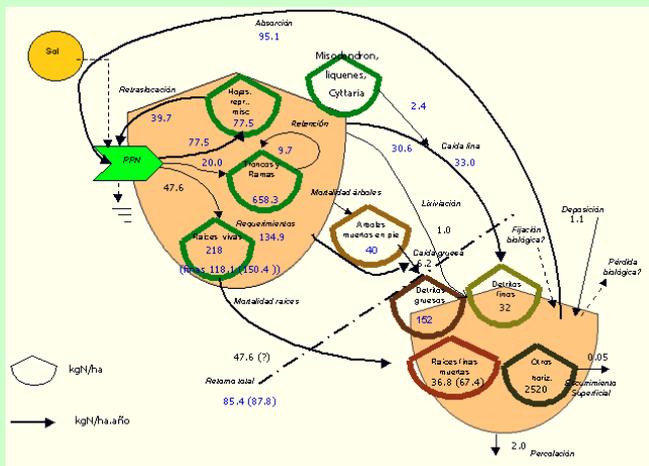


Fig 57 : Ciclo del N en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

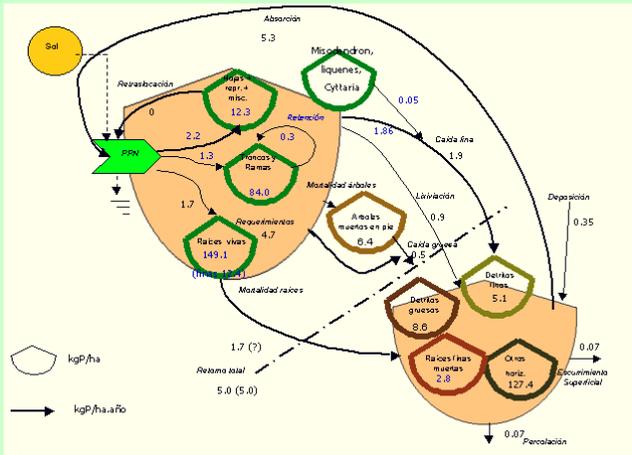


Fig 61: Ciclo del P en Bosque basal de Guindo de Estancia MoatFigura

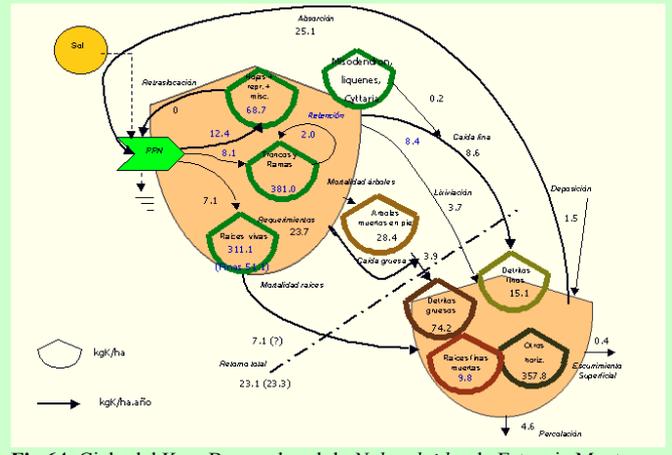


Fig 64: Ciclo del K en Bosque basal de *N. betuloides* de Estancia Moat

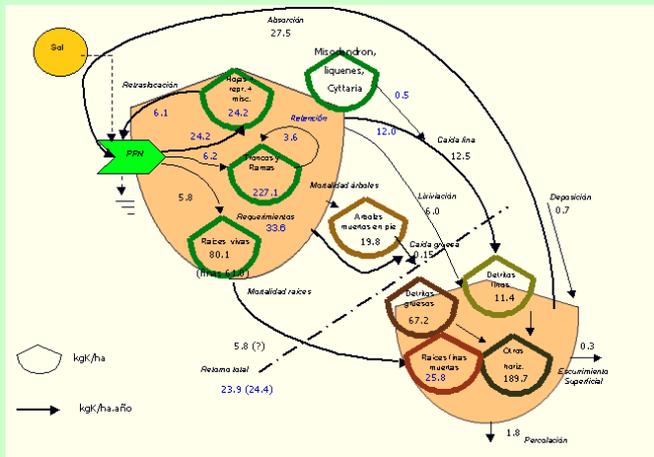


Fig 62: Ciclo del K en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

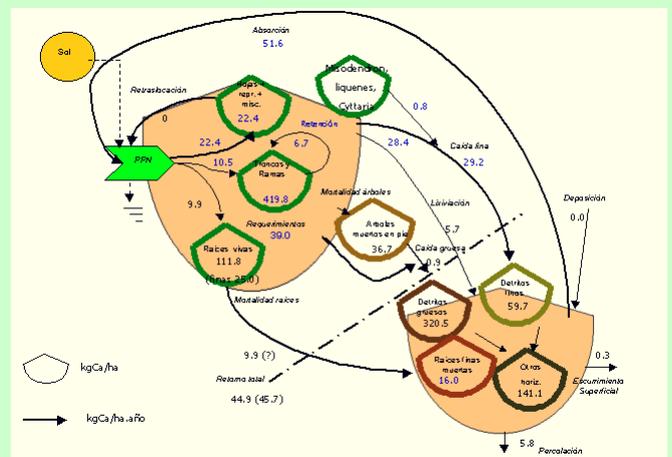


Fig 65 : Ciclo del Ca en Bosque basal de Ñire de Estancia María Cristina

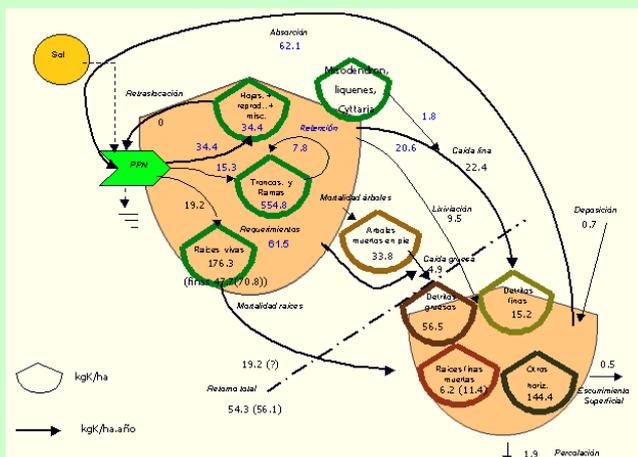


Fig 63: Ciclo del K en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

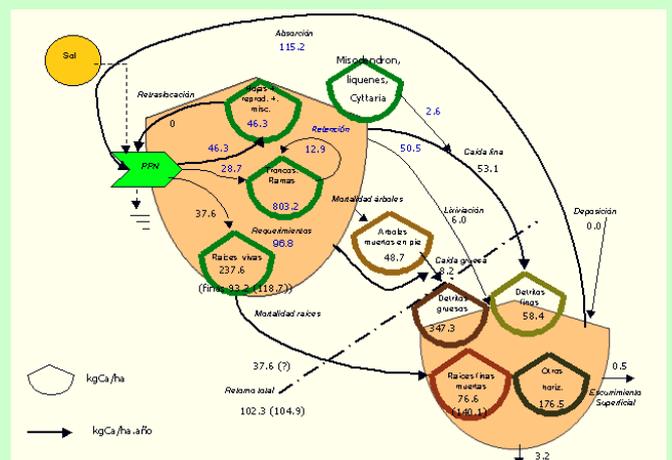


Fig 66: Ciclo del Ca en Bosque basal de Lengua de Laguna Victoria

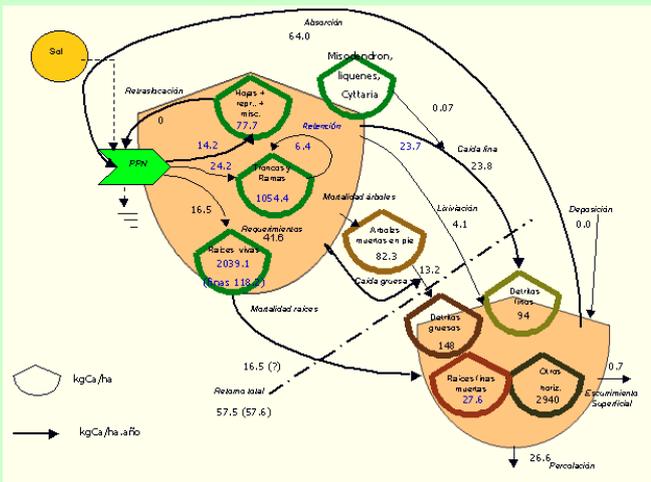


Fig 67: Ciclo del Ca en Bosque basal de Guindo de Estancia Moat

En la cordillera de la costa chilena entre 40°- 42°S se estimaron aportes de N inorgánico (N-NO₃+N-NH₄) inferiores a 1 kg/ha.año (Hedin *et al.*, 1995; Oyarzún *et al.*, 1998; Pérez *et al.*, 1998). En el Parque Puyehue (40° 46'S y 72° 11' O, 1120 m snm, Chile), zona de las menos contaminadas del mundo, la deposición de N con la precipitación (3130 a 6800 mm.año⁻¹) en tres bosques de *Nothofagus* desde 430 a 1210 m snm (cerca del *timberline*) fue estimada entre ca. 1.3 y 3.3 kg/ha.año (Fig. 4 A de Oyarzún *et al.*, 2002). En un bosque de *N. betuloides* cercano cerca del *timberline* se midieron ingresos de N 3.6 de kg/ha.año lo que se atribuyó a contaminantes provenientes del valle donde hay concentración de redes viales, centros urbanos y actividad agropecuaria y forestal (Godoy *et al.*, 2001; Oyarzún *et al.*, 2002).

Cerca del *timberline* se han estimado aportes adicionales de N por precipitación lateral a los bosques de *Nothofagus* de 0.9 y 1.4 kg/ha.año de N-NO₃ y N-NH₄, respectivamente (Oyarzún *et al.*, 2002). Si bien no se ha medido este aporte es posible que contribuya con nutrientes a los bosques fueguinos y tal vez parte de ellos aporten a la mayor concentración, no obstante baja, en la trascolación y flujo caulinar, por lo que la lixiviación calculada se debería en parte al lavado de los elementos depositados sobre la superficie arbórea. Si fuera de esa manera y los aportes por precipitación lateral fueron semejantes a los medidos en bosques de Chile, sumados a algún aporte por fijación microbiológica, los bosques fueguinos podrían no tener pérdidas netas de N. Asimismo si como se ha expresado en la sección del balance

hidrológico, de haberse sobreestimado la percolación (subestimado la evapotranspiración) las pérdidas de nutrientes serían inferiores a las informadas.

La lixiviación de los bosques deciduos constituye menos del 3 % del N, entre el 12 y 19 % del P, entre el 27 y 33 % del K, y entre 6 y 12% del Ca en el retorno aéreo. El bosque perennifolio en cambio tiene un 0 % del N, 27 % del P, 23 % del K y 7% del Ca en el retorno aéreo. Estos valores son en el caso del N, K y Ca, inferiores a los porcentajes calculados por Chapin (1991) en bosques deciduos (15±3 % N, 48±4 % K y 24±5 % Ca) y siempreverdes (14±3 % N, 59±6 % K y 27±6 % Ca) del hemisferio norte (Cole y Rapp, 1981). Respecto de estos últimos los bosques deciduos fueguinos promedian un porcentaje semejante de contribución de P al retorno aéreo que en los deciduos septentrionales (15±3 %), pero el bosque de guindo tiene un porcentaje mayor que los siempreverdes (27 vs 15 ±3 %). Estos aspectos indican, cualquiera sea la fuente mayor de nutrientes a la lixiviación neta (el dosel arbóreo o la precipitación lateral), que su aporte al retorno al suelo es proporcionalmente muy escaso en el caso del N y Ca, inferior en el caso del K, e igual o mayor a las proporciones en otros bosques comparables en el caso del P.

Los bosques deciduos fueguinos estudiados tienen requerimientos anuales de nutrientes que duplican a triplican aquellos del bosque siempreverde en los casos del N (99-135 vs 49 kg.ha⁻¹) y K (34-61 vs 24 kg.ha⁻¹), y lo triplican a quintuplican en el caso del P (13-24 vs 5 kg.ha⁻¹). En el caso del Ca el bosque de lenga tiene (97 kg.ha⁻¹) más del doble de los requerimientos que los bosques de ñire (39 kg.ha⁻¹) y de guindo (42 kg.ha⁻¹) que son similares entre sí. La retraslocación de nutrientes móviles adquiere gran importancia porque disminuye la dependencia del bosque respecto del suelo. La retraslocación de N del componente arbóreo es del 69, 42 y 20% de los requerimientos en los bosques de ñire, lenga y guindo respectivamente. La retraslocación de P de ese componente fue evidente en los bosques deciduos con 33 y 46% para los bosques de ñire y de lenga, respectivamente. La retraslocación de K fue aparente sólo en el bosque de ñire con el 18% de los requerimientos. Como resultado, la absorción de N desde el suelo se ve reducida, comparada con los

requerimientos, en los tres bosques con 58, 95 y 41 kg/ha.año para el ñire, lenga y guindo respectivamente; reduciéndose la diferencia de absorción de N entre el bosque de guindo y el de ñire, respecto de aquella en los requerimientos. En la misma secuencia de bosques la absorción de P es de 10, 20 y 5 kg/ha.año y de K 27, 62 y 25 kg/ha.año; lo que muestra el mantenimiento de diferencias de absorción comparables a la de los requerimientos de P y K, entre bosques deciduos y siempreverdes de *Nothofagus*. No obstante el bosque de ñire muestra tener un suministro de nutrientes más cercano a los menores valores del guindo, en especial de K. En el caso del Ca, la ausencia de retraslocación determina que las relaciones entre bosques de la absorción anual de ese nutriente (115, 52 y 64 kg.ha⁻¹ para lenga, ñire y guindo, respectivamente) sea similar a la observada entre los requerimientos. Estas cuestiones relacionadas con la absorción muestran que la lenga es la especie con mayor requerimiento y absorción de nutrientes.

El ñire a pesar de estar en los suelos más provistos de nutrientes, posee requerimientos y una absorción que es la menor de los bosques deciduos, debido a la existencia de otros factores limitantes como la extensión del periodo de temperaturas bajas que reduce el periodo de crecimiento vegetativo. Por otra parte el guindo con sus menores requerimientos y absorción, en particular de P, estaría expresando las condiciones que le permiten habitar suelos hidromórficos, muy ácidos, con baja saturación de bases y escasa disponibilidad de P.

encuentran en el rango de 50 a 115 kg/ha.año correspondiente a diversos bosques del hemisferio norte ([Melillo](#), 1981; [Khanna y Ulrich](#), 1991). Asimismo la mineralización neta en suelos de cinco bosques deciduos de Europa central es del orden de los 110 kg/ha.año ([Melillo](#) 1981), lo que equipara a la absorción de ese nutriente. Como se dijera previamente se ha demostrado a su vez que la mineralización potencial de N es mayor, y por ende es mayor su disponibilidad, bajo los bosques deciduos que bajo el perennifolio, que mostraría mecanismos conservadores de N ([Mazzarino et al.](#), 1998).

El retorno total de nutrientes rara vez se ha medido debido a las dificultades en la medición de los procesos de producción y mortalidad de raíces; en cambio hay numerosos estudios sobre el retorno aéreo de los bosques (ej. [Cole y Rapp](#), 1981). Los bosques deciduos maduros típicos retornan anualmente al suelo mediante desfronde entre el 8 y 10 % de los almacenajes aéreos de nutrientes (Rodin y Bazilevich, 1967). Los bosques jóvenes como los de Hubbard Brook voltean anualmente entre el 10 y 15% de los nutrientes (N, P, K, Ca y Mg) en la biomasa aérea ([Likens et al.](#), 1977). Para los bosques deciduos fueguinos esas proporciones (para N, P, K, Ca) son del 4 al 8 % en los bosques deciduos, pero de sólo 2 a 3 % en el bosque siempreverde. Estos valores indicarían que se trata de bosques maduros cercanos a la sobremadurez. Considerando la fracción fina del desfronde que integra el retorno aéreo, se observa que los bosques deciduos fueguinos retornan materia seca y nutrientes en el rango de los valores en que lo hacen bosques deciduos del hemisferio norte (n=24) de

Detrito	N		P		K		Ca		C/N	
	Fino	Grueso								
Ñire	7.8	3.6	0.9	0.3	2.2	0.9	11.6	4.1	56	123
Lenga	7.2	2.6	1.2	0.2	3.4	1.0	13.0	6.0	57	172
Guindo	6.0	2.5	0.6	0.2	1.8	1.4	11.3	2.9	72	184

Tabla 17: Concentración ponderada (mg.g⁻¹) de nutrientes y relación C/N en los detritos finos y gruesos del piso forestal en tres rodales de bosques fueguinos de baja elevación. *N. antarctica* (Estancia María Cristina), *N. pumilio* (Laguna Victoria) y *N. betuloides* (Estancia Moat).

Para Chile, [Armesto et al.](#) (1992) han sugerido que la mayor habilidad colonizadora del guindo respecto a la lenga, en depósitos glaciares de Chile estaría vinculada con su mayor tolerancia a la escasez de N. Por otra parte los valores de absorción de N de los bosques fueguinos deciduos se

un amplio espectro de suelos sintetizados por [Khanna y Ulrich](#) (1991), pero con promedios menores a la media de dichos bosques. La única excepción es el P que los detritos finos de los bosques deciduos fueguinos retornan en mayor medida. De igual forma el bosque siempreverde fueguino retorna menor

masa seca y nutrientes en el desfronde que los bosques siempreverdes de *Nothofagus* de Nueva Zelanda que se hallan a menor latitud; no obstante, se puede observar que la reducción es menor en el P y K que en la masa seca y el N, lo que sugiere que la concentración de nutrientes en los compartimentos finos del desfronde es mayor en los bosques fueguinos (Tabla 17). Por otra parte, en éste trabajo, como se ha mencionado, se ha asumido que las raíces finas están en estado estable y por ende que la mortalidad es similar a la producción neta medida. Debido a la ausencia de mediciones directas de mortalidad de raíces no se hacen mayores comentarios sobre el retorno total.

El cociente entre la necromasa del piso forestal sobre el retorno aéreo anual es el tiempo de residencia o tiempo de recambio del piso forestal. Este cálculo asume que ambos compartimentos están en estado estable, lo cual no es necesariamente cierto. Aún así este cociente es de interés para comparar entre bosques. Los tiempos de recambio del piso forestal total (detritos gruesos más detritos finos) tanto en la materia seca (MS) como en los nutrientes es generalmente mayor en el bosque de ñire (Tabla 18). Los tiempos de recambio del total de la MS y del Ca del piso forestal del

tiempos de residencia de los detritos finos, con más probabilidad de hallarse en condiciones relativamente estables, son mucho menores (Tabla 18). Los tiempos de residencia de la materia seca y nutrientes en los detritos finos del bosque de guindo son los más prolongados de todos los bosques; comparado con el otro bosque cordillerano son, el doble o más, mayores que los del bosque de lenga. Estas observaciones muestran que los bosques siempreverdes que producen detritos de baja concentración en nutrientes muestran tasas más bajas de descomposición y ciclan más lentamente los nutrientes limitantes como el N y el P en el piso forestal. Tanto para los detritos finos como los totales del piso forestal, los tiempos de recambio en los bosques deciduos son más cortos en el bosque de lenga que en el de ñire. Los resultados de los tiempos de residencia de detritos finos más bajos en el piso del bosque de lenga sería el resultado de una rica composición química de los detritos y comparativamente mejores condiciones de humedad, aireación y térmicas del suelo (véase clima y balances hidrológicos), que favorecen más la descomposición (equiparable a la caída si el compartimento está estable) en dicho bosque comparado con los de ñire y guindo. Por otra parte, en relación con los detritos totales, resulta de interés destacar que en los sistemas cordilleranos el recambio de la MS

Detrito	MS		N		P		K		Ca	
	Fino	Total								
Ñire	1.8	26.6	1.4	11.0	1.1	4.8	1.0	4.3	2.1	10.9
Lenga	1.3	11.6	1.1	4.9	0.8	2.0	0.7	2.0	1.2	6.3
Guindo	3.2	11.2	2.7	8.1	1.8	4.2	3.9	5.6	3.1	5.9

Tabla 18: Tiempos de residencia (años) de materia seca (MS) y nutrientes en los detritos finos y total (finos + gruesos) del piso forestal, en tres rodales de bosques fueguinos de baja elevación: *N. antarctica* (Estancia María Cristina), *N. pumilio* (Laguna Victoria) y *N. betuloides* (Estancia Moat).

ñirantal son aproximadamente el doble al de los bosques cordilleranos de lenga y guindo que muestran valores similares entre sí. Estas relaciones entre bosques cordilleranos cambian cuando se consideran los tiempos de residencia del N, P y K; para éstos el piso forestal del bosque de guindo manifiesta tiempos de residencia mayores al del bosque de lenga. Asimismo los tiempos de residencia de los detritos totales pueden variar significativamente debido a la dinámica de cada bosque relacionada con las perturbaciones y su efecto sobre la caída de árboles completos y su almacenaje en el suelo. Los

es similar, esto parece asociarse a menores diferencias entre las composiciones químicas de la necromasa leñosa gruesa de ambos bosques y a que ese material, que constituye gran parte de la necromasa edáfica total, se encuentra en buena medida más sujeto a las condiciones microclimáticas del aire cercano al suelo que a las condiciones en éste último; no obstante es evidente el ciclado más lento de los nutrientes en el detrito leñosos grueso del bosque de guindo.

La absorción de nutrientes representa una pequeña fracción del depósito total del suelo. Esa fracción de nutrientes del suelo (hasta 45 cm de profundidad absorbida anualmente en los bosques deciduos es siempre inferior en los bosques de ñire que en los de lenga. El bosque de guindo, con la excepción del P, tienen las menores absorciones porcentuales de los contenidos del suelo. Por ejemplo para el N los bosques deciduos absorben anualmente entre el 1 y 4% del N total en el suelo (horizontes orgánicos y minerales); entre el 0.2 y 11% del P disponible, entre el 10 y 29 % del K intercambiable y el 10 y 20% del Ca intercambiable. El bosque de guindo absorbe menos del 1% del N, el 4% del P, el 6% del K y el 2% del Ca. En relación con los bosques deciduos, aquellos del hemisferio norte absorben <1 % del N, y 12 a 27 % del K de intercambio ([Khanna y Ulrich](#), 1991), valores semejantes a los aquí reportados para los bosques fueguinos deciduos.

Como resulta obvio, las fracciones son dependientes de la magnitud de la absorción de cada bosque y de la fracción disponible de nutrientes en los suelos. La mayor parte del N total está en forma de N orgánico y sólo una muy pequeña fracción está en formas inorgánicas accesibles a las plantas. Para el caso de los nutrientes en que se han estimado sus fracciones intercambiables o disponibles, las fracciones absorbidas anualmente son porcentualmente mayores respecto del contenido en el suelo. En el caso del bosque de guindo se muestra que, a pesar de la menor absorción anual en kilogramos por hectárea, la baja disponibilidad de P en el suelo que ocupa determina una mayor proporción absorbida anualmente que en el bosque de ñire con mayor demanda y mejores suelos. Debe destacarse que de acuerdo con esto, el bosque de interés maderero tiene menores tiempos de residencia de nutrientes en el suelo como consecuencia de mayores demandas y suelos con escasos nutrientes de intercambio lo que sugiere la necesidad de un adecuado manejo del suelo, en particular de sus horizontes O.

Los escasos ingresos de nutrientes por vía atmosférica muestran que estos bosques dependen en gran medida del retorno y descomposición de nutrientes en los detritos, y de la reabsorción para la atención de sus requerimientos. Las entradas por precipitación directa son bajas y en el caso del N y

K las pérdidas por percolación y escurrimiento superficial resultan, en principio, superiores a aquellos ingresos. Respecto del N, la magnitud de esas diferencias es inferior o cercana a 1 kg/ha.año; considerando posibles sobrestimaciones del agua de percolación, que no se han tenido en cuenta los intercambios con la atmósfera en los que intervienen microorganismos, y que se trata de N total (orgánico e inorgánico) ya que, como se dijera anteriormente, la concentración de nitratos desciende en la percolación sugiriendo que las formas disponibles son absorbidas por la masa de raíces, es posible que esa diferencia no sea significativa o al menos más baja. En el caso del P en ningún bosque las pérdidas hídricas superan a los ingresos con las precipitaciones lo que evidenciaría la importancia del sistema de raíces y micorrizas en la absorción de P. Tanto el bosque de guindo, sometido a un mayor riesgo de lixiviación edáfica como el bosque de ñire, en el otro extremo de la abundancia de precipitaciones, concentran su masa de raíces finas en los primeros 30 cm del suelo.

Tiempos de recambio y eficiencias

[Ewel y Hiremath](#) (1998) sostienen que la eficiencia en el uso de nutrientes (EUN) es un indicador de la efectividad con la cual los nutrientes esenciales facilitan la productividad; es una medida de la productividad por unidad de nutriente disponible. Esa revisión del tema constituye una parte conceptual sustantiva útil a este capítulo. El análisis de la EUN se aplica desde hojas individuales hasta comunidades y ecosistemas; también a distintas escalas temporales, desde medidas instantáneas hasta aquellas que integran el resultado de procesos que ocurren durante muchos años. Para evaluarla se han usado numerosos índices, varios de los cuales comparten propiedades a lo largo de las escalas de tiempo y tamaño; no obstante debe evitarse la comparación entre índices ya que las determinaciones de productividad y la disponibilidad de nutrientes varían mucho ([Ewel y Hiremath](#), 1998). La fertilidad de los suelos con frecuencia es una limitación a la agricultura sustentable y la restauración y rehabilitación de los bosques en tierras degradadas en especial en los países tropicales en desarrollo y en las zonas

subtropicales húmedas de Argentina (véase en éste libro [Frangi et al.](#)). La necesidad de seleccionar cultivares eficientes en la absorción y el uso de nutrientes en suelos fértiles, pobres o con bajo suministro externo, tolerantes a deficiencias de micronutrientes, será más acuciantes en la medida que continúen aplicándose técnicas de plantación, cosecha y manejo de residuos que son ineficientes y desperdiciadores de los nutrientes del ecosistema o que se desee recuperar tierras degradadas, mejorar o mantener las condiciones de sustentabilidad. A ello deberá sumarse un manejo adecuado de las plantaciones y bosques nativos y de las condiciones fisicoquímicas del suelo forestal.

[Ewel y Hiremath](#) (1998) han sugerido como mediciones apropiadas de la EUN al cociente entre la productividad total y los nutrientes disponibles para lograr esa productividad. Por eso a nivel foliar la EUN es la tasa fotosintética máxima potencial para un cierto contenido de nutriente en la hoja ([Field y Mooney](#), 1986); a nivel de la planta la EUN es el cociente entre la biomasa producida y los nutrientes absorbidos ([Hirose](#), 1975) y, de manera comparable, a nivel de comunidad la EUN es el cociente entre la producción total de biomasa y el suministro total de nutrientes desde el suelo.

La tasa de fotosíntesis máxima potencial aumenta linealmente con la concentración de nutrientes en la hoja ([Field y Money](#), 1986). Altas tasas de fotosíntesis máxima se han asociado con hojas de vida breve ([Reich et al.](#), 1992). Las altas tasas de recambio foliar son necesarias para evitar el autosombreado y mantener las altas tasas de fotosíntesis ([Field](#), 1983; [Field y Mooney](#), 1986; [Schmid y Bazzaz](#), 1994). Las hojas de vida larga pueden compensar las bajas tasas de fotosíntesis mediante una mayor ganancia acumulada de carbono por unidad de nutriente foliar a lo largo de la vida de la hoja ([Chabot y Hicks](#), 1982).

También a nivel foliar se emplean índices relacionados con la reabsorción, retraslación o redistribución de nutrientes (los más estudiados han sido el N y el P) antes y durante la abscisión foliar. La retraslación permite retener en el interior de la planta a nutrientes críticos; esos nutrientes son trasladados a sitios en activo crecimiento o a sitios de reserva o

sumideros. Cuanto mayor es la retraslación más conservador del nutriente es el sistema. No obstante debe resaltarse que la retraslación no es necesariamente mayor en plantas de sitios infértiles que fértiles; la capacidad de dominar en suelos infértiles parece estar asociada a la mayor longevidad foliar, a la demanda reducida de nutrientes y a menores pérdidas por lixiviación, características que suelen reunir las plantas siempreverdes ([Chapin](#), 1980; [Schlesinger](#), 1991; [Aerts](#), 1996). [Shaver y Melillo](#) (1984) calculan una eficiencia de recuperación (*recovery efficiency*) que es equivalente al cociente entre, la diferencia entre las masas de nutriente (N o P) por unidad de área en las hojas maduras vivas y en las hojas senescentes o caídas recientemente, sobre la masa del nutriente considerado en las hojas maduras vivas. Este es un coeficiente de retraslación instantáneo. Si bien lo más recomendable es calcularlo sobre la base de la misma área foliar, este índice suele calcularse empleando las concentraciones de nutrientes en la masa seca foliar. En éste último caso el cálculo resulta inexacto debido a la pérdida de compuestos orgánicos solubles, de los que forman parte nutrientes móviles, que son retraslados por el floema; una corrección posible es atendiendo a la concentración de Ca en ambos tipos de hojas ([Cuevas y Medina](#), 1998). Este nutriente es considerado no retraslable pues integra la estructura de la pared celular.

Relacionado con la reabsorción [Killingbeck](#) (1996) propuso un índice de eficiencia de uso de nutrientes, que es la concentración de nutrientes en las hojas senescentes o recién caídas, que denominó proficiencia de reabsorción de nutrientes. Dicho autor señaló que la reabsorción de nutrientes de las hojas tiene límites por debajo de los cuales esta es bioquímicamente imposible de continuar (la reabsorción potencial extrema). Así estableció valores indicadores de concentración de N y P en las hojas senescentes que permiten evaluar si las hojas han realizado una reabsorción completa (alta proficiencia), intermedia, o incompleta (baja proficiencia). Los valores límites de contenido de nutrientes se han expresado tanto sobre la base del área como de la masa seca foliar ([Killingbeck](#), 1996; Fig. 68).

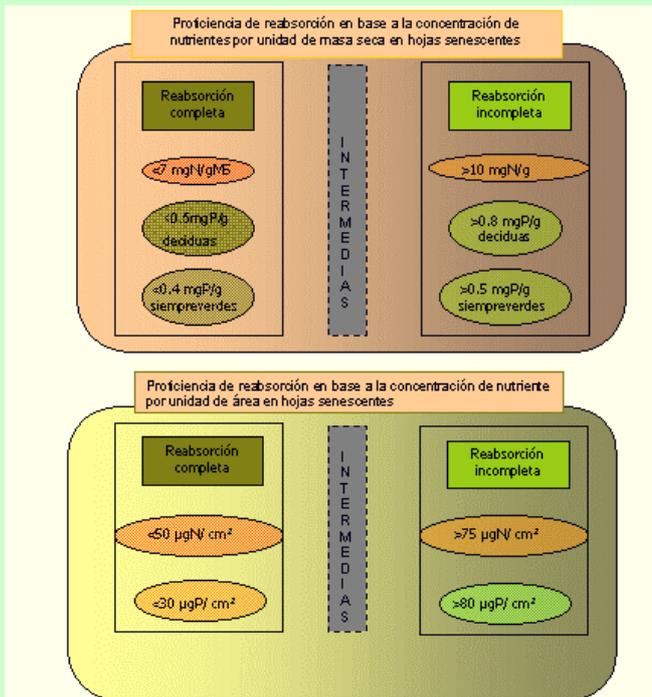


Fig 68: Rangos de concentraciones de nitrógeno y fósforo por unidad de masa seca y por unidad de área en hojas senescentes de especies deciduas y caducifolias, que permiten establecer la proficiencia de reabsorción, un índice del grado de eficiencia en el uso de nutrientes a nivel foliar. Modificado de Killingbeck (1996).

