

Tesis de Licenciatura

Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra); comparación con otra especie leñosa invasora y una nativa en los talares de Magdalena, Provincia de Buenos Aires

Ruiz Selmo, Fernando E.

Tesis presentada para obtener el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis de licenciatura de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the Six-Year Bachelor's Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Ruiz Selmo, Fernando E.. () . Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra); comparación con otra especie leñosa invasora y una nativa en los talares de Magdalena, Provincia de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000607_RuizSelmo

Cita tipo Chicago:

Ruiz Selmo, Fernando E.. "Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra); comparación con otra especie leñosa invasora y una nativa en los talares de Magdalena, Provincia de Buenos Aires". Tesis de Licenciado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires..

http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000607_RuizSelmo

EXACTAS

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

**TESIS DE LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES**

**Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos*
(acacia negra); comparación con otra especie
leñosa invasora y una nativa en los talares de
Magdalena, Provincia de Buenos Aires**

Fernando Eduardo Ruiz Selmo

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

Directora: **Marcela Cagnoni**

Codirectora: **Lucila D. Boffi Lissin**

Nº 0607

1998

607

**Estudio ecofisiológico de *Gleditsia triacanthos* (acacia negra);
comparación con otra especie leñosa invasora y una nativa en los
talares de Magdalena, Provincia de Buenos Aires**

Fernando Eduardo Ruiz Selmo

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales – Universidad de Buenos Aires

Resumen

Los talares de los alrededores de Magdalena, como otros lugares de la provincia de Buenos Aires, están siendo invadidos por varias especies leñosas exóticas entre las que se encuentran *Gleditsia triacanthos* (acacia negra) y *Ligustrum lucidum* (ligusto). *G. triacanthos* suele crecer en las cunetas con pastizal que se encuentran entre los cordones con bosques de tala, mientras que *L. lucidum* lo hace dentro de éstos bosques. Las vías de entrada de las plantas leñosas invasoras en un bosque nativo se encuentran condicionadas por las variables microambientales y biológicas del sitio y la ecofisiología propia de estas plantas. El objetivo es caracterizar las primeras fases de vida de *G. triacanthos* y analizar su supervivencia y desarrollo en distintos ambientes, a fin de evaluar su posible establecimiento dentro del bosque nativo y su agresividad como especie invasora. Además, se compararon distintos aspectos de sus primeras fases de vida con la leñosa nativa *Celtis tala* y su establecimiento en distintos ambientes con la exótica *L. lucidum*. Se resalta la importancia de la emergencia y el estado de plántula porque constituyen las etapas más críticas en la historia de vida de las especies leñosas.

Se hicieron experimentos de germinación en cama de siembra de semillas de *G. triacanthos* y *C. tala*, y seguimiento de la supervivencia y crecimiento de las plántulas. A campo se hicieron varios tipos de ensayos. Se estudió la emergencia de *G. triacanthos* en cordón y cuneta. Se llevaron a cabo transplantes de plántulas de *G. triacanthos* y *L. lucidum* en dos ambientes dentro del bosque (sotobosque sombreado y claros) y en pastizal, para estos transplantes también se cuantificó la supervivencia y crecimiento. Por último se estimó la producción de vainas y semillas y se identificó la presencia de los individuos adultos de *G. triacanthos*.

En los experimentos de germinación se encontró que *G. triacanthos* superaba ampliamente a *C. tala* en supervivencia y crecimiento y mostró un lapso de tiempo más corto entre la siembra y la emergencia. Las plántulas transplantadas presentaron la mejor supervivencia en el ambiente donde habitualmente se las encuentra, sotobosque sombreado para *L. lucidum* y pastizal para *G. triacanthos*, mientras que en los claros aquella fue intermedia. Por otro lado se vio que es posible la emergencia de plántulas de *G. triacanthos* en los cordones. En cuanto al crecimiento, fue importante en los claros para *L. lucidum* (especialmente en altura) mientras que *G. triacanthos* presentó un gradiente creciente de crecimiento sombra - claro - pastizal. El hecho de ser una especie perennifolia que puede seguir creciendo durante la temporada invernal, representó una importante ventaja para *L. lucidum*. Se observó que la producción de vainas de individuos adultos de *G. triacanthos* era muy variable pero la viabilidad de éstas casi absoluta, con un muy bajo porcentaje de semillas parasitadas. Por otra parte los individuos de mayor DAP tendían a aparecer en la parte media de las cunetas. Si bien es cierto que *G. triacanthos* no presenta un alto grado de invasión, tiene las características potenciales como para suponer que el proceso invasivo se agravará con el correr del tiempo. Incluso el aceptable desempeño obtenido en los claros dentro del bosque puede indicar que este ambiente actuaría como una vía de entrada al bosque. *L. lucidum* se encuentra restringida al bosque, pero su proceso invasivo sobre las cunetas se vería favorecido por el sombreado de los individuos adultos de *G. triacanthos*.

Palabras clave: *Gleditsia triacanthos* - *Ligustrum lucidum* - Ecofisiología - Plantas invasoras - *Celtis tala* – Talares

Introducción

Gleditsia triacanthos L. (acacia negra) es una leguminosa originaria del centro-este de Norteamérica que fue introducida con fines ornamentales. Sin embargo, actualmente es una de las principales especies leñosas invasoras en la provincia de Buenos Aires, estableciéndose preferentemente en lugares abiertos con buena oferta de luz. Es morfológicamente parecida a la espina-corona (*Gleditsia amorphoides*), su congénere nativo del bosque chaqueño y se caracteriza por tener agudas espinas (frecuentemente ramificadas y aplanadas en la base) en las ramas y el tronco, además de muy largas legumbres negras, las que a la madurez en el invierno, penden de las ramas desnudas. Las legumbres son indehiscentes y una vez en el suelo, con el tiempo comienzan a resquebrajarse, siendo frecuente observar a las semillas germinando entre los restos de las vainas (observación personal). Puede alcanzar una altura máxima de 40 metros, es de copa abierta y follaje deciduo (como todas las especies de su género), con hojas pinnadas y flores pequeñas, verdosas y dispuestas en racimos (Everett 1981; Cabrera y Zardini 1993). Posee madera de color moreno-rosado, de buena calidad, semipesada, semidura, resistente y flexible (Celulosa Argentina 1977). Su follaje aparece ya entrada la primavera, y comienza a caer tempranamente en el otoño. Esto permite una buena disponibilidad de luz para las herbáceas que crecen debajo (Everett 1981). Aunque ésta especie prácticamente ya no existe en bosques naturales en su lugar de origen, Parrish y Bazzaz (1982) y Burton y Bazzaz (1991) la mencionan como una especie sucesional temprana que frecuentemente invade los campos abandonados.

Ligustrum lucidum Ait. (ligustro) es una oleácea originaria de China que también fue introducida como ornamental, pero que se ha convertido en espontánea e invasora en las selvas marginales del Delta del Paraná y de la rivera platense. Es de follaje persistente, con hojas subcoriáceas y ovadas; y puede alcanzar una altura de hasta 10 metros (Cabrera y Zardini 1993). Produce abundantes frutos drupáceos de color morado que maduran en invierno y son comidos por las especies de aves nativas. Algunas de estas aves son importantes en la dispersión efectiva de las semillas, por lo que contribuyen a la colonización de nuevos hábitats (Montaldo 1993; Merler *et al.* 1998).

La nativa *Celtis tala* Gill. ex Planch. es una ulmácea común en las sabanas y bosques xerófilos de América del Sur, y frecuentemente aparece formando talares en el noreste de la provincia de Buenos Aires. Es un árbol erecto de aspecto tortuoso que alcanza de 4 a 8 metros de altura, tiene ramas en zigzag provistas de espinas rectas en los nudos y sus hojas son ovadas, aserradas y caducas. El fruto es una drupa de color amarillo-naranja a la madurez (Parodi 1940, Cabrera y Zardini 1993).

Junto con *Ligustrum lucidum* y *Ligustrum sinense* (ligustrina), *Gleditsia triacanthos* se ha convertido en una de las leñosas exóticas invasoras más importantes de los talares de la provincia de Buenos Aires (Chichizola 1993; Cagnoni *et al.* 1996) y de los bosques secundarios, que se recuperan en las forestaciones comerciales de salicáceas abandonadas, en los albardones de las islas del Bajo Delta del Río Paraná (Kalesnik y Malvárez 1998). En Magdalena, *L. lucidum* tiene un grado de invasión muy avanzado, lo que dificulta seriamente su control. La acacia negra recién está comenzando a colonizar estos talares, siendo poco probable que halla superado un “umbral de irreversibilidad de la invasión” (Aronson *et al.* 1993). Por lo tanto este sería un momento apropiado para su estudio, ya que se está a tiempo de tomar medidas que traten de frenar su avance (McDonald *et al.* 1989).

Las vías de entrada de las plantas leñosas invasoras en un bosque nativo se encuentran condicionadas por las variables ambientales y biológicas del ecosistema y la ecofisiología propia de estas plantas (Hobbs y Humpries 1995). Entre dichas variables se encuentran la luz, el suelo, la humedad y la competencia por el espacio y los recursos.

Tanto la cantidad de radiación como la calidad espectral de la luz influyen en gran medida en la germinación, crecimiento y reproducción de las plantas. En particular para las plantas que viven bajo un canopeo (como en los talares), la limitación de la radiación es el principal factor que determina la composición específica y densidad del sotobosque (Marañón y Bartolomé 1993). Además, la relación rojo/rojo lejano se ve alterada por la absorción selectiva de la clorofila (Smith 1982). Dicha relación les sirve como señal para detectar variaciones microambientales debidas a la sombra de la vegetación circundante y desencadenar respuestas morfológicas y fisiológicas en ese sentido, como por ejemplo: reducción de la ramificación, incremento de la altura (con relación a la biomasa, diámetro basal y área foliar) y distribución de las hojas, que se concentran en la parte superior de la planta (Morgan y Smith 1979; Jurik 1991; Schmitt y Wulff 1993).

