Ecología Austral: 8:13-22,1998
Asociación Argentina de Ecología

Morfología de las plantas de los claros y áreas sombreadas del bosque de *Austrocedrus chilensis,* Argentina

María A. Damascos
Departamento de Ecología. Universidad Nacional del Comahue, C. C. 1336, 8400 Bariloche, Argentina, e-mail: pradom@cab.cnea.edu.ar

Resumen. *Las especies herbáceas y arbustivas del bosque de* Austrocedrus chilensis *fueron agrupadas, de acuerdo a su tolerancia a la sombra, en tolerantes (ETS), intolerantes (EIS) y generalistas o indiferentes (EG). Se compararon los caracteres morfológicos (forma de crecimiento, tipo de hoja, tamaño de la hoja y tamaño de la unidad de crecimiento anual) entre las especies de los diferentes grupos y entre las plantas de sol y de sombra de cada especie. En los tres grupos fueron más abundantes las plantas erectas, con hojas simples, aunque las EIS mostraron un mayor porcentaje de plantas rastreras, con hojas compuestas. Estos últimos atributos corresponden a especies de origen estepario que invaden los claros del bosque o a hierbas del bosque asociadas a disturbios. La reducción en el tamaño foliar de las EG y ETS y la menor longitud de la unidad de crecimiento anual en estas últimas especies, fueron cambios intraespecíficos observados en los claros. El aprovechamiento de microhabitats promovidos por la desigual cobertura del dosel o el sombreado de los arbustos presentes en los claros podrían considerarse como factores determinantes de: a) la falta de diferencias en el tamaño foliar de las plantas de sol y de sombra de algunas hierbas y de las especies leñosas EIS, b) la ausencia de diferencias en la longitud de la unidad de crecimiento anual de las EIS en sol y sombra, c) el alto número de especies generalistas y d) la respuesta morfológica heterogénea dentro de este último grupo de especies. Un conjunto de factores no necesariamente relacionados con la existencia del claro actúan en forma jerárquica sobre las especies del bosque, determinando su diferenciación ecológica y morfológica.*

Abstract. *Woody and herbaceous species of the* Austrocedrus chilensis *forest, were grouped, according to their shade tolerance, as tolerant (ETS), intolerant (EIS), and generalist (EG) species. The morphological characters (growth form, leaf type, foliar size, and length of annual growth) were compared among the species of different groups and between sun and shade plants. Erect plants with simple leaves were the most abundant type in the three groups. EIS plants showed a larger proportion of creeping growth forms with compound leaves. These attributes are characteristic of species from nearby steppes (invaders of forest gaps) or forest herbs species associated with disturbances. Within species, individuals of EG and ETS species growing in gaps had smaller foliar size than individuals from closed areas, whereas individuals of ETS plants had also a shorter annual growth when growing in gaps. The differential utilization of the microhabitats promoted by the heterogeneous canopy cover, or shading from shrubs present at the gaps may have caused the following reponses: a) the absence of differences in the foliar size between some herb species and the woody EIS, b) the absence of differences between the sun and shade plants in the annual unit growth of the EIS, c) the high number of EG species, and d) the heterogeneous morphological responses within the EG group. A set of factors, not necessarily related with the existence of the gap, acts in a hierarchical way on the forest species, determining their ecological and morphological differentiation.*

Introducción

Un factor de heterogeneidad ambiental en el interior de los bosques proviene de la presencia de zonas con diferente disponibilidad de luz. Por la caída natural o debido al corte de los árboles se crean áreas abiertas o claros, modificándose las condiciones ambientales dentro del bosque. La ocurrencia de un claro causa abruptos cambios en la composición y estructura de la vegetación y en la disponibilidad de recursos para las plantas: aumentan los niveles de radiación, la temperatura del aire y del suelo y las interacciones bióticas (Denslow 1980, Chiarello 1984, Bongers y Popma 1988). Especies tolerantes e intolerantes a la sombra (Whitmore 1989), también designadas como inflexibles de sombra, inflexibles de sol y flexibles (Collins et al. 1985), se reparten en los distintos ambientes del bosque. Un conjunto de caracteres morfológicos ha sido identificado como propio de cada uno de estos grupos de especies. Las especies arbóreas intolerantes a la sombra o pioneras producen mayormente semillas pequeñas dispersadas por el viento, mientras que entre las especies tolerantes, las pocas semillas son grandes y con abundantes reservas (Whitmore 1989, Schupp et al. 1989). Las primeras poseen además hojas más pequeñas y finas (Packham et al. 1992, Morales et al. 1991 y 1992) y mayor plasticidad fisiológica pues deben soportar las características ambientales más fluctuantes del claro (Bazzaz 1979, Canham 1989). La tasa de fotosíntesis y respiración y la concentración de nutrientes foliares también distinguen a estas especies (Bazzaz y Pickett 1980).

Se ha señalado que sobre la morfología del conjunto de plantas que integran una comunidad actúan tanto las fuerzas abióticas que promueven la convergencia morfológica de las especies y las bióticas que generan divergencia y coexistencia de especies con formas diferentes (Cody 1986). Estas últimas fuerzas serían las responsables de la diversidad de formas presentes en una comunidad, es decir de la existencia de distintos nichos morfológicos o estructurales (Grubb 1977, Cody 1991).