A nivel de la planta la EUN depende por un lado de la eficiencia con que usa los nutrientes tomados; y por otro, de la eficiencia con que los nutrientes absorbidos son conservados en aquella.

Berendse y Aerts (1987) propusieron que la EUN sea considerada el producto de la productividad de nutriente y el tiempo medio de residencia de nutrientes en la planta. Esta expresión de la EUN resulta de desagregar el índice de Hirose (1975) e identificar la contribución de cada componente (Hiremath *et al.*, 2002, 2003 com. pers). El índice de Hirose es un índice instantáneo y no asume la condición de estado estable. El de Berendse y Aerts asume condiciones de estado estable.

La productividad de nutriente a nivel de la planta es el incremento de biomasa dividido el contenido total del nutriente en la planta (Agren, 1983). Si el periodo considerado es la vida de la planta este es el cociente entre la biomasa y la mineralomasa. La productividad de nutriente depende de la eficiencia con la que los nutrientes foliares son usados en la fotosíntesis (Garnier *et al.*, 1995), y de la biomasa y destino de nutrientes a los tejidos fotosintéticos; es una medida

instantánea de la EUN (Hiremath *et al.*, 2002). El tiempo medio de residencia está relacionado con la longevidad de la planta o de una de sus partes, y a la eficiencia con la que los nutrientes son retenidos (mediante la reabsorción) al momento de la abscisión de tejidos (Shaver y Melillo, 1984; Birk y Vitousek, 1986). Si bien no es inevitable, puede haber compromisos evolutivos entre la selección de rasgos que conducen a una mayor productividad de nutriente y aquellas que lo hacen a mayores tiempos de residencia (Aerts, 1990; Hiremath *et al.*, 2002). Esto último indica que iguales EUN pueden lograrse de más de una manera (Ewel y Hiremath, 1998). Aerts (1990) sugirió que los ambientes de alta fertilidad seleccionan para alta productividad de nutriente a expensas de una baja retención; en cambio, ambientes de baja fertilidad seleccionan para alta retención a expensas de una baja productividad. Extensos tiempos medios de residencia, indicadores del comportamiento conservador de nutrientes de la planta, pueden ser ventajosos en condiciones de baja fertilidad, aún cuando las plantas con mayores productividades de nutrientes presenten un crecimiento inicial más rápido (Aerts y van der Pijl, 1993). Se ha demostrado que el tiempo de residencia puede ser una característica inherente de la especie en tanto que la productividad de nutriente es una respuesta fenológica a los cambios en la disponibilidad de nutriente (Aerts y de Caluwe, 1994; Vázquez de Aldana y Berendse, 1997).

A nivel comunitario, tal vez el índice EUN más usado ha sido el de Vitousek (1982). El mismo es el cociente entre la masa seca del desfronde (*litterfall*) y el contenido (masa) de nutrientes en ella. El índice se ha calculado empleando la caída de detritos finos, y es la inversa de la concentración de nutrientes en esa caída. Si el bosque tiene en estado estable su biomasa, se puede asumir que la caída es equivalente a la productividad neta y que su contenido de nutrientes refleja su absorción neta. Una mayor masa seca caída por unidad de masa de nutriente caído estaría indicando un uso más conservador y una menor pérdida potencial de nutrientes del sistema (por ej. por lixiviación) (Ewel y Hiremath, 1998). Los árboles siempreverdes suelen retornar más masa seca por unidad de nutriente retornado, especialmente N, que los árboles

deciduos, por lo cual suelen ser dominantes en suelos pobres en nutrientes (Gosz, 1981; Nadelhoffer *et al.*, 1985; Aerts, 1996). No obstante el uso generalizado del índice de Vitousek, el mismo presenta varias desventajas y está afectado por diversos factores no relacionados con la productividad (Chapin, 1980; Grubb, 1989; Aerts y de Caluwe, 1994). En su reemplazo se ha sugerido emplear como índice comunitario de EUN al cociente entre la producción total de biomasa y el suministro total de nutrientes, esto es considerar a la contribución de la totalidad de las especies de la comunidad.

Nivel/índice	N	P	K	Ca	MS	C
- Eficiencia de reabsorción (%) (Cuevas y Medina, 1998)#						
($\{1 - [(\text{conc nutriente}/\text{conc Ca en hojas caídas}) / (\text{conc nutriente}/\text{conc Ca en hojas adultas vivas})]\} \times 100$)						
<i>N. antarctica</i>	69	52	60			28
<i>N. pumilio</i>	79	62	51			21
<i>N. betuloides</i>	62	35	47			21
- REI (Cuevas y Medina, 1998)						
(cantidad de nutriente foliar retraslocado / cantidad de nutriente en caída foliar)						
<i>N. antarctica</i>	2.3	1.1	1.5			
<i>N. pumilio</i>	3.9	1.6	1.0			
<i>N. betuloides</i>	1.7	0.5	0.9			
- Proficiencia de reabsorción (mg nutriente.g-1 MS) (Killingbeck, 1996)°						
(concentración de nutrientes en hojas recién caídas)						
<i>N. antarctica</i>	6.6	1.6	3.5			
<i>N. pumilio</i>	5.0	2.0	5.6			
<i>N. betuloides</i>	4.7	0.8	3			
- Cociente de Vitousek (g MS.g-1 nutriente)(Vitousek, 1982) !						
(materia seca en desfronde / nutrientes en desfronde)						
Desfronde total fino						
<i>N. antarctica</i>	102	643	242	102		
<i>N. pumilio</i>	115	522	172	70		
<i>N. betuloides</i>	168	1417	315	111		
Caída foliar						
<i>N. antarctica</i>	103	540	227	98		
<i>N. pumilio</i>	175	499	167	58		
<i>N. betuloides</i>	184	1234	271	128		
- Tiempo de residencia (años)						
(Almacenaje en la biomasa/ Retorno anual)						
Aéreo						
<i>N. antarctica</i>	11.8	16.7	13.9	12.6	66.0	
<i>N. pumilio</i>	19.5	12.1	16.8	13.1	77.6	
<i>N. betuloides</i>	47.8	29.5	28.2	27.6	130.4	
Total						
<i>N. antarctica</i>	7.8	12.5	13.9	12.3	42.9	
<i>N. pumilio</i>	11.2	9.1	14.1	10.6	46.7	
<i>N. betuloides</i>	39.5	49.2	32.9	55.1	122.2	
- Utilidad del recurso (gMS.g nutriente-1)(Hirose, 1975)						
(biomasa/mineralomasa)						
Aéreo						
<i>N. antarctica</i>	593	2387	825	469		
<i>N. pumilio</i>	569	3508	711	493		
<i>N. betuloides</i>	668	7276	1558	619		
Total						
<i>N. antarctica</i>	560	2092	708	424		
<i>N. pumilio</i>	509	3040	634	446		
<i>N. betuloides</i>	590	3509	1132	272		

Tabla 19 : Índices de eficiencia de bosques maduros de *Nothofagus* a baja elevación en la Tierra del Fuego.

Nivel/índice	N	P	K	Ca	MS	C
- Eficiencia Uso de Nutriente (g MS.g-1 nutriente) (Berendse y Aerts, 1987) &						
(Eficiencia de producción por nutriente * Tiempo de residencia del nutriente en la planta)						
Aérea						
<i>N. antarctica</i>	184 (18.0x10.2)	1022 (72.4x14.1)	289 (25.0x11.6)	151 (14.2x10.6)		
<i>N. pumilio</i>	194 (12.5x15.5)	778 (77.3x10.1)	215 (15.7x13.8)	119 (10.9x10.9)		
<i>N. betuloides</i>	347 (8.6x40.4)	2500 (93.7x26.7)	501 (20.1x25.0)	190 (8.0x23.8)		
Total						
<i>N. antarctica</i>	177 (22.7x 7.8)	1058 (84.9x12.5)	398 (28.7x13.9)	212 (17.2x12.3)		
<i>N. pumilio</i>	150 (14.9x10.0)	726 (89.2 x 8.1)	229 (18.6x12.3)	124 (13.1 x 9.4)		
<i>N. betuloides</i>	261 (7.3x35.6)	2003 (43.6x46.0)	426 (14.1x30.3)	167 (3.4 x49.6)		
- Tasa de recambio relativa (Gray, 1983)						
[(Absorción/Mineralomasa)/(Productividad neta/Biomasa)]						
Aérea						
<i>N. antarctica</i>	3.2	2.3	2.9	3.1		
<i>N. pumilio</i>	2.9	4.5	3.3	4.1		
<i>N. betuloides</i>	1.9	2.9	3.1	3.3		
Total						
<i>N. antarctica</i>	3.4	2.2	2.0	2.3		
<i>N. pumilio</i>	3.4	4.2	2.8	3.6		
	2.3	1.8	2.7	1.6		
- Índice de lixiviación anual (%)						
(lixiviación anual / mineralomasa foliar)						
<i>N. antarctica</i>	0.8	9.6	31.7	32.2		
<i>N. pumilio</i>	1.9	8.6	12.4	3.0		
<i>N. betuloides</i>	-0.2	7.1	5.3	5.3		

Tabla 19: Continuación

retraslocación foliar instantánea calculada con la concentración de nutrientes en hojas vivas y la concentración de hojas recién caídas ponderadas por su masa mensual.

° concentraciones de nutrientes en hojas recién caídas en la época de mayor desfronde (verano-otoño para guindo, otoño para ñire y lenga).

! inversa de las concentraciones promedio anual de nutrientes en hojas recién caídas ponderadas por la masa mensual caída.

& Eficiencia de uso de nutriente= [(PPAN/Mineralomasa)*(Mineralomasa/Absorción)]

Otro índice de interés a nivel comunitario es el cociente entre la tasa de circulación de nutrientes y la tasa de circulación de la biomasa (Gray, 1983). La tasa de circulación o tasa de recambio (*turnover rate*) es la fracción de un depósito que se renueva en un periodo (por ej. un año). La tasa de circulación de nutrientes es el cociente entre el retorno de nutrientes y la mineralomasa; la tasa de circulación de la biomasa es el cociente entre la productividad neta y la biomasa. El cociente entre ambos es una tasa de circulación relativa de los nutrientes a la biomasa que permite comparar sistemas ecológicos con diferente biomasa y mineralomasa. Valores altos indican flujos relativos rápidos de nutrientes, y si valores

bajos indica flujos lentos y mayor conservación del nutriente por el ecosistema (Gray, 1983).

Se puede calcular como índice de lixiviación de un nutriente al cociente entre la lixiviación anual de éste y su contenido en el follaje. Esta relación expresada como porcentaje permite comparar la importancia de las pérdidas de los distintos nutrientes en las hojas de distintas especies. En relación con la eficiencia de las plantas, una menor lixiviación porcentual representa una mayor capacidad conservadora y, como se ha destacado se considera que las pérdidas reducidas integran las capacidades de las plantas para dominar sitios pobres en nutrientes (Chapin, 1980; Schlesinger, 1991).

En el caso de los bosques fueguinos se han calculado varios de los índices mencionados (Tabla 19). En éstos bosques los índices a nivel de planta pueden aplicarse al estrato arbóreo por ser monoespecífico y representativo de la comunidad ya que la biomasa del sotobosque es despreciable. La selección de índices apunta a lograr una caracterización adecuada de la EUN, a poder comparar los tres bosques basales en lo que se refiere al uso de minerales, y también en relación con otros tipos de bosques.

La eficiencia de reabsorción o retraslocación foliar instantánea de N adquiere porcentajes elevados (> 60%) en las tres especies; para el P solo en los deciduos, en tanto los valores más altos de retraslocación de K se observaron en el ñire. No obstante, para el K debe tenerse en cuenta que una fracción importante es perdida por lixiviación, especialmente en el ñire, lo que sugiere que la fracción efectivamente retraslocada de este nutriente es inferior a la informada. El N es el nutriente más retraslocado en las tres especies de *Nothofagus*. El bosque perennifolio presenta los menores porcentajes de retraslocación instantánea. Cabe destacar que entre el 21 y 28 % del C foliar es redistribuido durante la senescencia foliar.

De acuerdo con [Cuevas y Medina](#) (1998) los valores del REI sugieren que las hojas de todos los bosques son más conservadoras del N que de otros nutrientes en la medida que una mayor fracción es retraslocada que ciclada biogeoquímicamente. Los bosques deciduos son, desde ese punto de vista, conservadores de los tres nutrientes; se destaca la lenga respecto del N y P, y el ñire en relación a la retraslocación de K. El bosque perennifolio únicamente presenta una elevada fracción retraslocada para el N.

En relación con la proficiencia de reabsorción, las concentraciones en las hojas caídas durante los meses de máximo desfronde denotan que los tres bosques poseen una reabsorción completa de N, pero una incompleta reabsorción de P (Tabla 19, Fig. 68). De las tres especies el guindo es aquella para la que la concentración de N en la caída (4.7 mg.g^{-1}) más se acercó al valor de reabsorción potencial extrema (3 mg.g^{-1}). En otras palabras si bien las hojas de guindo retraslocan porcentualmente algo menos de N que

las especies deciduas de *Nothofagus* en la isla, ella se acerca más al máximo que se podría extraer de la hoja.

Las conclusiones de [Mazzarino et al.](#) (1998) sobre la menor conservación de N de las especies deciduas, indicada por la menor proficiencia de reabsorción de *N. pumilio* y *N. antarctica*, respecto a la especie siempreverde *N. betuloides* es avalada por los resultados aquí reportados si bien el grado de proficiencia indicado por éste trabajo es mayor a aquellos de los autores mencionados probablemente por los diferentes tipos de hojas empleados en su estimación; no obstante si se calcula la proficiencia sobre el promedio ponderado de concentración en las hojas en el desfronde total anual, los valores de proficiencia de N y P son similares a los reportados en el mencionado trabajo para hojas senescentes de bosques fueguinos.

Los valores de proficiencia foliar de P ($1.6 - 2.0 \text{ mg.g}^{-1}$) de las especies deciduas son bajos y comparables a las de especies del hemisferio norte como *Betula*, *Fraxinus* y *Quercus* reportadas por [Killingbeck](#) (1996). La proficiencia de P del guindo (0.8 mg.g^{-1}) también baja sugiere que, a pesar de la baja disponibilidad y posible retención de P en los suelos, no es un limitante de los bosques fueguinos. Con relación al P-soluble, [Gutiérrez et al.](#) (1991) encontraron 80 mgP.kg^{-1} de suelo en la capa H, cantidad superior a los requerimientos promedio anuales de bosques en distintos ambientes, lo que asocian con la gran importancia de las micorrizas. Para los suelos saturados de agua de bosques de *N. betuloides* los valores de P-soluble (46 mg.kg^{-1}) resultaron casi la mitad de los anteriores y estuvieron vinculados con una menor abundancia de micorrizas. La proficiencia de K es indicada pero no evaluada por carecerse de valores de referencia y como se ha dicho, porque es posible que una fracción significativa del contenido foliar de K sea perdida por lixiviación.

El guindo resultó la especie con mayor EUN de acuerdo con el índice de [Vitousek](#) (1982) aplicado a las hojas y detritos finos. El ñire fue la especie decidua más eficaz en el uso de P, K y Ca, y la lenga para el N. Como señalaran [Mazzarino et al.](#) (1998), los bosques de ñire y lenga tienen eficiencias de uso de N ($102-115 \text{ g.g}^{-1}$, respectivamente) que se

halla en el rango de plantas leñosas deciduas y siempreverdes de la zona templada del hemisferio norte (98 -137 g/g), como también de bosques tropicales de suelos infértiles (110-150 g.g⁻¹). El guindo en cambio tiene eficiencias de N (268 g.g⁻¹), mayores que las de esos grupos de plantas y aún mayor que las de especies siempreverdes (*Austrocedrus chilensis* y *N. dombeyi*, 200 g.g⁻¹) de bosques subantárticos norpatagónicos reportados por [Mazzarino et al.](#) (1998). Dichos autores sugirieron que esa especie podría estar entre las más proficientes y eficientes en el uso de nutrientes *sensu* [Vitousek](#) (1982). Para el P las eficiencias de los bosques fueguinos son inferiores (los deciduos, 522-643 g.g⁻¹) o se encuentran entre los valores más bajos (guindo, 1417 g.g⁻¹) del rango correspondiente a las especies leñosas templadas del hemisferio norte (1260 - 2017 g.g⁻¹).

La utilidad del recurso ([Hirose](#), 1975) muestra la mayor eficiencia de uso de nutriente de las plantas de guindo, notoriamente para el P y K. En la biomasa total la eficiencia de uso de nutrientes del guindo es baja para el Ca en comparación con las otras especies de *Nothofagus* fueguinos, lo que está afectado por el elevado contenido de Ca en las raíces respecto de su mineralomasa aérea. De los caducifolios, a nivel de la planta, el ñire se destaca por la mayor eficiencia de utilización de N y K, y la lenga por la mayor eficiencia de utilización de P y Ca. Estos resultados sugieren que los bosques en lugares pantanosos (guindo) son muy eficientes en el uso de los nutrientes; y que en los sitios más lluviosos con humus de tipo moder, los árboles caducifolios de lenga tienen mayor eficiencia de uso del P y Ca que los de ñire de zonas húmedas-subhúmedas y suelos con humus tipo mull y mayor disponibilidad de nutrientes.

El índice de [Berendse y Aerts](#) (1987) permite advertir algunas diferencias entre especies arbóreas en relación con las tendencias evidenciadas en los resultados de los árboles caducifolios del índice de [Hirose](#) (1975) (Tabla 19). La mayor eficiencia de uso de nutrientes del guindo para las partes aéreas se debe principalmente al largo tiempo de residencia de todos los nutrientes o, de una combinación de ese tiempo con alta eficiencia de producción por nutriente (P y K). Esta última combinación corresponde a especies con habilidad para tolerar

suelos infértiles como se ha observado en el género *Hyeronima* en Costa Rica ([Hiremath et al.](#), 2002). En los árboles caducifolios, la similitud de valores del índice para la parte aérea y total se logran mediante compromisos (*trade-offs*) de ambos componentes (por ej. nitrógeno). El ñire se destaca como el árbol caducifolio más eficiente en el uso de nutrientes. Para el total de las plantas el guindo resulta ser el más eficiente de los *Nothofagus* fueguinos. [Gutiérrez et al.](#) (1991) mencionan que el guindo es muy conservador de nutrientes atendiendo a su baja concentración de N (y alto C/N) en las hojas maduras y su gran longevidad foliar; su mayor adaptación a ambientes pantanosos con escaso N disponible indican que en parte es debida a las características foliares mencionadas, la mayor concentración de raíces en la parte superior del horizonte orgánico con condiciones oxidantes y a menores requerimientos N. Estos resultados y sugerencias son confirmados por nuestros análisis de contenido de nutrientes en las hojas, los cálculos de requerimientos y absorción del estrato arbóreo, el análisis de la distribución de la biomasa de raíces finas en el suelo, y entre otros, el valor del índice de [Berendse y Aerts](#) (1987) para la biomasa aérea y total.

La tasa de circulación de [Gray](#) (1983) para los tejidos aéreos muestra que el bosque de guindo se destaca por ser el más conservador de N de todos los bosques; para los otros nutrientes resultó ser algo menos conservador que el más conservador de los bosques caducifolios (el ñire). Si se consideran la totalidad de los compartimentos aéreos y subterráneos se observan tendencias comparadas similares con la excepción del Ca, al cual el ñire circula, en relación a la materia seca, más despacio que los otros bosques.

Por último el índice de lixiviación (Tabla 19) muestra que las copas de guindo son más conservadoras de nutrientes ya que es menor la proporción de nutrientes lixiviados de las hojas que en las otras especies bajo un régimen pluviométrico con mayores precipitaciones.

En síntesis los resultados de éstos índices muestran que los *Nothofagus* presentes en la Tierra del Fuego correspondientes a dos tipos funcionales distintos (árboles deciduos y siempreverdes) poseen una gran eficiencia en el uso del N y tienden a ser muy conservadores del mismo,

destacándose a éste como el nutriente limitante principal. El comportamiento de los bosques respecto del P indicaría que éste elemento químico sería el segundo factor limitante ya que no obstante que hay reabsorción incompleta existe retraslocación a nivel foliar; las altas concentraciones en las plantas aún en suelos pobres o con retención de P sugieren que las asociaciones micorrízicas y la disposición superficial de la masa radical fina son eficaces en su absorción. [Walker y Syers](#) (1976) en Nueva Zelanda, señalaron que debido a que los sedimentos recientemente depositados tienen la mayoría de los nutrientes integrantes de rocas que como máximo podrían contener, los suelos desarrollados sobre ellos pueden suministrar muchos de esos nutrientes a las plantas ([Vitousek y Farrington](#), 1997). El nitrógeno, normalmente ausente en las rocas, puede ser suministrado desde la atmósfera por fijación biológica o, a través de la deposición la cual es muy baja en Tierra del Fuego. La vegetación ha acumulado apreciables contenidos de nitrógeno orgánico en los suelos como puede verse en los modelos. Sin embargo, en la mayoría de los suelos solo ca. 2-5% del N total es liberado anualmente en forma de N inorgánico como un producto intermedio de la oxidación microbiana de la materia orgánica ([Binkley y Vitousek](#), 1991), y el 50-99% de él puede ser inmobilizado por microbios ([Rosswall](#), 1976, 1982). Como consecuencia el crecimiento vegetal en los suelos jóvenes forestales, como los formados en la Tierra del Fuego ([Rabassa et al.](#), este volumen) o aún recientemente en áreas profundamente perturbadas, se espera que no esté restringido por P, K, Ca, Mg, S y otros nutrientes derivados de las rocas pero sí por el N inorgánico disponible a despecho que el N total pueda ser elevado. Comparando los tres bosques, los bosques perennifolios muestran la más elevada eficiencia en el uso de los nutrientes y la mayor capacidad para ocupar suelos pobres en nutrientes. El guindo muestra un conjunto de síndromes y mecanismos, algunos que se pueden tipificar como claramente ligados y otros como concurrentes de las plantas capaces de dominar en suelos infértiles: hojas longevas con baja concentración de nutrientes, en especial N, y alta C/N, retraslocación de nutrientes y muy alta

proficiencia de N, prolongados tiempos de residencia y circulaciones relativas bajas en la planta, bajo índice de lixiviación, mantillo fino pobre en nutrientes de comparativamente largos tiempos de residencia, baja tasa de descomposición foliar, baja absorción y requerimientos de nutrientes del suelo. Los bosques deciduos estudiados ocupan los suelos de moderada (lenga) y mayor fertilidad química (ñire) comparada. Poseen hojas con una longevidad de poco más de 7 meses como máximo, manifiestan las más altas retraslocaciones instantáneas, producen una hojarasca fina rica en nutrientes, las tasas de descomposición del mantillo foliar son relativamente rápidas, y tienen menores tiempos de residencia del mantillo fino que los bosques siempreverdes lo que sugiere una mayor mineralización para satisfacer una absorción más elevada. El ñire aparece como la especie más eficiente en el uso de nutrientes de ambos bosques deciduos lo que le permitiría su desempeño en un rango amplio de ambientes y habitats. La capacidad de la lenga para desenvolverse en suelos ácidos resultaría de su eficiencia en el uso no sólo del N sino del P, para lo cual podrían estar cumpliendo un papel fundamental las asociaciones micorrízicas. Los aportes de nutrientes por las precipitaciones son escasos debido a la pureza notable exhibida por la atmósfera austral y los bosques de mayor edad obtienen sus minerales fundamentalmente de la absorción de nutrientes derivados de la descomposición de los materiales retornados al piso forestal (ciclo biogeoquímico) y la retraslocación (ciclo bioquímico).

Uso y manejo de los bosques de la tierra del fuego

La tradición forestal en Tierra del Fuego: pasado y presente del uso del bosque

El comienzo del uso intenso de las tierras forestales de la Tierra del Fuego, se ubica en las últimas dos décadas del siglo 19. En 1881 se inicia la colonización del sector septentrional de la Isla Grande, compuesta principalmente por ganaderos y mineros provenientes de la ciudad chilena de Punta Arenas ([Martinić](#), 1973). Casi simultáneamente, en el año 1886 se establece Harberton, la primera estancia

fueguina de Argentina, sobre las costas del canal Beagle en tierras cedidas por el gobierno nacional. En los años siguientes se instalan otras estancias y algunos aserraderos, siempre en las proximidades de la costa por las dificultades que imponía el terreno para la apertura y mantenimiento de caminos.

La conversión de bosques a pastizales fue adoptada en estas estancias próximas al canal Beagle debido a la escasez de pasturas aptas para la cría del ganado ([Prosser Godall](#), 1979). Esto se efectuó mediante la práctica del *capado*, nombre asignado localmente a la eliminación del bosque mediante el anillado de los árboles, seguido por su quema. El capado fue practicado con igual finalidad en tierras forestales ubicadas al norte de la cordillera, a pesar del mayor predominio de pastizales naturales y de una topografía levemente ondulada que imponían menos limitaciones. Estas conversiones duraron unos 40 años y prácticamente cesaron en la década del 1930 (Hlopec R., 1997, com. pers.).

Otras actividades que determinaron pérdidas de superficie forestal fueron la tala rasa de los bosques que rodeaban a Ushuaia, realizada por reclusos del Presidio de la ciudad, argumentando razones de seguridad y algunos incendios que alcanzaron grandes proporciones. La mayoría de estas tierras fue sometida al pastoreo luego de la eliminación de la cubierta arbórea, de modo que la pérdida del bosque se ha mantenido hasta el presente. Si se agregan a estos desmontes las superficies dañadas por los castores y los capados, el total de tierras forestales perdidas desde fines del siglo 19 hasta el presente alcanza *ca.* 20.000 ha ([Collado](#), 2001).

La actividad extractiva de madera se difundió desde Ushuaia hacia el norte, por los valles que recorre la Ruta Nacional 3. Ya en la década del 1940 los aserraderos estaban mayormente concentrados en las proximidades de las márgenes argentinas del Lago Fagnano, consolidando una actividad que se intensificó en la segunda mitad del siglo 20, llegando a contar con una veintena de establecimientos hacia mediados de la década del 1990. Adicionalmente, esta actividad fue la principal responsable

de la generación de una red caminera en el sector cordillerano de la isla que es usada con múltiples propósitos, aunque originalmente fue desarrollada para transportar la producción forestal hacia las ciudades de Ushuaia y Río Grande.

Estrato Forestal	Fiscales			Totales
	Fiscales	Uso Restringido	Privado	
Bosques de Producción	54.302	62.144	97.391	213.836
Bosques de Protección	90.118	76.462	33.926	200.507
Bosques de Ñire	724	6.179	171.762	178.665
Otros bosques	362	27.036	131	27.530
Totales	145.507	171.821	303.210	620.538

Tabla 20: Distribución de superficies (ha) de los estratos forestales en Tierra del Fuego de acuerdo con el dominio de la tierra. Adaptado de [Collado](#) (1999).

La lenga es la especie que mayor interés ha merecido para la producción de madera en la Tierra del Fuego. En la [Tabla 20](#) se presenta la distribución actual de las tierras forestales en el sector argentino. En esta tabla, con excepción del estrato de ñire, todos los demás corresponden a formaciones de lenga, guindo y canelo. De acuerdo con [Collado](#) (1999), la clasificación de los bosques en el estrato productivo se ha hecho de manera conservadora, considerando la técnica utilizada para su determinación. El estrato denominado “Otros bosques” consolida las tierras forestales tipificadas en la legislación provincial como bosques experimentales, permanentes (los del Parque Nacional) y especiales (los comprendidos en los ejidos municipales). En cuanto al dominio, las tierras forestales detalladas en la categoría de fiscales con uso restringido corresponden a aquellas comprendidas en jurisdicción de Parques Nacionales y de los municipios, junto con las reservas provinciales existentes y proyectadas a la fecha del estudio, tal como se detallan en [Collado](#) (1999). Consecuentemente, los bosques de lenga y guindo ocupan unas 440.000 ha, de los que poco menos de la mitad se consideran bosques productivos. Con alrededor de 180.000 ha constituidas por bosques de ñire, el total del área forestal alcanza 620.000 ha, lo que implica que un 37% de las tierras

fueguinas están cubiertas por bosques. Este total de tierras forestales se distribuye por partes iguales entre propietarios privados y el dominio público, nacional o provincial.

Tradicionalmente, la explotación del bosque de lenga con fines de extracción de madera para aserrío se ha basado en una corta selectiva de los mejores árboles comerciales. Esta corta localmente conocida como *floreo* se efectuó en áreas concesionadas por el gobierno, nacional hasta 1991 y provincial a partir de ese año, a los aserraderos (Fig. 69). Dado que el modelo de explotación se describe en otro trabajo de este libro (Bava y Rechene, este volumen), sólo se mencionarán sus motivaciones y se enfatizarán aspectos relacionados con la utilización espacial y temporal del recurso forestal en la isla.



Fig 69: Cortas de protección en bosques de lenga del lote 93 vista 5 años después de efectuada la corta (arriba). Sitio aprovechado mediante floreo unos 25 años antes de la foto donde se observan árboles remanentes en pie y la regeneración natural (abajo izquierda). Playa de trozas de lenga (acanchadero) en un bosque aprovechado (abajo derecha). Fotos PF Yapura.

El floreo deja en el bosque una gran parte de la biomasa forestal ya que los árboles con fustes de alto valor comercial son escasos. Schmidt y Urzúa (1982) indican un aprovechamiento menor al 20% de las existencias de madera en rodales de Magallanes en Chile, adjudicando a los ataques de hongos una gran parte de la causa de esa baja proporción de madera útil. En Tierra del Fuego, el volumen de trozas extraídas en los floreos con relación a las existencias es de *ca.* 15%, verificándose en los aserraderos un volumen de madera aserrada del 25-35% de lo cortado, o sea *ca.* 5% de las existencias (Aloggia M., 1990 com. pers.). También es notable que la tasa de extracción de madera no haya cambiado significativamente a lo largo de los últimos

40 años, fenómeno que también se puede verificar en otros parámetros estructurales que describen el tipo de bosques elegidos para el aprovechamiento al igual que los descriptores de la intervención (Gea Izquierdo *et al.*, 2003). Esto es indicativo de la relativa permanencia del modelo de explotación, el que se ha mostrado casi impermeable a distintas políticas forestales impulsadas desde el estado. El modelo está basado en el aprovechamiento de los bosques más accesibles y fáciles de aprovechar (*i.e.* sin pendientes), y en ellos únicamente se cortan aquellos árboles que sin dudas darán rollizos aserrables de alta calidad.

En consecuencia, el uso maderero de estos bosques a lo largo de los años se ha caracterizado por cubrir las demandas de madera principalmente ajustando las superficies de cosecha en función de las necesidades. Consolidando diferentes fuentes de información se puede reconstruir la extracción de madera rolliza para casi toda la segunda mitad del siglo 20 (Fig. 70). Las extracciones documentadas promedian *ca.* 39.500 (± 22.900) $m^3 \cdot a\tilde{no}^{-1}$, lo que permite estimar (asumiendo que las estadísticas constituyen una realización de una variable aleatoria) que el total extraído en los últimos 50 años pudo ir de 1.59 hasta 2.36 millones de m^3 ($p = 0.95$).

