

Efectos de la remoción de la biomasa aérea de las especies más abundantes sobre la estructura de un mallín patagónico

Estela Raffaele

Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, C. C. 1336, Bariloche, Río Negro, Argentina

Resumen. *Se analizaron los efectos de la remoción de la biomasa aérea de las especies más abundantes sobre la estructura de un mallín en el NO patagónico. Los tratamientos experimentales consistieron en: (i) remoción de la especie dominante (*Juncus bufonius*); (ii) remoción de la dominante y una especie subdominante (*Carex subantarctica*). Se puso a prueba la hipótesis de que la especie dominante y/o la dominante junto con la subdominante, por competencia, limitan la presencia y abundancia de otras especies; por lo tanto, la remoción de las dominantes aumentaría la riqueza y/o diversidad de la comunidad. Sólo dos especies mostraron cambios significativos un año después de las remociones. En el mismo período, las especies cuya biomasa había sido removida se recuperaron totalmente. No se observaron cambios significativos en la diversidad y riqueza de especies. Los resultados contradicen la hipótesis y sugieren que las especies removidas tienen una tasa de reposición del tejido más rápida que la tasa con la que las otras especies pueden aprovechar los recursos liberados.*

Abstract. *I analyzed the effect of the removal of the aerial biomass of the most abundant species on the plant community structure of a flooded meadow, located in NW Patagonia. The experimental treatments consisted of: (i) the removal of the aerial biomass of the dominant species; (ii) the removal of the aerial biomass of the dominant and the co-dominant species. The following hypothesis was tested: the dominant and the co-dominant species limit the presence and abundance of other species; as a result, species diversity and/or species richness would increase after species removals. Significant differences in species responses were observed only in two species, one year after the removals of species were performed. No significant differences in species diversity and species richness were observed. It is suggested that the removed species have a higher reposition rate of removed tissues than the rate of occupation of the open space by the other species.*

Introducción

Los cambios causados por un disturbio en una comunidad pueden variar desde leves hasta severos, dependiendo principalmente de la intensidad de la perturbación y de la vulnerabilidad de los organismos sometidos a dichas perturbaciones (Connell 1978). Los disturbios experimentales han sido muy útiles para estudiar los cambios estructurales de la comunidad, como así también para entender la dinámica y la sucesión secundaria en las comunidades marinas y terrestres (Allen y Forman 1976, Abdul-Fatih y Bazzaz 1976, Sousa 1980, Hils y Vankat 1980, Armesto y Pickett 1986). Si el disturbio elimina el competidor dominante, la diversidad de especies aumenta (Paine 1966, Connell 1978), mientras que si el disturbio elimina especies subordinadas la diversidad decrece. Existen numerosas evidencias donde la disminución de la dominancia de especies localmente abundantes contribuye al mantenimiento de una alta riqueza específica (Paine 1966, Connell 1978, Sousa 1979, Lubchenco 1978, Bazzaz 1983, Veblen y Ashton 1978, Gurevitch y Unnasch 1989). Sin embargo, en ciertas ocasiones la remoción de especies no afecta a la diversidad o simplemente las especies no muestran respuestas a las remociones, como en el caso de comunidades donde predomina la competencia difusa

(Allen y Forman 1976, Fowler 1981, Silander y Antonovics 1982).

El propósito de este trabajo es analizar los efectos de la remoción selectiva de la biomasa aérea de especies sobre la estructura del ensamble de plantas de un mallín de altura en el NO Patagónico. Para lograrlo, se estudió: (i) la remoción de la biomasa aérea de la especie dominante (*Juncus bufonius*) en diferentes momentos de la estación de crecimiento y la remoción conjunta de la biomasa aérea de la dominante y una de las especies subdominantes (*Carex subantarctica*). Se probó la siguiente hipótesis: la especie dominante y/o la dominante junto con la subdominante limitan, por competencia, la presencia y/o abundancia de otras especies y la remoción de las dominantes aumenta la riqueza y /o diversidad de la comunidad (Paine 1966).