No sólo los factores directos, como la liberación de la luz, actúan sobre las plantas condicionando su distribución en los distintos ambientes o provocando en ellas variaciones morfológicas o fisiológicas. Al crearse el nuevo ambiente del claro se producen cambios a nivel de la fauna que interactúan positiva o negativamente con las plantas (Bazzaz y Pickett 1980). Factores indirectos como la mayor o menor susceptibilidad a un herbívoro en zonas abiertas como consecuencia de cambios en el microclima, condicionan también la presencia y crecimiento de una especie (Burger y Louda 1994). Estos autores mostraron como el crecimiento de *Opuntia fragilis* en un pastizal dependía más de la mayor presión de pastoreo de insectos en las zonas abiertas, que del efecto directo de la mayor o menor iluminación dentro del pastizal.

Por otro lado, es también importante la intensidad de los factores biofísicos, que puede variar en forma menos perceptible a escala local. Por ejemplo, la limitación en los niveles de luz impuesta a las plantas por el dosel arbóreo, cambia por la presencia de pequeñas aberturas temporarias o permanentes que lo hacen heterogéneo en cobertura. Lieberman et al. (1989) indicaron que el ambiente existente debajo del dosel del bosque es poco homogéneo porque la copa de los árboles varía en composición, localización sobre el piso, espesor y densidad del follaje. El dosel es atravesado por focos o "flecos de luz" por los que la radiación solar llega hasta el piso del bosque y para algunas especies satisface los requerimientos de la fotosíntesis (Aber y Melillo 1991). En el mismo sentido, en un claro se desarrollan complejos gradientes físicos desde su parte central hasta la periferia de los árboles (Bazzaz y Pickett 1980). Las especies arbustivas presentes en los claros crean condiciones de sombreado y protección que posiblemente reducen el efecto de la temperatura e insolación máxima de las áreas abiertas, provocando cambios en el microclima.

En los bosques andino-patagónicos los estudios previos sobre procesos ecológicos en los claros y áreas sombreadas analizaron la regeneración de las especies arbóreas (Veblen 1989, Rush 1992). La tolerancia de las especies arbustivas y herbáceas por las áreas sombreadas o abiertas no ha sido considerada. Con respecto a la morfología de las plantas de los bosques, se dispone de estudios realizados a escala regional (Ambrosetti y Méndez 1985, Armesto et al. 1987, Damascos 1996, Damascos 1997), pero no se cuenta con un análisis a escala local.

En el presente trabajo, las especies herbáceas y leñosas que integran los estratos bajos del bosque de *Austrocedrus chilensis* (Cupresaceae) se compararon según su tolerancia lumínica y se analizó en cada grupo la representación cuantitativa de distintos hábitos de crecimiento de la planta y tipos de hojas, estudiándose también a nivel intraespecífico el tamaño de las hojas y de la unidad de

crecimiento anual en las plantas de sol y de sombra. Se compararon las características de dichas plantas entre las especies de cada grupo.

Se postuló que a pesar de la heterogeneidad interna del bosque a escala local, las especies con diferente tolerancia a los factores biofísicos muestran patrones morfológicos comunes dentro de cada grupo. Se consideró que un comportamiento morfológico común entre especies de igual tolerancia implicaría: 1) dominancia entre las especies intolerantes a la sombra o pioneras, de caracteres morfológicos relacionados con mayor iluminación y xerofitismo (hojas más pequeñas, principalmente compuestas, sésiles o con pecíolos cortos y mayor tendencia a la horizontalidad en el hábito de crecimiento de las plantas), 2) diferencias en los caracteres foliares de las plantas de sol y de sombra de los distintos grupos de especies, 3) mayor alargamiento de los ejes de crecimiento anual de las especies preferentes de sol o preferentes de sombra en los ambientes que les son más propicios y ausencia de diferencias en las especies generalistas o indiferentes a los niveles de luz.

Materiales y Métodos

Area de estudio. Se estudiaron los bosques de *Austrocedrus chilensis* desarrollados en la ladera Norte del Cerro Otto, en Bariloche (41'08'S-71'18'W), entre los 800 y 1000 m de altitud. En la zona llueve entre 1200 y 1600 mm anuales y la temperatura media anual oscila entre 10 y 12°C. La estación seca es en el verano. El nivel de alteración de los sitios analizados era bajo, ya que no se observaron indicadores de actividades humanas permanentes y recientes. Los claros se agruparon en pequeños (diámetro menor a 5 m) y medianos (diámetro aproximado entre 5-10 m).

Muestreo. En cada uno de 15 sitios elegidos al azar, se delimitó una parcela de 20 x 20 metros, y se ubicaron 10 puntos también al azar por parcela. En cada punto se registró la naturaleza del dosel arbóreo (cerrado o abierto) y las especies presentes en el sotobosque (hierbas, arbustos y renuevos arbóreos). Se eligió además un sitio homogéneo delimitándose en él una parcela de 50 x 50 m y dentro de la misma, 50 cuadrados al azar de 2 x 2 m. En cada cuadrado se consignaron las especies presentes, la naturaleza del dosel y el tamaño del claro y se midió la radiación solar, la temperatura de suelo y se extrajo una muestra para determinar su contenido de humedad.

Medidas y observaciones. Las mediciones de luz y temperatura del suelo se realizaron a mediados de febrero/96, entre las 13 y las 17 horas, en dos días soleados, con una temperatura media de 20 °C y una humedad relativa cercana al 30 %.