Por otra parte las condiciones edáficas de los suelos arcillosos y anegables pueden dificultar el desarrollo de las especies arbóreas (Nambiar y Sands 1993), y las de los suelos bien drenados pueden generar deficiencias hídricas dependiendo del grado de cobertura arbórea que proteja a las plántulas de la desecación (Borchet *et al.* 1989). La cobertura herbácea es otra variable que influye en la colonización de los pastizales por las especies leñosas (Parodi 1940; Morello 1970) y en su establecimiento y crecimiento (Boffi Lissin 1993).

Al nivel de micrositio, las condiciones de luz, humedad y temperatura, frecuentemente pueden controlar la germinación y posterior establecimiento de las especies vegetales (Fenner 1985). Estos mismos factores pueden ser directamente modificados por la vegetación, y por lo tanto representar mecanismos potenciales a través de los cuales la vegetación dominante puede alterar el establecimiento de especies invasoras (Burton y Bazzaz 1991). Así también, una vez establecida, la especie exótica invasora puede llegar a inhibir el crecimiento y desarrollo de las especies nativas (McDonald *et al.* 1989). Si existe una gran cobertura del dosel con una importante biomasa de raíces y con una tasa de transpiración que excede la del suelo desnudo, se vería dificultada la disponibilidad de agua y nutrientes en la parte superficial del suelo (Rosemberg *et al.* 1983), dificultando el crecimiento de las especies del sotobosque (Belsky 1994). Asimismo, las condiciones edáficas durante dicha germinación y establecimiento de las plántulas son factores cruciales en los patrones de distribución de las poblaciones adultas (Wiens 1976; Grubb 1977; Mustart y Cowling 1993; Shibata y Nakashizuka 1995). En los talares de Magdalena el sotobosque sombreado, los claros dentro del bosque y los pastizales en las cunetas intercordoniales, con sus distintas características edáficas, lumínicas y de vegetación, pueden actuar como vías de entrada, o bien ser barreras limitantes, de especies leñosas exóticas como *G. triacanthos* y *L. lucidum*.

El desarrollo de un plan de control del proceso invasivo de especies exóticas es fundamental en todo proyecto relacionado con el manejo y conservación de áreas protegidas (Hobbs y Humpries 1995). El conocimiento de la ecofisiología de las especies invasoras y de los factores ambientales y biológicos que favorecen su establecimiento y posterior crecimiento son aspectos que no se pueden dejar de lado para la elaboración de dichos proyectos. Este trabajo tiene el propósito de caracterizar las primeras fases de vida de *G. triacanthos* y analizar su emergencia, supervivencia y desarrollo en distintos ambientes presentes en el área de estudio, a fin de evaluar su posible establecimiento dentro del bosque

nativo y su agresividad como especie invasora. Además, se compararon distintos aspectos de las primeras fases de su “historia de vida” con los de la nativa *Celtis tala*, una de las leñosas dominantes en los talares bonaerenses, y su desempeño en dichos ambientes con las de la exótica *L.lucidum*. Se hace hincapié en la emergencia y el estado de plántula por que constituyen las etapas más críticas en la historia de vida de las especies leñosas (Grubb 1977).

Área de estudio

Este estudio se realizó en la reserva de flora y fauna autóctona “El Destino” (partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires; 35°08’S – 57°25’O). Esta reserva comprende unas 2400 ha y forma parte del proyecto de reserva de biosfera “Parque Costero del Sur” (MAB-UNESCO), para el cual se prevé una superficie de 26581 ha (Cagnoni *et al.* 1996). En éste área se practica la ganadería y la explotación forestal de sauce, álamo y eucalipto; mientras que los talares sólo han sido explotados en el pasado. Dentro de la superficie que cubren los talares existe un bosque relictual de aproximadamente 30 ha, donde se llevó a cabo este trabajo, que fue cerrado a la ganadería en los años '30 y nunca sufrió explotación forestal.

La zona de los talares está constituida por cordones de conchilla más o menos continuos y paralelos a la costa sobre los cuales crece el bosque xeromórfico y achaparrado de tala – coronillo (*Celtis tala* y *Scutia buxifolia*) y por depresiones intercordoniales (cunetas) cubiertas por pastizales anegables (Vervoort 1967; León *et al.* 1979). Estos bosques se encuentran en el límite sur de su distribución (León *et al.* 1979). Los cordones de conchilla se formaron por depósitos cuaternarios de moluscos marinos (Fidalgo *et al.* 1973), son áreas no anegadizas de relieve positivo y sus suelos –rendoles– son bien drenados y aireados (Sánchez *et al.* 1976). Las cunetas con pastizal son lugares abiertos con buena oferta de luz y suelos anegables y alcalinos (con alto contenido de sodio), formados por arcillas expansibles –natracualfes– (Sánchez *et al.* 1976).

En el talar donde se realizó este experimento pueden identificarse siete cordones principales con sus cunetas, de la ruta provincial no. 11 en dirección al río (ver apéndice). Es sobre estas cunetas donde habitualmente crece *Gleditsia triacanthos*, donde las plántulas frecuentemente aparecen en torno a su árbol parental, germinando entre los restos de las vainas que cayeron en el invierno anterior. Las otras dos especies leñosas invasoras importantes –*Ligustrum lucidum* y *Ligustrum sinense*– crecen en los cordones (*L.lucidum* lo hace a veces en gran densidad), sombreadas por los árboles que dominan el dosel.

La composición de las comunidades vegetales de los talares de Magdalena fue descripta por Cagnoni *et al.* (1996), se transcriben a continuación sólo las de los cordones y cunetas. Sobre los cordones de conchilla crece el ya mencionado bosque de tala y coronillo con tres estratos bien definidos. En el estrato arbóreo las dominantes *C.tala* y *S.buxifolia* están acompañadas por *Jodina rhombifolia*, *Ligustrum lucidum* y *Schinus longifolius*. Dentro del estrato arbustivo están presentes *Sida rhombifolia* y *Pavonia malvacea*. Además, sobre árboles y arbustos crecen numerosas enredaderas (*Clematis denticulata*, *Passiflora coerulea*, *Partenocissus quinquefolia*, *Tropaeolum pentaphyllum*, etc.) y la epífita *Tillandsia aeranthos*. El estrato herbáceo está constituido por especies propias del talar, como ser: *Oplimenopsis najada*, *Parearia debilis*, *Euphorbia portulacoides* y otras de comunidades vecinas. También son comunes dos especies de helechos: *Blechnum sp.* (herbácea) y *Polypodium sp.* (epífita) (observación personal).

En las cunetas se encuentran distintas comunidades de especies herbáceas, distinguiéndose dos estratos. El estrato alto está dominado por las gramíneas *Stipa charruana*, *Paspalum dilatatum*, *Piptochaetium stipoides*, *Lolium multiflorum* y *Lolium perenne* y la umbelífera *Eryngium cabrerae* (que puede alcanzar de 1,5 a 2 metros de altura en el periodo reproductivo). El estrato bajo es denso y está compuesto entre otras especies por *Ambrosia tenuifolia*, *Deyeuxia viridiflavescens*, *Solidago chilensis*, *Plantago myosuros*, *Juncus imbricatus*, *Cypella hebertii*.

Desde el punto de vista fitogeográfico la zona pertenece al distrito Pampeano Oriental de la Provincia Pampeana, pero presenta ingresiones de las provincias del Espinal y Chaqueña (Cabrera *et al.* 1971).

El clima es templado, con una temperatura media anual de 15,9°C y la precipitación media es de 921 mm anuales, siendo los meses estivales los más lluviosos y con mayores temperaturas medias (Servicio Meteorológico Nacional 1972). En el apéndice (fig. 24 y 25) se muestran los gráficos de temperaturas y precipitaciones medias, comparadas con las producidas durante este ensayo. Estos datos fueron tomados de la estación meteorológica de Punta Indio, distante unos 25 kilómetros del área de estudio.

Materiales y Métodos

Este trabajo incluye dos tipos de experimentos: unos se realizaron en un vivero bajo condiciones naturales y otros en el área de estudio.

Primeras fases de vida (en vivero)

Se recolectaron vainas de diferentes individuos de *Gleditsia triacanthos* presentes en los talares y se tomaron al azar cincuenta semillas. Se eligió ésta cantidad dado que en ensayos preliminares se observó un alto porcentaje de emergencia que aseguraba un buen número de plántulas para su seguimiento. Estas fueron dispuestas, sin tratamiento previo y en forma regular, en filas dejando 10 cm entre cada semilla de forma que no exista interferencia, en una cama de siembra y mantenidas a la intemperie en un vivero, dado que era necesario realizar mediciones diarias. Para el armado de la cama de siembra se utilizó suelo de un pequeño rodal de acacia negra cercano al sitio donde se llevó a cabo la experiencia, el cual fue tamizado para evitar la presencia de semillas ajenas al experimento. Las plántulas se dejaron expuestas al agua de lluvia y se agregó riego adicional en caso de ser necesario, de forma de mantener una humedad constante. Para homogeneizar las condiciones ambientales se rotó semanalmente la cama de siembra 180°. A fin de comparar el desempeño de *G. triacanthos* con la nativa *Celtis tala*, se hizo un ensayo paralelo usando la misma metodología con esta especie.

En ambas especies se cuantificó el porcentaje de emergencia, se marcó cada plántula y se midió la altura (h), el diámetro basal (db) y el número de hojas durante dos meses, marzo a mayo de 1994. De septiembre de 1994 a enero de 1995 se retomaron las mediciones para *G. triacanthos*, ya que durante la temporada invernal esta especie detiene su crecimiento (observación personal). Con los datos de altura y diámetro basal se calculó un índice de crecimiento: $IC = \pi \cdot h \cdot (db/2)^2$, ya que se lo consideró un buen estimador del mismo.

Los datos de las plántulas de ambas especies, fueron comparados mediante ANOVA (análisis de la varianza) de un factor, usando la transformación logarítmica (Sokal y Rohlf 1969). Además, se ajustaron las curvas de las distintas variables medidas a ecuaciones conocidas a fin de realizar comparaciones entre las dos especies.