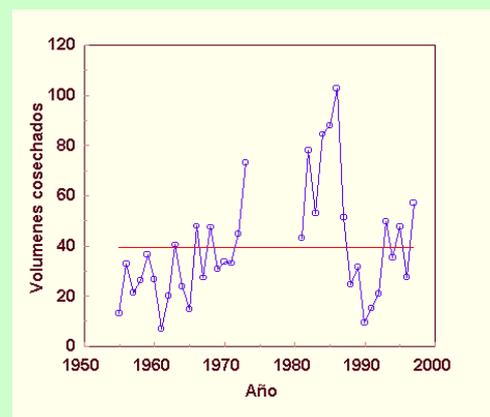


Fig 70: Evolución histórica de los volúmenes de rollizos (expresados en miles de m^3) cosechados durante la segunda mitad del siglo 20 en Tierra del Fuego. La línea roja indica el promedio de todos los años con registro. Fuente: estadísticas de la Dirección de Bosques de la Provincia y de la Dirección de Recursos Forestales Nativos de la Nación.

También resulta interesante la distribución actual de las tierras forestales clasificadas como productivas. En la Tabla 21 se presenta la composición específica del estrato

Estrato Forestal Productivo	Fiscales			Total
	Fiscales	Uso Restringido	Privado	
Lenga aprovechados	11.991	15.215	11.194	38.400
Lenga vírgenes	35.662	43.415	84.873	163.951
Lenga productivos	47.653	58.630	96.067	202.350
Mixtos aprovechados	546	448	78	1.071
Mixtos vírgenes	6.103	3.066	1.246	10.415
Mixtos productivos	6.649	3.514	1.324	11.486
Totales	54.302	62.144	97.391	213.836

Tabla 21: Distribución de superficies (ha) de los estratos forestales productivos en Tierra del Fuego de acuerdo con el dominio de la tierra. Adaptado de Collado (1999).

productivo, destacándose que los bosques mixtos están constituidos por bosques puros de lenga, de guindo y mixtos de ambas especies que, dada la escala del análisis, no pudieron ser separados con precisión (Collado, 1999). Prácticamente el 95% de los bosques de producción son bosques puros de lenga y su dominio se reparte, al igual que para todos los bosques, en partes prácticamente iguales entre privados y públicos. Del total de bosques de producción de lenga, alrededor de 40.000 ha (1/5 del total) ya ha sido aprovechado. Pero la distribución de estas tierras es desigual entre el dominio público, donde la proporción supera al 25%, y las del dominio privado, en las que la proporción es apenas del 12%, indicando que, en el pasado, la mayor parte de la oferta de madera de estos bosques provino de las tierras públicas.

Advirtiendo que el modelo de uso tiende a considerar como retiradas de la base de tierra productiva a las áreas aprovechadas por un largo, y virtualmente indeterminado, período de tiempo, la situación es más preocupante para las tierras públicas por dos razones. Una, que las tierras que se podían explotar más fácilmente, en general ya fueron aprovechadas. Dos, que más de la mitad de las tierras productivas han sido, o serán, colocadas por la provincia en categorías especiales de uso (cf. Tabla 21). Esto seguramente limitará aún más desde el punto de vista económico las opciones futuras de manejo para estas tierras.

Como otras especies que regeneran con facilidad, los bosques de lenga pueden ser regenerados con cualquiera de los métodos tradicionales; y hace tiempo que se han dado evidencias empíricas de ello (Mutarelli y Orfila, 1973). Incluso se puede demostrar que, si se aprovecha el total del volumen cortado de todas las calidades aserrables, cualquiera de los métodos de regeneración puede ser

rentable (Cellini *et al.*, 2002). Desde hace una década, el gobierno provincial auspicia una silvicultura basada en las cortas de protección, dirigido a establecer más fácil y racionalmente la regeneración. Puesto que el mecanismo autosucesional es tan favorable, la viabilidad técnica del método dependía de sus posibilidades económicas, lo que requería mejoras en el nivel de aprovechamiento de la oferta de madera ya que se producen mayores volúmenes de productos madereros de menor calidad (principalmente por su menor tamaño). Aunque estos productos pueden ser aprovechados tecnológicamente (e.g. para elaborar tableros, vigas multilaminadas, parquet y muebles), el comportamiento predominante ha sido y sigue siendo la extracción exclusiva de las mejores trozas del bosque. Si se combinan la superficie aprovechada con el volumen para aserrío cosechado en los últimos 50 años, se puede estimar que las tasas de extracción para todo el período fueron desde 39 hasta 57 m³.ha⁻¹, aprovechamiento de muy baja intensidad y fuertemente orientado a la extracción del material de más alta calidad.

En 1996, la empresa Lenga Patagonia SA presentó al gobierno el plan de manejo de los bosques fueguinos que crecen en tierras de su propiedad. El proyecto, denominado Río Grande, representaba un punto de inflexión, no sólo por las características técnicas de la propuesta, que merecieron apoyos y objeciones de distinta índole, sino también por las repercusiones sociales y las consecuencias institucionales de la misma. El plan contiene tratamientos silviculturales de Cortas de Protección (Bureau Véritas, 1996). La empresa se ha referido al conjunto de tratamientos posibles como un Sistema de Cortas Sucesivas de Protección, que contempla las fases de regeneración y la de conducción de la nueva masa forestal con la finalidad de mejorar y aumentar su producción (Elizondo,

1997). Sus particularidades contenían elementos de lo que actualmente se conoce como Sistemas de Cosecha con Retenciones Variables ([Franklin et al.](#), 1997). El plan de manejo del bosque de lenga tuvo como objetivos la persistencia, rentabilidad y máximo rendimiento ([Elizondo](#), 1997).

La corta de protección, también conocida como aclareos sucesivos, es uno de los cuatro métodos tradicionales que combinan la realización de la cosecha con el establecimiento de la regeneración ([Smith](#), 1986). Tres de ellos, tala rasa, árbol semillero y aclareos sucesivos, son parte de los sistemas de manejo de bosques coetáneos. El cuarto, conocido como método de selección, se aplica para alcanzar y mantener bosques discetáneos. Todos apuntan a lograr un rápido y libre establecimiento de la regeneración del bosque de reemplazo junto con la cosecha segura y eficiente del rodal maduro. Las cosechas con retenciones variables son métodos distintos de los anteriores, ya que surgen de paradigmas ecológicos y de manejo diferentes que influyen decisivamente en el manejo de la regeneración como en la conducción de los rodales (véase [DeBell et al.](#), 1997; [Franklin et al.](#), 1997; [Tappeiner et al.](#), 1997).

Con esta propuesta de Lenga Patagonia, quizás por primera vez se presentaba un plan de manejo del bosque de lenga que tenía el propósito de ser sustentable. Esta propuesta voluntariamente se comprometía a respetar y cumplir un conjunto explícito de Principios de Manejo Responsable del Bosque (*Stewardship Principles*), diseñados para asegurar el equilibrio entre las dimensiones económicas, ambientales y sociales de la sustentabilidad. Proponía la designación de un Responsable de la Tierra (*Land Steward*), Fig. reconocida del ámbito forestal y ajena a la empresa, encargada de seguir y verificar el cumplimiento de dichos principios, informando al público, al gobierno y a la empresa.

La experimentación adaptativa fue propuesta como un medio idóneo para mejorar permanentemente el manejo del bosque. El proyecto original también incluyó una evaluación de impacto ambiental (EIA) y medidas de mitigación para las actividades de cosecha, los caminos, aserradero, etc. Esta EIA se consideró un filtro importante de las ideas planteadas antes

de tomar decisiones de manejo, que permitirían aceptarlas, adaptarlas o rechazarlas ([Elizondo](#), 1997). En lo referente a la conservación de la biodiversidad se proponía establecer reservas en sus propiedades y sugería al gobierno que sumara áreas públicas a igual fin. El manejo también propuso el establecimiento de “retenciones agregadas” (pequeñas parcelas de bosque no disturbadas por el hombre) y “retenciones dispersas” (árboles maduros y sobremaduros dispersos o *perching trees*), distribuidos en la matriz de bosques manejados para permitir la evolución de los procesos naturales. Adicionalmente se establecían fajas de bosque de protección y zonas de amortiguación exentas de cortas de acuerdo con la legislación vigente.

No obstante la mejora cualitativa que implicaba esta propuesta respecto del floreo tradicional, un panel de expertos convocados por las autoridades provinciales con apoyo de la Nación, consideró que existía un conjunto de aspectos (entre los que se incluían la estimación de la capacidad productiva de los bosques, la respuesta de los distintos estadios del bosque a las perturbaciones, en particular a los vientos, y propuestas de reforestación con ejemplares de vivero) que requerían una revisión del proyecto original ([Frangi](#), 1999).

Las recomendaciones del panel en lo referido a la silvicultura sugerían cambios en los planes de manejo al nivel de rodal y de paisaje con el propósito de:

- i. Reducir la homogeneización del paisaje que provocaría el plan de ordenación, el cual secuenciaba el manejo de parcelas vecinas en intervalos de tiempo insuficientes para permitir la diferenciación estructural y fisonómica entre ellas.
- ii. Garantizar la conservación de la biodiversidad en todos sus niveles, *i.e.* genético, taxonómico y ecosistémico.
- iii. Evitar daños innecesarios a los árboles y al resto de la biota, la erosión de suelos en bosques y humedales por el uso inadecuado de maquinaria pesada y por cortas en pendientes fuertes, las fallas en el control de herbívoros, la construcción de caminos a través de ecosistemas frágiles, o el trabajo en condiciones meteorológicas o estacionales inapropiadas.

- iv. Asegurar que las medidas de rehabilitación de tierras degradadas o no forestadas fueran coherentes con la conservación de variabilidad genética intraespecífica de la lenga. Por ejemplo, se recomendó limitar la reforestación artificial de tierras con ejemplares de vivero a sitios extensos abandonados mucho tiempo atrás, donde la dispersión natural o la propia condición existente no permitiera la regeneración con material genético del lugar en el horizonte temporal de planificación.

duplicar la recomendada para ser aprovechada anualmente por Lengua Patagonia, si se atiende a una primera rotación de 110 años.

Lineamientos para el manejo sustentable de los bosques: apuntando al futuro

Teniendo en cuenta la relativamente breve historia de uso de los bosques fueguinos que se describió, en este apartado se presentarán algunas propuestas vinculadas con nuevas tendencias para el manejo forestal en el siglo 21. Estas se formulan con el objeto de advertir los paradigmas ecológicos y forestales actualmente convergentes, definiendo un marco para la interpretación aplicada de la información ecológica y forestal disponible y con el propósito de estimular la reflexión acerca de posibles alternativas locales de manejo forestal sustentable.

Los bosques de lenga poseen un conjunto de características que pueden considerarse favorables para el manejo, mientras que también deben reconocerse restricciones que exigen una planificación cuidadosa ya que decisiones inadecuadas pueden afectar a varias generaciones humanas (Tabla 22). La consideración de algunas características como favorables o desfavorables no es absoluta puesto que, en buena medida, ello depende tanto de los objetivos del manejo como del sistema silvicultural, y de los paradigmas subyacentes a los mismos. Asimismo debe notarse que el reconocimiento de las características particulares de la especie, como de sus bosques al nivel de ecosistema comunitario y de mosaico (*sensu* Lugo y Morris, 1982), resulta de interés no sólo para el manejo al nivel de rodal o bosque, sino también para la clasificación y uso de las tierras con otros destinos.

Las actuales concepciones del manejo de los recursos naturales apuntan a mantener ecosistemas sostenibles, enfatizando en el manejo total de los sistemas para una variedad de propósitos más que en simplemente atender la producción de un único *commodity*. El cambio hacia esta nueva aproximación, que ha sido denominada manejo ecosistémico, procede rápidamente y viene a reemplazar los paradigmas pasados del rendimiento sostenido máximo y la propia meta del uso múltiple (Vogt *et al.*, 1997). Aunque el

Favorables	Desfavorables
Bosques con estrato arbóreo mono (bi) específico	Estación de crecimiento limitada, bajas temperaturas durante la estación de crecimiento
Mosaico de "parches" de distinta edad	Gran heterogeneidad ambiental: relieve, suelos y clima
Parches de estructura uniforme o coetáneos	Rodales de estructura irregular, discetáneos
Baja concentración de nutrientes en la madera gruesa	Pudriciones fúngicas de la madera frecuentes
Micorrizas, alta reabsorción de nutrientes, alta proficiencia de N, conservación de nutrientes críticos en suelos ácidos	Baja producción neta e incremento diamétrico
Elevada necromasa en el piso forestal, producto de legados y desfrondes del bosque	Baja tasa de descomposición de la madera
Elevada producción de semillas de alta viabilidad en años pico (<i>mast years</i>)	Intervalos de 3-5 años con muy baja producción de semillas
Heliófilia (intolerante a semi-intolerante). Abundante regeneración en claros	Daño, deformación y mortalidad de renales por herbívoros nativos e introducidos
Fustes rectos a baja elevación	Perturbaciones de distinta índole. Susceptibilidad al volteo por el viento, derrumbes y coladas de nieve, dependiendo de la ubicación
Sucesiones simples, predecibles, escasas etapas serales; autosucesión	Sucesiones detenidas por pastoreo continuo de herbívoros domésticos
Baja histéresis y baja maleabilidad	Baja elasticidad y baja redundancia
Interés social en la protección y uso sustentable del bosque y sus recursos	Escaso conocimiento biológico y genecológico de la especie, como de la ecología del bosque.

Tabla 22: Características que influyen en el manejo y rehabilitación de los ecosistemas forestales de lenga de la Tierra del Fuego. Modificado de Frangi y Richter (1992).

Asimismo se recomendó al gobierno que aprovechara la experiencia adquirida en el tratamiento del Proyecto Río Grande, capitalizándola técnica, legal y socialmente para mejorar el manejo de la totalidad de los bosques fueguinos productivos de lenga. Para contextualizar esta última recomendación se debe considerar que la superficie anualmente concesionada por la provincia, aproximadamente de 700 a 1.000 ha en su mayoría para su floreo, puede más que

manejo forestal suele tener como objetivo primordial la producción de madera, el nuevo paradigma indica que no se puede escapar a la consideración de otras demandas que se imponen sobre un territorio común. En la Tierra del Fuego, por ejemplo, las oportunidades para el turismo y la recreación están fuertemente ligadas tanto a la belleza escénica natural, la vida silvestre y los deportes de invierno, en especial del sur insular y los canales fueguinos, como también a las prestaciones urbanas. Todos estos usos quedan así ligados a la conservación de ecosistemas a distinta escala, desde los comunitarios más o menos pequeños hasta los mosaicos y gradientes, como a la de sistemas altamente artificializados no autosuficientes, como las ciudades. En el medio rural la producción de *commodities* debe ser compatibilizada con los beneficios de los valores de uso pasivo; en el medio urbano se debe aumentar la eficiencia en el uso de los recursos y reducir acciones que deterioren el ambiente. Resulta así relevante estimar la contribución a la sustentabilidad de los valores que no participan del mercado.

Los sistemas insulares pequeños y medianos son particularmente vulnerables al mal uso ambiental y la importancia para el hombre de los servicios ambientales, como la provisión de agua dulce de calidad o el control de la erosión, resulta mayúscula. Las condiciones físicas fueguinas y los procesos biológicos de baja velocidad resultan asimismo un desafío para la mayor dinámica de crecimiento urbano, ocupación de las tierras y la disposición de residuos. La competencia ciudad-bosque en Ushuaia es claramente asimétrica. Va en desmedro del bosque a través de la degradación y deforestación, pero también de la propia calidad de vida urbana a causa de la casi ausencia de espacios verdes urbanos, el aumento de la erosión y escurrimiento superficial, la contaminación de arroyos y aguas costeras y la falta de sitios adecuados para la disposición de residuos urbanos.

Las características de distintas localidades de la isla requieren de la aplicación de diversas estrategias de manejo: transformación del bosque con fines de producción de madera, delimitación cuidadosa de los bosques de protección, zonificación para distintas actividades (atendiendo la compatibilidad entre oferta ambiental, demandas y prioridades sociales en materia de uso de la tierra y valoración integral de

los recursos), preservación de ecosistemas frágiles, rehabilitación de tierras degradadas, gestión de las interfases entre ecosistemas (ciudad-bosque, bosque-turbera, bosque-pastizal, *inter alia*).

El manejo sustentable de los bosques adquiere particular connotación cuando se trata de bosques como los fueguinos, con rotaciones del orden de un siglo, que crecen en un marco de fuertes restricciones ambientales permanentes, sometidos a perturbaciones de distinta índole y expresión espacio-temporal, en un escenario de cambio global y bajo la influencia de una sociedad que no termina de encontrar su propio camino. El manejo sustentable se funda en un criterio ético de uso, conservación y recuperación de los recursos naturales en el marco de la resiliencia de los ecosistemas, para atender a la generación y distribución de la riqueza con justicia y equidad social para sostener una elevada calidad de vida. El manejo del entorno humano se constituye en un componente primordial de la sustentabilidad y es altamente dependiente de la biodiversidad específica y ecosistémica de la isla, requiriendo entonces de la conservación de la estructura y función básica de la naturaleza.

En un ambiente como el insular, con múltiples demandas y diversos conflictos sobre sus distintos ecosistemas terrestres y acuáticos, resulta imprescindible que la planificación se haga con la participación y compromiso de los diferentes sectores sociales y compatibilice de manera viable la multiplicidad de intereses con las posibilidades ecológicas fueguinas.

Recientemente, [Lugo et al.](#) (1999) presentaron un conjunto de paradigmas ecológicos para el manejo de los ecosistemas fundados en las ideas actuales sobre la estructura y dinámica de la naturaleza. Junto al paradigma que reemplazan entre paréntesis, ellos son:

- v. Considerar que los ecosistemas no se encuentran en estado estable (como opuesto a centrarse sobre ecosistemas climáticos o balanceados).
- vi. Realizar el manejo desde la perspectiva del mantenimiento de la resiliencia de los ecosistemas (en contraposición con la estabilidad).

- vii. Considerar los disturbios como parte integrante de los ecosistemas y necesarios para su mantenimiento (como opuesto a ignorar o suprimir factores catastróficos).
- viii. Considerar los legados del uso pasado de la tierra, todas las especies y la necromasa de los ecosistemas (como contrario a enfocar solamente el estado presente del sitio, pocas especies y poblaciones de la componente viva).
- ix. Prestar mayor atención a las conexiones dentro y entre ecosistemas, particularmente en las interfases de la tierra, el agua y la atmósfera (como opuesto a focalizar solamente el sitio bajo manejo).
- x. Considerar todas las escalas de tiempo y espacio (como contrario a enfocar solamente el corto plazo y pequeñas superficies).
- xi. Mantener una perspectiva global y de largo plazo, aún cuando se maneja a escalas detalladas (como opuesto a una escala local y de corto plazo).
- xii. Restaurar ecosistemas completos (en lugar de rehabilitar solamente la productividad de la tierra y el agua).

La consideración de estos paradigmas permite planificar el uso de la misma compatibilizando producción con conservación. Se definen a partir de ellos un conjunto de criterios, aplicables a la situación fueguina, a considerar para el manejo de los bosques:

- xiii. El cambio es la norma en la naturaleza, y no el equilibrio.
- xiv. La sucesión es un proceso complejo de colonización y extinción espontáneo de especies que sucede en un área a través del tiempo ([Begon et al.](#), 1996). Mientras la sucesión no sea interrumpida por disturbios, el ecosistema autotrófico se desarrollará hacia estados más maduros donde los cambios de estructura y función son menos aparentes ([Lugo et al.](#), 1999).
- xv. El ambiente físico regula la velocidad de los procesos biológicos y pone límites a la complejidad estructural y de composición de los ecosistemas.
- xvi. Las perturbaciones -dependiendo de sus características de frecuencia, duración, severidad, escala de acción y punto de interacción en el ecosistema- afectan y modelan la

estructura del ecosistema, cambian los ingresos de materia y energía y los flujos internos del mismo. Pueden retraer la sucesión a etapas más tempranas rejuveneciéndolos, y también alterar la trayectoria, velocidad y características de la sucesión.

- xvii. Las plantas tienen atributos fisiológicos que determinan cuando podrán estar presentes en diferentes estadios sucesionales ([Egler](#), 1954).
- xviii. Las especies y tipos biológicos cumplen papeles particulares en el funcionamiento del ecosistema. Sin embargo se sospecha que existe cierto grado de redundancia en el papel funcional de las especies (las que asignamos a tipos funcionales), lo que sugiere que la pérdida de especies de un tipo biológico o funcional puede no tener importancia, en tanto se mantengan especies de dicho tipo funcional ([Ewel y Bigelow](#), 1996).
- xix. Los ecosistemas forestales monoespecíficos y naturalmente estresados suelen presentar sucesiones cíclicas. Es decir que luego de muertes arbóreas masivas, si las catástrofes ambientales no han cambiado sustancialmente las características del espacio ecológico, la recolonización será protagonizada por la misma especie arbórea preexistente al disturbio, en un proceso que se conoce como autosucesión ([Lugo et al.](#), 1999).
- xx. La monoespecificidad, o más generalmente, la simplicidad estructural observada en la componente arbórea de los rodales de lenga contrasta con la mayor complejidad estructural del piso forestal y el suelo superficial (abundancia, tipos y estados de la necromasa, por ejemplo). Esta complejidad también se verifica en la composición biótica de otros organismos (líquenes, hongos, musgos y artrópodos, por ejemplo).
- xxi. Los organismos poseen adaptaciones para responder al estrés y las perturbaciones, contribuyendo así a la resiliencia de los ecosistemas que forman. La resiliencia, o capacidad de respuesta a las perturbaciones, procederá siempre que los cambios causados por las perturbaciones no excedan la capacidad biológica de restablecer las condiciones originales. A la vez, esta capacidad biológica depende de las

- adaptaciones y de la disponibilidad de materia y energía ([Lugo et al.](#), 1999).
- xxii. Los ecosistemas bajo fuerte estrés y grandes perturbaciones presentan menos redundancia específica.
 - xxiii. Los legados de necromasa y biomasa son de importancia crítica para el éxito y desempeño del bosque heredero ([Franklin et al.](#), 1997).
 - xxiv. Los ecosistemas varían estructural y funcionalmente en espacio y tiempo, constituyendo mosaicos y gradientes de ecosistemas. Ellos integran los dinámicos paisajes fueguinos, cada uno con su firma ambiental de factores de tensión crónicos y agudos, en distintas etapas sucesionales y fases de desarrollo.

El manejo de ecosistemas para aumentar la producción primaria neta, como es el caso del manejo forestal, ha implicado la reducción de la diversidad y/o complejidad estructural con el fin de canalizar la mayor parte de los recursos disponibles, y el subsidio con recursos externos, para los organismos cuya producción interesa. Para ello generalmente se aplican o remueven factores de tensión, lo cual es sinónimo de técnicas de manejo ([Lugo et al.](#), 1999). [Franklin et al.](#) (1997) destacan que los objetivos múltiples actuales típicamente incluyen el mantenimiento de niveles específicos de procesos ecosistémicos, incluyendo el hábitat para los elementos de la diversidad biológica.

El reclutamiento y crecimiento de la regeneración siguen siendo objetivos de interés, pero ahora están subordinados a otros objetivos. Las cortas de cosecha pueden incluir finalidades diversas como mantener la firmeza de las raíces arbóreas, proveer niveles adecuados de árboles muertos en pie con determinadas características y cumplir con criterios estéticos especificados. Hoy existe un elevado nivel de comprensión acerca de la importancia de la complejidad estructural para el funcionamiento ecosistémico y el mantenimiento de la diversidad biológica. Son parte de esa complejidad los árboles muertos en pie, los detritos leñosos gruesos del piso forestal, los estratos del bosque, los tamaños y condiciones de los árboles vivos y la presencia de

claros. En Fueguia puede ejemplificarse la importancia de los grandes árboles maduros y sobremaduros para ciertas aves que se alimentan en ellos y anidan en sus huecos como el carpintero negro patagónico (*Campephilus magellanicus*) (Fig. 71). Esta especie tiene una distribución dominante en la región de los bosques subantárticos ([Olrog](#), 1984). También nidifica en huecos de árboles la lechuza bataraz (*Striz rufipes*) que se alimenta de roedores en áreas boscosas y transicionales con la estepa. Entre otras especies de aves que viven en los bosques fueguinos se encuentran el churrín (*Syctalopus magellanicus*) que se alimenta de insectos, como también el rayadito (*Aphrastura spinnicauda*) y el comesebo (*Pygarricas albogularis*) insectívoros que comen en la copa de los árboles. Dado que los bosques fueguinos están mayormente compuestos por una única especie arbórea, la contribución de la misma al mantenimiento de la diversidad específica total de la biota y al funcionamiento del ecosistema resulta resignificada en sentido estructural. Por otra parte la amplia variedad de habitats ocupados por la lenga plantea numerosos interrogantes de interés acerca de su diversidad genética intraespecífica y de otros *Nothofagus*.

Asimismo, se ha tomado una nueva perspectiva en la valoración tanto de las perturbaciones y la posterior recuperación de los ecosistemas, como de los legados orgánicos y su papel en el restablecimiento del ecosistema. De esto resulta que la creación y mantenimiento de rodales estructuralmente complejos se esté desarrollando como el abordaje primario del manejo de bosques con objetivos múltiples y complejos, incluyendo la producción de productos de la madera ([Franklin et al.](#), 1997). Las aproximaciones propuestas para establecer rodales con tales características incluyen el uso de rotaciones largas, la retención de rasgos estructurales al tiempo de la cosecha y el tratamiento silvícola de los rodales para crear condiciones estructurales específicas. Estas medidas no son excluyentes sino que deben emplearse complementariamente. Asimismo, difieren tanto de sus similares en la tradición forestal como entre sí (cf. [Franklin et al.](#), 1997).

La retención tiene como propósitos principales actuar como bote salvavidas para las especies y procesos

inmediatamente después de la cosecha y antes del restablecimiento de la cobertura forestal, enriquecer los rodales de bosque restablecidos, y aumentar la conectividad en el paisaje manejado (Franklin *et al.*, 1997).

La provisión de elementos estructurales que llenan los requerimientos de hábitat de varios organismos, la mejora del microclima (en comparación con claros producto de tala rasa) o la provisión de alimento para el mantenimiento de heterótrofos pueden contribuir a la conservación biológica. Para ello resulta útil la retención de árboles de gran tamaño, troncos muertos en pie o caídos en distinto estado de descomposición que provean de huecos o una arquitectura apta para la nidificación, o sustratos apropiados para refugio y alimentación, junto con grados de cierre del dosel que mantengan un endoclima forestal amortiguado comparado con sitios abiertos. La retención estructural es una técnica para enriquecer la complejidad estructural del rodal manejado durante una rotación completa. La aproximación más usada para aumentar la conectividad en el paisaje ha consistido en reducir la fragmentación y mantener corredores entre unidades ecosistémicas, estrategia posiblemente exitosa para vertebrados. Para otros organismos las condiciones dentro de la matriz del paisaje manejado son importantes para mantener la capacidad de dispersión, migración y otros procesos ligados a la conectividad. Las estrategias favorables para unos organismos pueden ser desfavorables para otros, que pueden verse más expuestos a los predadores al transitar los espacios descubiertos (Franklin *et al.* 1997).

Las retenciones están más vinculadas con las prácticas de cosecha de rodales maduros y viejos, mientras que la silvicultura también debe enfrentar el desafío de elegir las medidas adecuadas para aplicar en rodales jóvenes. Sin ser exhaustivos, algunos de los condicionantes que merecerán atención son las poblaciones de organismos no arbóreos, la susceptibilidad a los vientos y las condiciones de crecimiento, por ejemplo las edáficas donde el manejo debe asegurar una provisión inicial de nutrientes y la existencia de organismos benéficos.

La tradicional concepción de los insectos, hongos, y en general todo organismo no arbóreo, como perjudiciales para la producción debe cambiar por una visión más abarcadora, en la que algunos de ellos deben ser valorados como útiles o indiferentes para la producción.

La susceptibilidad a los vientos debe ser considerada por la mayor fragmentación que este nuevo enfoque implica con relación a los métodos de regeneración más clásicos. Evidentemente, las retenciones implicarían mayores riesgos de caída de árboles por la acción del viento, si se tiene en cuenta que habrá individuos, o bosquetes sin intervención, aislados en una matriz de bosques manejados que deben permanecer por un período de tiempo más prolongado (*i.e.* al menos una rotación). Será necesario considerar este riesgo cuando se adopten criterios de selección de árboles o grupos para favorecer aquellos de menor susceptibilidad, sea por su estabilidad dimensional o por su posición en el paisaje con respecto a los vientos predominantes, además de prever que, por más cuidadosa que sea la selección de retenciones, algunas caídas serán inevitables.

Asimismo los niveles de retención afectan la propia regeneración arbórea, ya que se ha demostrado que en los bosques de lenga la regeneración aumenta con la reducción de la cobertura del dosel lo que indica un aumento de la mortalidad de plántulas con las mayores coberturas. Las plántulas bajo dosel cerrado a su vez parecen menos vigorosas si bien bajo las distintas situaciones se han observado renuevos de más de 1 año formando bancos de plántulas que perduran por 5-8 años que tienen la oportunidad de desarrollar en los claros dejados por la caída de ejemplares adultos o como consecuencia del aprovechamiento (Skrt *et al.*, 1997). Existen distintos efectos sinérgicos a atender, ya que por ejemplo, la menor cobertura arbórea resulta en sitios preferidos por el mayor herbívoro nativo, el guanaco, que ramonea y daña los renuevos. Esto realza la importancia de un enfoque integral en la toma de decisiones de manejo cuando se trata de conservar especies nativas vinculadas en el funcionamiento del bosque.

Por otra parte hoy, Tierra del Fuego no presenta como se ha señalado problemas de contaminación atmosférica. Sin

embargo vale la pena establecer y advertir que los ejemplos de otras regiones muestran que tanto la contaminación atmosférica, especialmente de nitrógeno, como la fertilización planificada reducen el desarrollo de micorrizas, su fructificación y la composición fúngica ([Menge y Grand, 1977, 1978](#); [Arnolds, 1991](#); [Schafer y Schoeneberger, 1994](#)).

Finalmente, en los rodales regenerados siempre será más importante la tasa de acumulación de valor que la propia magnitud del valor requerido (típicamente medido en volumen de madera). Es claro que las nuevas concepciones paradigmáticas presentadas implican un escenario más complejo para toda decisión silvícola que se formule con el propósito de mejorar la productividad. El mayor énfasis deberá ponerse en la predicción y estimación de la dirección y magnitud del cambio, particularmente de aquel que puede ser controlado mediante las intervenciones. La disponibilidad oportuna de tales pronósticos será cada vez más crítica si se considera que las mejores tierras, por sus existencias útiles, topografía plana o fácil accesibilidad, ya han sido aprovechadas. Este condicionante adicional sugiere que la rentabilidad de la actividad forestal no puede fundarse exclusivamente en el valor acumulado en el pasado y que aún no ha sido consumido. La solución a este dilema se puede encontrar considerando como central el problema de la administración de tierras forestales, lo que demanda más opciones silvícolas abiertas para la diversidad y la complejidad, que meros regímenes preocupados por la optimización de las decisiones para un rodal individualmente considerado.