En cada cuadrado se registró la temperatura del suelo libre de hojarasca a 10 cm de profundidad con un termómetro digital, eligiéndose el promedio de tres mediciones consecutivas. Se realizaron y promediaron también tres mediciones instantáneas de luz por cuadrado con un fotómetro ubicado a 1 m del suelo. El porcentaje de luz en cada cuadrado se calculó con respecto al mayor valor encontrado en las áreas sin influencia arbórea: 15 E.V. (E.V.: índice lumínico del fotómetro a 100 ASA).

En cada cuadrado se tomó además una muestra de suelo y se determinó su contenido de humedad por diferencia entre el peso inicial y el peso seco, luego de ser secado en estufa a 105 °C hasta peso constante. Para cada especie presente en los cuadrados se indicó: el tipo de crecimiento (erecto, postrado-rastrero, cespitoso) y el tipo de hoja (simple o compuesta).

De cada planta se extrajeron 10 hojas de la parte periférica y a una altura media, descartándose aquellas con algún tipo de daño por herbívoros. Se midió el área de la lámina (o de cada folíolo en el caso de las plantas con hojas compuestas) con un medidor de área foliar Li3000 Li-Cor, la longitud del pecíolo y el ancho máximo de la lámina o del folíolo.

Para analizar el crecimiento de las once especies leñosas más frecuentes del bosque, dentro de la parcela de 50 x 50 m se muestrearon 20 plantas de sol y 20 de sombra por especie, tomándose al azar dos ejes por planta. En cada eje se midió el alargamiento de la unidad de crecimiento (U.C.): porción distal conteniendo el alargamiento correspondiente al último período de crecimiento (octubre/1995-marzo/1996). Se consideró sólo la última U.C. dado que dependiendo de la especie, el crecimiento a lo largo de los ejes muestra una disminución jerárquica con los años (Hallé et al. 1978).

Tabla 1. Frecuencia relativa y características morfológicas de las especies herbáceas en los claros y en las áreas sombreadas. Los datos son presentados ± el error standard de la media. Distintas letras indican diferencias significativas entre ambas condiciones (prueba de Mann Whitney , P<0.05). T: tolerancia; EIS: especies intolerantes a la sombra, ETS: especies tolerantes a la sombra, EG: especies generalistas; C: claro; P: claros pequeños (diámetro < 5 m), M: claros medianos (diámetro 5-10 m); AP: altura de la planta (m).

Table 1. Relative frequency and morphological characteristics of herb species of the gaps and shaded areas. Data are presented ± 1 standard error. Different letters indicate significant differences between both conditions (Mann Witney Tests, P < 0.05). T: tolerance, EIS: shade-intolerant species, ETS: shade-tolerant species, EG: generalist species; C: gap; P: small size gaps (diameter < 5 m), M: medium size gaps (diameter 5-10 m); AP: plant height (m).

				Frecuencia		Area Foliar (cm^2)	
Especie	T	C	AP	Claros	Dosel	Claros	Dosel
Bacharis magellanicum	EIS	M	0.1	1.3±1.3	-	0.2±0.0	-
Phacelia secunda	EIS	M	0.2	13.3±4.6	-	0.4±0.4	-
Acaena splendens	EIS	M	0.3	8.3±3.9	-	0.4±0.2	-
Lathyrus magellanicum	EIS	M	0.3	8.0±2.5 a	2.3 ±1.6 b	4.9±0.2 a	5.0±0.4 a
Fragaria chiloensis	EIS	MP	0.2	21.0±7.1 a	17.5±6.2 b	1.6±0.1 a	3.3±0.3 b
Eringium paniculatum	EIS	MP	0.4	21.0±6.0 a	4.4±2.1 b	17.0±1.2 a	10.9±1.2 b
Geranium patagonicum	ETS	MP	0.1	24.0±6.0 a	33.0±6.6 b	5.8±1.7 a	7.5±1.3 a
Agrostis leptotricha	ETS	P	0.3	13.5±5.0 a	25.5±7.7 b	5.5±0.3 a	5.7±0.2 a
Vicia nigricans	ETS	P	0.4	2.3±2.3 a	5.4±2.8 b	1.7±0.1 a	2.0±0.0 b
Osmorhiza chilensis	ETS	P	0.1	2.8± 2.0 a	46.3±9.9 b	1.3±0.1 a	1.8±0.2 b
Gavilea lutea	ETS	MP	0.1	15.0±7.2 a	25.4±7.0 b	22.6±1.3 a	21.0±0.8 a
Acaena pinnatifida	GS	MP	0.1	20.1±8.3 a	8.2±5.2 a	0.6±0.3 a	0.7±0.1 a
Mutisia decurrens	GS	P	0.5	19.2±5.0 a	32.0±8.6 a	3.4±0.3 a	4.3±0.4 a
Rumhora adiantiformis	GS	MP	0.5	27.0±9.3 a	34.0±2.1 a	3.5±0.3 a	4.4±0.2 b
Alstroemeria auranctiaca	GS	MP	0.2	18.2 ±4.9 a	25.6±5.6 a	6.0±0.2 a	7.6±0.4 b
Relbuneum hipocarpium	GS	P	0.1	6.1± 3.7 a	4.0±2.1 a	0.4±0.0 a	1.3±0.0 b

Tabla 2. Frecuencia relativa y características morfológicas de las especies leñosas en los claros y en las áreas sombreadas. Los datos son presentados ± el error standard de la media. Distintas letras indican diferencias significativas entre ambas condiciones (prueba de Mann Whitney, P<0.05). T: tolerancia; EIS: especies intolerantes a la sombra, ETS: especies tolerantes a la sombra, EG: especies generalistas; C: claro; P: claros pequeños (diámetro < 5 m), M: claros medianos (diámetro 5-10 m); AP: altura de la planta (m).