Emergencia de Gleditsia triacanthos (en el área de estudio)

En septiembre de 1994 se establecieron parcelas de 20 x 20 cm en tres cordones y tres cunetas bajo dos tipos de tratamientos: con la vegetación herbácea inalterada y sin vegetación herbácea. En el tratamiento “sin vegetación” se cortó la vegetación herbácea al ras del suelo. Las parcelas fueron ubicadas al azar a lo largo de transectas que atravesaban longitudinalmente dichos ambientes, a razón de cinco por tratamiento en cada cordón y cuneta. En cada parcela se esparcieron veinte semillas de *G. triacanthos*, procedentes de vainas recolectadas en el área de estudio. Se eligió esta metodología a fin de evaluar la emergencia de esta especie dentro del bosque y el efecto de la vegetación herbácea sobre la misma. Estos datos forman parte de un ensayo mayor, dentro del proyecto en el cual se inserta este trabajo (parte del cual formará parte de la tesis doctoral de L. Boffi Lissin).

Las parcelas fueron visitadas quincenalmente hasta marzo de 1995, se cuantificó la emergencia de las plántulas y se mantuvo al ras del suelo la vegetación herbácea en las parcelas del tratamiento “sin vegetación”.

Transplante de plántulas (en el área de estudio)

Las experiencias con transplantes de plántulas entre distintos ambientes son una herramienta útil, pero poco utilizada, para evaluar diferencias genéticas y/o ambientales a escala local. Son un procedimiento alternativo para detectar la microheterogeneidad que puede existir en las comunidades. Además permiten un seguimiento más ajustado a la realidad de parámetros demográficos como la supervivencia, fecundidad, crecimiento, etc., ya que se realizan bajo condiciones naturales (Fowler y Antonovics 1981; Antonovics y Primack 1982).

Se eligieron al azar plántulas de *Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum*, de tamaño similar y con los cotiledones funcionales, de los lugares en que crecen naturalmente. La primera especie lo hace principalmente en el pastizal que se encuentra en las cunetas y la segunda especie crece en el sotobosque sombreado de los cordones.

En el cordón más alejado de la costa y su cuneta adyacente –al que se llamará “cordón-cuneta I”– se dispuso uno de los juegos de parcelas. Aquí las plántulas se transplantaron a su mismo ambiente como forma de control, al de la otra especie y a claros dentro del bosque. Los claros se caracterizaban por tener menor cobertura arbórea (y por lo tanto mayor insolación) y mayor cobertura herbácea en el sotobosque, pero con un suelo similar. Los ambientes que se denominaron “sombra” y “claro” se encuentran localizados en los cordones y el ambiente “pastizal” en las cunetas (tabla 1).

En cada ambiente se dispusieron cinco parcelas de 2,5 x 2,5 metros, en un área tan representativa y uniforme como fue posible. En cada parcela se dispusieron en forma regular diez plántulas de cada especie, dejando 50 cm de distancia entre las mismas (de forma que no interfieran unas con otras).

Para ver si existen diferencias de supervivencia y/o crecimiento en cuanto a la cercanía de la costa, se dispuso otro juego de parcelas en un cordón más cercano a la misma –al que se llamará “cordón III”–. En este sitio sólo se hicieron transplantes en “sombra” y “claro” (tabla 1). Por cuestiones logísticas aquí no se pudieron mantener los tres ambientes. Teniendo en cuenta que las cunetas de pastizal son menos variables entre sí en cuanto a suelo y vegetación (Goya *et al.* 1992, Cagnoni *et al.* 1996) que los cordones, se privilegiaron los ambientes dentro del bosque.

Durante los transplantes, las plántulas fueron cuidadosamente removidas del suelo para tratar de retener la mayor cantidad de tierra en torno a las raíces y evitar la rotura de éstas e inmediatamente plantadas en un hoyo de 5 o 6 cm de profundidad.

	Cordón-Cuneta I			Cordón III	
	Sombra	Claro	Pastizal	Sombra	Claro
<i>G.triacanthos</i>	50	50	50	50	50
<i>L.lucidum</i>	50	50	50	50	50

Tabla 1: Disposición de los transplantes de ambas especies en los distintos sitios y ambientes.

En cada parcela se cuantificó la supervivencia y se midió la altura (h) y el diámetro basal (db) para cada plántula. Los transplantes se realizaron en octubre de 1996 para el cordón-cuneta I y en noviembre de ese año para el cordón III, y los datos se tomaron a intervalos de tiempo cada vez más espaciados hasta diciembre de 1997.

Con los valores de altura y diámetro basal se calculó la relación altura/diámetro basal y el índice de crecimiento. Los datos se analizaron, transformándolos con la función logarítmica para satisfacer los supuestos de normalidad y homocedácea, mediante un ANOVA de dos factores (especie y ambiente) y para los contrastes se usó la prueba de Scheffé (Sokal y Rohlf 1969).

Producción de vainas y semillas (en el área de estudio)

A fin de ver su potencial reproductivo con relación al tamaño, entre enero y mayo de 1997 se eligieron 20 individuos al azar de *Gleditsia triacanthos*, en el periodo de fructificación, de dos cunetas distintas, a los cuales se les midió el DAP (diámetro a la altura del pecho) y se les hizo una estimación de la cantidad de vainas producidas. Dicha estimación consistió en dividir la copa de los árboles en tres niveles –inferior, medio y superior–, y contar la cantidad de vainas según una orientación elegida al azar; se eligió esta metodología dado que era muy difícil cuantificar la totalidad de vainas por individuo.

Además, se extrajeron 86 vainas al azar de distintos individuos adultos de *G. triacanthos*. Luego las vainas fueron abiertas, y se contaron las semillas por vaina, discriminando entre las sanas, parasitadas y abortadas.

Con los datos de DAP y la estimación de vainas por individuo reproductivo se hicieron regresiones.

Identificación de la presencia de *Gleditsia triacanthos* (en el área de estudio)

Se censaron todos los individuos de *G. triacanthos* en cuatro cunetas (I, III, IV y V según la convención observada anteriormente), anotándose si eran o no reproductivos y, en caso de serlo, si tenían o no vainas. Se consideraron como individuos reproductivos a los que tenían más de 5 cm de DAP y no se tuvieron en cuenta a los individuos no reproductivos menores de 1,20 m de altura. En las dos cunetas más cercanas al río, se hizo un muestreo al azar de 65 individuos de *G. triacanthos* en cada cuneta y se registró en qué posición topográfica aparecían, y que se las denominaron borde, costado o medio. Se anotó su estadio reproductivo, si tenían o no vainas y se midió su DAP (sólo en el caso de los individuos reproductivos). Los muestreos se realizaron entre enero y mayo de 1997.

Los datos de ubicación topográfica y estadio reproductivo fueron analizados mediante un ANOVA (Sokal y Rohlf 1969).

Resultados

Germinación, supervivencia y crecimiento

Gleditsia triacanthos mostró un porcentaje de emergencia del 90% y un corto lapso de tiempo entre la fecha de siembra y la de emergencia (entre 5 y 12 días). Presentando una estrategia reproductiva con plántulas de buen porte y un rápido desarrollo de las hojas. En *Celtis tala*, en cambio, se observó una emergencia de sólo 78% y un tiempo de emergencia bastante mayor (fig. 1). Las plántulas de tala comenzaron a emerger a los 19 días, cuando ya lo habían hecho la totalidad de las de acacia negra. Por otro lado, *C.tala* registró una menor supervivencia durante todo el ensayo (fig. 2).

Los incrementos en altura, diámetro basal e índice de crecimiento (fig. 3, 4 y 6; tabla 2) fueron mucho más pronunciados en *G.triacanthos* que en *C.tala*. Se eligieron tres fechas de medición en común para ambas especies –1, 5 y 50 días– a fin de comparar su desempeño, y en todas las variables analizadas *G.triacanthos* mostró valores significativamente mayores a los de *C.tala* (tabla 2). Esto también puede apreciarse en las ecuaciones logísticas que ajustaron a la altura e índice de crecimiento en ambas especies, que se muestran en la tabla 3. De estos ajustes surge que el tala tuvo una mayor tasa de producción de hojas, si bien la acacia negra emerge con un número mayor de éstas (fig. 5, tabla 3).

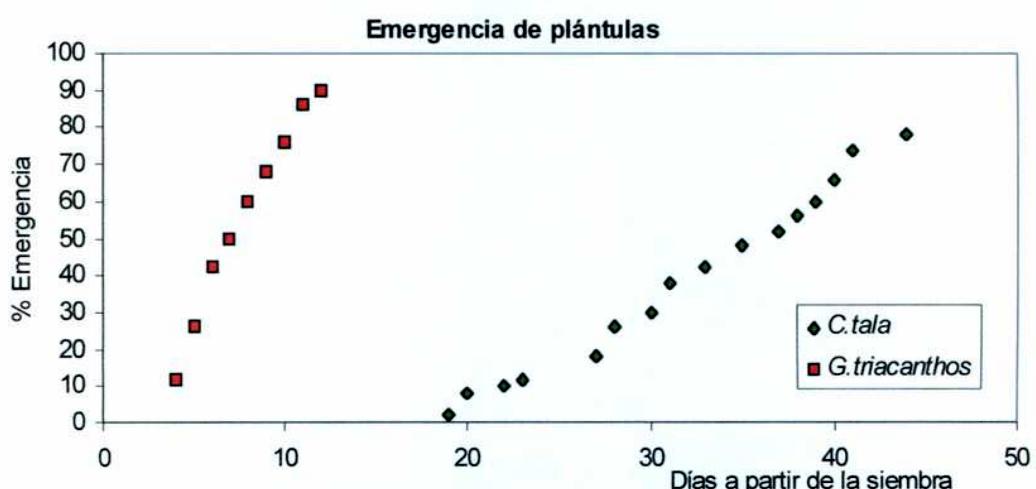


Figura 1: Porcentaje de emergencia de las plántulas de ambas especies en el tiempo.