Materiales y Métodos

Area de Estudio

El estudio se realizó en un mallín (pradera muy húmeda, con una densa cubierta vegetal dominada por graminiformes bajas y cuyo suelo posee un elevado porcentaje de materia orgánica) a 1500 m snm, ubicado en la ladera Oriental del cerro Blanco (41 ° 16'S, 71 ° 20' W), en la Reserva del Parque Nacional Nahuel Huapi, a 17 Km de la ciudad de San Carlos de Bariloche, Provincia de Río Negro. El mallín se encuentra rodeado por un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) con una pendiente de aproximadamente 2°, la que permite el escurrimiento permanente del agua. Dos arroyos sin nombre aportan agua al sistema atravesándolo en su totalidad. Estos se subdividen en la zona central del mallín formando diversos cursos internos de agua, algunos permanentes y otros semipermanentes. El anegamiento que se produce en gran parte del área dificulta el acceso de herbívoros (principalmente la liebre europea y el ganado vacuno) por lo que es una zona poco pastoreada. El suelo tiene una alta acumulación de materia orgánica, en especial en los 15 cm superiores. El pH del suelo es muy ácido (3.8) y las condiciones de saturación hídrica favorecen la anaerobiosis.

El régimen térmico es de 3 °C de temperatura media en julio y 14.2°C en enero (Muñoz y Garay 1985). Las precipitaciones son predominantemente invernales y nivales. La nieve perdura sobre el mallín durante 7 meses, lo que limita la estación de crecimiento.

La flora del mallín está representada por 52 especies vasculares y tres especies de briofitas, siendo las más abundantes: *Juncus bufonius* L., *Caltha sagittata* Cav., *Carex subantarctica* Speg., *Deschampsia caespitosa* (L) Palisot de Beavois.; *Aster valhii* (Gaud) Hook et Arn., *Senecio gilliesii*. La mayoría de las especies de la comunidad son hemicriptófitas, siendo muy pocas las especies anuales (Raffaele 1993).

Perturbaciones Experimentales

La perturbaciones experimentales consistieron en: (1) remoción de la biomasa aérea (defoliación) de *Juncus bufonius* (especie dominante) en dos épocas de la estación de crecimiento de las plantas: Marzo de 1988, luego del período de fructificación, y Enero de 1990, al comienzo del período de floración. (2) remoción conjunta de *Juncus bufonius* y *Carex subantarctica* en Enero de 1990.

Estas dos especies son perennes (*J. bufonius* ha sido citada como especie anual por Correa (1969) pero en este mallín es hemicriptófito) y poseen una gran capacidad de regeneración vegetativa. Esta última característica las convierte en colonizadoras exitosas. *C. subantarctica* posee mayor tamaño individual pero menor cobertura que *J. bufonius*. Ambas especies se encuentran asociadas a lugares inundables y son comunes en mallines de montaña (Raffaele 1993).

La remoción total de *J. bufonius* en marzo de 1988 se comparó con las parcelas control en Diciembre de 1988, Febrero de 1989, Marzo de 1989 y Diciembre de 1989. Se dispusieron al azar 10 parcelas de 50 X 50 cm (5 parcelas tratamiento y 5 parcelas control). En las parcelas tratamiento se removió manualmente con podadoras la biomasa aérea total. De esta manera se previó no realizar alteraciones en el suelo y en individuos de otras especies.

Se estimó la abundancia de cada especie aplicando el método "Quadrat Charting"

(Mueller-Dombois y Ellen berg 1974). Una grilla compuesta por 25 celdas de 10 X 10 cm cada una se superpuso sobre cada una de las parcelas de 50 X 50 cm; simultáneamente otra grilla más pequeña, compuesta por 25 celdas de 2 X 2 cm, se superpuso sobre la grilla anterior. Como consecuencia de esto, cada unidad experimental quedó dividida en 625 celdas donde se registró la presencia-ausencia de cada especie. Sobre el total del porcentaje de celdas cubiertas se estimó la abundancia de cada especie. La comparación entre el tratamiento y control se realizó aplicando un ANOVA para comparaciones de dos grupos (Sokal y Rohlf 1969).