Table 2. Relative frequency and morphological characteristics of woody species in the gaps and shaded areas. Data are presented ± one standard error. Different letters indicate significant differences between both conditions (Mann Witney Tests, P<0.05). T: tolerance, EIS: shade-intolerant species, ETS: shade-tolerant species, EG: generalist species; C: gap; P: small size gaps (diameter < 5 m), M: medium size gaps (diameter 5-10 m); AP: plant height (m).

				Frecuencia		Area Foliar (cm^2)	
Especie	T	C	AP	Claros	Dosel	Claros	Dosel
Berberis buxifolia	EIS	MP	0.5	18.1±7.0 a	4.7±2.9 b	0.9±0.0 a	0.9±0.1 a
Baccharis rhomboidalis	EIS	MP	0.9	30.0 ±7.0 a	7.3±3.0 b	1.1±0.1 a	0.7±0.1 a
Discaria articualta	EIS	MP	0.5	14.3± 7.1	-	0.1 ± 0.1	-
Pernettya poepigii	ETS	-	0.5	-	4.0± 1.9	-	0.7 ± 0.0
Ribes magellanicum	ETS	MP	1.2	9.0±3.4 a	26.3±6.6 b	8.0±0.6 a	11.5±1.1 b
Maytenus chubutensis	ETS	MP	0.2	3.3±2.3 a	26.4±6.0 b	0.6±0.0 a	0.7±0.0 b
Aristotelia chilensis	ETS	P	1.8	7.0±3.3 a	22.1±5.5 b	13.7±1.1 a	11.6±0.8
Schinus patagonicus	EG	MP	1.6	34.3±7.0 a	56.0±9.0 a	2.9±0.1 a	3.5±0.1 b
Lomatia hirsuta	EG	MP	2.2	13.0±4.5 a	10.1±5.0 a	15.5±1.5 a	18.3±1.2 b
Myoschilos oblonga	EG	MP	1.5	13.3 ±5.0 a	15.0±4.0 a	1.7±0.1 a	2.3±0.3 b
Austrocedrus chilensis	EG	P	1.5	10.1±4.5 a	13.5±3.5 a	0.5±0 a	0.1±0.0 a
Embothrium coccineum	EG	P	2.0	5.0±3.5 a	2.2±1.5 a	2.9±0.3 a	5.1±0.1 b
Maytenus boaria	EG	MP	1.5	9.0±4.0 a	3.1±2.0 a	4.1±0.3 a	6.3±0.3 b

Análisis de los datos. Utilizando la prueba de Mann-Whitney, MW (Siegel 1956) se comparó la frecuencia de cada especie en los claros y debajo del dosel de los 15 sitios y se clasificó a las especies presentes en más de dos parcelas en: 1) *especies obligadas y preferentes de los claros* (*EIS*), aquellas especies intolerantes a la sombra o pioneras cuya frecuencia fue significativamente mayor en los claros, 2) *especies tolerantes a la sombra* (*ETS*), exclusivas y preferentes de las áreas con dosel continuo (frecuencia significativamente mayor en áreas sombreadas), y 3) *especies generalistas* (*EG*), indiferentes a la disponibilidad de luz, y sin diferencias significativas en su frecuencia en claros y debajo del dosel.

Por otro lado las especies fueron clasificadas según clases de área foliar usando las categorías de Webb (1968): leptófilas (<25 mm^2), nanófilas (25-225 mm^2), micrófilas (225-2025 mm^2) y mesófilas (2025-18225 mm^2) y se calculó el porcentaje de cada clase en los claros pequeños y medianos y debajo del dosel.

Se obtuvo el tamaño foliar promedio de las plantas de sol y de sombra de cada especie herbácea y leñosa por grupo (EIS, ETS y EG) y el alargamiento promedio de los ejes de las leñosas durante el período. Para la comparación de ambas variables se usó la prueba de Mann-Whitney y el coeficiente de correlación de Spearman, rs (Siegel 1956), para analizar la relación entre longitud del pecíolo, área y ancho de la lámina.

Resultados

Las condiciones de luz, humedad y temperatura del suelo superficial (Fig. 1) de los claros y las áreas ubicadas debajo del dosel, fueron significativamente diferentes (MW, $P<0.05$). El contenido de humedad del suelo difirió entre las áreas abiertas y sombreadas (MW, $P<0.05$), pero no entre los claros pequeños y medianos (Fig. 1).

Las especies del bosque de *Austrocedrus chilensis* se agruparon según su preferencia a la disponibilidad de luz en: 1) exclusivas y preferentes de sol (EIS=31 %), 2) exclusivas y preferentes de sombra (ETS=31%) y 3) especies generalistas (EG=38%). Los porcentajes correspondientes a las hierbas (Tabla 1) fueron: EIS=38 %, ETS=31 % y EG=31 % , mientras que entre los arbustos (EIS=23%, ETS=31% y EG=46 %) las especies generalistas fueron algo más numerosas que las tolerantes e intolerantes a la sombra (Tablas 2).