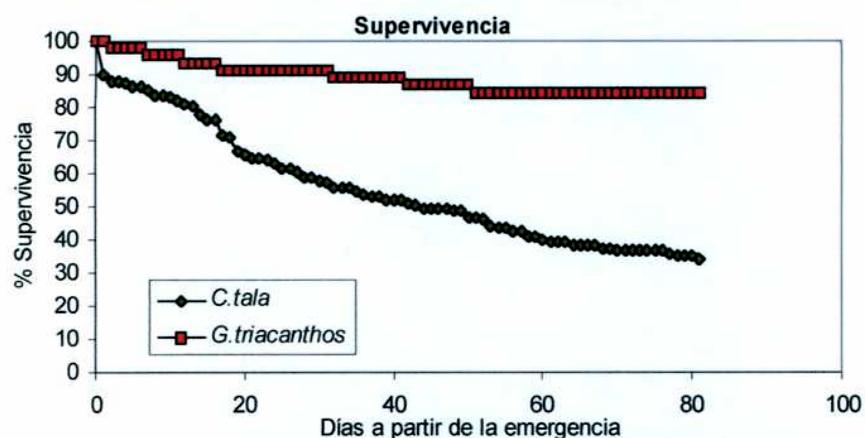


Figura 2: Porcentaje de supervivencia de las dos especies en función de los días a partir de la emergencia.

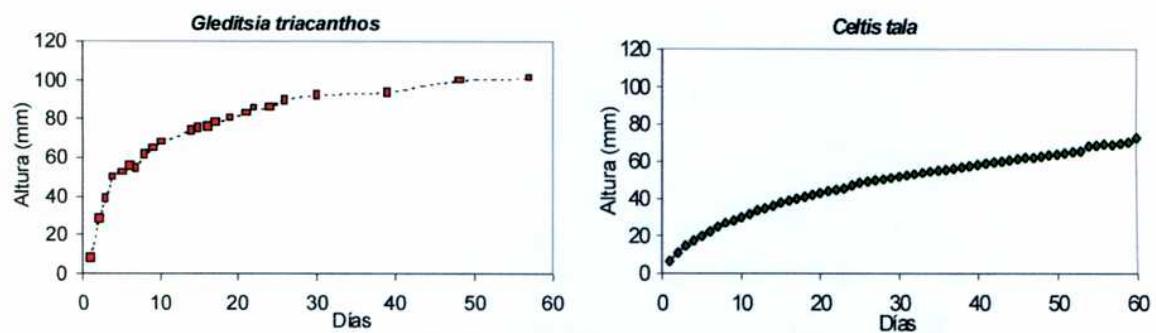


Figura 3: Altura media en función de los días desde la emergencia para las dos especies.

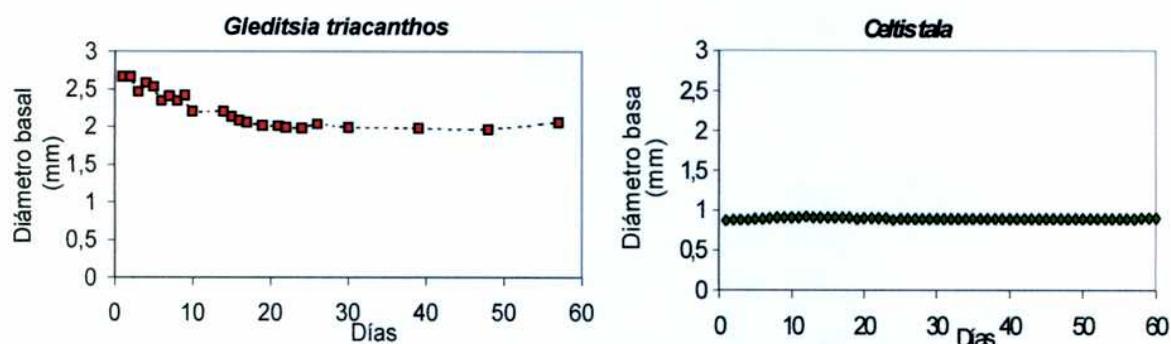


Figura 4: Diámetro basal medio en función de los días desde la emergencia para las dos especies.

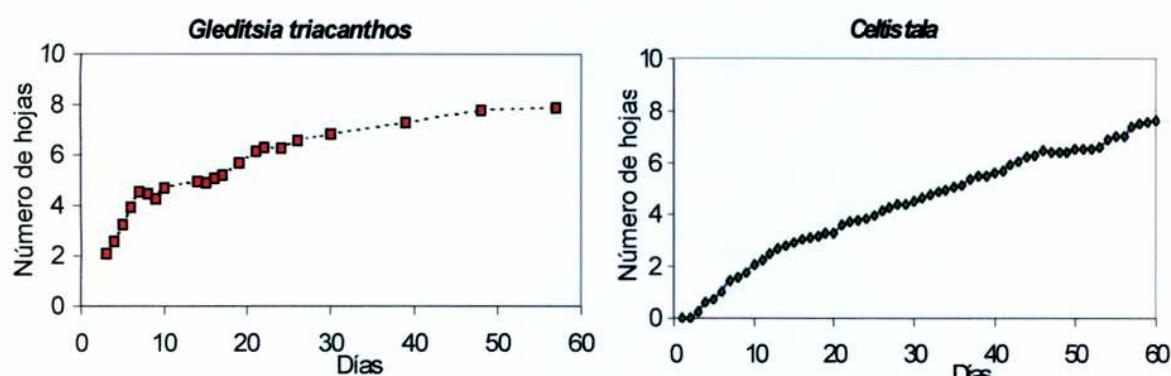


Figura 5: Número de hojas medio en función de los días desde la emergencia para las dos especies.

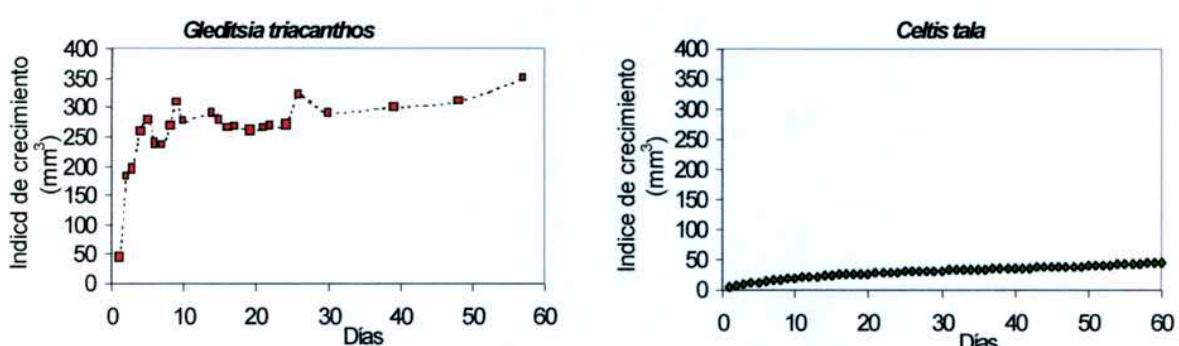


Figura 6: Índice de crecimiento medio en función de los días desde la emergencia para las dos especies.

El diámetro basal manifestó una tendencia singular (fig. 4, tabla 2). Mientras que las plántulas de *C.tala* mantuvieron un diámetro basal prácticamente constante, las de *G.triacanthos* emergían con un diámetro considerable que luego fue afinándose hasta llegar a estabilizarse al final del experimento.

Las plántulas de *G.triacanthos* alcanzaron una altura promedio de 101 mm con un diámetro basal de 2,1 mm y 8 hojas a los dos meses de su germinación, mientras que las de *C.tala*, al término del mismo periodo de tiempo, alcanzaron una altura de 73 mm, un diámetro basal de 0,9 mm y 7,5 hojas en promedio. El índice de crecimiento a los dos meses fue de 349 mm³ para la acacia negra contra sólo 46 mm³ de las plántulas de tala.

<i>Gleditsia triacanthos</i>				
	Altura (mm)	D. basal (mm)	Nro. hojas	I.C. (mm ³)
Día 1 (45)	21,85±1,81	2,64±0,04		119,6±9,6
Día 5 (34)	62,79±3,07	2,35±0,04	4,09±0,10	277,9±18,6
Día 50 (33)	100,83±8,70	2,01±0,04	8,17±0,38	310,4±36,6

<i>Celtis tala</i>				
	Altura (mm)	D. basal (mm)	Nro. hojas	I.C. (mm ³)
Día 1 (35)	6,58±0,52	0,87±0,03		4,2±0,5
Día 5 (34)	19,82±1,22	0,89±0,03	0,71±0,09	13,2±1,34
Día 50 (16)	63,85±4,05	0,89±0,04	6,50±0,26	41,1±5,2

Tabla 2: Medias y su error estándar para la altura, diámetro basal, número de hojas e índice de crecimiento de las plántulas de ambas especies en cama de siembra, entre paréntesis figura el número de individuos. Los resultados del ANOVA, para las fechas que se indican, mostraron diferencias significativas entre especies ($p<0,001$) para las cuatro variables.

	<i>Gleditsia triacanthos</i>		<i>Celtis tala</i>	
	Ecuación	R ²	Ecuación	R ²
Altura	$y = 22,61 \ln(x) + 13,95$	0,99	$y = 17,95 \ln(x) - 7,88$	0,96
D. basal	$y = -0,22 \ln(x) + 2,76$	0,87	-	-
N. hojas	$y = 1,93 \ln(x) + 0,13$	0,97	$y = 2,23 \ln(x) - 2,64$	0,91
I.C.	$y = 48,09 \ln(x) + 144,07$	0,69	$y = 11,09 \ln(x) - 4,49$	0,96

Tabla 3: Ajuste a ecuaciones y su R² de las curvas de altura, diámetro basal, número de hojas e índice de crecimiento de ambas especies en cama de siembra. Para todas las variables la ecuación que mejor ajustó fue la logística, exceptuando el diámetro basal de *C.tala* que no ajustó a ninguna ecuación conocida.