Conclusiones

Los bosques fueguinos presentan una aparente simplicidad composicional arbórea a nivel de ecosistema. Son bosques mono o biespecíficos, de especies heliófilas, formando masas coetáneas o discetáneas, con un estrato bajo de escasa significación en términos de biomasa, que se desarrollan en ciclos autosucesionales con etapas o fases más o menos definidas. La simplicidad composicional del estrato arbóreo resulta principalmente de la rigurosidad del ambiente físico. La

ausencia de una elevada diversidad de especies arbóreas contrasta con la heterogeneidad estructural del conjunto de rodales forestales, ocasionada por la acción de los factores omnipresentes y el efecto modelador a escala de individuo (ejemplo árboles bandera, arqueados en su base, achaparrados, otros), ecosistema (bosque alto basal, bosque enano y achaparrado, fases de desarrollo del bosque, etc.) y paisaje (por ejemplo paisaje bandeado) de perturbaciones de distinta periodicidad y efecto según la combinación de las características del relieve, los suelos, y las condiciones del clima local. Esto resulta en patrones diferentes de fisonomía y estructura (tipos biológicos y funcionales; densidad, DAP promedio, altura media, biomasa, necromasa y estratificación, dimensiones, forma y arreglo espacial) de los ecosistemas, mosaicos y gradientes con dinámicas distintas. Los tipos funcionales mayores de *Nothofagus* (árboles deciduos y siempreverdes) representan estrategias de vida diferentes, evidenciadas en los ciclos de nutrientes de los bosques que conforman. Los bosques deciduos, con mayores requerimientos y absorción, se encuentran en suelos relativamente mejores que el bosque siempreverde. Los aportes nutritivos de atmósferas incontaminadas son muy bajos respecto de la absorción y requerimientos de las plantas, lo que sumado a las eficiencias en el uso de los nutrientes resulta en ciclos casi cerrados en bosques maduros de baja elevación. El N aparece como el nutriente más limitante y para el P la asociación micorrízica puede estar jugando un papel muy importante en satisfacer las demandas de los *Nothofagus* en suelos ácidos. De las especies caducifolias el ñire presenta una mayor eficiencia general en el uso de nutrientes lo que sugiere una mayor capacidad para vivir en un amplio espectro de condiciones ambientales. El guindo manifiesta las mayores eficiencias de uso de nutrientes de los tres bosques. La historia de uso de los bosques fueguinos, que se remonta a fines del siglo 19, permite advertir que sus tierras han sido conducidas con una visión ganadera que ha provocado su reducción, y erradicación en aquellas superficies convertidas en pastizales y, en otros casos como el bosque de lenga, explotados mediante floreos sin atención a consideraciones ecológicas. En la actualidad existe una mayor generalización a emplear cortas de

protección. Sin embargo esta estrategia parece insuficiente para lograr sistemas sustentables ya que apuntan solamente a lograr una adecuada regeneración y producción de la componente arbórea. El mayor conocimiento científico y técnico actual de los bosques fueguinos, como asimismo los nuevos paradigmas ecológicos y de manejo, permiten sugerir nuevos criterios sobre los que se pueden fundar sistemas de manejo sustentable que combinen y potencien las ventajas de asociar la producción del bosque con la conservación de la diversidad biológica y las funciones ecosistémicas.

Agradecimientos

La mayoría de la información original aportada en éste capítulo está vinculada a dos convenios de gran significación científica y académica para sus integrantes. Por un lado el Proyecto *Subantarctis*, desarrollado entre 1984 y 1988, en el marco de una fructífera colaboración entre Argentina (CONICET) y España (CSIC). Entre sus participantes españoles debemos agradecer a Albert Solé y Ana Cabaneiro por facilitarnos datos inéditos de suelos. Para desarrollar éste proyecto se contó con el apoyo logístico e institucional en Ushuaia del CADIC; Jorge Rabassa fue un impulsor permanente de nuestro trabajo. Por otro, el Convenio de colaboración de largo plazo existente entre el LISEA de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina y el International Institute of Tropical Forestry del USDA Forest Service, Puerto Rico, sin cuya cooperación permanente la mayoría de los trabajos que ejecuta el LISEA serían imposibles de realizar. Nuestro especial reconocimiento su director Ariel E. Lugo, a la responsable del laboratorio Químico de IITF Mary J. Sánchez y al personal a su cargo. En el campo la tarea de Claudio Bilos fue fundacional para instalar los diversos sitios de estudio basales. En el laboratorio químico del LISEA colaboraron Gustavo Maselli, Nora Arrieta y Martha Roggiero. A Ankila Hiremath y Jack Ewel por sus detalladas respuestas y comentarios a nuestras preguntas sobre la aplicación de índices de eficiencia de uso de nutrientes. Nuestras gracias a Horacio Spinedi, Ignacio

Mundo, Gonzalo Caballé y Guillermo Martínez Pastur por facilitarnos algunas de las fotos. Asimismo agradecemos a los estudiantes de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo y de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, ambas de la UNLP, que cooperaron en tareas de campo. A Irma Gamundí, Marcelo Perdomo, Mario Aloggia, Ricardo Hlopec, Luis Colombo y Néstor Urquía por su amistad, colaboración y apoyo.

Bibliografía

- ADAMS, M. A. y P. M. ATTIWILL. 1986. Nutrient cycling and nitrogen mineralization in eucalypt forests of south-east Australia. *Plant Soil*, 92:341-362.
- AERTS, R. 1990. Nutrient-use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, 84:391-397.
- AERTS, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *J. Ecol.*, 84:597-608.
- AERTS, R. y H. DE CALUWE. 1994. Effects of nitrogen supply on canopy structure and leaf nitrogen distribution in *Carex* species. *Ecology*, 75: 1482-1490.
- AERTS, R. y M. J. VAN DER PEIJL. 1993. A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient poor habitats. *Oikos*, 66:144-147.
- AGEE, J. K. y M. H. HUFF. 1987. Fuel succession in a western hemlock/Douglas –fir forest. *Can. J. For. Res.*, 17:697-704.
- AGREN, G. I. 1983. Nitrogen productivity of some conifers. *Can. J. For. Res.*, 13: 494-500.
- AIZEN, M. A. y C. EZCURRA. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecol. Aust.*, 8: 217-236.
- ALEXOPOULOUS, C. J. y C. W. MIMS. 1979. *Introductory Mycology*. Wiley, 3ra ed., NY, EEUU.
- ALLOGIA, M., DEL BARRIO, G., BIANCIOTTO, O., FERRÉS, L., GALLART, F. y J. PUIGDEFÁBREGAS. (en prensa). Efectos de los aludes sobre el bosque de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. En: J. Puigdefábregas, F. García-Novo, J.L. Frangi, y A. Vila (eds), *La Tierra del Fuego. Los Sistemas Naturales y su Ocupación Humana*. CSIC. Madrid. España.
- AMARANTHUS, M. P., TRAPPE, J. M. y R. J. MOLINA. 1989. Long-term forest productivity and the living soil. En: D. A. [Perry et al.](#) (eds), *Maintaining the long-term productivity of Pacific Northwest Forest ecosystems*. Timber Press, Portland, OR, EEUU.
- ARMESTO, J. J.; CASASSA, I. y O. DOLLENZ. 1992. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile. *Vegetatio*, 98: 13-22.
- ARNOLDS, F. 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture Ecosystems and Environment* 35:209-244.
- BAGNALL, R. G. 1972. The dry weight and calorific value of litter fall in a New Zealand *Nothofagus* forest. *N. Z. J. Bot.*, 10:27-36.
- BARRERA, M. D.; FRANGI, J. L.; RICHTER, L. L.; PERDOMO, M. H.; y L. B. PINEDO. 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.*, 11:179-188.
- BEGON, M.; HARPER, J. L. y C. R. TOWNSEND. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Omega, S.A., Barcelona.
- BENECKE, U. y A. H. NORDMEYER. 1982. Carbon uptake and allocation by *Nothofagus solandri* var. *cliffortioides* (Hook. f.) Poole and *Pinus contorta* Douglas ex Loudon ssp. *contorta* at montane and sub-alpine altitudes. Pp 9-21. En: R.H. Waring (ed.), *Carbon Uptake and Allocation in Subalpine Ecosystems as a Key to Management*. Oregon State University, Forest Research Laboratory, Corvallis, Oregon.
- BERENDSE, F. y R. AERTS. 1987. Nitrogen-use efficiency: A biologically meaningful definition? *Funct. Ecol.*, 1: 293-296.
- BINKLEY, D. Y P.VITOUSEK. 1991. Soil nutrient availability. Pp 75-95. En: R.W. Pearcy, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W Rundel (eds), *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall.
- BIRK, E. M. y P. VITOUSEK. 1986. Nitrogen availability and nitrogen-use-efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 67:69-79.

- BORMANN, F. H. y G. E. LIKENS. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- BRAY, J. E. y E. GORHAM. 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2: 101-157.
- BUREAU VERITAS. 1996. Estudio de Impacto Ambiental del Proyecto Rio Grande. Buenos Aires (Argentina). 2 vols + mapas.
- BUSWELL, J. A. 1991. Fungal degradation of lignin. Pp 425-480. En: D. K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji y G. R. Knudsen (eds), *Handbook of Applied Mycology Vol. 1 - Soil and Plants* -. Marcel Dekker, Inc.
- CABANEIRO, A.; SOLÉ, A.; BIANCIOTTO, O. y J. PUIGDEFÁBREGAS (en prensa). Formación y evolución de suelos en los principales ecosistemas forestales del sector oriental de Tierra del Fuego (Argentina). En: J. Puigdefábregas, F. García-Novo, J. L. Frangi y A. Vila (eds), *La Tierra del Fuego. Los Sistemas Naturales y su Ocupación Humana*. CSIC. Madrid.
- CAJANDER, A. K. 1926. The theory of forest types. *Acta For. Fenn.*, 29.
- CELLINI, J. M., G. MARTÍNEZ-PASTUR, R. VICENTE, B. DÍAZ, E. WALTER, M. BROUVER y R. VUKASOVIC. 2002. Rendimiento y calidad de trozas de diferentes sistemas de regeneración con retención dispersa y agregada, floreo, corta de protección y tala rasa aplicados en bosques de *Nothofagus pumilio*. 8 pp. En: *Actas del Primer Congreso Chileno de Ciencias Forestales*. Santiago de Chile, octubre del 2002.
- CHABOT, B. F. y D. J. HICKS. 1982. The ecology of leaf live span. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 11: 233-260.
- CHALOT, M.; BATTUT, P. M.; BOTTON, B.; LE TACON, F. y J. GARBAYE. 1988. Recent advances in physiological and practical aspects of ectomycorrhizal effects on tree development. *Acta Oecologica/Ecologia Applicata*, 9:333-351.
- CHAPIN, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Sytem.*, 11: 233-260.
- CHAPIN, F. S. III. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. Pp 67-88. En H.A. Mooney, W.E. Winner y E. J. Pell (eds): *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press, San Diego.
- CLARKSON, D. T. 1985. Factors affecting mineral nutrients acquisition by plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36:77-115.
- COLE, D. W. y M. RAPP. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. En Reichle, C. E. (ed.): *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge: 341-409.
- COLLADO, L. 1999. Estratificación de los bosques de Tierra del Fuego mediante el análisis de imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. Segundo informe de avance. Dirección de Bosques, provincia de Tierra del Fuego. 49 pp + mapas.
- COLLADO, L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego: Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina* 10: 1-15.
- COLLANTES, M. B; ONTIVERO, J. y O. BIANCIOTTO. 1989. Análisis de las comunidades de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. *Parodiana*, 6: 185-195.
- CORONATO, A; ESCOBAR, J.; MALLEA, C.; ROIG, C. y M. LIZARRALDE. 2003. Características geomorfológicas de ríos de montaña colonizados por *Castor canadensis* en Tierra del Fuego, Argentina. *Ecología Austral* 13:15-26.
- CUEVAS, E. y E. MEDINA. 1998. The Role of Nutrient Cycling in the Conservation of Soil Fertility in Tropical Forested Ecosystems. Pp 263-278. En: B. Gopal, P. S. Pathak y K.G. Saxena (eds), *Ecology Today: An Anthology of Contemporary Ecological Research*. International Scientific Publications, New Delhi.
- DEBELL, D. S.; CURTIS, R. O.; HARRINGTON, C. A. y J. C. TAPPEINER. 1997. Shaping stand development through silvicultural practices. Pp 141-149. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), *Creating a Forestry for the 21st*

- Century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Washington DC
- DEFERRARI, G.; LIZARRALDE, M.; ESCOBAR, J.; ALVAREZ, S. y M. C. CAMILIÓN. 1996. Situación actual de la población de rata almizclera introducida en Tierra del Fuego y su estudio cromosómico. Lab. Ecogenética Evolutiva (CADIC-CONICET), Ushuaia. Publicación Técnica 3. Ed. Rec.Nat./Lab Eco.
- DE FINA, A. L. 1976. Datos agroclimáticos de la República Argentina. IDIA 337-342 (Enero-Junio): 57-186.
- DE FINA, A. L. 1972. El clima de la región de los bosques andino-patagónicos argentinos. Pp 35-58. En: M. J. Dimitri (ed.), La Región de los Bosques Andino-Patagónicos. Colección Científica del INTA. Buenos Aires.
- DEL VALLE, H. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. Ecología Austral, 8:103-123.
- DESCHAMPS, J.; WRIGHT, J.; BLUMENFELD, S.; COZZO, D.; LAURÍA, H.; PEREDO, H. y J. VISCARRA SÁNCHEZ. 1997. Patología forestal del cono sur de América. Primera Edición. Orientación gráfica Editora. 238 p.
- DE SCHRIJVER, A.; VAN HOYDONCK, G.; NACHTERGALE, L.; DE KEERSMAEKER, L.; MUSCHE, S. y N. LUST. 2000. Comparison of nitrate leaching under silver beech (*Betula pendula*) and corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *Lauricio*) in Flanders (Belgium). Water, Air & Soil Pollution, 122:77-91.
- DONOSO ZEGERS, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Doc Trabajo 38, CONAF-PNUD-FAO, Publ FAO-Chile.
- DONOSO, C. 1987. Variación natural en especies de *Nothofagus* en Chile. Bosque, 8:85-97.
- DONOSO ZEGERS, C. 1990. Ecología Forestal. El Bosque y su Medio Ambiente. Editorial Universitaria, Universidad Austral de Chile, 2ª ed.
- DONOSO ZEGERS, C. 1993. Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DUFFIELD, J. W. 1991. Regiones forestales de América del Norte y del mundo. Pp 61-90. En: R. A. Young (ed.), Introducción a las Ciencias Forestales. Noriega-Limusa, México.
- DUVIGNEAUD, P. y S. DENAEYER-DE SMET. 1964. Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt (forêts tempérées caducifoliées). Lejeunia, NS, 28: 1-147.
- ELIZONDO, M. H. 1997. La lenga en Tierra del Fuego y la Ecología. 12 p. En: II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas, Misiones 13-15 de agosto de 1997. Comisión Bosque Nativo y Protección ambiental. Asociación Forestal Argentina.
- EGLER, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. Vegetatio, 4:412-417.
- EWEL, J. J. y S. W. BIGELOW. 1996. Plant life forms and tropical ecosystem functioning. Pp 101-126. En: G. Orians, R. Dirzo y J. H. Cushman (eds), Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests. Springer Verlag, Berlín.
- EWEL, J. J. y A. J. HIREMATH. 1998. Nutrient use efficiency and the management of degraded lands. Pp 199-215. En: B. Gopal, P. S. Pathak y K. G. Saxena (eds), Ecology today: an anthology of contemporary ecological research. Intern. Sci. Publ., New Delhi, India:
- FANGMEIER, A.; HADWIGER FANGMEIER, A.; VANDER ERDEN, L. y H. J. JÄEGER. 1994. Effects of atmospheric ammonia on vegetation- a review. Environmental Pollution, 86:43-82.
- FERRER, J. A. 1981. Geografía y propiedades de los suelos de la Patagonia. Pp 11-58. En: Primeras Jornadas Regionales de suelos de la patagonia. Asociación Argentina de la Ciencia del Suelo. Neuquén - SC de Bariloche.
- FIELD, C. B. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. Oecologia, 56: 341-347.

- FIELD, C. B. y H. A. MOONEY. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. Pp. 25-55. En: T. J. Givnish (ed.), *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge, Cambridge University Press
- FOGEL, R. y G. HUNT 1983. Contributions of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Can. J. For. Res.*, 13:219-232.
- FRANGI, J. L. 1999. Forest management in Tierra del Fuego: one more threat to the environment or an opportunity for sustainable development? *Industry and Environment*, 22 :75-78.
- FRANGI, J. L. y L. L. RICHTER. 1994. Balances hídricos de bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. *Rev. Fac. Agron., La Plata*, 70:65-79.
- FRANGI, J. L.; RICHTER, L. L. ; BARRERA, M. M. y M. ALOGGIA. 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Can. J. For. Res.*, 27: 1095-1102.
- FRANKLIN, J. F.; BERG, D. R.; THORNBURGH, D. A. y J. C. TAPPEINER. 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. Pp 111-139. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), *Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management*. Island Press, Washington DC.
- FREDERIKSEN, P. 1988. Soils of Tierra del Fuego. A Satellite-based Land Survey Approach. *Folia Geographica Danica*, 18: 159 p. C.A. Reitzels Forlag. Copenhagen.
- FURNISS, R. L. y V. M. CAROLIN. 1977. Western forest insects. USDA For. Serv. Misc. Publ. No.1339.
- GALLART, F. 1990. Algunos ejemplos de utilización de técnicas de simulación en Geomorfología. Pp 773-782. En: I Reunión Nacional de Geomorfología, Teruel, España.
- GALLART, F., CLOTET-PERARNAU, N., BIANCIOTTO, O. y J. PUIGDEFABREGAS. 1994. Peat soil flows in Bahía del Buen Suceso, Tierra del Fuego (Argentina). *Geomorphology*, 9: 235-241.
- GALLOWAY, J. N.; KEENE, W. C. y G. E. LIKENS. 1996. Processes controlling the composition of precipitation at a remote southern hemisphere location: Torres del Paine National Park, Chile. *J. Geophysical Res.*, 101: 6883-6897.
- GAMUNDÍ, I.J. 1975. Fungi. Ascomycetes, Pezizales. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir.), *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*, X (3), 185p. FECIC, Bs As.
- GAMUNDÍ, I. J. 1986. Fungi. Ascomycetes, Cyttriales, Helotiales: Geoglossaceae, Dermateaceae. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir.), *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*, X (4), 126p. FECIC, Bs As.
- GAMUNDÍ, I. J. y E. HORAK. 2002. Hongos de los Bosques Andino-Patagónicos. Editorial Vazquez Mazzini. 141 pp.
- GARNIER, E.; GOBIN, O. y H. POORTER. 1995. Nitrogen productivity depends on photosynthetic nitrogen use efficiency and on nitrogen allocation within the plant. *Ann. Bot.*, 76: 667-672.
- GEA IZQUIERDO, G.; MARTÍNEZ PASTUR; G.; CELLINI, J. M.; LENCINAS, M. V.; MUNDO, I.; BURNS, S. y J. BOZZI. 2003. Cuatro décadas de manejo forestal en la provincia de Tierra del Fuego. 9 p. En: *Actas Décimas Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales*. Facultad de Ciencias Forestales (UNaM) - EEA Montecarlo (INTA). Eldorado (Misiones), octubre del 2003.
- GODEAS, A. M.; ARAMBARRI, A M.; GAMUNDÍ, I. J. y H. A. SPINEDI. 1985. Descomposición de la hojarasca en el bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). *Ciencia del Suelo*, 3: 68-77.
- GODLEY, E. J. 1960. The botany of southern Chile in relation with New Zealand and the Subantarctic. *Proc. Roy. Soc. Bot.*, 152: 457-475
- GODOY, R.; OYARZÚN, C. y V. GERDING. 2001. Precipitation chemistry in deciduous and evergreen *Nothofagus* forests of southern Chile under a low deposition climate. *Basic and Applied Ecology*, 2: 65-72.

- GOMEZ, I.; GALLOPIN, G. C. y M. GROSS. 1987. Predicciones del peso seco y del área foliar en tres especies del género *Nothofagus*. *Ecología (Argentina)*, 8: 69-80.
- GOSZ, J. R. 1981. Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. *Ecol. Bull.*, 33:405-426.
- GRANT, W. D. y P. E. LONG. 1981. *Environmental Microbiology*. Blackie, Glasgow y Londres.
- GRAY, J. T. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. I. Community nutrient cycling and nutrient-use efficiency. *J. Ecology*, 71: 21-41.
- GRIFFIN, D. M. 1977. Water potential and wood-decay fungi. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 15:319-329.
- GRUBB, P. J. 1989. The role of mineral nutrients in the tropics: a plant ecologist's view. Pp 417-436. En: J. Proctor (ed.), *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Special Publication N° 9, British Ecological Society. Blackwell Sci. Public.
- GUARRERA, S. A.; GAMUNDÍ DE AMOS, I. y D. RABINOVICH DE HALPERIN (dir.). 1975-1998. *Flora Criptogámica de Tierra del Fuego*. FECIC, Bs As. Los siguientes tomos y fascículos, ordenados cronológicamente, están dedicados a los hongos: X (3), 185p; II, 107p; XI (3), 62p; X (1), 120p; XI (2), 74p; XI (6), 524p; X (4), 126p; XII (2), 60p; X (5), 131p.
- GUERRERO FORERO, E. 1996. Micorriza: fundamentos biológicos y estado del arte. Pp 3-46. En: E. Guerrero Forero (ed.), *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. Fondo FEN, Bogotá, Colombia.
- GUTIÉRREZ, E.; FONS, J.; ROMANÑA, J. y V. R. VALLEJO. 1989. Soil vegetation relationships in *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. En: VI PSA International Congress. Valparaiso, Chile.
- GUTIÉRREZ, E.; VALLEJO, V. R.; ROMANÑA, J. y J. FONS. 1991. The subantarctic *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego: distribution, structure and production. *Oecologia Aquatica*, 10: 1-14.
- HALLE, F.; OLDEMAN, R. A. A. y P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer Verlag, New York.
- HARMON, M. E.; FRANKLIN, J. F., SWANSON, F. J.; SOLLINS, P.; GREGORY, S. V.; LATTIN, J. D.; ANDERSON, N. H.; CLINE, S. P.; AUMEN, N. G.; SEDELL, J. R.; LIENKAEMPER, G. W.; CROMACK, K. Jr.; y K. W. CUMMINS. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 133-302.
- HARMON, M. E. y H. CHEN. 1991. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *BioScience*, 41: 604-610.
- HARTLEY, J. L. y C. C. MACCREADY. 1952. Uptake of phosphate by excised mycorrhizae of the beech. III. The effect of the fungal sheath on the availability of phosphate to the core. *New Phytol.*, 51:343-348.
- HARTLEY, J. L. y S. E. SMITH. 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, Londres. 481 p.
- HARVEY, A. E.; PAGE-DUMROESE, D. S.; GRAHAM, R. T. y M. F. JURGENSEN. 1991. Ectomycorrhizal activity and conifer growth interactions in Western-montane forest soils. En: *Proceedings management and productivity of Western-montane forest soils*. USDA-FS General technical report INT 280. Ogden, Utah, EEUU.
- HAWKSWORTH, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycological Research*, 95: 641-655.
- HEDIN, L. O.; ARMESTO, J. y A. H. JOHNSON. 1995. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old growth temperate forest: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, 76: 493-509.
- HEUSSER, C. J. 1987. Fire history of Fuego-Patagonia. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 5:93-109.
- HICKEY, J.E., BLAKESLEY, A. J. y B. TURNER. 1982. Seedfall and germination of *Nothofagus cunninghamii* (Hook) Oerst., *Eucryphia lucida* (Labille.) Baill and *Atherosperma moscatum* Labill. Implications for regeneration practice. *Aust. For. Res.*, 13: 21-28.

- HINCKLEY, T. M.; GOLDSTEIN, G. H.; MEINZER, F. y R. O. TESKEY. 1985. Environmental constraints at arctic, temperate-maritime and tropical treelines. Pp 21-30. En: H. Turner y W. Tranquillini (eds), Establishment and Tending of Subalpine Forest : Research and Management. Rapports Institut Federal de Recherches Forestieres 270. Birmensdorf, Switzerland.
- HIREMATH, A. J.; EWEL, J. y T. G. COLE. 2002. Nutrient use efficiency in three fast-growing tropical trees. *For. Sci.*, 48: 662-672.
- HIROSE, T. 1975. Relations between turnover rate, resource utility, and structure of some plant populations: a study in the matter budget. *J. Fac. Scienc. Section III: Botany* 11: 355-407.
- HO, I. y B. ZAK. 1979. Acid phosphatase activity of six ectomycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.*, 57:1203-1205.
- HOLDRIDGE, L. R. 1978. Ecología. Basada en zonas de vida. IICA, Costa Rica.
- HORAK, E. 1979. Fungi. Basidiomycetes Agaricales y Gasteromycetes secotioides. 524 p. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir.), Flora Criptogámica de Tierra del Fuego, XI (6). FECIC, Bs As.
- HOWARD, T. M. 1973. Studies in the ecology of *Nothofagus cunninghamii* Oerst. II. Phenology. *Aust. J. Bot.*, 21: 79-92
- INGESTAD, T. y G. I. AGREN. 1988. Nutrient uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiol. Plant.*, 72: 450-459.
- ITURRASPE, R.; SOTTINI, R.; SCHROEDER, C. y J. ESCOBAR. 1989. Generación de información hidroclimática en Tierra del Fuego. Hidrología y Variables Climáticas del Territorio de Tierra del Fuego, Información básica. CONICET-CADIC, Contribución Científica n° 7: 4-170. Ushuaia, Argentina.
- JANOS, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*, 12 (suppl): 56-64.
- JANOS, D. P. 1983. Tropical mycorrhizas, nutrient cycles and plant growth. Pp 327-345. En: S. L. Sutton et al. (eds), Tropical rain forests: ecology and management. Blackwell Sci. Publ. Oxford, UK.
- JANOS, D. P. 1985. Mycorrhizal fungi: agents or symptoms of tropical community composition? Pp 98-103. En: R. Molina (ed.), Proc. 6th North American Conference on Mycorrhizae. Oregon State University, Corvallis, Oregon, EEUU.
- KALELA, E. K. 1941. Über die Holzarten und die durch die klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in der Wäldern Ostpatagoniens. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A* 2: 5-151.
- KHANNA, P. K. y B. ULRICH. 1991. Ecochemistry of temperate deciduous forests. Pp 121-163. En: G. E. Röhrig y B. Ulrich (eds), Temperate deciduous forests. Ecosystems of the World 7. Elsevier.
- KHOM, K. A. y J. F. FRANKLIN. 1997. Introduction. Pp 1-5. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Washington, DC.
- KILLINGBECK, K. T. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77: 643-698.
- KIMMINS, J. P. 1987. Forest ecology. MacMillan, NY.
- KOERSELMAN, W. y A. F. M. MEULEMAN. 1996. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J. Appl. Ecol.* 33:1441-1450.
- KOZLOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J. y S. G. PALLARDY. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, Inc. 657p.
- KRANKINA, O. N. y M. E. HARMON. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Water Air Soil Pollut.*, 82:227-238.
- LAMBERS, H.; STUART CHAPIN III, F. y T. L. PONS. 1998. Plant physiological ecology. Springer Verlag, NY.
- LANCIOTTI, M. L.; COLMET-DAAGE, F. y H. MORRÁS. 1993. Los suelos de los ñirantales de la Tierra del Fuego. Pp 413-414. En: XIV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Mendoza.