En los tres grupos de especies las plantas erectas y con hojas simples resultaron dominantes, aunque entre las EIS, se encontró una mayor proporción de especies con hábito rastrero o postrado y con hojas compuestas que entre las ETS y EG (Fig. 2).

Del total de especies con plantas en sol y en sombra (Tablas 1 y 2), el 62 % exhibía hojas de tamaño significativamente diferente (MW, $P<0.05$) generalmente más pequeñas en las áreas soleadas (Tablas 2 y 3). Al analizar cada grupo de especies por separado, tolerantes a la sombra, intolerantes e indiferentes (Tabla 1 y 2), se encontró la misma tendencia teniendo el 73 % de las EG (particularmente leñosas) hojas más pequeñas en las plantas de sol, mientras que en EIS y ETS los porcentajes fueron del 20 y 50 % respectivamente (Tabla 1).

Las especies leñosas intolerantes a la sombra, cuando estaban presentes en dichas condiciones, no mostraron diferencias ni en el tamaño de sus hojas ni en el alargamiento anual de los ejes (Tabla 2 y 3). Las plantas de sol de las especies tolerantes exhibieron, en cambio, una reducción del área foliar y un menor alargamiento de sus ramas que las plantas de sombra. En las plantas leñosas generalistas sólo se encontró un patrón grupal en la reducción del tamaño foliar a mayor iluminación (Tabla 2 y 3). Entre estas especies, la mitad mostró una unidad de crecimiento de mayor longitud en sombra (*Schinus patagonicus, Austrocedrus chilensis* y *Maytenus boaria*) mientras en el resto esto se observó en las plantas de sol (*Lomatia hirsuta, Mioschilos oblonga* y *Embothrium coccineum*).

La longitud del pecíolo y el ancho de la lámina no variaron con la posición en el bosque sino que simplemente se relacionaron, como era de esperar, con el tamaño foliar (correlación área-ancho, rs= 0.664, $P < 0.05$; correlación área-longitud del pecíolo, rs= 0.85, $P < 0.05$).

No se observaron diferencias significativas en el porcentaje de especies de cada clase de área foliar presentes debajo del dosel, en los claros pequeños y en los medianos, aunque en las dos primeras condiciones, se contabilizó un mayor número de clases de tamaño foliar (Fig. 3).

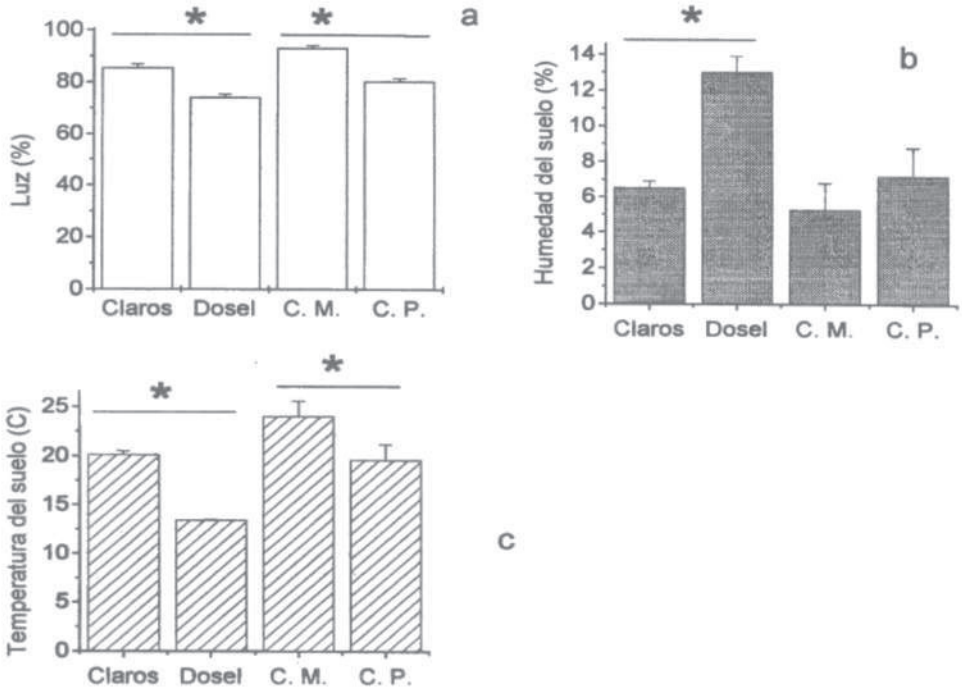

Figura 1. Características físicas en los claros y en las áreas sombreadas del bosque de *Austrocedrus chilensis.* a) luz, b) temperatura del suelo, c) humedad del suelo. Promedio ± error standard. Diferentes letras indican diferencias significativas entre los claros y las áreas sombreadas (prueba de Mann Witney, P<0.05). C.M.: claros medianos, C.P. claros pequeños.
Figure l. Environmental characteristics in the gaps and shaded areas of the *Austrocedrus chilensis* forest. a) light, b) soil temperature, c) soil humidity. Average ± standard errors. Different letters indicate significant differences between gaps and shaded areas (Mann Witney tests, P<0.05). C.M.: medium size gaps, C.P.: small size gaps.