La remoción total de *J. bufonius* y *C. subantarctica* se comparó con la segunda remoción de *J. bufonius* que se realizó en Enero de 1990. Se empleó un Diseño Completamente Aleatorizado (DCA) de un factor fijo (intensidad de remoción): 100 % de *J. Bufonius* (T1); 100 % de *J. bufonius* y *C. subantarctica* (T2) y control (TO), con 5 réplicas por tratamiento. Las comparaciones se realizaron en Marzo de 1990, Diciembre de 1990, Febrero de 1991 y Marzo de 1991.

El número de repeticiones del experimento se determinó mediante un muestreo piloto en el lugar, aplicando el método de Harris-Horvitz y Mood (Mead 1988). Para comparar las respuestas de las especies y los cambios de diversidad y riqueza de especies en el tiempo entre los diferentes tratamientos se aplicó el análisis de medidas experimentales repetidas (Gurevitch y Chester 1986, Mead 1989). Este método permitió analizar la tendencia temporal de los resultados a pesar de que las mismas parcelas medidas en distintas oportunidades no eran independientes. En estos análisis no se tuvieron en cuenta las especies raras debido a su baja frecuencia en las parcelas y a su escasa cobertura ($< 2\%$) antes y después de los tratamientos. La riqueza se estimó contando el número de especies que se encontraban en cada parcela de 50 X 50 cm y los valores de diversidad, para cada parcela, se obtuvieron a partir de la fórmula de Shannon y Weaver.

Resultados

Se encontraron dos tipos de respuestas de las especies no removidas: (i) especies insensibles a los tratamientos y (ii) especies que respondieron positivamente a los tratamientos. *J. bufonius* recuperó sus valores de abundancia inicial en las parcelas disturbadas, luego de su primera remoción, después de 9 meses (Tabla 1). El tratamiento de remoción de *J. bufonius* no tuvo ningún efecto para *Gunnera magellanica* y *Carex subantarctica* y aumentó la cobertura de *Trisetum spicatum* ($P < 0.01$) y *Caltha sagittata* ($P < 0.05$). La respuesta de *Trisetum spicatum* al tratamiento en función del tiempo fue lineal ($P < 0.01$, modelo cuadrático y cúbico no significativos) y los cambios se observaron luego de un año de realizadas las remociones (entre Diciembre de 1988 y Marzo de 1989). *Caltha sagittata* mostró diferencias significativas entre el tratamiento y control en el mismo período ($P < 0.05$) (Tabla 1).

La remoción de *J. bufonius* y *C. subantarctica* y la segunda remoción de *J. bufonius* no afectaron la abundancia de ninguna de las especies consideradas excepto *C. sagittata* que presentó un aumento significativo ($P < 0.01$) durante el período Febrero de 1991 y Marzo de 1991 (Tabla 2).

En las parcelas donde se removieron ambas especies *J. bufonius* y *C. subantarctica* regeneraron aproximadamente el 60 y el 27 % de la biomasa respecto del control en Marzo de 1990. Estos resultados manifiestan tasas de regeneración diferentes entre ambas especies (i. e. *J. bufonius* regeneró más rápidamente que *C. subantarctica*, particularmente al comienzo del ensayo). En Diciembre de 1990 las especies removidas alcanzaron valores de cobertura similares a los del control (Tabla 2). Los efectos de la remoción de la especie dominante o de las dos especies sobre la diversidad y riqueza no fueron significativos durante el experimento (Tablas 1 y 2).

Discusión

Los resultados no sustentan la hipótesis de este trabajo ya que sólo se observó un efecto pequeño de las remociones de las especies sobre la comunidad. Sólo dos especies respondieron significativamente a los tratamientos. Por otro lado, los cambios de estas especies se manifestaron después de un año.

Tabla 1. Cobertura de las especies, diversidad y riqueza luego de la remoción de *Juncus bufonius*. Las únicas diferencias significativas entre tratamientos fueron para *C. sagittata* entre las fechas 4 y 5 ($F=6.11$) y para *T. spicatum* entre las mismas fechas ($F=12.8$). *datos pre-tratamiento. Los valores son media (desvío estándar).