- LEVETT, M. P., ADAMS, J. A. y T. W. WALKER. 1985. Nutrient returns in litterfall in two indigenous and two radiata pine forests, Westland, New Zealand. *N. Z. J. Bot.*, 23: 55-64.
- LIKENS, G. E.; BORMANN, F.H.; PIERCE, R. S.; EATON, J. S. y N. M. JOHNSON. 1977. Biogeochemistry of a forested watershed. Springer-Verlag, New York.
- LIKENS, G. E.; KEENE, W. C.; MILLER, J. M. y D. GALLOWAY. 1987. Chemistry of precipitation from remote site in Australia. *J. Geophysical Res.*, 92:13299-13314.
- LITTLE, E. L. 1953. Checklist of native and naturalized trees of the US, including Alaska. USDA-FS, Handbook 41. Washington, DC.
- LIZARRALDE, M. 1993. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego. *AMBIO*, 22:351-358.
- LIZARRALDE, M.; DEFERRARI, G. A.; ALVAREZ, S. E. y J. M. ESCOBAR. 1996. Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern beech forest of Tierra del Fuego (Argentina). *Ecología Austral*, 6:101-105.
- LIZARRALDE, M. y J. M. ESCOBAR. 2000. Mamíferos exóticos en la Tierra del Fuego. *Ciencia Hoy* 10: 52-63.
- LUGO, A. E. 1978. Stress and Ecosystems. Pp 62-101. En: J. H. Thorpe y J. Whitfield Gibbons (eds), *Energy and Environmental Stress in Aquatic Systems*. Technical Information Center, USDOE Symposium Series 48, Conf-771114.
- LUGO, A.E. Y S. BROWN. 1991. Comparing Tropical and Temperate Forests. Chapter 16: 319-330. En: J. Cole, G. Lovett y S Findlay (eds), *Comparative analysis of ecosystems: patterns, mechanisms, and theories*. Springer-Verlag, New York.
- LUGO, A. E. y G. L. MORRIS. 1982. Los sistemas ecológicos y la humanidad. Monografía N° 23. OEA.
- LUGO, A. E.; BARON, J. S.; FROST, T. P.; CUNDY, T. W. y P. DITTBERNER. 1999. Ecosystems Processes and Functioning. Pp 219-254. En: R. C. Szaro, N. C. Johnson, W. T. SEXTON y A. J. MALK (eds), *Ecological stewardship: a common reference for ecosystem management*. Volumen 2. Elsevier Science. Oxford, UK.
- MARTÍNEZ PASTUR, G.; M. FERNÁNDEZ y P. L. PERI. 1994. Variación de parámetros estructurales y de composición del sotobosque de *Nothofagus pumilio* en relación a gradiente ambientales indirectos. *Cien. For.*, 9: 11-22.
- MARTINEZ PASTUR, G.; PINEDO L. y C. FERNÁNDEZ. 1997. Germinación de semillas y sistemas de propagación clonal en bosques de lenga de Tierra del Fuego. Pp 1-7. En: II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Asociación Forestal Argentina.
- MARTINIC, M. B. 1973. Panorama de la colonización en Tierra del Fuego entre 1881 y 1900. *Ans. Inst. Pat.* (Punta Arenas, Chile), 4: 5-69.
- MARX, D. H. 1962. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 10: 429-434.
- MASER, C. y J. M. TRAPPE. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. U.S. For. Serv. Res. Pap. GTR-PNW-164.
- MASER, C.; TARANT, R. F.; TRAPPE, J. M. y J. F. FRANKLIN. 1988. From the forest o to the sea: a story of fallen trees. U.S. For. Serv. Res. Pap. PNW-GTR-229.
- MAZZARINO, M. J.; BERTILLER, M.; SCHLICHTER, T. y M. GOBBI. 1998. Nutrient cycling in Patagonian ecosystems. *Ecología Austral*, 8:167-181.
- MEANS, J. E.; MACMILLAN, P. C. y K. CROMACK Jr. 1992. Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, U.S.A. *Can. J. For. Res.* 22: 1536-1546.
- MELILLO, J. M. 1981. Nitrogen cycling in deciduous forests. Pp 427-442. En: F.E. Clark y T. Rosswall (eds), *Terrestrial nitrogen Cycles-Processes. Ecosystem strategies and management dynamics*. Ecological Bulletin, Stockholm 33.
- MELIN, E. y H. NILSSON. 1952. Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings

- through mycorrhizal mycelium. *Svensk. Bot.Tidskr.*, 46:281-285.
- MENGE, J. A. y L. F. GRAND. 1977. The effect of fertilization on growth and mycorrhizae numbers in 11-year-old loblolly pine plantation. *For. Sci.*, 23: 37-44.
- MENGE, J. A. y L. F. GRAND. 1978. Effect of fertilization on production of epigeous basidiocarps by mycorrhizal fungi in loblolly pine plantation. *Can. J. Bot.*, 56: 2357-2362.
- MILLER, R. B. 1968. Flows and cycles of macro- and microelements in forest soil and its environment. *Trans. 9th International Congress of Soil Science* 40: 323-331.
- MILLER, O. K. 1982. Taxonomy of ecto- and ectendomycorrhizal fungi. Pp 91-101. En: N. C. Schenck (ed.), *Methods and principles of mycorrhizal research*. The Amer. Phytopathological Soc., St. Paul, Minnesota.
- MILLER, P. C. y H. A. MOONEY. 1974. The origin and structure of american arid-zone ecosystems: interaction between environment, form and function. Pp 201-209. En: *Proc. of the 1st Intern. Cong. of Ecology*, La Haya. PUDOC, Wageningen.
- MORELLO, J. H. 1985. Perfil Ecológico de Sudamérica. Vol 1. Características estructurales de Sudamérica y su relación con espacios semejantes del planeta. ICI, Ediciones Cultura Hispánica.
- MOORE, D. M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, *Mylodon*. *Bot. J. Linn. Soc. London*, 77:177-202.
- MOORE, D. M. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, England, and Missouri Botanical Garden, USA.
- MOYERSON, B. 1996. Ectomicorrizas en ecosistemas tropicales. Pp 69-104. En: E. Guerrero Forero (ed.), *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. Fondo FEN, Bogotá, Colombia.
- MUTARELLI, E. y E. ORFILA. 1973. Algunos resultados de las investigaciones de manejo silvicultural que se realizan en los Bosques Andino-patagónicos de Argentina. *Rev. For. Arg.*, 17: 69-75.
- NADELHOFFER, K. J.; ABER, J. D. y J. M. MELILLO. 1985. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology*, 66:1377-1390.
- NORTON, D. A. y W. SCHÖNENBERGER. 1984. The growth forms and ecology of *Nothofagus solandri* at the alpine timberline, Craigieburn range, New Zealand. *Arct. Alp. Res.*, 16: 361-370.
- ODUM, H. T. y E. ODUM. 1981. *Energy basis for man and nature*. 2nd edition. McGraw-Hill, EEUU.
- OLIVER, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *For. Ecol. Manage.*, 3:153-168.
- OLIVER, C. D. y B. C. LARSON. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, NY.
- OLSON, J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-331.
- OLROG, C., 1984. *Las aves argentinas*. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. 352 pp.
- O'NEILL, R. V.; DE ANGELIS, D. L.; WAIDE, J.B. y T. F. H. ALLEN. 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ Press, Princeton, N.J., EEUU.
- OYARZÚN, C. E.; GODOY, R. y A. SEPÚLVEDA. 1998. Water and nutrient fluxes in a cool temperate rainforest at the Cordillera de la Costa in southern Chile. *Hydrol. Proc.*, 12: 1067-1077.
- OYARZÚN, C. E.; GODOY, R. y S. LEIVA. 2002. Depositación atmosférica de nitrógeno en un transecto valle longitudinal-cordillera de Los Andes, centro-sur de Chile. *Rev. Chil. His. Nat.* 75: 233-243.
- OROZCO, C. 1996. Ectomicorrizas en plantaciones forestales. Pp 105-123. En: E. Guerrero Forero (ed.), *Micorrizas. Recurso biológico del suelo*. Fondo FEN, Bogotá, Colombia.
- PATTON, C. P.; ALEXANDER, C. S. y F. L. KRAMER. 1974. *Physical Geography*. 2nd Edition. Duxbury Press, EEUU.
- PEET, R. K. 1981. Changes in biomass and production during secondary forest succession. Pp 324-360. En: D. C. West, H.H. Shugart y D. B. Botkin (eds), *Forest*

- succession: concepts and applications. Springer-Verlag, N.Y, EEUU.
- PEET, R. K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pp 102-151. En: D. C. Glenn-Lewin, R. K. Peet y T. T. Veblen (eds), Plant succession: theory and prediction. Chapman and Hall, NY, EEUU.
- PEET, R. K. y N. L. CHRISTENSEN. 1987. Competition and tree death. *BioScience*, 37: 586-595.
- PÉREZ, C.; L. HEDIN y J. ARMESTO. 1998. Nitrogen mineralization in two unpolluted old growth forest of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems*, 1: 361-373.
- PERRY, D. A.; R. MOLINA y M. P. AMARANTHUS. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizospheres and reforestation: current knowledge and research needs. *Can. J. For. Res.*, 17: 929-940.
- PISANO, E. 1971. Comunidades vegetales del área del Fiordo Parry, Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. Ser. Cienc. Nat.*, 2:93-133.
- PISANO, E. 1972. Comunidades vegetales del área de la Bahía Morris, Isla Capitán Aracena, Tierra del Fuego. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 3:103-130.
- PISANO, E. 1973a. Fitogeografía de la Península de Brunswick, Magallanes. I. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 4:141-206.
- PISANO, E. 1973b. La vida en los Parques Nacionales de Magallanes. *Monog. Inst. Patagonia (Punta Arenas, Chile)*, 6:1-64.
- PISANO, E. 1974. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica.II. Contribución a la fitogeografía de la zona del Parque Nacional Torres del Paine. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 5: 59-104.
- PISANO, E. 1977. Fitogeografía de Fuego-Patagonia Chilena I. Comunidades vegetales entre las latitudes 52° y 56° S. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 8: 95-119.
- PISANO, E. 1991. Sectorización fitogeográfica del archipiélago sudpatagónico-fueguino. IV. Afinidades florísticas y fitogeográficas entre 30 localidades. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 20: 7-34.
- PISANO, E. 1997. Los bosques de la Patagonia Austral y Tierra del Fuego Chilenas. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 25:9-19.
- PISANO, E. y M. DIMITRI. 1973. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónico. I. *Ans. Inst. Pat. (Punta Arenas, Chile), Ser. Cienc. Nat.*, 4:1-3.
- POOLE, A. L. 1948. The flowering of beech. *N. Z. J. For.* 5:442-447.
- PROSSER GODALL, N. R. 1979. Tierra del Fuego. Ediciones Shanamaüm. Buenos Aires.
- SCHMIDT, H. 1989. Evaluación de los ensayos de manejo forestal de la lenga-XII Región. Univ de Chile, Fac. Cs. Agr. y For. – Corp. For. Nac., XII Reg. Chile, 20 p+ tablas.
- PREMOLI, A. C. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Foster) Oerst. del noroeste andino patagónico. *Bosque*, 12: 53-59.
- PROHASKA, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. Pp 13-112. En: W. Schwerdtfeger (ed.), *Climates of Central and South America. Survey of Climatology* 12. Elsevier Sci. Publ. Co.
- PUIGDEFABREGAS, J.; del BARRIO, G.; y R. ITURRASPE. 1988. Régimen térmico estacional de un ambiente montañoso en la Tierra del Fuego, con especial atención al límite superior del bosque. *Pirineos* 132: 37-42.
- PUIGDEFABREGAS, J.; GALLART, F.; BIANCIOTTO, O.; ALLOGIA, M. y G. DEL BARRIO. 1999. Banded vegetation patterning in a subantarctic forest of Tierra del Fuego, as an outcome on the interaction between wind and tree growth. *Acta Oecologica*, 20: 135-146.
- RAMIREZ, C.; CORREA, M.; FIGUEROA, H y J. SAN MARTIN. 1985. Variación del hábito y habitat de

- Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. Bosque, 6: 55-73.
- READ, D. J. 1991. Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47: 376-391.
- READ, D. H. 1992. The mycorrhizal mycelium. En: M. F. Allen. (ed.), *Mycorrhizal functioning: An integrative plant-fungal process*. Chapman and Hall.
- REBERTUS, A. J.; KITZBERGER, T.; VELEN, T. y L. ROOVERS. 1997. Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina. *Ecology*, 78: 678-692.
- REBERTUS, A. J. y T. T. VELEN. 1993a. Partial wave formation in old-growth *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 120: 461-470.
- REBERTUS, A. J. y T. T. VELEN. 1993b. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.* 4:641-654.
- REICH, P.B.; WALTERS, M. B. y D. S. ELLSWORTH. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol. Monogr.*, 62:365-392.
- RIGHI, D. 1990. Podzols. En: I.N.R.A. (ed.), *Référentiel pédologique français*, 3^{ème} proposition. AFES, Plaisir. Francia.
- RICHTER, L. L. y J. L. FRANGI. 1992. Bases ecológicas para el manejo del bosque de *Nothofagus pumilio* de Tierra del Fuego. *Rev. Fac. Agron., La Plata*, 68: 35-52.
- RODIN, L. E. y N. I. BAZILEVICH. 1967. *Production and Mineral Cycling in Terrestrial Vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburg. 288 p.
- ROIG, F. A.; ANCHORENA, J.; DOLLENZ, O.; FAGGI, A. M. y E. MÉNDEZ. 1985. Las comunidades vegetales de la transecta botánica de la Patagonia austral. Pp 350-519. En: O. Boelcke, D. M. Moore y F. A. Roig (eds), *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET-FECIC, Bs As.
- RÖHRIG, E. 1991. Biomass and productivity. Pp 165-174. En: E. RÖHRIG y B. ULRICH (eds), *Temperate deciduous forests. Ecosystems of the World 7*. Elsevier.
- ROSSWALL, T. 1976. The internal cycle between vegetation, microorganisms and soils. Pp 157-167. En: B.H. Svensson y Soderlund (eds), *Nitrogen, Phosphorus and Sulfur - Global Cycles*. Ecological Bull NFR, 22.
- ROSSWALL, T. 1982. Microbiological regulation of the biogeochemical nitrogen cycle. En: G.P. Robertson, R. Herrera y T. Rosswall (eds), *Nitrogen cycling in Ecosystems of Latin America and the Caribbean*. *Plant and Soil*, 67: 15-34.
- RUSCH, V. 1987. Estudio sobre la regeneración de la lenga en la Cuenca del Río Manso Superior, Río Negro. Informe, no publicado, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Buenos Aires.
- SANDERS, H. L. 1969. Bentic marine diversity and the stability-time hypothesis. Pp 22-28. En G. M. Woodwell y H. H. Smith (eds), *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symposium in Biology, USA BNL.
- SATO, K. y Y. IWASA. 1993. Modeling of wave regeneration in subalpine *Abies* forests: Population dynamics with spatial structure. *Ecology*, 74: 1538-1550.
- SCHAFER, S. R. y M. M. SCHOENEBERGER. 1994. Air pollution and ecosystems health: the mycorrhizal connection. En: F. L. Pflieger y R. G. Linderman (ed.), *Mycorrhizae and plant health*. American Phytology Press. St Paul MN.
- SCHLESINGER, W. H. 1991. *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- SCHMID, B. y F. A. BAZZAZ. 1994. Crown construction, leaf dynamics, and carbon gain in two perennials with contrasting architecture. *Ecol. Mong.*, 64: 177-203.
- SCHMIDT, H. 1989. Evaluación de los ensayos de manejo forestal de la lenga-XII Región. Univ. de Chile, Fac. Ciencias Agrarias y Forestales. Corporación Forestal Nacional. XII Región. Chile.
- SCHMIDT, H. y A. URZÚA. 1982. Transformación y Manejo de los bosques de lenga de Magallanes. Universidad de Chile, Fac. Cs. Agr. y For. - Corp. Nac. For. y Serv. Planif. y Coord., XII Reg. Mag. Ant. Chil., *Cien. Agric.* 11, 62 p.

- SCHOWALTER, T. D.; CALDWELL, B. A.; CARPENTER, S. E.; GRIFFITHS, R. P.; HARMON, M. E.; INGHAM, E. R.; KELSEY, R. G.; LATTIN, J. D. y A. R. MOLDENKE. 1992. Decomposition of fallen trees: effects of initial conditions and heterotroph colonization rates. Pp 373-383. En: K. P. Singh y J. S. Singh (eds), Tropical ecosystems: ecology and management. Wiley Eastern Ltd, New Delhi, India.
- SCHOWALTER, T.; HANSEN, E.; MOLINA, R. y Y. ZHANG. 1997. Integrating the ecological roles of phytofagous insects, plant pathogens, and mycorrhizae in managed forests. Pp 171-189. En K. A. Khom y J. F. Franklin (eds): Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Wash., DC.
- SCHULZE, E-D; MOONEY, H. A.; SALA, O. E.; JOBBAGY, E.; BUCHMANN, N; BAUER, G.; CANADELL, J.; JACKSON, R. B.; LORETI, J.; OESTERHELD, M.; y J.R. EHLERINGER. 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia*, 108: 503-511.
- SHAVER, G. R. y J. M. MELILLO. 1984. Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, 65:1491-1510.
- SILVESTER, W. B.; SOLLINS, P.; VERHOEVEN, T. y S. P. CLINE. 1982. Nitrogen fixation and acetylene reduction in decaying conifer boles: effects of incubation time, aeration, and moisture content. *Can. J. For. Res.*, 12: 646-652.
- SINGER, R. y J. H. MORELLO. 1960. Ectotrophic forest tree mycorrhizae and forest communities. *Ecology*, 41: 549-550.
- SKRT, M. V.; STAFFIERI, G.; FERRERE, P.; MARTINEZ PASTUR, G. y P. L. PERI. 1997. Incidencia de la cobertura, el aprovechamiento y el ramoneo de Lama guanicoe sobre la regeneración de un bosque de *Nothofagus pumilio*. 12p. En: II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas, Misiones 13-15 de agosto de 1997. Comisión Bosque Nativo y Protección ambiental. Asociación Forestal Argentina.
- SMITH, D. M. 1986. The practice of silviculture. 8th Ed. John Wiley & Sons, New York. 527 pp.
- SMN (SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL). 1986. Estadísticas Climatológicas. Boletín N° 36. Fuerza Aérea Argentina.
- SMN (SERVICIO METEOROLÓGICO NACIONAL). 1992. Estadísticas Climatológicas 1981-1990. Boletín N° 37. Fuerza Aérea Argentina.
- SOIL SURVEY STAFF. 1997. National Soils Handbook. USDA-Natural Resources Conservation Service, Washington, DC.
- SPIES, T. 1997. Forest stand structure, composition and function. Pp 11-30. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Washington D.C.
- SPIES, T. A. y J. F. FRANKLIN. 1995. The diversity of maintenance of old-growth forests. En: R. C. Szaro y D. W. Johnson (eds), Biodiversity in managed landscapes. Oxford Univ. Press, NY.
- SPIES, T.A.; FRANKLIN, J.F. y T. B. THOMAS. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology*, 69: 1689-1702.
- SPRUGEL, D. G. y F. H. BORMANN. 1981. Natural disturbance and the steady state in high altitude balsam fir forests. *Science*, 211: 390-393.
- STEWART, G. H. y L. E. BURROWS. 1994. Coarse woody debris in old-growth temperate beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand. *Can. J. For. Res.*, 24: 1989-1996.
- SWIFT, M. J.; HEAL, O. W. y J. M. ANDERSON. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology* 5. Univ. California Press. Berkeley & Los Angeles.
- TAPPEINER, J. C.; LAVENDER, D.; WALSTAD, J.; CURTIS, R. O. y D. S. DE BELL. 1997. Silvicultural Systems and Regeneration Methods: Current Practices and

- New Alternatives. Pp 151-164. En: K. A. Khom y J. F. Franklin (eds), Creating a Forestry for the 21st century. The science of Ecosystem Management. Island Press, Wash., DC.
- TERRADAS, J. 2001. Ecología de la Vegetación. Editorial Omega, España.
- TINKER, P. B.; DURALL, D. M. y M. D. JONES. 1994. Carbon use efficiency in mycorrhizas: theory and sample calculations. *New Phytol.*, 128: 115-122.
- THROWER, L. B. 1966. Terminology for plant parasites. *Phytopathologische Zeitschrift*, 56: 258-259.
- TORTORELLI, L. A. 1956. Maderas y bosques argentinos. Editorial ACME, Bs As.
- TRAPPE, J. M. 1962. Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. *Bot. Rev.* 28: 538-606.
- TUKHANEN, S. 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Botanica Fennicae*, 145: 1-64.
- TURNBULL, C. R. A. y J. L. MADDEN. 1986. Litter accession, accumulation and decomposition in cool temperate forests of southern Tasmania. *Austral. For. Res.* 16: 145-153.
- VAZQUEZ DE ALDANA, B. R. y F. BERENDSE. 1997. Nitrogen-use-efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Funct. Ecol.*, 11: 619-626.
- VEBLEN, T.T.; ASHTON, D. H.; SCHLEGEL, F. M. y A. T. VEBLEN. 1977. Plant succession in a timberline depressed by volcanism in south-central Chile. *J. Biogeography*, 4: 275-294.
- VEBLEN, T. T.; DONOSO Z., C.; SCHLEGEL, F. M. y B. ESCOBAR. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *J. Biogeography*, 8:211-247.
- VEBLEN, T. T.; HILL, R. S. y J. READ (eds). 1996a. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. Yale University Press. 403 p.
- VEBLEN, T. T.; DONOSO, C.; KITZBERGER, T. y A. J. REBERTUS. 1996b. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Pp 293-353. En: T. T. Veblen, R. S. Hill y J. Read (eds), The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. Yale University Press.
- VERHOEVEN, J. T. A.; KOERSELMAN, W. y A. F. M. MEULEMAN. 1996. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trend. Ecol. Evol.*, 11: 495-497.
- VITOUSEK, P. M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *Am. Nat.*:119: 553-572.
- VITOUSEK, P.M. y H. FARRINGTON. 1997. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 37: 63-75.
- VITOUSEK, P. M.; GOSZ, J. R.; GRIER, C. C.; MELILLO, J. M. y W. A. REINERS. 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecol. Monog.*, 52: 155-177.
- VOGT, K. A.; GRIER, C. C.; MEIER, C. E. y R. L. EDMONDS. 1982. Mycorrhizal role in net production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecology*, 63:370-380.
- VOGT, K. A., GRIER, C. C. y D. J. VOGT. 1986. Production, turnover, and nutrient dynamics of above – and belowground detritus of world forests. *Adv. Ecol. Res.*, 15 :303-377.
- VOGT, K. A.; VOGT, D. A.; PALMIOTTO, P. A.; BOON, P.; O'HARA, J. y H. ASBJORNSEN. 1996. Factors controlling the contribution of roots to ecosystem carbon cycles in boreal, temperate and tropical forests. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil*, 87:159-219.
- VOGT, K. A.; GORDON, J. C.; WARGO, J. P.; VOGT, D. J.; et al. 1997. Ecosystems. Balancing science with management. Springer-Verlag, NY.
- WALKER, T. W. y J. K. SYERS. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15:1-19.
- WALTER, H.; E. HARNICKELL y D. MUELLER-DUMBOIS. 1975. Climate-Diagram Maps. Springer Verlag, Stuttgart. 9 mapas.

- WARDLE, J. A. 1970. Ecology of *Nothofagus solandri*. 3. Regeneration. N.Z.J. Bot., 8: 571-608.
- WARDLE, J. A. 1984. The New Zealand beeches. Ecology, utilisation and management. New Zealand Forest Service, Christchurch.
- WARING, R. H. y S. W. RUNNING. 1998. Forest ecosystems. Analysis at multiple scales. Academic Press, NY.
- WATSON, R. T.; NOBLE, I. R.; BOLIN, B.; RAVINDRANATH, N. H.; VERARDO, D. J. y D. J. DOKKEN. 2000. Land Use, Land-Use Change, and Forestry. A special Report of the IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. 377 p.
- WEATHERS, K. y G. E. LIKENS. 1997. Clouds in southern Chile: an important source of nitrogen to nitrogen-limited ecosystems? Environm. Sci. Techn., 31:210-213.
- WEINBERGER, P.; ROMERO, M. y M. OLIVA. 1973. Untersuchungen Uber die durrestistenz patagonischer immergruner geholze. Vegetatio, 28: 75-98.
- WRIGHT, J. E. y J. R. DESCHAMPS. 1975. Fungi Basidiomycetes Aphyllorphorales. 62 p. En: S. A. Guarrera, I. Gamundí de Amos y D. Rabinovich de Halperin (dir), Flora Criptogámica de Tierra del Fuego. XI (3). FECIC, Buenos Aires.
- ZAMORA, E. y A. SANTANA. 1979. Caracterización climática de la costa occidental de la Patagonia entre las latitudes 46° 40' y 56° 30'S. Ans. Inst. Pat. Ser. Cienc. Nat. 10:109-144.



Los bosques de Tierra del Fuego durante el Cuaternario

Jorge Rabassa^{1,2}, Andrea Coronato^{1,2}, Claudio Roig² y Fidel Roig Juárez³

¹ CADIC-CONICET. B. Houssay 200 (9410) Ushuaia, Argentina.

² Universidad Nacional de la Patagonia. Darwin y Canga, (9410) Ushuaia, Argentina.

³ IANIGLA, CRICYT-CONICET. C.C. 330 (5500) Mendoza, Argentina.
e-mail: jorge.mrabassa@cadicush.org.ar

Resumen

Los bosques subantárticos de Tierra del Fuego han existido seguramente durante todo el Cenozoico, pero han sufrido el impacto de las glaciaciones y cambios eustáticos del Cenozoico tardío. Las glaciaciones provocaron su desplazamiento y eventual reemplazo por ambientes de tundra y estepa, con la formación de refugios probablemente en sectores alejados de la Cordillera Fueguina y aun, en sectores de la actual plataforma submarina. La recuperación de los bosques fueguinos luego de la Última Gran Glaciación del Pleistoceno, es decir, a partir de ca. 16.000 años atrás, fue gradual, y se produjo más rápidamente a lo largo del Canal Beagle que en el sector interior de la Isla Grande. Condiciones ecológicas y distribución geográfica similares a las actuales de este ecosistema se habrían alcanzado recién en el Holoceno medio, hace unos 5000 años atrás.

Introducción

Los bosques subantárticos de Tierra del Fuego ($52^{\circ} 20' - 55^{\circ}S$; $63^{\circ} 30' - 72^{\circ} 10'W$) tienen la peculiaridad de estar compuestos casi exclusivamente por un solo género, *Nothofagus*, y por apenas tres especies: *N.betuloides*, *N.pumilio* y *N.antarctica*. Estos bosques fueguinos están claramente relacionados con sus equivalentes andino-patagónicos, con los cuales poseen una historia común, por lo menos desde el Cenozoico tardío, cuando se produjo la emersión definitiva del Archipiélago Fueguino, como consecuencia de la tectónica andina. Los bosques de Tierra del Fuego poseen características que les son propias, resultado de su ubicación geográfica, en el extremo austral de América del Sur (Fig. 1) en las proximidades de la Corriente Circumpolar Antártica, y de la historia geológica y geomorfológica de la región donde se desarrollan. A lo largo del Cuaternario (los últimos 1,8 millones de años), estos ecosistemas sufrieron el impacto de los cambios

climáticos y ambientales desarrollados durante las glaciaciones y períodos interglaciales.



Fig. 1: Mapa de ubicación de las localidades mencionadas en el texto y distribución de la vegetación en el extremo sud de América del Sur.

Geología y geomorfología

El Archipiélago Fueguino está compuesto por dos unidades geológicas de primera magnitud: los Andes de Tierra del Fuego y la Cuenca Magallánica Austral. Una fractura regional de orientación general E-O, la Falla de Magallanes, constituye el margen septentrional de la Placa de Scotia y separa a ésta de la Placa Sudamericana. Los bosques fueguinos se desarrollan fundamentalmente a lo largo de los Andes Fueguinos (Figs. 2 y 3), aunque algunos remanentes se extienden aun hacia la Cuenca Austral, donde conforman comunidades ecotonaes (Fig. 4).

Los Andes Fueguinos han desarrollado un paisaje típicamente alpino, como resultado de su englazamiento repetido a lo largo de todo el Pleistoceno y quizás aun, en el Plioceno. Las rocas que los integran corresponden a acumulaciones sedimentarias marinas del Paleozoico superior y Mesozoico, que fueron metamorfizadas y deformadas en, por lo menos, dos ciclos tectónicos. Estas rocas están intruidas por varios cuerpos plutónicos de diversa edad, debiendo destacarse el Batolito Granítico-Granodiorítico de la Cordillera Darwin, Chile (lat. 54°

30°S; long. 68° 50' - 71° 10'W). En el sector argentino de la Isla Grande, las intrusiones son de tipo mesosilícico, con su mejor exposición en el Cerro Jeujepén, Lago Fagnano (lat. 54° 20'S; long. 67° W) y en Península Ushuaia .

La Cuenca Austral, el registro mas completo de sedimentación marina de edad terciaria del país, se desarrolló desde el Paleoceno hasta el Mioceno, siendo fuertemente plegada en este periodo. Por ello, debe



Fig. 2: Sector de los Andes Fueguinos, en cercanías a la ciudad de Ushuaia. El bosque de *Nothofagus pumilio* se desarrolla en estas laderas de solana hasta los 650 m s.n.m. El bosque siempreverde de *Nothofagus betuloides* se presenta reunido en bosquetes y con coloración verde oscuro. En las laderas se observan cicatrices de deslizamientos de detritos o de aludes de nieve que interfieren la dinámica del bosque. En primer plano, se observa el bosque de lenga y turberas rojas de musgo *Sphagnum sp.* El bosque ribereño presenta grupos de individuos secos, aunque en pie, debido al anegamiento producido por los embalses de la especie invasiva *Castor canadensis*.

destacarse que la emersión final de la Isla Grande y buena parte del Archipiélago Fueguino tuvo lugar en tiempos relativamente muy recientes, probablemente en el Mioceno medio a tardío, quizás menos de 15 millones de años atrás (Ma). Es posible que porciones de la Cordillera Andina hayan estado expuestas parcialmente con anterioridad a esta fecha, pero la extensión y duración de estos eventos son aún desconocidos.

En el Pleistoceno temprano (0,78-1,7 Ma), y quizás aun en el Plioceno tardío (2-3 Ma) se produjo el englazamiento de la Isla Grande, acompañando el cambio climático planetario que dio origen a las glaciaciones continentales, en particular, hacia 2,5 Ma atrás. Los Andes

Fueguinos fueron el área de formación de un manto de hielo de montaña, centrado sobre la Cordillera Darwin por sus mayores elevaciones relativas, y de numerosos glaciares locales en la Isla Grande (Fig. 5). El manto de hielo de montaña originaba numerosos glaciares de descarga, algunos de enormes dimensiones, entre los cuales se destacan el “Glaciar Magallanes” y el “Glaciar Beagle”, los que modelaron las depresiones homónimas. Estos glaciares de descarga se desplazaron radialmente y cubrieron amplios sectores del Archipiélago. Los glaciares locales se formaron en circos, cercanos a las altas cumbres, y confluían con los glaciares de descarga por medio de glaciares de valle. Es aún motivo de debate si la cobertura de la Isla Grande por el hielo fue completa o no en algún momento de la historia. Es posible que los depósitos del denominado “Drift Río Grande” hayan cubierto buena parte de la superficie insular, quizás en el Plioceno tardío. Posteriormente, por lo menos el registro sedimentario y geomorfológico de cinco grandes glaciaciones que afectaron el Archipiélago se han preservado, extendiéndose en estos casos hasta la actual plataforma submarina en la boca oriental del Estrecho de Magallanes, en Bahía San Sebastián y en la boca oriental del Canal Beagle (Coronato *et al.*, 2003). Es posible que los eventos glaciarios hayan sido en realidad mas numerosos, pero sus evidencias físicas han sido obliteradas por las glaciaciones mayores.



Fig. 3: En el centro de la Isla Grande de Tierra del Fuego, al este del Lago Fagnano, el bosque de *Nothofagus pumilio* ocupa colinas de origen glacial rodeadas por turberas rojas de *Sphagnum sp.* y turberas amarillas de gramíneas, formadas en antiguos canales de fusión glacial. El deterioro del bosque se debe a efectos de un episodio de volteo por vientos huracanados en Febrero de 1998.

En la Fig. 2 se muestra la reconstrucción de las condiciones paleogeográficas durante el máximo de la Última Glaciación Pleistocénica, alrededor de 20.000 años calendario atrás (Rabassa *et al.*, 2000).

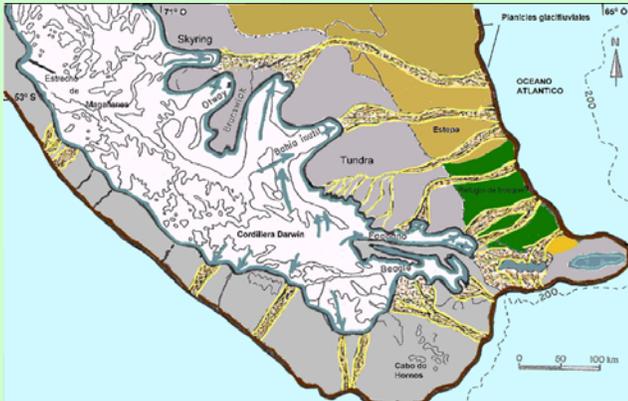


Fig. 4: Paleogeografía de la Isla Grande de Tierra del Fuego durante el Último Máximo Glacial (modificado de Rabassa *et al.*, 2000). Se observa la extensión del manto de hielo de montaña dispersor de los glaciares de valle que modelaron el paisaje en Tierra del Fuego. Nótese la extensión de tierras emergidas por encima de la isobata de 200 m. y la posible distribución de los ambientes de tundra, estepa y bosques.

El avance de los hielos fue acompañado por la aparición de condiciones de suelos permanentemente congelados en sus áreas circundantes, forzando el desplazamiento del bosque hacia sectores de clima y suelos más favorables. En forma similar, durante las glaciaciones se produjo el descenso del nivel del mar, quizás hasta 140 m por debajo del nivel del mar actual durante los máximos glaciales. Esto produjo la exposición de parte de la plataforma submarina, con desarrollo de suelos y adaptación a condiciones subaéreas. Al finalizar cada glaciación, durante los interglaciales, la fusión total o parcial de los casquetes continentales de Eurasia, América del Norte, Groenlandia y Antártida, como así también de los cuerpos de hielo menores en todo el mundo, produjo la elevación del nivel del mar hasta los niveles actuales, forzando una vez más el desplazamiento de los bosques hacia las áreas continentales más elevadas. Esta reiteración cíclica de glaciaciones/interglaciaciones, por lo menos 15 veces en el último millón de años, es muy importante para comprender los efectos sobre el bosque fueguino, su distribución geográfica, su composición biótica y

comportamiento ecológico. Nótese que las condiciones ecológicas y biogeográficas actuales (“Interglacial pleno”) representan circunstancias que, muy lejos de ser las “normales”, han sido en realidad excepcionales durante el Cuaternario, por lo menos en lo que hace a su duración relativa.



Fig. 5: Valle del Río Ewan, centro de la Isla Grande de Tierra del Fuego. El bosque de *N. Antartica* se desarrolla en forma de mosaico en las colinas de rocas sedimentarias mientras que los pastizales ocupan los amplios valles heredados del paisaje glacial.