Discusión

En el bosque de *Austrocedrus chilensis* estudiado, las condiciones de iluminación, temperatura y humedad del suelo varían entre las áreas sombreadas y los claros. Aunque las especies se asocian a los distintos ambientes del bosque, su distribución no es totalmente excluyente: a) las especies exclusivas de alguno de los dos ambientes comparados son las más escasas, b) aunque con diferencias en su frecuencia, la mayoría de las especies tiene representantes que crecen tanto en los claros como debajo del dosel, y c) hay un alto número de especies indiferentes a la disponibilidad de luz o generalistas. Una posición difusa de algunas especies en los límites de cada grupo de especies fue también observada en bosques tropicales por Popma et. al. (1992). Lo mismo puede señalarse en relación a la distribución de los atributos morfológicos considerados en las plantas. Analizando el conjunto de especies del bosque, son dominantes las plantas erectas con hojas simples y en general las hojas se reducen en tamaño en condiciones de mayor insolación. El alargamiento anual de las ramas de las especies leñosas difiere (plantas tolerantes a la sombra) o no (plantas intolerantes a la sombra) entre los claros y debajo del dosel, o muestra un comportamiento diferente entre las especies de un mismo grupo (especies generalistas).

Los resultados de este trabajo sugieren que los factores que controlan tanto la distribución de las especies como sus estrategias morfológicas, actúan a diferentes escalas. Existe una jerarquía de influencias que se expresaría a distintos niveles (*sensu* O'Neill 1989). En el nivel regional, de mayor

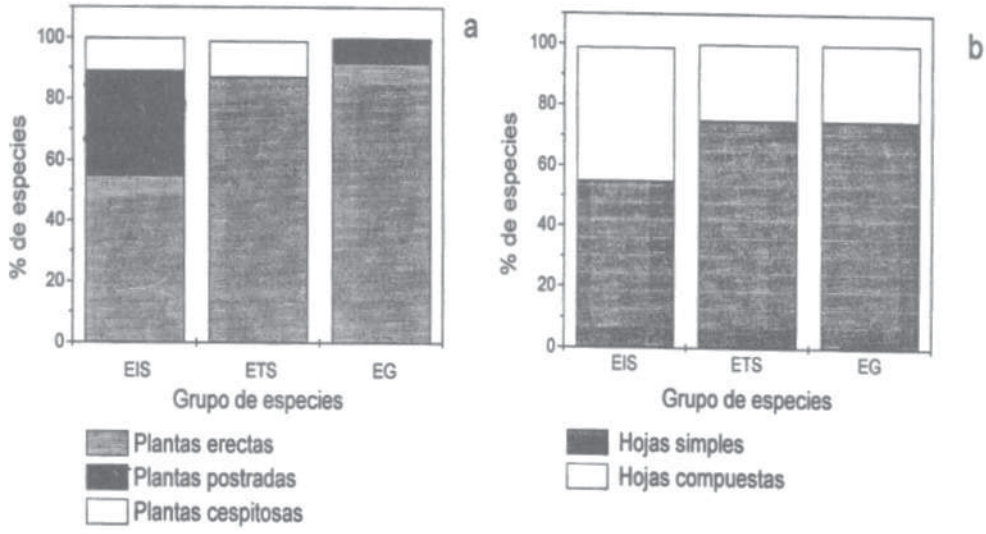

Figura 2. Porcentaje de especies con diferentes caracteres morfológicos entre las especies intolerantes (EIS), tolerantes a la sombra (ETS) y generalistas (EG), a) forma de crecimiento, b) tipo de hoja.
Figure 2. Percentage of species with different morphological traits among the shade intolerant species (EIS), shade tolerant species (ETS) and generalist species (EG), a) growth forms, b) leaf types.

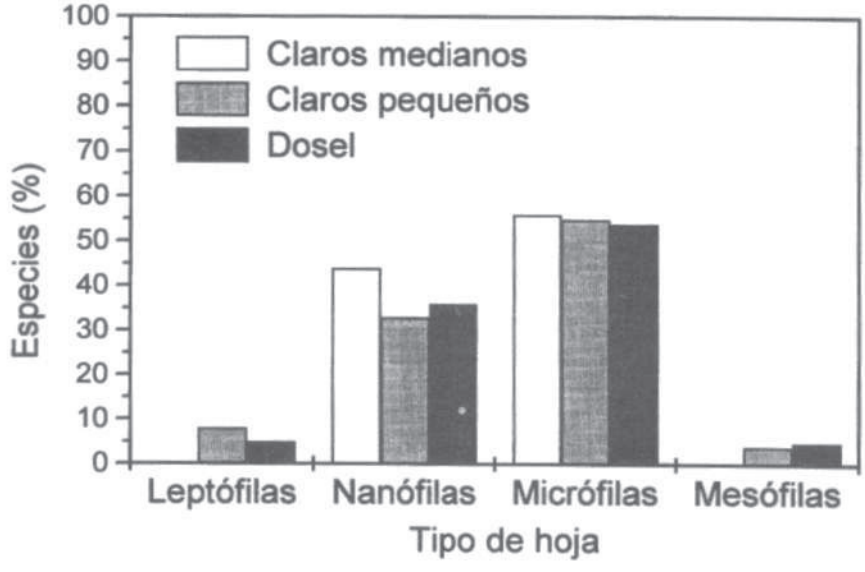

Figura 3. Porcentaje de especies con diferentes clases de área foliar (Webb 1968) entre las especies presentes en las áreas sombreadas y en los claros medianos y pequeños.
Figure 3. Percentage of species with different foliar size class (Webb 1968) between the species present at the shaded areas and in the medium and small gaps.

jerarquía, la composición y estructura del bosque depende de la distribución de factores climáticos, edáficos y topográficos. En la morfología de las plantas se observan tendencias derivadas de la variación regional de estos factores y de la distribución de las especies (Damascos 1996, 1997).