Table 1. Species cover, diversity, and richness after the removal of *Juncus bufonius*. Significant treatment effects were detected only between dates 4 and 5 for *C. sagittata* ($F=6.11$) and *T. spicatum* ($F=12.8$). *=before treatment, values are mean (standard deviation).

Fecha	<i>Carex subantarctica</i>		<i>Caltha sagittata</i>		<i>Trisetum spicatum</i>	
	Control	Remoción	Control	Remoción	Control	Remoción
*3/88	41.1 (4.6)	35.4 (10.1)	43.2 (14.4)	50.1 (10.5)	9.0 (7.1)	6.8 (8.0)
12/88	49.6 (14.8)	47.3 (11.8)	55.8 (26.8)	55.3 (10.4)	5.7 (4.3)	5.6 (4.8)
2/89	59.8 (14.1)	39.2 (16.6)	52.3 (26.7)	55.2 (10.2)	2.8 (6.4)	5.4 (8.3)
3/89	59.2 (10.6)	48.2 (19.4)	50.2 (29.1)	48.5 (10.8)	3.4 (5.7)	3.7 (4.1)
12/89	59.2 (28.2)	50.6 (18.5)	59.2 (28.2)	66.0 (14.2)	4.3 (5.4)	12.6 (7.6)
Fecha	<i>Juncus chilensis</i>		<i>Gunnera magellanica</i>		<i>Juncus bufonius</i>	
	Control	Remoción	Control	Remoción	Control	Remoción
*3/88	9.6 (13.6)	10.3 (10.0)	4.7 (4.2)	8.3 (5.3)	75.1 (9.3)	77.5 (8.0)
12/88	2.7 (6.2)	6.3 (13.4)	3.6 (5.3)	8.8 (9.6)	84.9 (5.7)	74.4 (8.3)
2/89	2.3 (5.2)	2.2 (0.6)			77.8 (6.3)	67.4 (10.5)
3/89	2.5 (4.0)	4.4 (2.0)			78.1 (7.7)	72.3 (10.1)
12/89	4.8 (5.2)	4.8 (5.2)			85.3 (5.2)	75.4 (12.0)
Fecha	Diversidad		Riqueza			
	Control	Remoción	Control	Remoción		
*3/88	2.01 (0.2)	2.12 (0.2)	6.0 (1.3)	7.6 (0.5)		
12/88	1.8 (0.1)	2.02 (0.2)	6.2 (1.6)	7.6 (2.4)		
2/89	1.6 (0.1)	1.8 (0.2)	4.2 (0.8)	6.2 (1.7)		
3/89	1.7 (0.1)	1.8 (0.1)	6.2 (1.3)	6.0 (1.8)		
12/89	1.9 (0.2)	2.04 (0.1)	7.0 (1.5)	8.6 (1.5)		

En otros trabajos de remoción (e.g., Fowler 1981), las especies respondieron inmediatamente a la remoción de especies. Es decir, que el tiempo y velocidad de respuesta a las perturbaciones también fue diferente en las especies del mallín respecto de otras comunidades. Probablemente estas diferencias se deban a la fenología, tasa de crecimiento y/o a los requerimientos necesarios para la germinación (Alfén y Forman 1976, Aarsen y Epp 1990). A veces, los requerimientos mínimos para la germinación de algunas especies, en ambientes pantanosos, son muchos y no se conocen (Leck 1989); Las especies removidas y *C. Sagittata* poseen reproducción vegetativa alta pero además, *J. bufonius* es una especie importante en el banco de semillas (Raffaele 1995), proporcionando, de esta manera, una fuente adicional de propágulas. Tener en cuenta estas características significa que las perturbaciones experimentales en comunidades de plantas deberían ser medidas en más de una estación de crecimiento. La comparación de estos resultados con estudios similares de remoción de especies resulta difícil porque son escasos los trabajos que analizaron las respuestas de las especies, diversidad y/o riqueza de especies durante más de un año (e.g., Gurevitch y Unnasch 1989).