Finalmente, hace unos 16.000 años radiocarbono antes del presente (a ^{14}C A.P.), los glaciares retrocedieron rápidamente durante el Tardiglacial, siguiendo cambios climáticos globales. En dos oportunidades al menos, el clima empeoró nuevamente, permitiendo el estancamiento y aun, reavance de los hielos, hacia 13.000 y 11.000 a ^{14}C A.P., aproximadamente. Estos eventos fríos y secos durante el Tardiglacial serían coetáneos con episodios similares desarrollados en el Océano Atlántico Norte y que han sido denominados “Oldest/Older Dryas” y “Younger Dryas” en la estratigrafía escandinava. Ya hacia 10.000 a ^{14}C A.P., y particularmente, desde 9.000 a ^{14}C A.P., el clima se hizo muy similar al actual y los glaciares desaparecieron de los valles principales, quedando restringidos al actual casquete glacial de la Cordillera Darwin y cientos de pequeños glaciares de circo y glaciares de valle de altura en el resto de los Andes Fueguinos, muchos de los cuales han desaparecido posteriormente. Luego, hacia 8.000 a ^{14}C A.P., el nivel del mar ascendió fuertemente hasta alcanzar una posición cercana al nivel actual en el Canal Beagle y en el Estrecho de Magallanes. Este último ha sido desde entonces una

formidable barrera ecológica que determinó el aislamiento de los bosques fueguinos de sus contrapartes patagónicas durante los últimos 7000-8000 años calendario.

Estudios palinológicos

Estudios palinológicos de las turberas de Tierra del Fuego han sido llevados a cabo desde la década de 1950 por Vaino Auer (1965, entre otros trabajos), y más recientemente, por [Calvin J. Heusser](#) (1994, 1995, 1998; entre muchos otros trabajos) y Ana M. Borromei y colegas de la Universidad Nacional del Sur (véase por ejemplo, [Grill et al.](#), 2002). Estos estudios consisten en la investigación de granos de polen y esporas presentes en distintos niveles sedimentarios de las turberas, o en depósitos orgánicos intercalados en otras unidades, de origen glacial, aluvial o marino. Metodológicamente, consiste en asumir que la lluvia polínica que se registra sobre la superficie de una turbera es representativa de la vegetación existente en la región circundante, y a su vez, la vegetación es indicadora de las condiciones paleoclimáticas correspondientes. Por otra parte, las muestras estudiadas pueden ser datadas habitualmente en



Fig. 6: Turbera Harborton, Canal Beagle, en otoño. Las turberas cerradas de *Sphagnum sp.* ubicadas en posiciones geomorfológicas estratégicas son utilizadas para el análisis del polen fósil y la reconstrucción paleoambiental. Esta turbera ofrece el perfil polínico más potente y más antiguo a lo largo del Canal Beagle e indica la edad mínima conocida para el retiro del “Glaciar Beagle” después de la Última Glaciación Pleistocena.

forma absoluta por métodos radiocarbónicos.

Los cambios en la vegetación regional son evidentes en la distribución temporal del contenido de

polen arbóreo, esencialmente *Nothofagus*, y su relación con el polen de hierbas y arbustos, fundamentalmente Gramineae y *Empetrum*. Así, contenidos elevados de polen arbóreo se interpretan como correlacionables a condiciones climáticas relativamente más húmedas y más templadas, que permitirían la instalación y desarrollo del bosque. Inversamente, los porcentajes abundantes en polen de hierbas y arbustos corresponderían a épocas más frías y secas, con predominio de una vegetación de tundra, estepa



Fig. 7: Paisaje morénico de Punta Moat, en el extremo oriental del Canal Beagle. El bosque de *Nothofagus sp.* ocupa las laderas de las montañas, alejadas de la costa, y las colinas glaciarias entre las que se desarrollan turberas mixtas y comunidades arbustivas. Los individuos arbóreos cercanos a la costa del Canal Beagle (izquierda de la fotografía) tienen porte arbustivo y están afectados por los vientos frecuentes del S-SW.

o parque abierto, con retracción o desaparición del bosque.

La lluvia polínica actual está dominada por el polen de *Nothofagus*, que puede alcanzar al 90% o más del registro polínico, en zonas de buen desarrollo de bosque cerrado. En cambio, depósitos turbosos intercalados en depósitos glaciares en el Lago Fagnano (Fig. 1), probablemente del fin de la anteúltima glaciación (quizás ca. 150.000 años atrás), presentan una ausencia casi total de polen de *Nothofagus* ([Bujalesky et al.](#), 1997). Esta circunstancia es muy significativa, pues el polen de este género es de distribución anemófila, recorriendo por ello largas distancias y apareciendo en el registro de localidades muy alejadas a su ámbito natural, como por ejemplo, el sud de Brasil. Se interpreta que estas condiciones halladas en el Lago Fagnano corresponderían a tundra, es decir, estepa herbácea/arbustiva muy abierta,

con suelos congelados, con ausencia total de bosque en las cercanías.

Se carece aún de registros polínicos cuya edad se encuentre incuestionablemente en el último periodo glacial (ca. 75.000-18.000 años atrás). Los registros más antiguos de que se dispone en el sector argentino de Tierra del Fuego se encuentran apenas en las cercanías de los 15.000 a ^{14}C A.P., en una turbera de Estancia Harberton (Figs. 1 y 6). En este perfil, el más potente (11,0 m) y



Fig. 8: Turbera almohadillada de *Donatia-Astelia* en la zona morénica de Punta Moat. El Dr. Calvin Heusser y colaboradores tomando muestras para los estudios polínicos a los que se hace referencia en el texto.

temporalmente más extenso (14.600 a ^{14}C A.P.), se observa una concentración relativamente elevada de polen arbóreo ya en la base del perfil (Fig. 3). Esto indica que el bosque estaba ya en esa localidad o próximo a ella en la época mencionada, si bien esta turbera se ubica a casi 40 km al oeste de la morena terminal correspondiente a la última glaciación (Punta Moat, Figs. 1, 7 y 8). El retroceso del hielo debe haber sido muy rápido, forzado por un mejoramiento climático muy brusco, ya que el glaciar todavía se encontraba en contacto con las morenas terminales tan sólo 1000 o 2000 años antes.

Los perfiles polínicos efectuados a lo largo de la costa N del Canal Beagle indican que el bosque ha tenido fluctuaciones durante el Tardiglacial (15.000 a 10.000 a ^{14}C A.P.). En Estancia Harberton se registran altas frecuencias de porcentaje de polen arbóreo (es decir,

períodos más cálidos y húmedos donde el bosque prospera) en ca. 14.600 y 11.700 a ^{14}C A.P., separadas por períodos en los que el polen de *Nothofagus* desaparece casi por completo (períodos fríos y secos, donde se verifica la retracción del bosque; Fig. 3). Más al oeste, en Ushuaia (Figs. 9,10 y 11), la presencia del bosque es menos marcada durante el Tardiglacial pero también presenta fluctuaciones. No obstante, los fechados radiocarbónicos disponibles permiten señalar que el bosque ha tenido una presencia casi constante desde comienzos del Holoceno (10.000 a ^{14}C A.P.) alcanzando una proporción de presencia superior al 50% a partir de la llamada “Fase de Deglaciación” o retiro general del hielo en el Canal Beagle y en los valles interiores (Coronato, 1995).



Fig. 9: Turbera roja de *Sphagnum* sp. en las morenas a 300 m s.n.m. en Ushuaia. Calvin Heusser, Jorge Rabassa y colaboradores tomando muestras para los estudios polínicos a los que se hace referencia en el texto. Las colinas que rodean la turbera están ocupadas por bosque de *Nothofagus pumilio*. Noté la presencia de nieve en el suelo, resultado un temporal de otoño.

En las cuatro localidades presentadas en la Fig. 3 el bosque alcanza frecuencias de 75% y más a partir de los 4.700 a ^{14}C A.P., edad a la cual puede adjudicarse el emplazamiento definitivo del bosque subantártico en la región. Debe notarse que la localidad Moat presenta el valor más bajo de presencia de polen arbóreo en este período debido a que su emplazamiento geográfico, en la boca oriental del Canal Beagle, la somete a condiciones climáticas más rigurosas a causa de su exposición a los vientos del Océano Atlántico Sur. En esta región la

vegetación actual se hace menos boscosa, con predominio de turberas con vegetación almohadillada del tipo “cushion-bogs” y con alta densidad de lagunas del tipo “pond-bogs” formadas por *Astellia* y *Donatia* acompañadas de ejemplares de *Nothofagus betuloides* (Figs. 12 y 13).



Fig. 10: Turbera de *Sphagnum sp.* y gramíneas en las cercanías de Ushuaia, en la que se realizaron estudios polínicos a los que se hace referencia en el texto. Por detrás de la turbera se observa un bosque de *N. punilio* y ejemplares de *N. Antarctica* con porte arbustivo en cercanías a la turbera. Las colinas en segundo plano muestran el efecto en el bosque de antiguos incendios y de la actual actividad ganadera.

Hacia el interior de la Isla Grande, el clima actual incrementa su continentalidad y disminuyen los valores de precipitación, lo cual condiciona el desarrollo del bosque decíduo con *N. antarctica* como especie dominante, extendiéndose en forma de mosaico hasta la latitud 53° 50' S y desapareciendo progresivamente hacia el norte en favor de la estepa arbustiva. Durante el Tardiglacial el bosque ya estaba presente en las costas del Estrecho de Magallanes (Punta Arenas, la localidad más septentrional de las representadas en la Fig. 4) con fluctuaciones entre ca. 14.000 y 10.800 a ^{14}C A.P., demostrando cierto retraso en la recuperación con respecto a la localidad Harberton en el Canal Beagle. Desde los 9.000 a ^{14}C A.P., el desarrollo del bosque se incrementa progresivamente entre el 25% y el 50% de frecuencia en relación a la presencia de herbáceas y gramíneas. Es a partir de ca. 4.700 a ^{14}C A.P. cuando se supera el 75 % de frecuencia en el centro de la Isla Grande de Tierra del Fuego (localidad Lago Fagnano; Fig. 14) y hacia 2.300 a ^{14}C A.P., en la costa N del Estrecho de Magallanes (localidad Punta Arenas; Fig. 4). El área de transición

estepa-bosque (localidad Cabo San Pablo, Heusser y Rabassa 1994) (Fig. 15) muestra fluctuaciones durante el Holoceno tardío, no registradas en las otras localidades, en especial un retroceso importante en la presencia arbórea hacia ca. 1.000 a 14C A.P. En este caso, el ecotono estepa-bosque condiciona la presencia de *Nothofagus sp.* a valores de frecuencia que varían entre 30% y 60%, semejantes a la situación del Holoceno temprano a medio en el Canal Beagle. Lamentablemente, la turbera muestreada en Cabo San Pablo ofrece un registro temporal corto que no permite conocer la situación paleoambiental antes de 3.000 a ^{14}C A.P. Es importante destacar que en todos los casos analizados, la edad más antigua de presencia de bosque está dada por la muestra basal de la turbera analizada ofreciendo una edad mínima, lo cual no significa que el bosque no hubiera existido en las cercanías con anterioridad.



Fig. 11 Bahía Lapataia, Parque Nacional Tierra del Fuego, Canal Beagle, en el extremo sudoccidental de la porción argentina de la Isla Grande de Tierra del Fuego. El bosque de *Nothofagus sp.* se desarrolla desde la costa hasta los 650 m s.n.m. aproximadamente incluyendo especies como *Drimys winteri*

Como conclusión general se destaca que el bosque de *Nothofagus* se estableció en el sector oriental del Canal Beagle, en respuesta a la desaparición del hielo, por lo menos hacia 14.600 a ^{14}C A.P. Luego, el bosque tuvo fluctuaciones con retrocesos y avances con respecto a las especies herbáceas y arbustivas, instalándose como bioma dominante a partir del Holoceno medio, entre 4.000 y 5.000 a ^{14}C A.P., tanto en la costa del Canal Beagle

como en el interior de la Isla Grande de Tierra del Fuego.



Fig. 12: Turbera de *Astelia - Donatia* con abundantes charcas y ejemplares de *N. Betuloides* con porte arbóreo y arbustivo, al este de Punta Moat. Las charcas están ocupadas por *Tetroncium magellanicum*, de color rojizo durante el otoño. Estas turberas son típicas del área de transición del Bosque Subantártico siempreverde y la Tundra Magallánica en la región oriental de la Isla Grande de Tierra del Fuego, de cara al Océano Atlántico Sur.

Estudios dendrocronológicos

La privilegiada ubicación geográfica de Tierra del Fuego incrementa su importancia en la obtención de registros paleoclimáticos de larga duración en altas latitudes. Una forma de obtener estos registros es a través del estudio de los anillos de árboles vivientes hoy en día en los bosques fueguinos, pero también se utilizan troncos subfósiles, procedentes de turberas o sedimentos aluviales. Estos troncos se han conservado gracias a las condiciones biogeoquímicas existentes en esos ambientes, permitiendo una notable preservación de la madera y la reconstrucción de sus secuencias dendrocronológicas. Los ambientes de Tierra del Fuego, en particular sus turberas, han sido particularmente favorables a la conservación de estos troncos y sus valiosos registros (Roig Juñent *et al.*, 1997).

Durante el Holoceno tardío (es decir, los últimos 4500 años), el clima varió desde los episodios fríos y secos del Neoglacial (entre 4000 y 2000 años atrás), a condiciones más templadas y húmedas en los últimos 2000 años, a excepción de la denominada “Pequeña Edad del Hielo”, entre los siglos 16 y 19 de nuestra Era. Es posible que los cambios climáticos del Holoceno tardío involucren desplazamientos en los espectros de frecuencia del espesor de los anillos de los árboles, tanto en lo que hace a la variabilidad interanual como interdecadal, la cual puede

ser definida en cronologías dendrológicas. Sin embargo, no se han podido obtener suficientes árboles vivientes en Tierra del Fuego con longevidad superior a los 400 años, como sí sucede en otros ecosistemas forestales patagónicos. Por ello, cobran especial importancia los troncos subfósiles hallados en las turberas fueguinas.



Fig 13: Turbera mixta de *Astelia*, *Donatia* y *Marsippospermun* incluyendo individuos achaparrados de *N. Betuoides*. Estas turberas acompañan a las turberas con charcas, en la costa sudoriental de la Isla Grande de Tierra del Fuego.

Los ambientes de turbera en Tierra del Fuego ocupan más del 30% de la porción meridional del sector argentino de la Isla Grande, la mayoría de ellos concentrados en áreas previamente cubiertas por los hielos pleistocénicos. Estudios recientes en algunas de estas turberas han proporcionado remanentes de madera de *Nothofagus sp.*, de excelente preservación (Roig Juñent *et al.* 1996). En el Valle de Carbajal, una localidad cercana a Ushuaia en las inmediaciones del Río Olivia (54° 44' S; 68° 12' O), sedimentos turbosos han proporcionado madera subfósil datada por radiocarbono con edades entre 400 y 4000 años atrás. La búsqueda en otras turberas en el área ha expuesto restos de madera con similares edades radiocarbónicas. Más aún, un íntegro bosque subfósil, con cientos de tocones todavía arraigados y fragmentos de troncos incorporados a los sedimentos, ha sido encontrado en Bahía Sloggett, boca oriental del Canal Beagle (55° 01' S; 66° 22' O), de donde un tronco seleccionado ha sido datado en 3150 ± 40 a ¹⁴C A.P.(UBAR 449; Rabassa *et al.*, 2003). La posibilidad de encontrar madera mucho más antigua en los sedimentos turbosos no debe descartarse, permitiendo de esta manera la extensión de las

dendrocronologías mucho más allá de 4000 a ^{14}C A.P. En este sentido, debe ser mencionado el hallazgo de madera subfósil, aunque pobremente preservada para estudios dendrocronológicos, en Punta Pingüinos, Ushuaia ($54^{\circ} 51' \text{ S}$; $68^{\circ} 20' \text{ O}$), una localidad originalmente descrita y estudiada por [Auer](#) (1965). Una muestra de este tronco fue datada en 7700 ± 130 a ^{14}C A.P., lo cual confirma que el bosque de *Nothofagus* ya se había establecido entonces en esta localidad ([Rabassa et al.](#), 2000).



Fig. 14: Turbera de *Sphagnum* sp. con juncáceas en la margen sur del Lago Fagnano, rodeada por bosque de *Nothofagus pumilio* ocupando las colinas glaciares y las laderas de las Sierras de Lucio López

Los estudios en desarrollo permitirán generar series dendrocronológicas de varios miles de años de longitud, mediante el uso de estas maderas subfósiles, a través de dataciones radiocarbónicas y técnicas de cofchado, para hallar las secciones superpuestas de diferentes troncos fósiles. Estos datos permitirán, a su vez, la formulación de inferencias paleoclimáticas de oscilaciones de baja frecuencia, de cambios abruptos y de apartamientos extremos observados en las series dendrocronológicas, así como la construcción de una curva de calibración radiocarbónica para el Hemisferio Sur, basada en dendrocronología, la cual no se encuentra disponible todavía.

Conclusiones

El bosque subantártico fueguino está claramente relacionado con el bosque andino-patagónico, tanto desde el punto de vista de su composición específica como de su

estructura ecológica. Sin embargo, debe destacarse que ambos ecosistemas se encuentran físicamente separados por la formación del Estrecho de Magallanes desde hace unos 8000 años atrás. Es posible que estas circunstancias de aislamiento se hayan repetido asimismo durante los interglaciales anteriores, particularmente en aquéllos que corresponden a los Estadios Isotópicos de Oxígeno 5, 7, 9 y 11 (Pleistoceno medio; [Shackleton](#), 1995), de los cuales se tiene evidencia de alto nivel relativo del mar en la costa atlántica de Tierra del Fuego ([Bujalesky et al.](#), 2001).

Asimismo, las repetidas fluctuaciones climáticas globales que dieron origen a los ciclos glaciación-interglaciación desde el Mioceno cuspidal (ca. 6-7 Ma; [Rabassa et al.](#) 2002) habrían provocado desplazamientos o aun, la desaparición del bosque fueguino en algunos sectores, por lo menos en 50 oportunidades durante los últimos 2.5 Ma (véase [Shackleton](#), 1995), y quizás hasta 15 veces desde el máximo de la Gran Glaciación Patagónica (1,0-1,15 Ma; [Ton That et al.](#), 1999).



Fig. 15: Cercanías del Cabo San Pablo, en la costa Atlántica de Tierra del Fuego. Es el área de transición entre la estepa herbácea y el bosque decido, el cual se ubica en suelos desarrollados en las colinas de rocas terciarias.

En repetidas oportunidades durante las glaciaciones del Cenozoico tardío y particularmente del Pleistoceno, los hielos avanzaron sobre las áreas montañosas de los Andes Fueguinos y aun sobre sectores pedemontanos, llegando en algunos casos hasta la actual

plataforma submarina (Estrecho de Magallanes, Bahía San Sebastián, Boca Oriental del Canal Beagle). En estos períodos, el bosque fue forzado a desplazarse hacia el este y norte, tanto en el actual territorio insular como en la entonces subaérea plataforma submarina. Durante las glaciaciones, la actual Isla Grande de Tierra del Fuego no era sino una península en el sector austral extremo de la Patagonia. Sin embargo, dichas condiciones habrían provocado también el repetido aislamiento de los bosques fueguinos de sus homólogos patagónicos, por lo menos durante los momentos de mayor glaciación, dado que el bosque no habría encontrado ambientes apropiados para su desarrollo continuo, debido sobre todo a la presencia de tundra. Ello seguramente forzó la generación de refugios para el bosque fueguino, los cuales se habrían desarrollado en el sector más oriental de la Isla Grande o en áreas cercanas de la actual plataforma submarina (Fig. 2). Se desconoce aún si estos refugios se mantuvieron aislados entre sí, o si los remanentes del bosque conformaban una única masa forestal continua.

A fines del Pleistoceno (Tardiglacial) se produjo un nuevo y brusco cambio climático, el cual condujo a las condiciones climáticas del Holoceno. A partir de los refugios pleistocénicos, el bosque inició su dispersión, ocupando gradualmente los espacios que los hielos dejaban libres en su retroceso. La recuperación del bosque durante el Pleistoceno tardío fue probablemente muy rápida en un principio, pero las condiciones ecológicas y la distribución geográfica similar a la actual no se alcanzaron sino hasta el Holoceno medio, probablemente hace tan sólo 4700 años atrás.

La recuperación tampoco fue idéntica en todo el Archipiélago Fueguino, ya que la colonización fue más inmediata a lo largo del Canal Beagle, y más lenta en el interior de la Isla Grande, donde condiciones de mayor continentalidad retrasaron la ocupación en varios miles de años en relación a lo que sucedía en las orillas del Canal Beagle. De hecho la recuperación aún continúa, a medida

que nuevos espacios del sector meridional y occidental del archipiélago son colonizados por el bosque, desconociéndose cuáles fueron los límites de ocupación efectiva durante los interglaciales anteriores.

El impacto y consecuencias de estos ciclos paleoclimáticos sobre los bosques fueguinos, con su notable recurrencia en lapsos geológicos relativamente cortos, son aún desconocidos, pero sin duda deberán ser tenidos en cuenta al considerar la composición y variabilidad específica, distribución biogeográfica y dinámica de estos ecosistemas.

La presencia de un registro palinológico de alta calidad y definición para los últimos 15.000 años en Tierra del Fuego, como asimismo la posibilidad de reconstruir una secuencia dendronológica continua para *Nothofagus* durante una parte significativa del Holoceno, constituyen importantes herramientas paleoambientales, las cuales unidas a estudios genéticos en las diferentes especies de fagáceas y estudios geoquímicos en las turberas, actualmente en desarrollo, permitirá seguramente dilucidar los interrogantes aquí planteados a lo largo de investigaciones futuras.

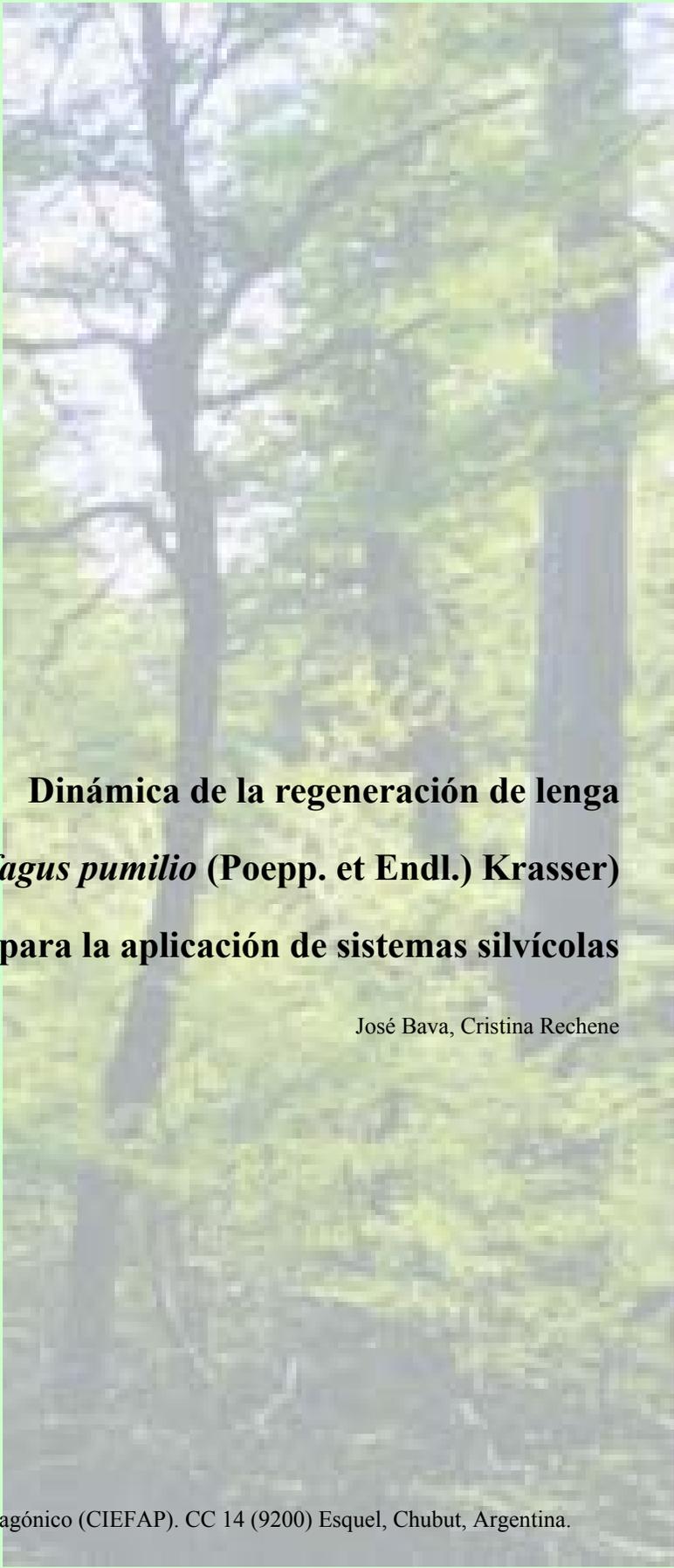
Bibliografía

- AUER, V. 1965. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part IV: Bog profiles. *Annales Academiae Scie. Fennicae. Series A III. Geolog-Geogr.* 80: 1-160.
- BUJALESKY, G., HEUSSER, C., CORONATO, A., ROIG, C. Y RABASSA, J. 1997. Pleistocene glaciolacustrine sedimentation at Lago Fagnano, Andes of Tierra del Fuego, Southernmost South America. *Quaternary Science Reviews* 16 : 767-778.
- BUJALESKY, G., CORONATO, A. E ISLA, F. 2001. Ambientes glacifluviales y litorales cuaternarios de la región del Río Chico, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 56: 73-90.
- CORONATO, A. 1995. The last Pleistocene Glaciation in tributary valleys of the Beagle Channel, Southernmost South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 9:173-182.
- CORONATO, A., MEGLIOLI, A. Y RABASSA, J. 2003. Glaciations in the Magellan Straits and Tierra del Fuego, Southernmost South America. In: Ehlers, J. & Gibbard, P. (eds.), *Quaternary Glaciations - Part III: South America, Asia, Africa, Australia and Antarctic.* Elsevier, LTD.
- GRILL, S., BORROMEI, A., QUATTROCCHIO, M., CORONATO, A., BUJALESKY, G. Y RABASSA, J. 2002. Palynological and sedimentological analysis of Holocene sediments from Río Varela, Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología.* 34: 145-161. Instituto Geológico y Minero de España.
- HEUSSER, C. 1994. Quaternary Palaeoecology of Fuego-Patagonia. *Revista IG Sao Paulo* 15: 7-26.
- HEUSSER, C. 1995. Palaeoecology of a *Donatia-Astellia* cushion bog, Magellanic Moorland-Subantarctic Evergreen Forest transition, southern Tierra del Fuego, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 89: 429-440.
- HEUSSER, C. 1998. Deglacial paleoclimate of the American sector of the Southern Ocean: Late Glacial-Holocene records from the latitude of Canal Beagle (55(S), Argentine Tierra del Fuego. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141:277-301.
- HEUSSER, C. Y RABASSA, J. 1994. Late Holocene forest-steppe interaction at Cabo San Pablo, Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 9:179-188.
- RABASSA, J., CORONATO, A.; BUJALESKY, G., ROIG, C., SALEMME, M., MEGLIOLI, A., HEUSSER, C., GORDILLO, S., BORROMEI, A. Y QUATTROCCHIO, M. 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, Southernmost South America: un updated review. *Quaternary International* 68-71: 217-240.
- RABASSA, J., CORONATO, A., SALEMME, M. Y SINGER, B. 2002. Cronología de las glaciaciones del Cenoico Tardío en la Patagonia: posible impacto en la evolución de los ecosistemas patagónicos y pampeanos. *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. VIII, Corrientes. Argentina, Octubre, 7-10, 2002 Corrientes.*
- RABASSA, J., CORONATO, A., ROIG, C., MARTÍNEZ, O. Y SERRAT, D. 2003. Un bosque sumergido en Bahía Sloggett, Tierra del Fuego, Argentina: Evidencia de actividad neotectónica diferencial en el Holoceno tardío. En: II Reunión de Geomorfología Litoral, Santiago de Compostela, 19-22 junio 2003. *Sociedad Española de Geomorfología y Universidad de Santiago de Compostela*, 15 pp., En prensa.
- ROIG JUÑENT, F., ROIG, C., RABASSA, J. Y BONINSEGNA, J. 1996. Fuegian floating tree-ring chronology from subfossil *Nothofagus* wood. *The Holocene* 6: 469-476.
- ROIG JUÑENT, F., ROIG, C. Y RABASSA, J. 1997. Subfossil *Nothofagus* wood and Holocene dendroclimatic studies in Tierra del Fuego, Argentina. *XIII SASQUA Congress, Grahamstown, South Africa,*

July 14-19, 1997. Abstracts Volume.

SHACKLETON, N.J. 1995. New data on the evolution of Pliocene Climatic Variability. In. Vrba, E.S. *et al.*, eds., *Paleoclimate and Evolution, with emphasis in Human origins*, p. 242-261. Yale University Press, New Haven.

TON-THAT, T.; SINGER, B.; MÖRNER, N. Y
RABASSA, J. 1999. Datación de lavas basálticas por $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ y geología glacial de la región del Lago Buenos Aires, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54: 333-352.



Dinámica de la regeneración de lenga
(*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser)
como base para la aplicación de sistemas silvícolas

José Bava, Cristina Rechene

Resumen

Los bosques de lenga constituyen el principal recurso forestal de los Andes Patagónicos, cumplen además una importante función de protección de cuencas y brindan un significativo aporte a la belleza escénica de la región.

Estos bosques se desarrollan bajo diferentes condiciones edáficas y climáticas a lo largo de sus más de 2000 km de extensión. Esta variedad de situaciones motiva la ocurrencia de diferentes procesos dinámicos, que van desde disturbios de grandes proporciones (caídas masivas por viento, derrumbes) hasta dinámica de claros.

La forma tradicional de aprovechamiento de estos bosques es el floreo, que consiste en la extracción selectiva de árboles de buen estado sanitario y forma, en general de mediano porte. Sin embargo, la variedad de procesos dinámicos que ocurren en el bosque de lenga indican que se puede aplicar con éxito distintos sistemas silviculturales. Éstos pueden conducir el bosque hacia rodales coetáneos, a través de cortas como talas rasas o aclareos sucesivos, que imitan las catástrofes naturales. De la misma manera, éstos pueden conducir el bosque hacia rodales disetáneos a través de cortas de selección en grupos imitando a la dinámica de claros. En este último caso, los impactos sobre el ambiente y el paisaje son menores.

Introducción

Los bosques de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) en Argentina ocupan una estrecha faja que se extiende desde aproximadamente los 38° 55' hasta los 55° de latitud sur. En esta faja se encuentran aproximadamente 1.200.000 hectáreas de bosques puros (Bava 1999). Descontando las superficies de bosques de protección y las áreas que tienen el carácter de parques nacionales o reservas provinciales, Argentina dispone de

unas 350.000 ha de bosques puros productivos de lenga. Se puede estimar que 90.000 ha han sido objeto de uso maderero por lo menos una vez. La práctica corriente es el floreo, o sea la extracción selectiva de los mejores árboles maderables. Como resultado de la misma, los bosques aprovechados pierden su capacidad productiva, pues permanecen ocupando el sitio solamente individuos sobremaduros y de baja calidad. Si bien la tasa de aprovechamiento varía mucho año a año, de acuerdo a los registros de las direcciones de bosque provinciales puede estimarse que anualmente son intervenidas unas 2.000 ha de bosques de lenga que no fueron aprovechados previamente. Esto se realiza sin mediar una planificación que otorgue un marco de sustentabilidad a nivel provincial o de cuencas de producción a este manejo.