Table 3. Longitud de *la* unidad de crecimiento anual (L.U.C.) en plantas de sol y de sombra de las especies leñosas. Los datos son presentados ± el error standard de la media. Distintas letras indican diferencias significativas entre los claros y las áreas sombreadas (prueba de Mann Whitney, P<0.05). T: tolerancia; EIS: species intolerantes a la sombra, ETS: especies tolerantes a la sombra, EG: especies generalistas.

Table 3. Annual growth (L.U.C.) of sun and shade plants of the woody species. Data are presented ± one standard error. Differents letters indicate significant differences between gap and shaded areas (Mann Witney Tests, P<0.05). T: tolerance, EIS: shade-intolerant species, ETS: shade-tolerant species, EG: generalist species.

Especies	T	L.U.C. Claros (cm)	L.U.C. Dosel (cm)
Berberis buxifolia	EIS	12.0±3.0 a	19.0±3.2 a
Baccharis rhomboidalis	EIS	5.2±0.6 a	4.1± 0.4 a
Ribes magellanicum	ETS	8.0±1.0 a	16.0±3.0 b
Maytenus chubutensis	ETS	3.0±0.4 a	6.0±0.5 b
Aristotelia chilensis	ETS	5.3± 0.8 a	10.0±2.0 b
Schinus patagonicus	EG	10.0±0.9 a	15.0±1.5 b
Lomatia hirsuta	EG	4.0±0.8 a	2.0±0.3 b
Myoschilos oblonga	EG	11.5±6.2 a	7.4±0.7 b
Austrocedrus chilensis	EG	3.6±0.2 a	5.30±0.43 b
Embothrium coccineum	EG	5.1±1.3 a	1.60±0.30 b
Maytenus boaria	EG	5.2±0.6 a	9.44±1.11 b

Corresponde a este nivel de variación la dominancia en el bosque de plantas erectas con hojas simples. En un nivel de jerarquía intermedio, la presencia de claros en el dosel se traduce en diferencias de las condiciones físicas en el interior del bosque y en variaciones morfológicas intra e interespecíficas. De los caracteres considerados, son cambios interespecíficos a este nivel, la mayor representación de caracteres xeromórficos, como el hábito postrado o las hojas compuestas (Parkhurst y Louks 1972, Givnish 1978) en las plantas de los claros. A excepción de *Fragaria chiloensis,* hierba asociada a las zonas alteradas de los bosques (Damascos y Gallopin 1992), las especies que aportan estos caracteres a los claros son plantas heliófilas de mayor distribución en áreas esteparias, como *Acaena splendens* que invade las zonas alteradas de los bosques (Dimitri 1972) o como *Baccharis magellanicum,* de mejor crecimiento en zonas expuestas con suelos pobres.

Podrían considerarse como cambios promovidos en una misma especie por los factores que actúan a este nivel de jerarquía intermedio, el menor alargamiento de la unidad de crecimiento en las plantas de sol de las especies leñosas tolerantes a la sombra y la reducción en el tamaño de las hojas de la mayoría de las especies leñosas.

El significado adaptativo de la reducción del tamaño foliar estaría ligada a la optimización del balance hídrico y térmico de la hoja (Bongers y Popma 1988), dado que las hojas pequeñas tienen menor pérdida de calor y transpiración (Parkhurst y Louks 1972, Givnish y Vermeij 1976). Entre las hierbas hay especies que no muestran cambios en el tamaño de sus hojas o en las que sus hojas son de mayor área en los claros como *Eringeum paniculatum.* Esta especie de grandes hojas coriáceas, fuera del bosque se distribuye preferentemente en áreas abiertas y soleadas de la zona xérica y posiblemente debajo del dosel no disponga de las condiciones óptimas para su crecimiento.

En un nivel de menor jerarquía o nivel focal (*sensu* O'Neill 1989) actuarían factores que determinan la presencia de microambientes, enmascarados en el nivel anterior. Variables como la desigual cobertura del dosel, la existencia de sombra en los claros impuesta por la vegetación o la heterogeneidad física desde el borde al centro de los mismos, moderarían el efecto del ambiente y determinarían una menor variación morfológica, tanto a nivel intraespecífico como entre especies. Consecuencia de estos factores son la ausencia de diferencias en el tamaño de las hojas de las plantas de sol y de sombra de algunas especies herbáceas y de las leñosas intolerantes a sombra y en la longitud de la unidad de crecimiento anual en estas últimas especies.

La falta de diferencias en el tamaño de las hojas de las plantas de sol y de sombra de algunas hierbas, podría atribuirse a que las leñosas presentes en los claros modifican el microclima, amortiguando la excesiva iluminación y desecación del aire. La ausencia de cambios en el área foliar

y en la longitud de la unidad de crecimiento anual, observado en las especies leñosas intolerantes a la sombra, podría deberse a que estas especies aprovechan recursos provenientes de la heterogeneidad física del dosel. Estos factores también podrían considerarse como determinantes de la presencia de especies generalistas y de las respuestas morfológicas dispares en este grupo de especies. En el nivel de menor jerarquía o focal ocurrirían también otras interacciones biológicas no consideradas aquí, que afectarían la distribución y adaptación morfológica y fisiológica de las plantas. Los resultados obtenidos indican que debido a factores que actúan a distintos escalas espaciales dentro del bosque, las especies se diferencian ecologicamente y explotan diferencialmente los recursos disponibles.