A nivel de comunidad, la diversidad y riqueza tampoco aumentaron. Armesto y Pickett (1985) y Abdul-Fatih y Bazzaz (1979) mostraron que la remoción de la dominante aumentaba significativamente la diversidad. Estos estudios fueron realizados en ambientes con dominancia alta

Tabla 2. Cobertura de las especies, diversidad y riqueza luego de la remoción de *Juncus bufonius* y de la remoción conjunta de *Juncus bufonius* y *Carex subantarctica*. El único efecto significativo fue sobre *C. sagittata* entre las fechas 3 y 4 (F=11.1). Los valores son medias (desvío estándar).

Table 2. Species cover, diversity, and richness after the removal of *Juncus bufonius* and *J. bufonius plus Carex subantarctica*. Significant treatment effects were only for *C. sagittata* between dates 3 and 4 (F=11.1). Values are mean (standard deviation).

Fecha	<i>Carex subantarctica</i>			<i>Caltha sagittata</i>		
	Control	Remoción 1	Remoción 2	Control	Remoción 1	Remoción 2
3/90	59.4 (7.0)	41.1 (11.4)	16.0 (3.7)	41.9 (17.4)	66.6 (14.8)	80.2 (10.9)
12/90	65.4 (8.0)	54.9 (14.5)	51.9 (12.7)	34.0 (18.1)	49.8 (11.5)	49.3 (11.0)
2/91	68.2 (10.8)	49.3 (11.5)	49.4 (13.2)	37.6 (22.3)	50.2 (10.5)	52.4 (10.6)
3/91	64.1 (4.9)	49.4 (9.0)	49.2 (12.0)	40.3 (24.8)	49.7 (12.1)	62.8 (11.1)
Fecha	<i>Trisetum spicatum</i>			<i>Juncus bufonius</i>		
	Control	Remoción 1	Remoción 2	Control	Remoción 1	Remoción 2
3/90	6.5 (7.7)	5.1 (5.2)	3.4 (2.5)	86.6 (5.0)	58.4 (15.6)	--
12/90	5.6 (2.2)	9.3 (9.1)	3.6 (3.0)	76.9 (6.6)	66.1 (12.0)	--
2/91	2.9 (2.0)	7.4 (5.4)	4.1 (3.0)	75.1 (6.6)	63.8 (6.8)	--
3/91	2.7 (2.1)	6.6 (4.2)	5.8 (6.3)	73.7 (6.2)	71.4 (9.4)	--
Fecha	<i>Gunnera magellanica</i>			<i>Deschampsia caespitosa</i>		
	Control	Remoción 1	Remoción 2	Control	Remoción 1	Remoción 2
3/90	0.3 (0.6)	4.8 (5.8)	3.8 (2.2)	0.5 (0.8)	6.5 (6.4)	8.9 (9.3)
12/90	0.7 (1.1)	0.8 (1.0)	0.3 (0.6)	0.1 (0.2)	4.6 (7.1)	6.2 (8.8)
2/91	0.4 (0.6)	0.5 (0.8)	0.1 (0.1)	2.2 (4.9)	13.3 (9.5)	11.8 (14.6)
3/91	--	--	--	8.9 (6.5)	12.6 (11.2)	14.6 (12.5)
Fecha	Diversidad			Riqueza		
	Control	Remoción 1	Remoción 2	Control	Remoción 1	Remoción 2
3/90	1.91 (0.2)	1.99 (0.3)	1.82 (0.2)	6.8 (0.8)	7.2 (1.3)	6.8 (0.8)
12/90	1.82 (0.1)	1.9 (0.1)	1.8 (0.2)	6.4 (1.1)	6.8 (0.8)	6.0 (0.7)
2/91	1.73 (0.1)	1.98 (0.2)	1.89 (0.2)	5.6 (1.1)	6.0 (1.4)	5.8 (0.8)
3/91	1.84 (0.1)	2.01 (0.2)	2.0 (0.1)	5.4 (0.9)	7.0 (1.0)	7.2 (0.8)