Después del invierno, rebrotaron el 87% de las plántulas de *G.triacanthos* que habían sobrevivido al final de la primera etapa del experimento (o sea el 71% de las plántulas emergidas). La supervivencia al final de esta segunda etapa fue del 97% y el crecimiento un poco menos pronunciado. Para un periodo de tiempo igual al de la primera etapa, las plántulas alcanzaron en promedio una altura de 162 mm, un diámetro basal de 2,7 mm, 9 hojas y un índice de crecimiento de 971 mm³.

Emergencia de *Gleditsia triacanthos* (en el área de estudio)

Los porcentajes de emergencia fueron demasiado bajos, por lo que no se hizo ningún análisis estadístico (tabla 4). De todas formas se observó una mejor emergencia en las cunetas y en las parcelas sin vegetación. No se observó emergencia alguna para la combinación cordón – con vegetación.

	Emergencia (%) de <i>Gleditsia triacanthos</i>					
	Cuneta I	Cuneta III	Cuneta V	Cordón I	Cordón III	Cordón V
Con vegetación	1	0	1	0	0	0
Sin vegetación	2	0	6	1	4	1

Tabla 4: Porcentaje de emergencia de *G. triacanthos* en cordones y cunetas bajo los dos tratamientos.

Influencia del ambiente en la supervivencia y crecimiento de plántulas transplantadas

En un principio se pensó que las plántulas tendrían dificultades para sobrevivir al transplante, ya que muchas de ellas se veían mustias el día posterior al mismo. Sin embargo, cuando se efectuaron las primeras mediciones a las dos semanas, se pudo comprobar que las plántulas tuvieron una buena recuperación.

SUPERVIVENCIA. Las plántulas tuvieron una alta supervivencia durante los primeros meses del experimento, sin advertirse diferencias notables entre ambientes y especies. Pero en el cordón III, el más cercano a la costa, mostró una supervivencia inferior a la del cordón-cuneta I, y esta diferencia se mantuvo a lo largo del tiempo (fig. 7 y 8, tabla 5). En los dos ambientes del cordón III, *Ligustrum lucidum* presentó una supervivencia muy superior a la de *Gleditsia triacanthos* desde el inicio del experimento (en este sitio no se realizaron transplantes en pastizal) (fig. 8, tabla 5).

Supervivencia (%) – Cordón-Cuneta I						
Días	<i>Gleditsia triacanthos</i>			<i>Ligustrum lucidum</i>		
	Sombra	Claro	Pastizal	Sombra	Claro	Pastizal
22 (3/11/96)	96,3±6,4	96,7±5,8	96,0±5,5	98,0±4,5	96±8,9	80±10,0
49 (30/11/96)	67,3±3,4	86,0±8,9	91,78±4,6	92,0±8,4	92,0±8,4	60,0±10,0
84 (5/1/97)	42,4±30,8	72,0±8,4	85,6±9,4	90,0±10,0	84,0±15,2	50,0±10,0
203 (3/5/97)	20,0±22,4	54,0±8,9	85,6±9,4	76,0±18,2	51,6±21,1	33,3±20,8
428 (14/12/97)	10,0±12,2	42,2±7,6	85,6±9,4	68,0±23,9	31,7±24,7	27,5±17,7

Supervivencia (%) – Cordón III				
Días	<i>Gleditsia triacanthos</i>		<i>Ligustrum lucidum</i>	
	Sombra	Claro	Sombra	Claro
36 (5/1/97)			92,2±5,2	90,0±10,0
56 (25/1/97)	40,0±14,1	62,0±19,2	85,7±9,0	88,0±10,9
175 (24/5/97)	16,0±18,2	40,0±27,4	61,5±17,9	62,0±32,7
380 (15/12/97)	2,0±4,5	26,0±26,1	51,3±21,6	42,0±39,6

Tabla 5: Supervivencia en los distintos ambientes en el tiempo para *Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum* en los dos sitios. Se indica el porcentaje medio y su error estándar.

Considerando la interacción especie – ambiente en ambos sitios se pudo ver que, en sombra *L.lucidum* tuvo una supervivencia significativamente mayor que *G.triacanthos* desde un principio, mientras que en claro la supervivencia de estas especies fue similar. *G.triacanthos* alcanzó en claro una mayor supervivencia que en sombra y en *L.lucidum* se observó la tendencia opuesta (fig. 7 y 8, tabla 5). Sin embargo las diferencias sólo son significativas para el ligusto al final del ensayo y en cordón I. En corón-cuneta I, al considerar el ambiente pastizal, la supervivencia en claro es intermedia desde un principio para *G.triacanthos*, mientras que para *L.lucidum* al inicio del experimento se mostraba similar a la de sombra para luego decaer respecto de los otros ambientes y también quedar como intermedia (fig. 7, tabla 5). *Gleditsia triacanthos* tiene alta supervivencia en pastizal y baja en las parcelas de sombra, situación que se invierte para *L.lucidum* (se partió de no encontrar diferencias significativas al comienzo del ensayo, llegando a tener diferencias muy marcadas entre estos dos ambientes para las dos especies, ver leyenda fig. 7). La supervivencia de *G.triacanthos* en sombra, en todo momento y en ambos sitios, se mostró como la más baja de todas (fig. 7 y 8, tabla 5).

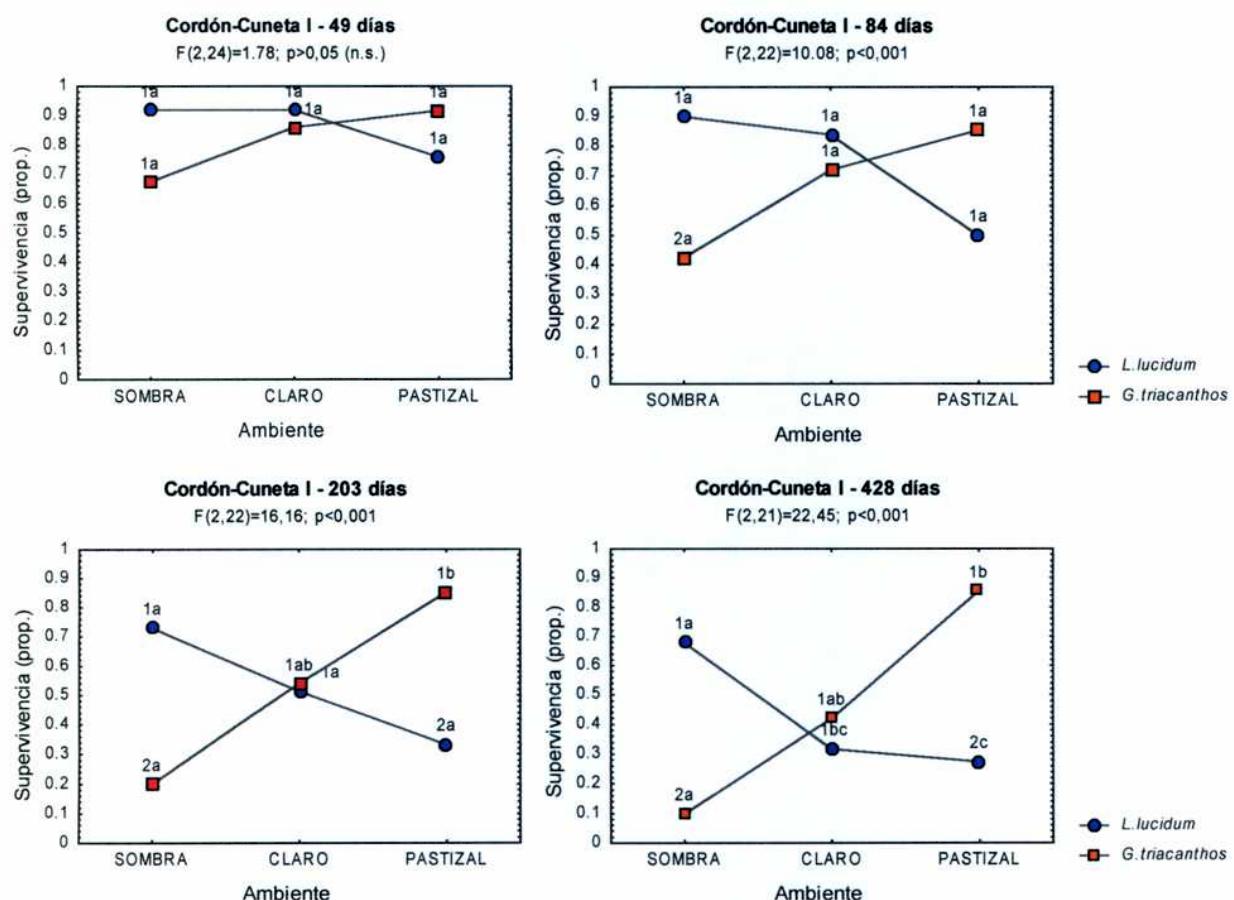


Figura 7: Interacción especie – ambiente en el tiempo para la supervivencia en cordón-cuneta I (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). La interacción global comienza a ser significativa a partir de los 84 días ($p<0,001$). A partir de los 203 días *G.triacanthos* presenta diferencias significativas de supervivencia entre sombra y pastizal ($p<0,01$ a los 203 y $p<0,001$ a los 428 días). La diferencia entre sombra y pastizal en *L.lucidum* es significativa a los 428 días ($p<0,05$). En pastizal, las diferencias entre ambas especies son significativas a partir de los 203 días ($p<0,05$) y en sombra a partir de los 84 días ($p<0,05$ a los 84 y $p<0,01$ a los 203 y 428 días).