Fig 1. Renoval de 20 años de edad deformado por efecto del ramoneo

Otra presión importante sobre el bosque es el pastoreo de ganado, que constituye una práctica rutinaria en los bosques de lenga de la Patagonia continental. El ganado es llevado a los lengales en el verano y es trasladado a los campos de la estepa en el invierno. Esto provoca graves daños tanto en la cantidad, como en la calidad y distribución de la regeneración (Figs. 1 y 2). En lengales sometidos a pastoreo la densidad de regeneración menor a 1 m de altura es tres veces menor que en lengales libres de ganado (Bava y Puig 1992). La presencia de tallos múltiples es una deformación característica del ramoneo del ganado sobre la

regeneración. En Tierra del Fuego se añade la presión de pastoreo del guanaco (*Lama guanicoe*), que al alimentarse de los plantines de lenga produce un efecto similar al del ganado doméstico. Esta especie se encuentra protegida por ley.



Fig 2. Renoval de 60 años de edad deformado por ramoneo. Cuando la carga animal disminuye, las plantas pueden recuperarse pero ya no producirán fustes aserrables.

Los incendios, en su mayoría producidos por efecto antrópico (Rodríguez y Cwielong 1995), afectan frecuentemente el bosque de lenga, muchas veces de manera irreversible. La recuperación de estas superficies depende, en Tierra del Fuego, principalmente de la ausencia del ganado y de la disponibilidad de semillas. Las áreas aledañas a rodales remanentes de los incendios, son repobladas de forma agresiva, mientras que en superficies pastoreadas, solamente es posible observar pequeños matorrales de lenga achaparrados, debido al continuo ramoneo del ganado. En la zona norte de la distribución, las condiciones climáticas dificultan aún más la posibilidad de recuperación.

El aprovechamiento forestal no planificado, el pastoreo y el fuego inciden sobre un recurso que tiene una relevancia muy alta desde el punto de la protección de las cuencas, paisajístico, y de producción de madera. Los bosques de lenga protegen las nacientes de todas las cuencas de agua dulce de la Patagonia, que desembocan tanto en el Pacífico como en el Atlántico y nutren de agua potable a asentamientos urbanos situados en ocasiones

hasta cientos de km del bosque, como Comodoro Rivadavia. El turismo es una actividad creciente en toda la Patagonia y que se encuentra muy ligada al paisaje. La belleza escénica de las laderas cubiertas por bosques de lenga se ve amenazada por los procesos de degradación mencionados. El aprovechamiento forestal debe contemplar estos aspectos, y ser ejecutado de acuerdo a criterios técnicos y biológicos que aseguren su persistencia y el mantenimiento de su capacidad para cumplir sus múltiples funciones. Los procesos naturales que tienen lugar en los bosques deben ser la base para la fijación de las pautas de manejo.

En Argentina y Chile, la experiencia en silvicultura, entendida como ecología forestal aplicada (Burschel y Huss 1987; Smith et al. 1997), aún es limitada y se refiere fundamentalmente a cortas de protección realizadas en Chile (Alvarez y Grosse 1979; Schmidt et al. 1982; Uriarte y Grosse 1991, Schmidt et al. 1994) y algunos ensayos de tala rasa y cortas por aclareos sucesivos realizados en Argentina (Alonso et al 1968; Mutarelli y Orfila 1969a,b; Mutarelli y Orfila 1971, 1973). Estas experiencias han sido muy satisfactorias en lengales al sur de la distribución de la especie, en regiones con régimen isohigro. Ninguna de estas dos opciones puede aplicarse de no mediar un mercado para productos no aserrables, por lo que es necesario proponer alternativas de manejo que puedan ser llevadas a la práctica por aserraderos pequeños o medianos, actualmente responsables de la totalidad de las intervenciones que se realizan. El presente artículo analiza y discute las diferentes opciones para el manejo de lenga en base a la dinámica natural de los bosques y a aspectos operativos tales como relaciones entre volúmenes cortados y volúmenes aserrables producidos.

Distribución y superficie

Los bosques de lenga en Argentina ocupan una estrecha faja que se extiende a lo largo de los faldeos y

zonas aledañas a la cordillera de los Andes, desde los lagos Aluminé y Moquehue, en la provincia de Neuquén, a los 38° 55' S, hasta la costa del canal de Beagle, a los 55° S, al sur de Tierra del Fuego (Fig. 3) (Cabrera 1971; Ifona 1984, 1986a, 1986b, 1986c). Esta distribución responde a distintos factores climáticos y edáficos que determinan la concurrencia interespecífica. Los bosques puros de lenga ocupan aproximadamente 1.200.000 ha, a los que se agregan unas 320.000 ha de bosques mixtos (lenga asociada a coihue (*Nothofagus dombeyi*), araucaria (*Araucaria araucana*), roble (*Nothofagus obliqua* var *obliqua*), raulí, (*Nothofagus alpina*), o guindo (*Nothofagus betuloides*).



Fig. . Distribución de los bosques de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl.) Krasser) en la República Argentina. Fuente: Ifona 1984, 1986, a, b, c; Donoso 1993.

En la República de Chile, la lenga se extiende desde el paralelo 36°56' S, latitud aproximada de la ciudad de Concepción, hasta el sur de Tierra del Fuego y la isla de

Navarino, a los 56° S aproximadamente (Uriarte y Grosse 1991), abarcando una superficie de 1.600.000 ha (Uriarte y Grosse 1991; Cruz 1993). A ambos lados de la cordillera, los bosques puros de lenga cubren una superficie de 2.800.000 ha.

Las condiciones ambientales

Los regímenes climáticos

A lo largo de sus más de 2.000 km de extensión, los bosques de lenga se desarrollan en muy diferentes condiciones de sitio, determinadas por diferentes fuentes de variación. Quizás la más importante de ellas se refiere al régimen pluviométrico. En la zona norte y hasta el sur de Río Mayo (Chubut) aproximadamente, el clima tiene una marcada estacionalidad en las precipitaciones, ya que más del 60 % de las mismas ocurre en el período invernal (Fig. 4). En la zona sur, en las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego, el clima es netamente isohigro (Fig. 4), es decir, no hay déficit hídrico en todo el año (Frangi y Richter 1994).

El gradiente longitudinal

El segundo gradiente climático es longitudinal. En una distancia de 95 km es posible pasar de 4.000 mm de precipitación media anual, en las zonas boscosas cercanas al límite con Chile (aprox 41° 7' S, Puerto Blest), a 300 mm en la estepa patagónica, en las cercanías de Pilcaniyeu, Neuquén (Barros et al. 1983). Este fuerte gradiente oeste-este, que debido a la disposición de la cordillera de los Andes se presenta de sur a norte en Tierra del Fuego, es típico para toda el área de distribución de lenga y determina el tipo de vegetación. Esta diversidad de las condiciones hídricas a lo largo de la distribución de la especie determina importantes diferencias para el establecimiento y desarrollo de la regeneración natural.

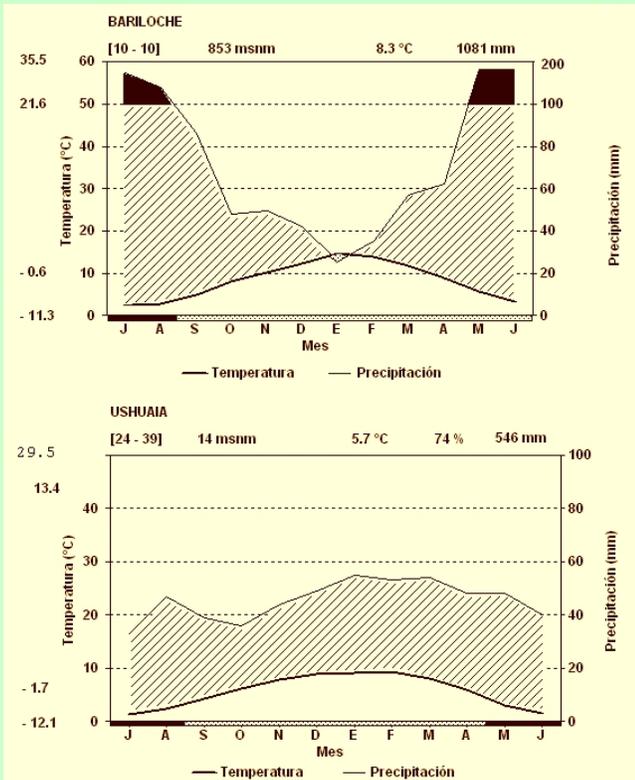


Fig. 4. Diagrama de clima de San Carlos de Bariloche (a) (41° 9' lat. S, 71° 34' long. O), provincia de Río Negro; y de la ciudad de Ushuaia (b) (54° 49' lat. S., 68° 19' long. O), provincia de Tierra del Fuego.

Altitud y temperatura

La faja de bosque de lenga va disminuyendo su altitud de norte a sur a lo largo de la cordillera de Los Andes (Fig. 5). Al norte de su distribución, en el Lago Moquehue (38° 53' S), el límite altitudinal inferior se encuentra a los 1.100 m.s.n.m. En la zona de Bariloche (41° 05' S) los bosques de lenga se encuentran entre los 1.000 y los 1.700 m.s.n.m., por encima de los bosques de coihue (*Nothofagus dombeyi*) (Hueck 1978). Al sur de su distribución, en la isla de Tierra del Fuego, los bosques de lenga llegan hasta el nivel del mar (Alfonso 1947; Costantino 1950), con límites superiores en los 500-600 m.s.n.m. en las umbrías y 600-700 m en las solanas (Puigdefábregas 1992) lo que constituye generalmente al mismo tiempo el límite superior del bosque. Tanto en Tierra del Fuego como en el norte de su distribución, los

bosques de lenga se desarrollan en una faja altitudinal de 400-700 m de ancho.

Con referencia a las temperaturas, Schlatter (1992) estimó que los bosques de lenga se mantienen en un rango de temperatura media anual que varía entre los 6,5 y 7 °C en el límite altitudinal inferior y los 3,5 a 4°C en su límite superior. El límite inferior se encuentra condicionado por la presión de competencia que ejercen otras especies forestales.

La dinámica de la especie

Estructura y disturbios

Considerando la variedad de situaciones en la que se desarrolla lenga a lo largo de toda su distribución, resulta difícil definir un proceso dinámico que caracterice a este bosque. Por el contrario, es posible encontrar evidencias de procesos dinámicos muy diferentes, determinados por condiciones locales o regionales, y que pueden caracterizar la estructura del bosque durante varios siglos.

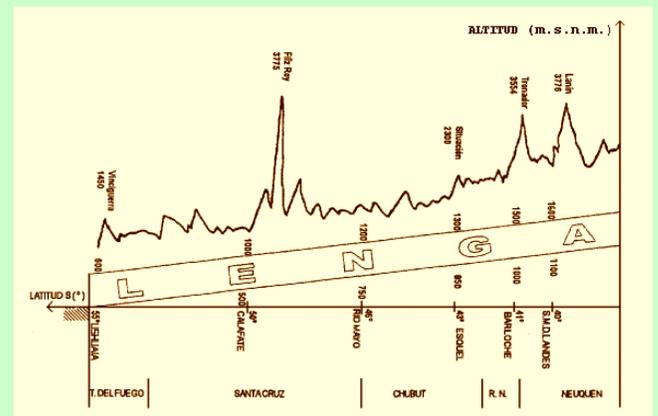


Fig. 5. Representación esquemática de la distribución de lenga. Fuente: Enricci 1994.

Gran parte de la superficie de bosques de lenga no intervenidos se encuentra sometida a una dinámica de claros. Los claros se producen por la caída de árboles sobre maduros, lo que afecta la estabilidad de individuos vecinos, por lo que generalmente la caída se ve acompañada por el

desmoronamiento de dos o tres vecinos. Este proceso puede ser muy rápido o demorar una década o más. Los claros son rápidamente ocupados por la regeneración preexistente. Este proceso conduce a una mezcla muy fina de edades, en la que es posible encontrar individuos de todas las clases de edad en una superficie muy pequeña. Esta dinámica ha sido descrita por numerosos autores, como dinámica de parches (Fig. 6) (Veblen 1985a; Veblen 1985b; Veblen et al. 1987; Veblen et al. 1996).



Fig 6. Bosquete de regeneración en un claro en el bosque.

En ocasiones disturbios de grandes dimensiones, - tales como derrumbes en las laderas o caídas masivas por viento- (Veblen 1985a; Veblen 1985b; Veblen et al. 1987; Veblen et al. 1996) generan áreas que pueden alcanzar hasta 1 km² (Rebertus y Veblen, 1993) en las que se establece una densa regeneración, quedando en pie individuos aislados remanentes del rodal original (Figs. 7 y 8). Estas áreas evolucionan originando fustales, en ocasiones con presencia de algunos árboles padre remanentes. En estos casos, la nueva generación crece vigorosamente en altura, hasta alcanzar el dosel. Este período de crecimiento acelerado, demanda entre 70 y 100 años (Rusch 1987, 1992; Schmidt y Urzúa 1982; Uriarte y Grosse 1991; Rechene 1996). En el caso de caídas masivas por viento, donde la nueva generación puede establecerse a partir de regeneración preexistente, se originan rodales extremadamente coetáneos (Fig. 9) (Veblen 1985 a y b;

Veblen et al. 1987; Veblen et al 1996; Rebertus et al. 1993; Bava 1999a).

Estos rodales coetáneos pueden evolucionar hasta que su estructura empiece a modificarse por la caída de árboles individuales, formándose pequeños huecos en el dosel, es decir, hasta que la dinámica de claros vuelva a caracterizar la evolución del rodal. En aquellos sitios donde determinados factores que atentan contra la estabilidad del bosque tienen mucha importancia, como por ejemplo pendiente muy pronunciada, exposición a vientos muy fuertes, o en las cercanías del límite altitudinal superior del bosque (Veblen 1979), lo más probable es que derrumbes masivos reinicien el ciclo, originándose nuevamente un rodal coetáneo. Estos rodales coetáneos en la etapa de fustal tienen valores de h/d (altura total / sobre diámetro a la altura del pecho, DAP) muy altos y su estabilidad se basa en el colectivo compacto.



Fig 7. Derrumbe por viento. Corresponde a un evento que afectó a más de 2000 ha en tierra del fuego en 1998.

Regeneración

La presencia de un banco de plántulas es una característica de los bosques de lenga no intervenidos (Fig. 10). La densidad supera en general los 5 renovales/m². En estudios realizados en Tierra del Fuego (Bava 1999b), el promedio fue de 19 renovales/m² y un 60 % de las parcelas tienen más de 5 renovales/m² (Fig. 11). En lugares sometidos a

pastoreo intenso, puede establecerse una estrato de gramíneas, que dificulta el establecimiento de lenga.



Fig 8. Cicatrices de derrumbes en las laderas. La presencia de lenga cubriendo toda la ladera indica que el bosque puede recuperarse.

Los renovales se distribuyen según un patrón agregado. Esto no representa un problema importante para las posibilidades de restablecimiento del bosque. El análisis de la frecuencia, es decir, el porcentaje de parcelas ocupadas por al menos un individuo ([Braun Blanquet 1964](#)), indica que la superficie se encuentra ocupada por renovales. En el mismo estudio, el porcentaje de parcelas de 2 m² ocupadas al menos por un renoval, superó el 90 %. Con otras palabras, esto significa que si se dividiera una superficie en unidades de 2 m², el 90 % de las mismas estaría ocupada al menos por un renoval. La elevada densidad de la regeneración y su distribución en toda la superficie dan a esta especie un potencial muy alto para restablecer el bosque en caso de producirse un disturbio de pequeñas o grandes dimensiones, como la formación de un claro por caída de árboles aislados o el desmoronamiento de rodales de superficie variable por caída masiva por viento. En estos casos, los disturbios dan origen a densos latizales. La lenga ha sido clasificada como especie heliófila ([Mutarelli y Orfila 1971](#); [Donoso 1983](#)), es decir, que tiene altos requerimientos de luz para su desarrollo. Por este motivo, la evolución de los mismos latizales está muy asociada al tamaño del claro que le dio origen y a las

condiciones de cobertura del dosel adulto, como se presenta más adelante.

El manejo de los bosques de lenga

Aspectos generales

El manejo forestal debe basarse en la observación de los procesos dinámicos naturales que ocurren en el bosque y debe estar adaptado a las condiciones ambientales de cada rodal, que pueden ser muy diferentes. También se verá condicionado por la estructura de los rodales, que determina la estabilidad de los mismos y la proporción de madera aserrable presente. A continuación se analizan los aspectos centrales de diferentes métodos o formas de manejo que se han experimentado o aplicado masivamente en bosques de lenga. Para ello se recurrió a información bibliográfica y a estadísticas forestales.



Fig 9. Latizal regular originado por un derrumbe por viento

El análisis de la evolución de la regeneración natural ([Rechene 1996](#); [Bava 1999b](#)) constituye un aporte importante a este capítulo. El mismo fue realizado por los autores en bosques de lenga de Tierra del Fuego y analiza la cantidad y calidad de renovales (con una altura de entre 6 a 12 m) establecidos como consecuencia de diferentes procesos naturales e intervenciones antrópicas. Para cuantificar la calidad de los rodales que podrían desarrollarse a partir de esa regeneración natural se identificaron los 40 renovales más vigorosos en parcelas de



Fig 10. Banco de plántulas bajo el dosel

1.000 m² (lo que corresponde a las 400 plantas más vigorosas por hectárea). Esto implica asumir que el rodal futuro estará caracterizado por las plantas más vigorosas del actual estrato de regeneración.

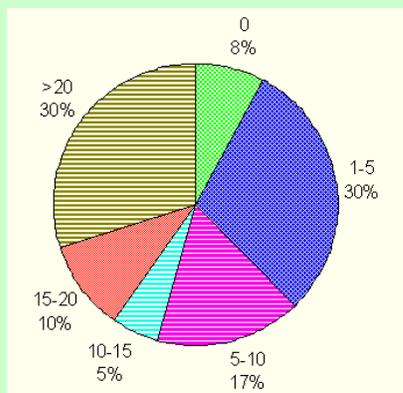


Fig. 11. Porcentaje de parcelas por clase de densidad (N/m²) de renovales menores de 1,3 m de altura (Bava 1999) La densidad promedio es de 19 renovales/m²; con un error standard de 2,8. El índice de agregación q es de 61. n=77.

Se analizó la calidad de las plantas identificadas en función de defectos morfológicos del fuste y sanitarios. Los parámetros considerados fueron: fuste recto, combado, torcido, bifurcado, tallo múltiple. En función de estos aspectos y de la presencia de daños sanitarios (pudriciones, misodendron en el fuste y heridas) se clasificó a los renovales en tres clases de calidad. La primer clase de calidad corresponde a individuos que no tienen ningún defecto en el fuste o un defecto no relevante para la evolución futura. La clase 2 incluye individuos con más de un defecto o un defecto importante. Los individuos de la

tercera clase presentan varios defectos o alguno muy significativo.

La calidad de un rodal puede modificarse mediante intervenciones silvícolas. En un aclareo de conducción (corta destinada a favorecer el desarrollo de los mejores ejemplares de un rodal juvenil) se puede eliminar los individuos vigorosos malformados y favorecer a otros individuos con mejores características tecnológicas. Para cuantificar la calidad que podría tener un rodal desarrollado a partir de la regeneración natural existente si se realizara un aclareo de conducción se identificaron y caracterizaron en las mismas parcelas los mejores 40 renovales de la parcela en función de vigor y forma. Estos individuos son los que se verían favorecidos en caso de realizarse un aclareo y por lo tanto caracterizarían el rodal futuro (Fig. 12).



Fig 12. Análisis de calidad de los renovales. El árbol con la cinta roja es un ejemplar dominante de mala calidad forestal. En caso de realizarse un raleo, sería cortada para favorecer el desarrollo del ejemplar a su derecha (con cinta amarilla) que es un árbol dominante de buena calidad.

La información obtenida en este ensayo, referida a la cantidad y sobre todo a la calidad de la regeneración que se establece como consecuencia de diferentes procesos y

tratamientos brinda una orientación para la toma de decisiones de manejo forestal.

El floreo

En los bosques de lenga es característica la ocurrencia de pudriciones blancas y castañas en el duramen causadas por hongos. Las pudriciones castañas afectan prácticamente la parte basal del fuste de todos los árboles que alcanzaron diámetros utilizables ([Bava 1999b](#)). Esto afecta especialmente a individuos de cualquier posición sociológica a partir de una edad aproximada de 140 años ([Pesutic V. 1978](#); [Cwielong y Rajchenberg 1995](#)). Por este motivo, en los bosques de lenga un alto porcentaje de los fustes no proporciona trozas aserrables.

Debido a esto la forma tradicional de aprovechamiento de los bosques de lenga consiste en la extracción de los mejores árboles en un sentido técnico, práctica que en nuestro país recibe comúnmente la denominación de floreo. La intensidad de esta corta varía de acuerdo a la disponibilidad general de materia prima, los diferentes requerimientos de los industriales, y el tipo de bosque. En general se cortan árboles de mediano porte, ya que árboles de más de 50 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) suelen estar afectados fuertemente por pudriciones ([Bava 1999a](#)). La experiencia recogida a través de años de realización de floreos indica que esta práctica tiene tres efectos negativos ([Bava y Hlopec 1995](#)):

- i. -No se logran las condiciones para el desarrollo satisfactorio de la nueva generación de árboles.
- ii. -Disminuye el valor del bosque como recurso maderero y se dificulta y demora el posterior uso económico de recurso.
- iii. -Cantidades importantes de materia prima permanecen desaprovechadas en el bosque.
- iv. La intensidad de la intervención en los floreos es siempre muy variable pero raramente supera los $100 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, lo que representa no más de un 20 - 30 % de las existencias. En general el promedio de producción es de entre 1,4 a 1,8 trozas por árbol, es decir se tiende a aprovechar árboles con más de una troza aserrable.

El bajo número de árboles apeados por unidad de superficie en el floreo implica una disminución de la cobertura del bosque que no garantiza las condiciones necesarias para el desarrollo de la regeneración natural. La regeneración que se produce después de un floreo se concentra en los pequeños huecos dejados por los árboles extraídos. Los claros producidos en general son pequeños y se cierran por expansión lateral de las copas. En estos pequeños claros, la luz no es suficiente y sólo una pequeña

cantidad de plantas logra establecerse. Estas condiciones retardan asimismo el crecimiento ([Guasp 1993](#); [Loguercio, 1995](#)), haciendo que las plantas lleguen a una edad en la que son susceptibles al ataque de hongos sin haber alcanzado un diámetro comercial. Las plantas que logran sobrevivir, a menudo están malformadas y presentarán con mayor probabilidad problemas de pudrición.

El número de plantas de buena calidad originadas por floreo (Tabla 1) es muy bajo, aún realizando una corta que permita lograr la dominancia de los mejores ejemplares en sentido técnico: en promedio se lograrían 12 ejemplares de primera calidad cada 1000 m² tratados. Estos resultados no son directamente extrapolables a valores por hectárea porque corresponden a pequeños bosquetes cuyo ocurrencia y número por ha depende de la intensidad del floreo.

En rodales de muy buena calidad forestal, es posible que se realicen floreos intensos y que éstos se repitan en intervalos cortos de tiempo. Estos floreos

aclareos sucesivos realizada en varios pasos. En este caso, debido a que el dosel se va abriendo paulatinamente, ampliando los huecos dejados por la intervención anterior, la regeneración puede desarrollarse satisfactoriamente, obteniéndose una adecuada cantidad y calidad de renovales, de no mediar pastoreo.

El manejo como bosque coetáneo

Aspectos generales

La conducción de bosques coetáneos uniformes originados después de una intervención drástica como una tala rasa o una corta de protección constituye la alternativa más simple, mejor entendida y más ampliamente usada como forma de manejo forestal de bosques en el mundo ([Burschel y Huss 1987](#); [Smith et al. 1997](#)). Este tipo de manejo, especialmente adaptado a condiciones donde naturalmente crecen bosques monoespecíficos, ha sido propuesto para bosques de lenga en Argentina y Chile, con turnos que oscilan entre los 90 ([Bava 1999b](#)) y los 100 años

Número de plantas por clase de calidad										
Parcela	Regeneración sin tratamiento			Regeneración con aclareo			Edad	Desvío standard	Altura	DAP
	Clase			Clase						
	1	2	3	1	2	3				
3	4	22	14	9	22	9	47	11,6	11	9,2
4	5	12	23	6	17	17	45	16	13,3	9,6
7	13	8	19	21	3	16	75	139	10,7	9,9
Promedio	7	14	19	12	14	14				

Tabla 1 Distribución en clases de calidad de los 40 renovales más vigorosos (regeneración sin tratamiento) y de los 40 renovales de mejor aptitud forestal (regeneración con aclareo), en parcelas de 1000 m² en manchas de regeneración producidas por floreos ([Rechene 1996](#); [Bava 1999b](#)).

repetidos producirían un efecto similar al de una corta por

([Schmidt y Caldentey 1994](#)).

rápidamente colonizadas por una vigorosa regeneración

Número de plantas por hectárea por clase de calidad										
Parcela	Regeneración sin tratamiento			Regeneración con aclareo			Edad	Desvío standard	Altura	DAP
	Clase			Clase						
	1	2	3	1	2	3				
1	160	170	110	290	80	30	23	1,2	7,4	6,8
8	90	90	260	190	90	150	32	10,6	7,1	7,4
10	167	133	100	267	100	33	25	0,9	7,8	7,8
Promedio	139	131	157	249	90	71				

Tabla 2 Distribución en clases de calidad de los 40 renovales más vigorosos (regeneración sin tratamiento) y de los 40 renovales de mejor aptitud forestal (regeneración con aclareo), en parcelas de 1000 m² en manchas de regeneración producidas por talas rasas (Rechene 1996; Bava 1999b).

Tala rasa en fajas o bosquetes

La realización de talas rasas, en fajas o bosquetes, tiene diversos antecedentes en bosques de lenga de Argentina, variando los resultados en función del sitio donde han sido realizadas. Al norte de la distribución de la lenga, las talas rasas no fueron satisfactorias: donde las precipitaciones se concentran en la temporada invernal, y hay un periodo seco en el verano, las superficies expuestas a la insolación directa y al viento no permiten el establecimiento de la regeneración (Rusch 1987; Rechene 1995).

En Chubut, en talas rasas realizadas en faja y en bosquete (Schmaltz 1992; Bartsch y Rapp 1995) no se ha producido la regeneración después de 6 años de realizadas las cortas, y también se observa la presencia de gramíneas en las zonas más descubiertas (Hahn 1992).

En Tierra del Fuego, donde no hay déficit hídrico durante ninguna estación del año, las experiencias realizadas por el Instituto Forestal Nacional con talas rasas en fajas han sido muy exitosas, en aquellos lugares donde se logró la exclusión del ganado. La tala rasa imita a las catástrofes (avalanchas, deslizamientos en las laderas, derrumbes por viento) que son propias de la dinámica de los bosques de lenga en esta región. Las fajas han sido

natural que 30 años más tarde cuenta con más de 30000 renovales por hectárea (Bava y Hlopec 1995), con un altura aproximada de 7 m en los individuos dominantes. A diferencia de lo que ocurre en los pequeños huecos provocados por floreo, se puede contar con un número elevado de renovales por hectárea de calidad adecuada para el manejo silvícola (Tabla 2).



Fig 13. Latizal regular ocasionado por una tala rasa (Mutarelli et al. 1969a)

La regeneración evoluciona formando latizales densos donde es posible seleccionar un número adecuado de plantas de primera calidad para su posterior conducción (Fig. 13), en un manejo de rodal regular hasta el turno final (Tabla 2). Una vez que estos latizales hayan desarrollado un fuste de 6 a 8 m de adecuada calidad forestal bajo condiciones de máxima competencia (que posibilitan el desrame natural), será necesaria la realización de raleos. Si se aplica el método a grandes superficies anuales, es

necesario prever la forma de financiamiento para esta primera intervención a desecho, que demandará esfuerzos económicos importantes.

La calidad y cantidad de renovales fue analizada en sitios con tala rasa (Tabla 2) de origen antrópico (parcela 8) y natural, por caída por viento (parcelas 1 y 10). En los casos estudiados las talas rasas produjeron un promedio de 270 plantas de calidad aceptablemente buena (clases 1 y 2; Tabla 2). Si se hiciera un aclareo en esos rodales jóvenes, el número de plantas de clases de calidad 1 y 2 puede llegar a 340 por hectárea.

Desde un punto de vista operativo, es más conveniente la realización de talas rasas en fajas que en bosquetes. Para la implementación de este tipo de manejo, es importante la forma en que se alternan las fajas y la dirección de las mismas. Las fajas de tala rasa deben alternarse con superficies intermedias de un ancho equivalente al menos al de 5 fajas. De este modo se logra una mayor estabilidad de la masa que si se alternan una faja de tala rasa con una de bosque, ya que los fuertes vientos de Tierra del Fuego causan daños severos a las fajas de bosque

proveerla de semillas, en caso de que la fuerte intervención eliminara el banco de plántulas. El tener que intervenir con relativa frecuencia el mismo sitio, llevaría a la ejecución de una planificación de caminos que permita el fácil acceso a las partes taladas, para realizar los tratamientos silvícolas intermedios. Intervenciones de este tipo, obligarían a una planificación a largo plazo. Al hacerse la segunda intervención en la primera superficie intervenida, se habría logrado una ordenación del recurso en toda la superficie tratada.

Los factores críticos para la realización de este tipo de tratamiento son de diversa índole. El ingreso producido por la venta de productos que hoy tienen mercado en la región (madera aserrada al estado verde o seca), no cubre los costos del tratamiento propuesto. Para lograr que el tratamiento sea realizable, sería necesaria la existencia de un mercado para los grandes volúmenes de madera que es necesario extraer, que no es apta para el aserrío, debido a su bajo rendimiento en términos de cantidad de tablas producidas en relación al volumen de materia prima procesado.

Fuente	Volumen aserrable (m ³ . ha-1)	Volumen astillable (m ³ . ha-1)	Volumen total (m ³ . ha-1)
Cruz 1993 (1)	71	178	736
Cruz 1993 (2)	59	171	736
Schmidt y Caldentey 1994	81	190	548
Bava 1999b	33	278	683
Martínez Pastur et al. 2000 (3)	107	131	898

(1) Sitio de buena calidad, (2) Sitio de mala calidad, (3) Clase de sitio III (20 a 25 m de altura)

Tabla 3 Volumen total de los rodales intervenidos y volúmenes aserrable y astillable producidos en cortas de protección en Chile (Cruz 1993; Schmidt y Caldentey 1994) y Argentina (Bava 1999b; Martínez Pastur et al. 2000).

remanente. Por este motivo, las fajas deberían ser perpendiculares a la dirección del viento, para impedir que las superficies intervenidas actúen como corredores. La superficie restante, sería intervenida paulatinamente, aproximadamente cada 15 ó 20 años, una vez que la regeneración haya logrado establecerse en forma definitiva. El turno debería ser tal, que al intervenir la última faja, la primera que fue cortada estuviera en condiciones de

Los mercados de madera astillable (trozas no aptas para aserrío que pueden ser destinadas a molienda para la obtención de astillas, materia prima básica para industrias de síntesis, como tableros o pasta celulósica) requieren grandes escalas de producción. Esto implica transformar drásticamente grandes superficies de bosque en rodales coetáneos. Ello trae aparejado algunos problemas relevantes:

En primer lugar, el impacto ambiental asociado a este tipo de intervenciones es alto. En segundo lugar, el manejo de la nueva generación implica inversiones muy grandes, que deben ser realizadas muchos años después de efectuada la primer corta. En las actuales condiciones es difícil suponer que las empresas que realicen cortas ahora afronten estos costos en el futuro. Estas grandes superficies homogéneas no ofrecerán productos comerciales hasta después de un período de 60 a 70 años en caso de que se hayan realizado intervenciones de manejo (por lo menos dos raleos). De no mediar manejo, estos rodales no producirán trozas comerciales aserrables convencionales (aproximadamente 4 m de largo, 35 a 45 cm de diámetro, 0,5 m³ de volumen) por lo menos en 150-180 años. Por último, en regiones turísticas, el impacto de este tipo de cortas sobre el paisaje debe considerarse cuidadosamente, para lograr el uso armónico e integral del recurso.