y baja diversidad. La dominante removida, en cada caso, produjo aproximadamente el 80-97 % de la biomasa total de la comunidad. *J. bufonius* representa el 33 % de la biomasa total y junto con *C. subantarctica* el 52 % de la biomasa aérea del mallín (Raffaele datos no publicados). Estos porcentajes de biomasa aérea, no muy altos comparados con otras especies de otras comunidades, podrían ser una explicación para concluir que las especies removidas tienen un efecto pequeño sobre las otras especies. Otra explicación alternativa sería que *J. bufonius* y *Carex subantarctica* tienen una tasa de reposición del tejido removido más rápida que la tasa con la que las otras especies pueden aprovechar el espacio liberado. Sin embargo, es esperable que si la perturbación consistiera en remociones aéreas repetidas, las reservas de los órganos subterráneos podrían disminuir y eventualmente limitar la regeneración de las especies dominantes.

Agradecimientos. Agradezco a Horacio Planas por su colaboración en el trabajo de campo, a un revisor anónimo y a Martín Oesterheld por sus valiosos comentarios.

Bibliografía

- Aarssen, L.W. y G.A. Epp. 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *J. of Veg. Science* 1:13-30.
- Abdul-Fatih, H.A. y F.A. Bazzaz. 1979. The biology of *Ambrosia trifida* L. 1. Influence of species removal on the organization of the plant community. *New Phytol.* 83:813-816.
- Allen, E.B. y R.T.T. Forman. 1976. Plant species removal of old-field community structure and stability. *Ecology* 57:1233-1243.
- Armesto, J. y S.T. A. Pickett. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology* 66:230-240.
- Armesto, J. y S.T.A. Pickett. 1986. Removal experiments to test mechanisms of plant succession in old-fields. *Vegetatio* 66:85-93.
- Bazzaz, F.A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In Mooney, H.A. y M. Godron (Eds.), *Disturbances and Ecosystems*. pp:259-277. Springer-Verlag, Berlin.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Correa, M.N. 1969. Flora Patagónica. Tomo VIII, parte II. Colección Científica INTA, Buenos Aires.
- Fowler, N. 1981. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. II. The effects of experimental removal of species. *J. Ecol.* 69:843-854.
- Gurevitch, J. y S.T. Chester. 1986. Analysis of Repeated measures Experiments. *Ecology* 67: 251-255.
- Gurevitch, J. y R.S. Unnasch. 1989. Experimental removal of a dominant species at two levels of soil fertility. *J. Bot.* 67:3470-3477.
- Hils, M.H. y J.L. Vankat. 1982. Species removal from first year old-field plant community. *Ecology* 63:705-711.
- Leck, M.A. 1989. Wetland seed banks. p. 283-305. En *The Ecology of seed banks* M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (Eds.). Academic Press, San Diego.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112:23-39.
- Mead, R. 1988. *The design of experiments. Statistical principles for practical application.* Cambridge Univ. Press. 627 pp.
- Muñoz, E.M. y A.F. Garay. 1985. Caracterización climática de la Provincia de Rio Negro. INTA Bariloche.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology.* J Wiley and Sons NY 450 pp.
- Paine, R.T. 1966. Food webs complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100:65-75.
- Pickett, S.T.A. y P.S. White. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Ac. Press, N.Y.
- Pinder, J.E. 1975. Effects of species removal on an old-field plant community. *Ecology* 56:747-751.
- Raffaele, E. 1993. Estructura y Dinámica de la vegetación de un mallín de altura en el N.O. Patagónico sometido a distintos tipos de perturbaciones. Tesis Doctoral UNLP.
- Raffaele, E. 1995. Relationship between seed and spore banks and vegetation of a mountain flood meadow (mallin) in Patagonia, Argentina. *Wetlands* (en prensa).
- Silander, J.A. y J. Antonovics. 1982. Analysis of interespecific interactions in a coastal plant community: a perturbation approach. *Nature* 298:557-560.
- Sousa, W.P. 1979a. Experimental investigations of disturbances and ecological successions in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 49:227-254.
- Sousa, W.P. 1980. The responses of a plant community disturbance: the importance of successional age and species life histories. *Oecologia* 45:72-81.
- Veblen, T.T. y D.H. Ashton. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the Valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 36:149-167.

Recibido: Diciembre 5, 1994

Aceptado: Julio 27, 1995