Agradecimientos. A Eduardo Rapoport, Jorge Frangi y a los revisores anónimos de la revista por sus valiosos comentarios y sugerencias.

Bibliografía

Aber, J. y J. Melillo. 1991. Terrestrial Ecossystems. Saunders College Publishing, Philadelphia, Pp. 429.

Ambrosetti, J. y E. Méndez. 1983. Los tipos biológicos de Raunkiaer en las comunidades vegetales de Rio Turbio, provincia de Santa Cruz, Argentina. Deserta *7:*12-39.

Armesto, J., R. Rozzi, P. Miranda y C. Sabag. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. Revista Chilena de Historia Natural 60*:* 321-336.

Bazzaz, F. 1979. The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology and Systematic 10: 351-371.

Bazzaz, F. y S. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annual Review of Ecology and Systematic 11: 287-310.

Bongers, F. y J. Popma. 1988. Is exposure-related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive?. En: Trees and gaps in a mexican tropical rain forest. Thesis Utrecht University, Netherlands, Pp. 85-95.

Burger J. y S. Louda. 1994. Indirect versus direct effects of grasses on growth of a cactus (*Opuntia fragilis*): insect herbivory versus competition. Oecologia 99*:*79-87.

Canham, C. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. Ecology 70*: 548-550.*

Chiarello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. En: Medina, H., A. Mooney y C. Vasquez-Yanez (Eds.), Phisiological ecology of plants in the wet tropics. Dr Junk Publishers, The Hague, Pp 86-98.

Cody, M. 1986. Structural niches in plant communities. En: Diamond, J. y T. Case (Eds.), Community ecology. Harper y Row, San Francisco, Pp. 381-405.

Cody, M. 1991. Niche teory and plant growth form. Vegetatio 97*:* 39-55.

Collins, B., K. Dunne y S. Pickett. 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. En: Pickett, A. y S. White (Eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York. Pp 218-234.

Denslow, J. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica 12*:* 47-55.

Damascos, M. y G. Gallopin. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa rubiginosa* L. =*Rosa eglanteria* L.): riesgo de invasión y efectos en las comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 65*:* 395-405.

Damascos, M. 1996. Patrones morfológicos y florísticos en los bosques andino-patagónicos de Argentina. Ecología Austral 6: 94-100.

Damascos, M. 1997. Formas de crecimiento en los bosques patagónicos del sur de Argentina y Chile. Revista Chilena de Historia Natural 70: 465-479.

Dimitri, M. 1972. La región de los bosques andino-patagónicos de Argentina. Sinopsis general. Colección científica del Inta. Tomo X. Buenos Aires.

Givnish, T. 1978. On adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. En: Tomlinson, P. y M. Zimmerman (Eds.), Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge, UK, Pp. 351-380.

Givnish, T. y G. Vermeij. 1976. Size and shape of liane leaves. American Naturalist 110: 743-777.

Grubb, P. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52: 107-145.
Hallé, F., R. Oldeman y P. Tomlinson. 1978. Tropical Trees and Forests. An architectural analysis. Springer-Verlag, New York, Pp. 441.
Lieberman, M., D. Lieberman y R. Peralta. 1989. Forests are not just swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. Ecology 70: 550-552.
Morales, D., M. Jimenez y M. Caballero. 1991. Morphological and gas response of *Canarina canariensis* (L. Vatke) to sun and shade. Photosynthetica 25: 481-487.
Morales, D., M. Jimenez, J. Wagner, y W. Larcher. 1992. Caracterización morfológica de las hojas de sol y de sombra de *Persea indica* (L. Spreng. y *Persea americana* Mill.). Vieraea 21:61-76.
O'Neill, R. 1989. Perspectives in Hierarchy and Scale. En: Roughgarden J, R. May y S. Levin (Eds.) Perspectives in Ecological Theory. Princeton University Press, Princeton, Pp. 140-156.
Packham, J., D. Harding, M. Hilton y A. Stuttard. 1992. Functional ecology of woodlands and forests. Chapman y Hall, London. Pp. 407.
Parkhurst, D. y O. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. Journal of Ecology 60: 503-537.
Popma, J. , F. Bongers y M. Werger. 1992. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical tropical lowland rain forest in Mexico. Oikos 63:207-214.
Rusch, V. 1992. Principales limitantes para la regeneración de la lenga en la zona N.E. de su área de distribución. Variables ambientales en claros del bosque. CIEFAP, Publicación Técnica N°8: 61-73.
Schupp, E., H. Howe, C. Augspurger y D. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. Ecology 70: 562-564.
Siegel, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill, USA, Pp. 312.
Veblen, T .1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. Ecology 77: 541-543.
Webb, J. 1968. Environmental relationships of the structural types of Australian rain forest vegetation. Ecology 49: 296-311.
Whitmore, T. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70: 536-538.

Recibido: Marzo 31, 1998
Aceptado: Agosto 10, 1998