Salvando estos factores críticos, aún existe un grave inconveniente que debe ser resuelto: la presencia de ganado. Las parcelas de muestreo de tala rasa utilizadas en el estudio eran inaccesibles al pastoreo, una de ellas por alambrados, las otras por haberse originado luego de caídas masivas, las cuales presentaban árboles caídos, sin descomponerse, como barrera natural. La presencia de guanaco (*Lama guanicoe*) y de ganado doméstico, hace que sea imprescindible el planificar de un modo concreto la forma de impedir el pastoreo.

Atendiendo los límites que esta conjunción de factores críticos imponen, la tala rasa en fajas podría ser una alternativa válida para el manejo del bosque de lenga en la provincia de Tierra del Fuego. Sin embargo, en la actualidad un procedimiento de este tipo no es aconsejable debido a los factores citados.

Aclareos sucesivos o cortas de protección

El sistema silvicultural conocido como de aclareos sucesivos o de cortas de protección consiste en la realización de sucesivas cortas que van creando las

condiciones óptimas para el establecimiento de regeneración. Este sistema es aplicado generalmente en bosques monoespecíficos y la cantidad de cortas necesarias para lograr que se instale una nueva generación depende del temperamento de la especie. En el caso de lenga, son necesarias dos o tres intervenciones ([Schmidt y Urzúa 1982](#); [Loguercio 1995](#)). Generalmente se prescribe una primera corta, denominada corta de protección, destinada a promover el desarrollo de la regeneración natural preexistente, y una segunda corta, que se denomina corta final, que debe ser realizada cuando la nueva generación ha alcanzado entre 50 cm y 1 m de altura, en la que se extrae el rodal remanente.

La corta de protección es un procedimiento que se usa ampliamente en los lengales de Chile. Junto con el floreo constituyen las dos únicas alternativas empleadas en la práctica. Este método es usado en el marco de la producción de astillas destinadas a la exportación para la producción de papel, lo que permite utilizar las grandes cantidades de productos no aserrables que se producen en la primera intervención (aproximadamente las dos terceras partes de los árboles que se cortan). En el sector argentino de Tierra del Fuego, no existen industrias que produzcan astillas, por lo que no hay mercado para trozas no aserrables. Sin embargo, la superficie de bosques productivos disponible, estimada en 215.000 ha ([Dirección de Bosques de Tierra del Fuego, 2000](#)), hace posible la instalación de una industria que procese este producto en el futuro.

Número de plantas por hectárea por clase de calidad										
Parcela	Regeneración sin tratamiento			Regeneración con aclareo			Edad	Desvío standard	Altura	DAP
	Clase			Clase						
	1	2	3	1	2	3				
2	110	180	130	230	100	70	41	5,7	7,8	7,5
9	130	10	280	220	10	170	25	1,8	7,9	8,6
Promedio	120	95	205	225	55	120				

Tabla 4. Distribución en clases de calidad de los 40 renovales más vigorosos (regeneración sin tratamiento) y de los 40 renovales de mejor aptitud forestal (regeneración con aclareo), en parcelas de 1000 m² en manchas de regeneración producidas por cortas de protección (Rechene 1996; Bava 1999b).

La producción de grandes volúmenes de madera no apta para el aserrío es una característica esencial de la realización de cortas de protección en bosques de lenga (Tabla 3). Los volúmenes aserrables que se obtienen no representan más de un 15 % del volumen total presente en el bosque antes de la intervención. Después de la misma, los árboles que forman el dosel de protección son individuos de gran tamaño (elegidos por su estabilidad) y viejos, que en la corta final sólo pueden ofrecer trozas astillables.

La primera intervención a realizarse en el bosque virgen será, en general, una corta drástica (corta de protección) con el objetivo de establecer una nueva generación, dado que los rodales jóvenes que deben ser sometidos a raleos o a aclareos representan un porcentaje bajo de la superficie. Para esta primera intervención, deben tenerse en cuenta que esta corta se puede aplicar sobre muy distintas estructuras, como oquedales, fustales maduros, o rodales irregulares. Debe evitarse su aplicación a rodales biestratificados con un estrato joven, de latizal o fustal, ya que eliminar esa generación puede representar perder 40 a 100 años de crecimiento.

En condiciones favorables, esta corta puede dejar un dosel remanente de un 40 % del AB, lo que puede corresponder a un distanciamiento entre árboles remanentes de hasta 10 m. Cortas más drásticas podrían resultar en demoras en el establecimiento de la regeneración. Después de un año de buena semillazón, en una corta de protección

realizada en Tierra del Fuego (Bava 1999b) no hubo un establecimiento importante de nuevas plantas en relación a lo ocurrido en otros tratamientos. Si la densidad de renovales establecidos con anterioridad a la corta hubiera sido baja, habría problemas para lograr el establecimiento de un latizal denso, necesario para la producción de madera de calidad.

Esta intervención debe realizarse con un sistema de aprovechamiento planificado: apeo dirigido y vías de saca definidas. La red de vías de saca, debe ser la misma que se utilice en la corta final y que sirva para facilitar el acceso en la realización de los primeros aclareos.

En el sector chileno de la Isla Grande de Tierra del Fuego, el ramoneo de los renovales por guanaco es un factor que haría inviable el establecimiento de renovales de buena calidad (Schmidt y Caldente 1994). En el sector argentino de la isla existen también reportes sobre la presión del ramoneo de guanacos, (Skrt et al. 1997; Rebertus et al. en prensa), por lo que este factor debe ser tenido en cuenta en la planificación, previéndose las medidas de mitigación correspondientes.

Con la metodología descrita anteriormente, se efectuó el estudio de la calidad y densidad de la regeneración en sitios que presentaban coberturas similares a las que se obtendrían en cortas de protección. En este caso, la cobertura del dosel superior presente era el

remanente de un aprovechamiento forestal con posterior caída de árboles por el viento.

La regeneración se establece rápidamente, y el desarrollo de los latizales originados produce un número suficiente de renovales de buena calidad para conducir una nueva generación de bosque destinado a la producción de madera de alto valor.

En los casos estudiados las cortas de protección han producido un promedio de 215 plantas de calidad aceptable a buena (clases 1 y 2; Tabla 4). Si se hiciera un aclareo en esos rodales jóvenes, el número de plantas de clases de calidad 1 y 2 puede llegar a 280 por hectárea.

Este tipo de tratamiento desde un punto de vista silvícola tiene muy buenas posibilidades para ser aplicado a lo largo de toda la distribución de la lenga, considerando las restricciones impuestas por las diferencias de sitio de cada región. En este marco, en lengales ubicados en el norte de la distribución de esta especie, es necesario que el objetivo de la primera intervención sea lograr el establecimiento de la regeneración natural.



Fig 14. Corta de protección en Tierra del Fuego.

En Tierra del Fuego, sería posible trabajar en aclareos sucesivos en dos tiempos, iniciando el proceso con una corta de protección que deje una cobertura remanente del 40% (Fig. 14), para aplicar luego la corta final cuando la regeneración natural alcance una altura de entre 50 cm y 1m. Esto podría demandar aproximadamente entre 10 y 15 años dependiendo de las condiciones locales de sitio (Fig.

15). Es imprescindible la realización de un raleo cuando las plantas de la nueva generación tengan unos 12 m de altura, con lo que el fuste libre de ramas tiene entre 6 y 8 m de largo. Esta medida permite elevar al doble el número de plantas dominantes de buena calidad, en rodales de 25 a 40 años de edad (Rechene 1996). En la provincia de Chubut, con un período de déficit hídrico en el verano, el establecimiento y desarrollo satisfactorio de la regeneración natural demandará la aplicación de aclareos sucesivos en tres tiempos (Loguercio 1995).

Muchos de los factores críticos descriptos para la realización de las talas rasas en fajas son aplicables también a los aclareos sucesivos. El impacto ambiental asociado a este tipo de intervenciones es alto y la realización de las inversiones en silvicultura (corta final, raleos) también se ve pospuesta hasta varios años después de la corta. Estas grandes superficies homogéneas no ofrecerán productos comerciales hasta después de un período de 60 a 70 años en



Fig 15. Regeneración natural 4 años después de aplicada una corta de protección.

caso de que se hayan realizado intervenciones de manejo o de 150 a 180 años si los rodales fueron abandonados. El efecto visual de estas cortas en grandes superficies es importante.

El manejo como bosque disetáneo

Corta de selección clásica

La corta de selección está orientada a mantener la estructura irregular del bosque, es decir la cohabitación en una superficie relativamente pequeña de individuos de todas las edades, que se distribuyen de acuerdo a una exponencial negativa, con muchos árboles de pequeñas dimensiones y pocos árboles de grandes dimensiones. La estructura original del rodal se ve modificada mediante este tratamiento básicamente en el sentido de que la distribución de frecuencias diamétricas después de la intervención se extiende hasta un diámetro máximo considerado como el objetivo del tratamiento. Además el número de árboles de cada clase diamétrica se ajusta a una distribución teórica definida para cada rodal. Partiendo de bosques no intervenidos que son aprovechados sin ningún criterio

llegado a un diámetro establecido como objetivo del manejo. En el caso de los bosques de lenga, establecer un diámetro meta de 50 o 60 cm implicaría cosechar casi exclusivamente madera no aserrable (Bava, 1999b; Bava y Hlopec 1995), debido a que en su mayoría los ejemplares de mayor tamaño están afectados por pudriciones.

La mayoría de los pies maderables están en la clase diamétrica entre los 30 y los 50 cm, por lo que no se verían comprometidas en la primer intervención. Si el diámetro objetivo se fijara en 40 cm, el efecto no sería el deseado, ya que esto implicaría realizar una corta demasiado intensa (se eliminan los ejemplares de mayor incidencia en la cobertura) que redundaría en una regeneración masiva coetánea. En el ejemplo presentado aquí (Fig. 16) llevar el diámetro objetivo de 50 a 40 cm implica más que duplicar el número de plantas que hay que cortar (Bava 1999b; Bava y Hlopec 1995).

Este procedimiento imita el desmoronamiento de árboles de gran tamaño. Las cortas de selección realizadas de esta manera probablemente no son aplicables a nivel comercial, pero podrían ser recomendadas para el tratamiento de laderas o bosques de alto interés paisajístico

Descripción de la corta realizada	Estructura original			
	Disetáneo	Disetáneo	Biestratificado	Coetáneo
Árboles aserrables cortados (N. ha-1)	16	25	18	33
Árboles anillados (N. ha-1)	27	45	30	48
Área Basal inicial (m ² . ha-1)	59	52,5	56,9	44
Área Basal extraída (m ² . ha-1)	5,3	10,3	4,1	4,2
Volumen aserrable producido (m ³ . ha-1)	8	12,8	6,2	10,2
Volumen no aserrable producido (m ³ . ha-1)	22,6	44,2	26,7	36,3

Fuente: Berón 2001. Las cortas de selección en grupo en los bosques de lenga. Tesis para la obtención del grado de Maestría en Conservación y Gestión del Medio Natural de la Universidad Internacional de Andalucía. Inédito.

Tabla 5 Parámetros de cortas de selección en grupos realizadas en Chubut, Argentina.

silvicultural no es posible llegar a la distribución teórica en una sola corta, debido a diferentes factores es necesario realizar varias intervenciones.

En la corta de selección clásica la regeneración se establece en los claros dejados por los individuos que han

o de protección. Este tipo de manejo implica un bajo impacto al paisaje, y mantiene la estructura original de rodales disetáneos. Esto último hace recomendable su aplicación, tanto en los bosques de régimen isohigro como

en los bosques de Chubut, Río Negro y Neuquén, con períodos de déficit hídrico en el verano.

Assumiendo un crecimiento diamétrico potencial de árboles de lenga en condiciones de manejo de entre 0,4 y 0,6 cm/año (Antequera 1997; Bava 1999b) sería posible realizar una segunda intervención en 30 años cosechando nuevamente entre 80-100 plantas mayores de 50 cm de DAP.

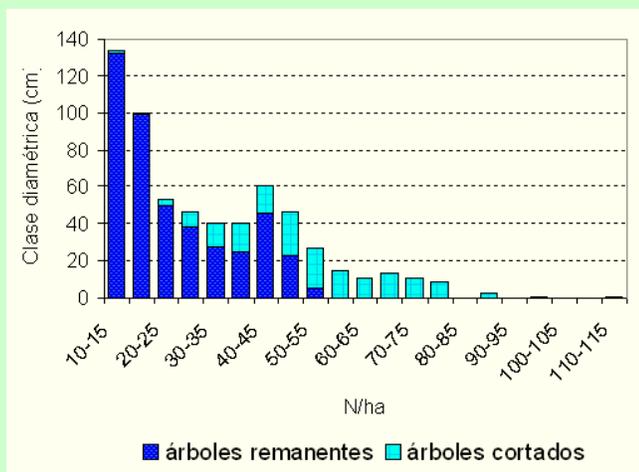


Fig. 16. Distribución de frecuencias diamétricas de los árboles remanentes y de los árboles apeados en una corta de selección en Tierra del Fuego. (Bava y Hlopec 1995).

Corta de selección en grupo

La corta de selección en grupo puede constituir una alternativa a la corta de selección clásica. En bosques de lenga, las unidades o núcleos de regeneración pueden establecerse eliminando grupos de 3 a 5 árboles. Esto puede realizarse apeando plantas maderables (si se encuentran agrupadas), o eliminando mediante apeo o anillado las dos o tres plantas vecinas a el / los árboles maderables elegidos por el motosierrista (Bava y Hlopec 1995). Esto permite lograr un claro de un tamaño más adecuado a los requerimientos para el establecimiento y desarrollo de la regeneración de lenga, sin que implique un aumento excesivo en el costo de aprovechamiento. Esta práctica puede constituir una alternativa para ser ejecutada por

aserraderos medianos y pequeños, ya que no implica extraer madera no aserrable, sino solamente el anillado de plantas vecinas a ejemplares aprovechados.

El tamaño deseable de los claros es variable, y debe adaptarse a las condiciones locales de sitio. En el norte de la zona de distribución, es conveniente la apertura de claros más pequeños en sitios ubicados con exposición norte o este que en sitios de exposición sur (Rechene 1995), debiendo evitarse que los claros lleguen a diámetros cercanos a los 30 m (700 m²) para evitar problemas en la regeneración por desecamiento (Rusch 1987).

De esta forma, los núcleos de regeneración no se originan por el apeo de un árbol sobremaduro sino por el aprovechamiento de uno o más individuos aserrables y el anillado de sus vecinos. En ensayos realizados en bosques de diferentes estructuras en la provincia de Chubut (Berón 2001) se cortaron con este método entre 40 y 80 árboles por hectárea, a razón de 1,5 a 2 árboles sin aptitud forestal para ampliar los claros por cada árbol aserrable cosechado. El volumen producido no superó los 13 m³. ha⁻¹ (Tabla 5) y el área basal cortada varió entre el 7 y el 20 % del área basal original. La superficie afectada por los claros varía en función de la calidad maderera del bosque intervenido. Para mantener una estructura que contenga por lo menos tres generaciones, el máximo de aprovechamiento estará dado por el crecimiento acumulado durante el ciclo de corta, estimable para un período de 30 a 35 años en 60-90 m³. ha⁻¹ de fuste y no afectará más de una tercera parte del área basal presente.

Al igual que en la corta de selección clásica es posible volver a realizar una segunda intervención que produzca fustes aserrables después de un ciclo de corta. Para esta segunda intervención se plantean dos alternativas. La primera es repetir la intervención realizada creando nuevos núcleos de regeneración (bosquetes) a partir de la extracción de pies aserrables y el anillado de vecinos dominantes. La segunda es ampliar los núcleos de

regeneración establecidos en la primera intervención (que tendrán una altura dominante de 5 a 8 m, en función del sitio) a partir de la corta de los árboles del borde de la regeneración establecida.

En ambos casos la intervención debería complementarse con un aclareo de los renovales establecidos, que elimine individuos dominantes malformados, sin afectar prácticamente la densidad de los bosquetes de renovales. Si no se realizan estas intervenciones de mejoramiento en los latizales instalados, se produciría una disminución de la calidad forestal del bosque similar al que produce el floreo.

Esta práctica tiene algunas características ventajosas. Por un lado no implica la producción de grandes volúmenes de madera no aserrable, y puede ser realizada por empresas pequeñas y medianas. Por otro lado su impacto en el ambiente y el paisaje es mucho menor que en el caso de las cortas drásticas propias del manejo de bosque regular propuesto. Además no se separan en el tiempo las intervenciones dedicadas a la producción de madera de los cuidados culturales, sino que se realizan ambas cosas simultáneamente. Esto permite que las industrias realicen estos cuidados (para lo que es imprescindible la presencia de un profesional para la marcación de los mismos) en el momento en que realizan intervenciones relacionadas a la producción de madera.

Conclusiones

Imitando los procesos naturales es posible realizar un uso forestal sustentable de los bosques de lenga a través de diferentes sistemas silviculturales. Para ello es necesario tener en cuenta las características del sitio en cada rodal. Tratamientos que han sido exitosos en Tierra del Fuego no son replicables a las condiciones del norte de la distribución de lenga, donde diferencias en exposición o precipitaciones determinan condiciones totalmente distintas para el establecimiento y desarrollo de la regeneración.

Los diferentes procesos dinámicos dieron lugar a estructuras que son muy diferentes entre sí, y que condicionan la implementación de medidas silviculturales. Las intervenciones que se han realizado desde que se inició la explotación de lenga no han obedecido en general a pautas silvícolas. Como resultado hay una gran variabilidad en términos de distribución de frecuencias diamétricas, estado sanitario y existencias aserrables. Por este motivo, la estructura de cada rodal condiciona el tipo de corta a realizar.

Los diferentes sistemas silviculturales aplicados en distintas condiciones estarán asociados a diversos tipos y grados de impacto ambiental y sobre el paisaje. En este marco, no es posible realizar prescripciones para el manejo con valor general. Las diferentes propuestas deben adaptarse a las condiciones locales.

El floreo cubre los requerimientos ecológicos para la permanencia del bosque de lenga en ausencia de ganado, pero el valor del bosque como productor de madera se va empobreciendo.

La corta de protección y la tala rasa permiten la permanencia del bosque de lenga en el tiempo. Económicamente, estos tratamientos no pueden efectuarse sin que exista un mercado para los volúmenes de madera no aserrable que deberán extraerse o la subvención del Estado, puesto que no se logra cubrir los costos de manejo. Están asociadas a intervenciones de gran escala y alto impacto ambiental y paisajístico.

La lenga se puede manejar como bosque irregular, estableciendo los núcleos de regeneración a través del apeo de plantas aserrables y anillando algunos vecinos (corta de selección en grupo) mucho mejor que determinando un diámetro meta, dado que la madera de los árboles grandes está afectada por pudriciones.

Todo tipo de manejo silvícola debe contemplar el control del ramoneo, ya sea por ganado o por fauna

silvestre, para lograr el establecimiento de una nueva generación de árboles silvícolamente aceptables.

Bibliografía

- ALFONSO, J. L. 1947. La lenga. Min. Agr. Nac. Publ. Misc. 264, 14 p. Bs. As.
- ALONSO, O., E. MUTARELLI y E. ORFILA. 1968. Resultados de los tres primeros años del plan de investigaciones silviculturales y dasométricas necesarias para la organización económica de los bosques *subantárticos argentinos*. *Rev. For. Arg. T 12, N° 1: 3 -21*.
- ALVAREZ G. S. y W. H. GROSSE. 1979. La lenga, un recurso manejable. *Trapananda* 3:45-53.
- ANTEQUERA, S. H. 1997. Crecimiento potencial de la lenga en Tierra del Fuego. Seminario Ingeniería Forestal UNPat. 37 p.
- BARROS, V. R.; V. H. CORDON; C. L. MOYANO; R. J. MENDEZ; J. C. FORQUERA; y O. PIZZIO. 1983. Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. *Fac. Cs. Agr. U.N.Comahue*.
- BARTSCH, N.; y C. RAPP. 1995. Regeneración de lenga (*Nothofagus pumilio*) en una tala rasa en hueco. En: *Regeneración natural de la lenga y aspectos ecológicos relacionados*. CIEFAP. Publ. Téc. N° 21. Esquel 49-73.
- BAVA, J. 1999a. Los bosques de lenga en la Argentina. En *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Donoso, C. y Lara, A. (eds.).
- BAVA, J. 1999b. Aportes ecológicos y silviculturales a la transformación de bosques no intervenidos de lenga (*Nothofagus Pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) en bosques manejados en el sector argentino de Tierra del Fuego. *Publicación técnica* 29. CIEFAP, 138 p.
- BAVA, J. y R. HLOPEC. 1995. El Manejo sustentable de la lenga en Tierra del Fuego. *Jor. For. Pat. San Martín de los Andes*. Tomo 1: 81-96
- BAVA, J. Y C. PUIG. 1992. Regeneración natural de lenga, análisis de algunos factores involucrados. *Actas Seminario Manejo Forestal de la lenga y aspectos ecológicos relacionados*. 85 - 110. Esquel.
- BERÓN F. 2001. Las cortas de selección en grupo en los bosques de lenga. Tesis para la obtención del grado de Maestría en Conservación y Gestión del Medio Natural de la Universidad Internacional de Andalucía. Inédito.
- BRAUN BLANQUET, J. 1964 *Pflanzensoziologie*. 3° Ed. Springer Verlag. Viena. 865 p.
- BURSCHEL, P. y J HUSS. 1987. *Grunriß des Waldbaus. Ein Leitfaden für Studium und Praxis*. Pareys Studentexte 49. 352 p.
- CABRERA, A. L. 1971. *Fitogeografía de la República Argentina.*, Vol. *Soc. Arg. Bot. XIV, N° 1-2* 1-43.
- COSTANTINO, I. N. 1950. La lenga. *Estudio Forestal y método de tratamiento*. *Rev. Fac. Agr. 27 (2): 197-220*. La Plata.
- CRUZ M., G. 1993. *Untersuchungen über die Möglichkeit der überführung der Lenga - Primärwalder in naturnahe Wirtschaftswälder in Magallanes*. Dissertation. *Forstwirtschaftliche Fakultät. Universität Freiburg*. 233 p.
- CWIELONG, P. P. y RAJCHENBERG, M. 1995. Wood-rooting fungi on *Nothofagus pumilio* in Patagonia, Argentina. *Eur. J. For. Path. 25 (1995) 47-60*.
- DIRECCIÓN DE BOSQUES DE TIERRA DEL FUEGO. 2000. *Inventario forestal de la provincia de Tierra del Fuego*.
- DONOSO, C. 1993. *Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica*. De. *Universitaria, Santiago, Chile*. 484 p.
- ENRICCI, J. A. 1994. *Patagonian Andes Region in Argentina. General characteristics*. Publ. Téc. CIEFAP N° 19. Esquel.

- FRANGI, J. L. y L. L. RICHTER. 1994. Balances hídricos de bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego, Argentina. Rev. Fac. de Agron. La Plata. Tomo 70, 65-79.
- GUASP, J. A. 1993. Influencia de la cobertura en el crecimiento de la regeneración en un lengal del N.O. del Chubut. Inf. práctica laboral. AUSMA. Univ. Nac. del Comahue. S. M. de los Andes. 30 p.
- HAHN, N. 1992. Die Verjüngung von *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl. Krasser) bei verschiedenen waldbaulichen Behandlungsmethoden im Andino-patagonischen Bergwald nahe Esquel, Provinz Chubut, Südargentinien. Diplomarbeit an der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br. 191 p.
- HAWLEY, R. C. y D. M. SMITH. 1982. Silvicultura práctica. 2º ed. 544 p.
- HUECK, K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. GTZ, Eschborn, BRD. 476 p.
- IFONA 1984. Pre Carta Forestal Nacional. Territorio Nacional de Tierra del Fuego. 18 p.
- IFONA 1986a. Pre Carta forestal Nacional. Provincia del Chubut. 17 p.
- IFONA 1986b. Pre Carta forestal Nacional. Provincia de Río Negro. 22p.
- IFONA 1986c. Pre Carta forestal Nacional. Provincia de Santa Cruz. 16 p.
- LOGUERCIO, G. A. 1995. Crecimiento de la regeneración natural de la lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser), y su dependencia de las condiciones dominantes de radiación. Publ. Téc. N° 21. CIEFAP. 1-47. Esquel.
- MARTÍNEZ PASTUR, G.; J. M CELLINI, P. L. PERI, R. F. VUKASOVIC y M. C. FERNÁNDEZ. 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). Forest Ecology and Management 134 (2000) 153-162.
- MUTARELLI, E. y N. ORFILA. 1969a. Los bosques de Tierra del Fuego y los primeros ensayos de tratamientos para su regeneración, conducción y organización. Rev. For. Arg. Año XIII, 4. 123-137.
- MUTARELLI, E. y ORFILA. 1969b. Plan de investigaciones silvodosocráticas en las etapas de ordenación, recuperación y reproducción económica de los bosques andino-patagónicos. Actas del 1º Cong. For. Arg. P. 722. Buenos Aires.
- MUTARELLI, E. y E. ORFILA. 1971. Observaciones sobre la regeneración de lenga en parcelas experimentales del Lago Mascardi. Rev. For. Arg., 15 (4): 109-115.
- MUTARELLI, E. y E. ORFILA. 1973. Algunos resultados de las investigaciones de manejo silvicultural que se realizan en los bosques Andino Patagónicos de la Argentina. Rev. For. Arg. T. 13 (3):69-75.
- PESUTIC V., S. 1978. Análisis de estructura-estado sanitario en un bosque de lenga. Univ. de Chile. Fac. de Cs. Agr., Vet. y For. Memoria de título Ing. Ftal.. 68 p.
- PUIGDEFÁBREGAS, J. 1992. Ecología de bosques: dinámica y perturbaciones naturales. En: J. Puigdefrabetgas, F. García Novo., J. Frangi y A. Vila (ed.) La Tierra del Fuego: Los sistemas naturales y su ocupación humana. CSIC. Madrid.
- RAJCHENBERG, M. y P. CWIELONG. (S.F.) The infection of "lenga" (*Nothofagus pumilio*) by *Phellinus andinopatagonicus*.

- REBERTUS, A. J.; T. KITZBERGER; T. VEBLEN y L. M. ROOVERS. (en prensa). Blowdown history and landscape patterns in the Andes of Tierra del Fuego, Argentina.
- REBERTUS, A. J. y T.T. VEBLEN. 1993. Structure and tree-fall gaps dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4:641-54.
- RECHENE, D. C. 1995. Establecimiento y desarrollo de renovales de lenga en situaciones de baja cobertura. *Publ. Téc. N° 21. CIEFAP* P.75-114. Esquel.
- RECHENE, C. 1996. Caracterización de forma y estado sanitario de renovales de lenga (*Nothofagus pumilio* (POEPP. ET ENDL.) KRASSER) como respuesta a diversos tratamientos silviculturales aplicados al bosque virgen y a procesos naturales. Tierra del Fuego. Informe Interno CIEFAP. 22 p.
- RODRIGUEZ, N, y P. CWIELONG, P. 1995. Incendios forestales en la Región Andino-patagónica. *Anales del CIEFAP. Vol. 1. P. 134-140. Esquel*
- RUSCH, V. 1987. Estudio sobre la regeneración de la lenga (*Nothofagus pumilio*) en la cuenca del Río Manso Superior, Río Negro. Informe Interno CONICET. Bs. As. 112 p.
- RUSCH, V. 1992. Principales limitantes para la regeneración de lenga en la zona N.E. de su área de distribución. Variables ambientales en claros del bosque. *Actas Seminario Manejo Forestal de la lenga y aspectos ecológicos relacionados. 61-73. Esquel.*
- SCHLATTER, J. E. 1992. Requerimientos de sitio de lenga (*Nothofagus pumilio* Poepp. et Endl.) Krasser. *Actas Seminario Manejo Forestal de la lenga y aspectos ecológicos relacionados. 3-14. Esquel.*
- SCHMALTZ, J. 1992. Aspectos de regeneración de haya y lenga - una comparación. *Actas Seminario Manejo Forestal de la lenga y aspectos ecológicos relacionados. 74-84. CIEFAP. Esquel. Publ. Téc. 8.*
- SCHMIDT, H. y A. URZUA. 1982. Transformación y manejo de los bosques de lenga en Magallanes. Univ. de Chile, Fac. de Cs. Agr., Vet. y For; Corp. Nac. For. y Servicio de Planificación y Coord. XII Región Magallanes y Antártida Chilena. *Ciencias Agrícolas N° 11. 62 p. Santiago, Chile.*
- SCHMIDT, H. y J. CALDENTY. 1994. Apuntes tercer curso silvicultura de los bosques de lenga. CONAF, CORMA, Univ. de Chile. 109 p. Pta. Arenas
- SKRT, M. V.; G. STAFFIERI, G. MARTÍNEZ PASTUR y P. PERI. 1997. Incidencia de la cobertura, el aprovechamiento y el ramoneo de Lama Guanicoe sobre la regeneración en un bosque de *Nothofagus pumilio*. II Cong. For. Arg. Y Latinoam. AFOA.
- SMITH, D. M.; B. C. LARSON; M. J. KELTY y P. M. S. ASHTON. 1997. The practice of Silviculture. *Applied forest ecology. J. Wiley & sons, inc. 537 p.*
- URIARTE G. DE C., A. y W. H. GROSSE. 1991. Los bosques de lenga. Una orientación para su uso y manejo (Recopilación bibliográfica). *Inf. téc. 126. INFOR. 92 p.*
- VEBLEN, T. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in South Central Chile. *Ecology* 60 (5), 937-945.
- VEBLEN, T. 1985a. Forest development in tree fall gaps in the temperate rain forest of Chile. *Nacional Geographic Research* 1:161-184.
- VEBLEN, T. 1985b. Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forest. In: Pickett, S.T.A. & White, P. (ed.): *The ecology of natural disturbances and*

patch dynamics. New York. Academic Press. 35-52.

VEBLEN, T. y C. DONOSO. 1987. Alteración natural y dinámica regenerativa de las especies chilenas de *Nothofagus* de la región de Los Lagos. *Bosques*. 8(2), 133-142

VEBLEN, T.; C. DONOSO; T. KITZBERGER; y J. REBERTUS. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En Veblen, T.; Hill, R. S.; Read, J. (eds.) 1996. *The ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. 293-353.



Regiones Forestales

- Parque Chaqueño
- Selva Misionera
- Selva Tucumano Boliviana
- Bosque Andino Patagónico
- Monte
- Espinal
- Bosques Fluviales del Paraguay, Paraná, Uruguay
- Talares de la Región Pampeana

Modificado del mapa elaborado por la Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal, Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Desarrollo Social, República Argentina (2002).