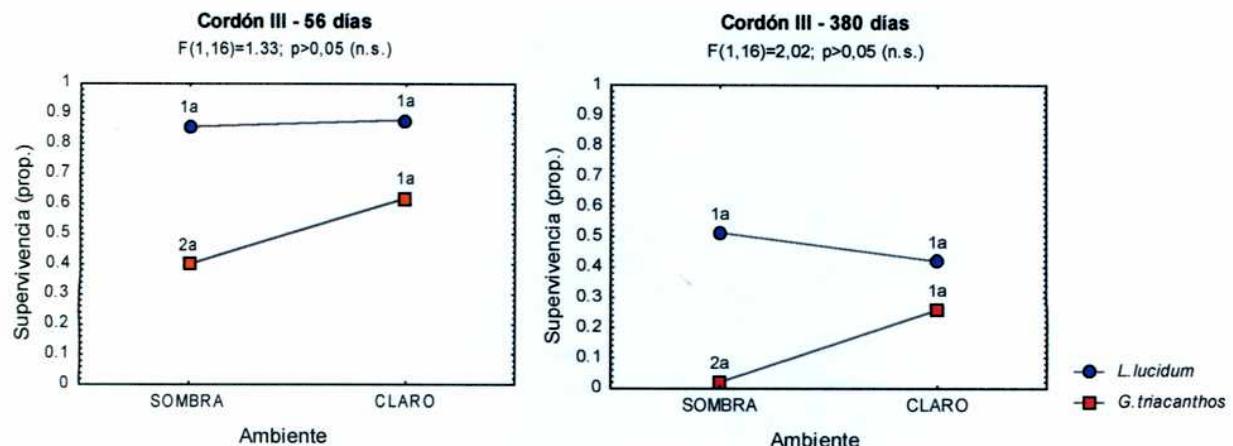


Figura 8: Interacción especie – ambiente en el tiempo para la supervivencia en cordón III (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). La interacción global no llega a ser significativa ($p=0,17$ a los 380 días), pero a partir de los 56 días *L.lucidum* exhibe en sombra una supervivencia significativamente mayor a la de *G.triacanthos* ($p<0,01$ a los 56 y $p<0,05$ a los 380 días).

Cabe destacar que en pastizal hubo dos parcelas que fueron sombreadas por árboles de acacia negra que crecían cerca. En estas parcelas la supervivencia fue mucho mayor respecto de las que crecían a pleno sol, especialmente para *L.lucidum*. Al incluir estas parcelas en el análisis, los resultados muestran que la supervivencia de *L.lucidum* en pastizal fue superior a la alcanzada en claro, apenas inferior a la de sombra, y no mucho menor respecto de la alcanzada por *G.triacanthos* en el mismo ambiente (fig. 7 a los 428 días y fig. 9).

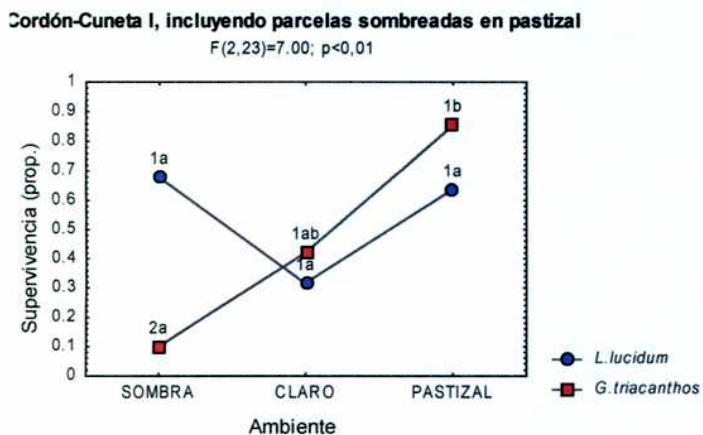


Figura 9: Interacción especie - ambiente a los 428 días en Cordón-Cuneta I incluyendo las parcelas sombreadas en pastizal, las cuales registraron una supervivencia del 100% (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas).

ALTURA. Con respecto a la altura, ésta fue superior en las plántulas transplantadas a los ambientes con mayor disponibilidad de luz, siendo las parcelas con sombra las que registraron las menores alturas para las dos especies. Al comparar el cordón-cuneta I con el cordón III, puede apreciarse que las alturas en el primero fueron superiores, tanto considerando los tres ambientes en forma global como a cada especie en cada uno de los distintos ambientes (fig. 10, 11 y 12; tabla 6).

Altura (mm) – Cordón-Cuneta I							
Días	<i>Gleditsia triacanthos</i>			<i>Ligustrum lucidum</i>			
	Sombra	Claro	Pastizal	Sombra	Claro	Pastizal	
49	98,28±3,10 (32)	94,07±2,74 (43)	102,00±3,00 (44)	92,29±3,31 (45)	111,46±4,73 (46)	91,30±4,08 (37)	
84	99,09±3,53 (21)	102,69±3,56 (36)	108,46±3,18 (42)	94,39±3,62 (44)	122,66±5,73 (35)	101,28±4,69 (32)	
203	100,9±10,42 (8)	109,00±3,86 (25)	109,68±3,97 (44)	104,91±3,98 (35)	144,88±8,75 (25)	103,05±8,45 (19)	
428	105,00±7,73 (3)	111,78±6,60 (18)	138,42±5,44 (40)	120,29±5,53 (34)	240,73±24,9 4 (11)	127,28±15,1 7 (18)	

Altura (mm) – Cordón III							
Días	<i>Gleditsia triacanthos</i>		<i>Ligustrum lucidum</i>				
	Sombra	Claro	Sombra	Claro			
56			66,12±3,84 (32)	70,12±5,44 (25)			
175	85,37±7,91 (8)	86,70±5,67 (20)	71,60±4,24 (30)	93,27±6,77 (30)			
380	86,0 (1)	107,31±9,42 (13)	86,04±4,97 (23)	159,62±11,49 (21)			

Tabla 6: Altura media y su error estándar de *Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum* en el tiempo y en los distintos ambientes. Entre paréntesis se indica el número de observaciones para cada combinación.

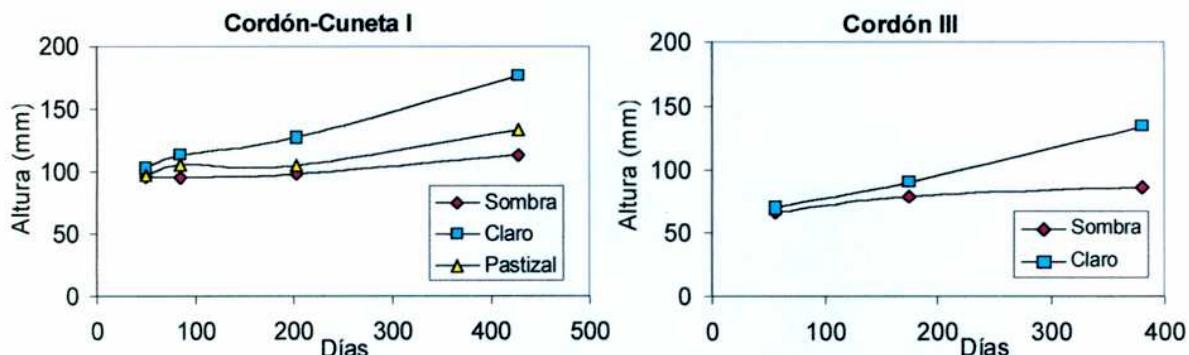


Figura 10: Efecto ambiente para la altura en los dos sitios (en cada ambiente están incluidas las dos especies). En cordón-cuneta I la altura en claro es significativamente superior a la de sombra a partir de los 84 días ($p<0,001$ a los 84, $p<0,01$ a los 203 y 428 días) y a la de pastizal a partir de los 203 días ($p<0,01$). En cordón III la altura de claro supera a la de sombra a los 380 días ($p<0,05$).

Al considerarse la interacción especie - ambiente (fig. 11 y 12; tabla 6), en los dos sitios puede verse que *G. triacanthos* no mostró diferencias significativas en ningún ambiente. Sin embargo, al final del experimento esta especie alcanzó una mayor altura en pastizal, la menor en sombra e intermedia en claro. En cambio, la altura de *L. lucidum* en claro fue muy superior a la alcanzada en los otros dos ambientes y a la de *G. triacanthos* en el mismo ambiente. Esta tendencia apareció desde un primer momento en cordón-cuneta I y se mantuvo durante todo el ensayo, mientras que en cordón III se hizo más evidente recién a los 380 días. Si bien en sombra y claro la altura de la acacia negra era superior a la del ligusto en las primeras mediciones, las diferencias se fueron reduciendo hasta tornarse en alturas muy semejantes al final del experimento.

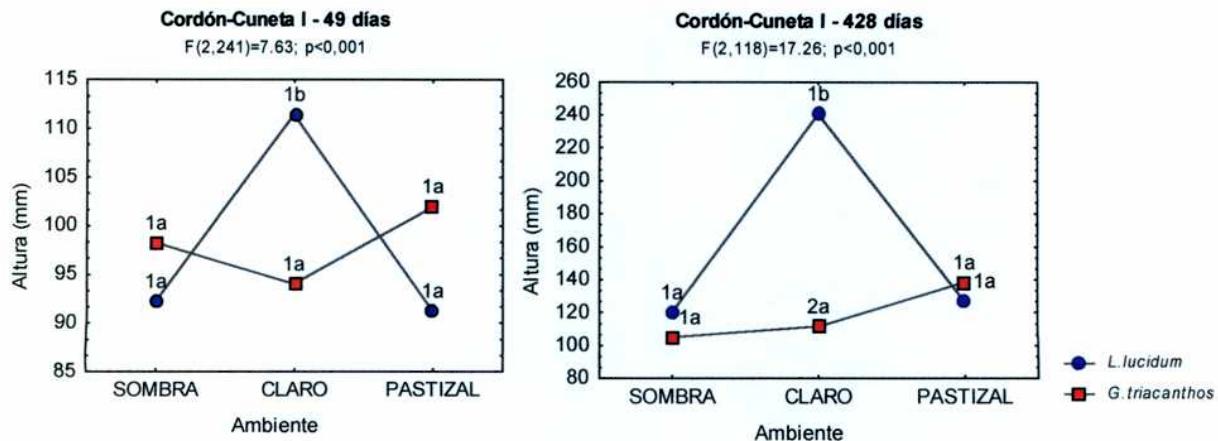


Figura 11: Interacción especie – ambiente para la altura en cordón-cuneta I en la primera y en la última fecha de medición (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). En claro, las diferencias entre *L.lucidum* y *G.triacanthos* son significativas desde los 203 días ($p<0,05$ a 203, $p<0,001$ a los 428 días). Las diferencias entre claro y sombra para *L.lucidum* fueron significativas durante todo el ensayo ($p<0,05$ a los 49, $p<0,01$ a los 84 y 203, $p<0,001$ a los 428 días) y entre claro y pastizal también a partir de los 49 días ($p<0,05$ a los 49 y 84, $p<0,01$ a los 203, $p<0,001$ a los 428 días).

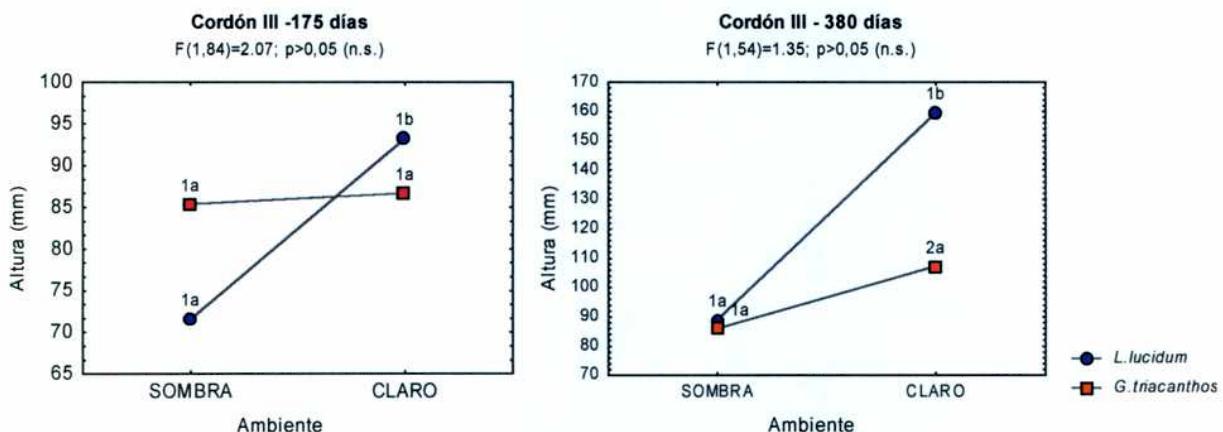


Figura 12: Interacción especie – ambiente para la altura en cordón III en las dos últimas fechas de medición (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). Hubo diferencias significativas entre sombra y claro ($p<0,05$ a los 175 y $p<0,001$ a los 380 días) para *L.lucidum* y en claro a los 380 días ($p<0,05$) entre ambas especies.

DIÁMETRO BASAL. Las tendencias en el diámetro basal de los transplantes fueron similares para los dos sitios. Aunque no existe un crecimiento marcado con el tiempo, sí se aprecian cambios en el diámetro basal entre las distintas combinaciones de transplantes. Al igual que con la altura, el diámetro basal alcanzado en los lugares con mayor disponibilidad de luz fue mayor en los dos sitios (fig. 13). Se observó un estancamiento en el tiempo del diámetro basal en sombra respecto de claro y pastizal. Incluso hubo una disminución inicial del mismo, registrada a los 84 días en cordón-cuneta I y a los 175 días en cordón III, para las dos especies y que no se apreció en los ambientes con mayor radiación solar (salvo para *L.lucidum* en claro en cordón III) (fig. 13, tabla 7). Esta singular tendencia ya se había visto en los experimentos en vivero de acacia negra.

Diámetro Basal (mm) – Cordón-Cuneta I						
	<i>Gleditsia triacanthos</i>			<i>Ligustrum lucidum</i>		
Días	Sombra	Claro	Pastizal	Sombra	Claro	Pastizal
49	1,71±0,05 (32)	1,83±0,05 (43)	1,89±0,04 (44)	1,39±0,04 (45)	1,65±0,04 (46)	1,52±0,05 (37)
84	1,52±0,07 (21)	1,89±0,06 (36)	2,08±0,05 (42)	1,38±0,04 (44)	1,74±0,06 (35)	1,63±0,06 (32)
203	1,53±0,13 (8)	1,96±0,09 (25)	2,10±0,05 (34)	1,40±0,05 (35)	1,75±0,08 (25)	1,90±0,17 (19)
428	1,54±0,09 (3)	1,99±0,10 (18)	2,18±0,07 (40)	1,57±0,06 (34)	2,73±0,19 (11)	2,31±0,18 (18)

Diámetro Basal (mm) – Cordón III						
	<i>Gleditsia triacanthos</i>			<i>Ligustrum lucidum</i>		
Días	Sombra	Claro		Sombra	Claro	
56				1,25±0,05 (32)	1,49±0,06 (25)	
175	1,30±0,06 (8)	1,56±0,06 (20)		1,19±0,03 (30)	1,47±0,06 (30)	
380	1,40 (1)	1,66±0,08 (13)		1,51±0,10 (23)	2,43±0,15 (21)	

Tabla 7: Diámetro basal medio y su error estándar de *Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum* en el tiempo y en los distintos ambientes. Entre paréntesis se indica el número de observaciones para cada combinación.

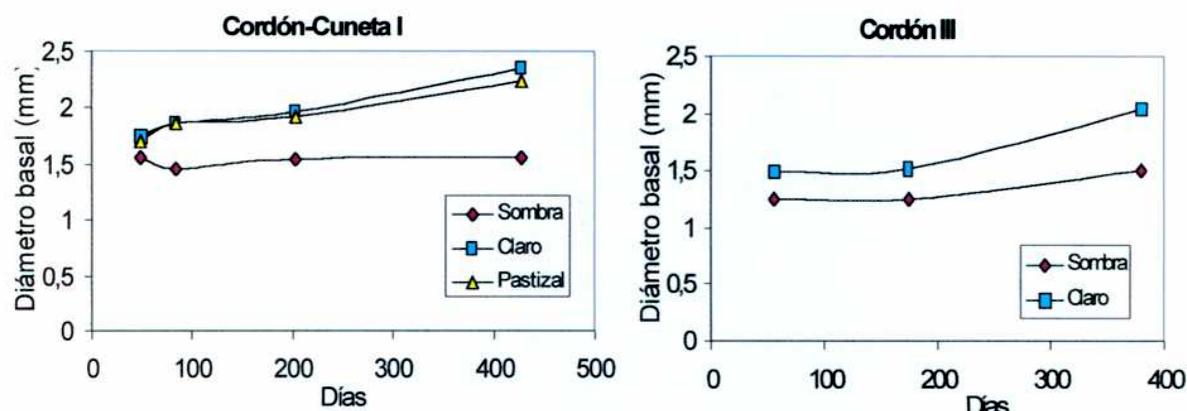


Figura 13: Efecto ambiente en el tiempo para el diámetro basal en los dos sitios (en cada ambiente están incluidas las dos especies). En cordón-cuneta I el diámetro basal alcanzado por las plántulas en claro y pastizal es superior al alcanzado en sombra desde los 49 días ($p<0,01$ a los 49 días y $p<0,001$ en las mediciones restantes). En cordón III la tendencia es similar, el diámetro basal en claro supera al alcanzado en sombra ($p<0,001$ en todas la fechas de medición).

Si se tiene en cuenta la interacción especie – ambiente, en un principio *G. triacanthos* presentó un diámetro basal superior a *L. lucidum* en todos los ambientes (fig. 14 – 49 días, fig.15), especialmente en sombra y pastizal de cordón-cuneta I donde las diferencias son significativas. De todas formas, hay que tener en cuenta que al momento del transplante las plántulas de acacia negra tenían un diámetro basal visiblemente superior al de las de ligusto. Además, *G. triacanthos* no mostró diferencias significativas entre los tres ambientes, pero puede apreciarse una tendencia creciente sombra - claro- pastizal en todas las fechas de

medición (fig.14, tabla 7). Las diferencias entre ambas especies en sombra y claro fueron desapareciendo paulatinamente en las mediciones posteriores y finalmente *L.lucidum* pasó a tener un diámetro basal en claro significativamente superior a *G.triangularis* en ambos sitios después del invierno (428 días en cordón-cuneta I y 380 días en cordón III) (fig. 14 y 15, tabla 7). Por otro lado, los claros fueron el ambiente donde *L.lucidum* creció más en diámetro basal. Esta especie alcanzó su menor diámetro en sombra, mientras que en pastizal éste fue intermedio.

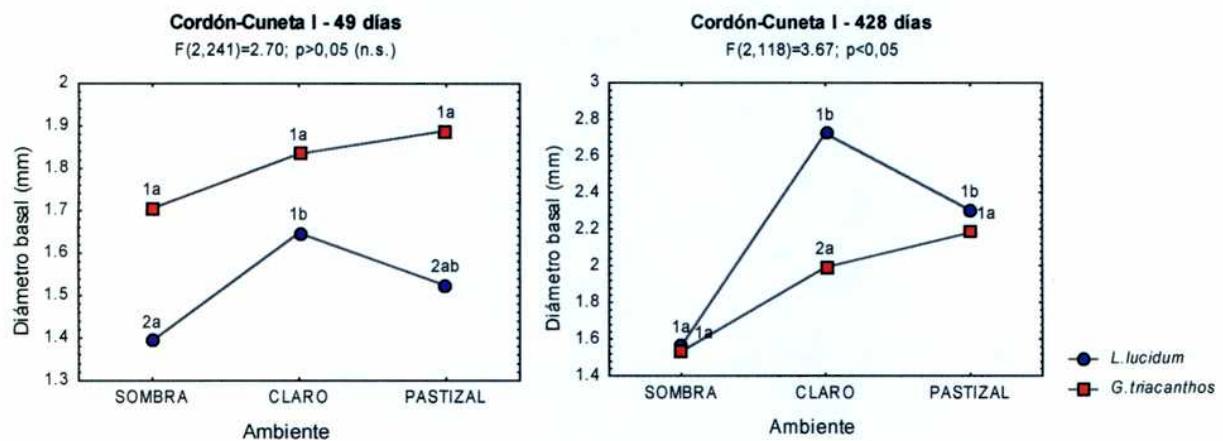


Figura 14: Interacción especie – ambiente para el diámetro basal en cordón-cuneta I en la primera y en la última fecha de medición (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). En las primeras mediciones *G.triangularis* superó en diámetro basal a *L.lucidum* en sombra ($p<0,001$ a los 49 días) y en pastizal ($p<0,001$ a los 49 y 84 días). A partir de los 203 días *L.lucidum* supera a *G.triangularis* en claro ($p<0,05$ a los 203 y 428 días). Para *L.lucidum* hubo diferencias significativas entre claro y sombra ($p<0,05$ a los 49, $p<0,001$ a los 84, 203 y 428 días) y pastizal y sombra ($p<0,05$ a los 84, $p<0,01$ a los 203 y $p<0,001$ a los 428 días).

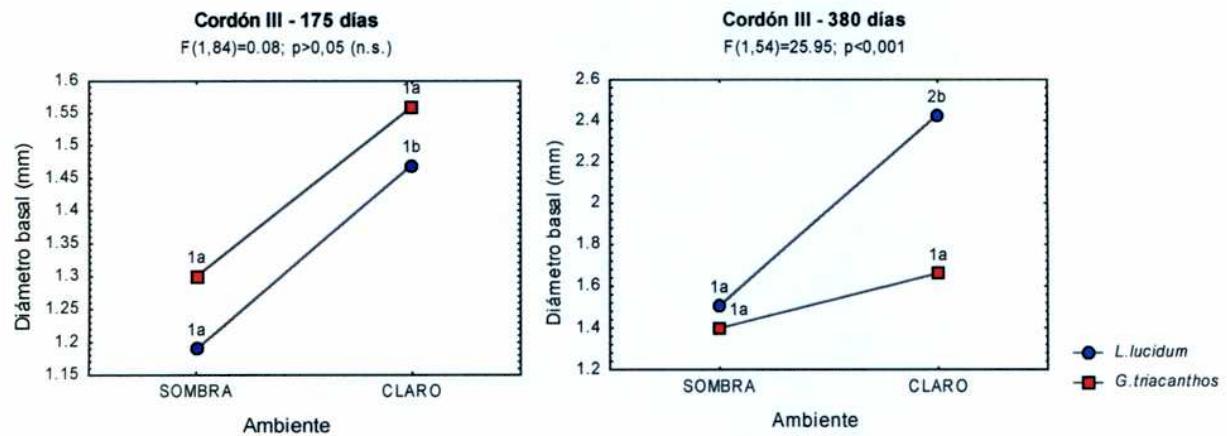


Figura 15: Interacción especie – ambiente para el diámetro basal en cordón III en las dos últimas fechas de medición (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). El diámetro basal de *L.lucidum* en claro fue superior al de sombra ($p<0,01$ a los 56 y 175 días y $p<0,001$ a los 380 días). Entre las dos especies hubo diferencias significativas en claro a los 380 días ($p<0,001$).

Estas dos especies exóticas mostraron distinta variabilidad en la altura y diámetro basal, pero siguiendo una tendencia similar en ambos sitios (fig. 16). *Ligustrum lucidum* exhibió una variabilidad muy amplia en los tres ambientes, especialmente en claro y pastizal. Por el contrario, la variabilidad de *Gleditsia triacanthos* estuvo más acotada.

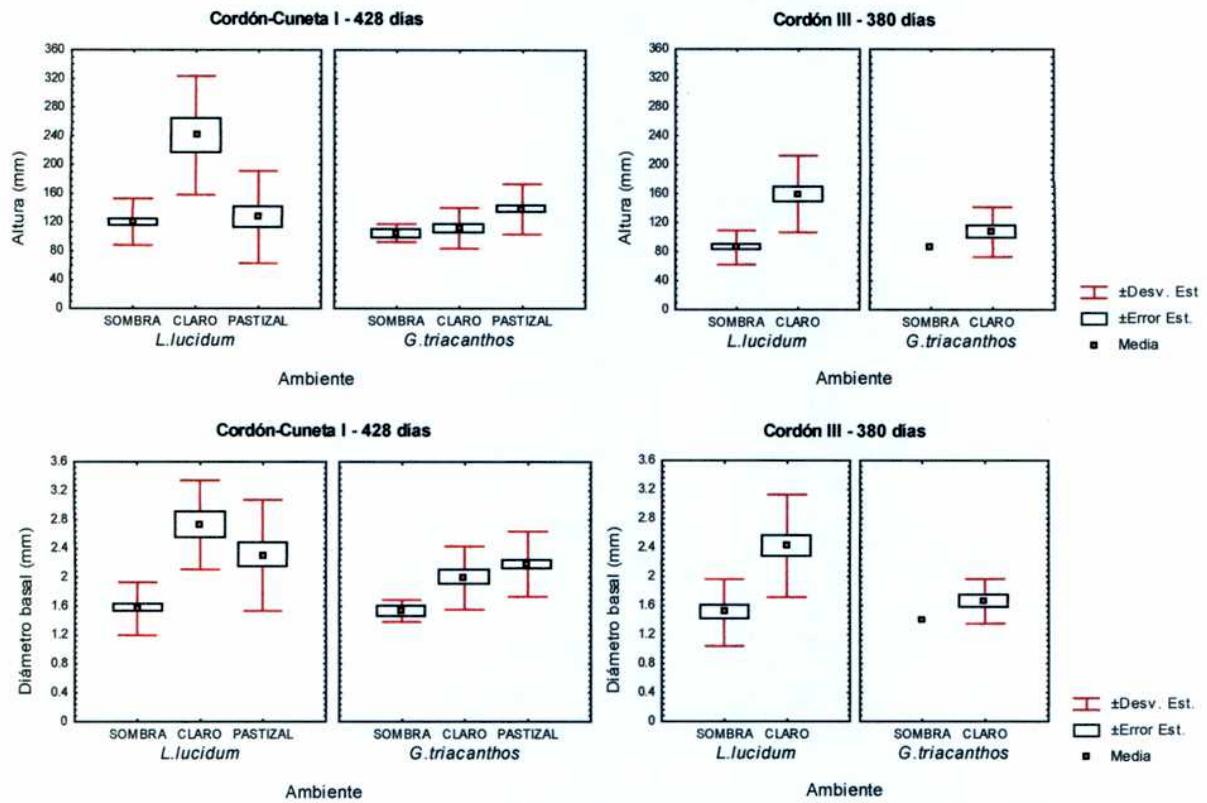


Figura 16: Variabilidad de *Ligustrum lucidum* y *Gleditsia triacanthos* en la altura y el diámetro basal en los dos sitios y los distintos ambientes, correspondientes a la última fecha de medición. Se representa la media, la desviación estándar y el error estándar. Para *G. triacanthos* en sombra en cordón III no hubo variabilidad, ya que sólo quedaba una plántula sobreviviente.

ÍNDICE DE CRECIMIENTO. El índice de crecimiento resume bastante la información que aportan la altura y el diámetro basal, pero tiene el inconveniente que al ser el producto de dos variables presenta un alto error estándar.

Los ambientes con mayor disponibilidad de luz fueron los que mostraron los índices de crecimiento más altos (fig. 17, tabla 8). Al término de los aproximadamente trece meses que duró esta experiencia, el índice alcanzado en claro superó ampliamente al alcanzado en sombra en ambos sitios y el de pastizal fue intermedio en cordón-cuneta I. En el cordón III los índices fueron proporcionalmente menores a los alcanzados en cordón-cuneta I (183 mm^3 en sombra y 571 mm^3 en claro contra 229 y 988 mm^3 respectivamente del otro sitio).

En la interacción especie – ambiente al final del experimento se puede ver que *G. triacanthos* mostró una mejor respuesta en pastizal y en segundo término en claro, mientras que para *L. lucidum* el índice de crecimiento más alto se dio en claro (fig. 18, tabla 8). Ambas especies mostraron tanto en sombra como en pastizal un índice parecido. Esto no es lo que sucedía al principio del experimento, donde las dos especies tenían un índice similar en claro y *G. triacanthos* superaba a *L. lucidum* en sombra. Esta tendencia inicial se fue revirtiendo, notándose una apreciable diferencia de crecimiento en claro después del invierno, debida principalmente al gran aumento de diámetro basal de *L. lucidum*.

Índice de Crecimiento (mm ³) – Cordón-Cuneta I						
	<i>Gleditsia triacanthos</i>			<i>Ligustrum lucidum</i>		
Días	Sombra	Claro	Pastizal	Sombra	Claro	Pastizal
49	230,4±15,0	263,4±17,9	301,5±20,8	154,3±14,6	259,1±20,9	181,9±18,9
84	184,9±19,5	305,4±26,3	329,2±25,8	157,3±16,2	326,7±33,0	231,1±23,4
203	190±39,7	350,2±51,6	333,4±27,1	180,8±21,1	378,0±43,5	388,1±94,7
428	194,8±25,7	369,7±47,8	575,1±62,5	262,9±33,7	1605,1±298	745,6±202,5

Índice de Crecimiento (mm ³) – Cordón III						
	<i>Gleditsia triacanthos</i>		<i>Ligustrum lucidum</i>			
Días	Sombra	Claro	Sombra	Claro		
56			89,7±9,8	138,8±20,5		
175	120,8±22,0	178,5±21,0	86,5±9,8	186,1±27,8		
380	132,4	245,1±34,2	182,7±30,2	896,9±136,5		

Tabla 8: Índice de crecimiento medio y su error estándar de *G. triacanthos* y *L. lucidum* en el tiempo y en los distintos ambientes. El nro. de observaciones para cada combinación es el mismo que se indica en las tablas 6 y 7.

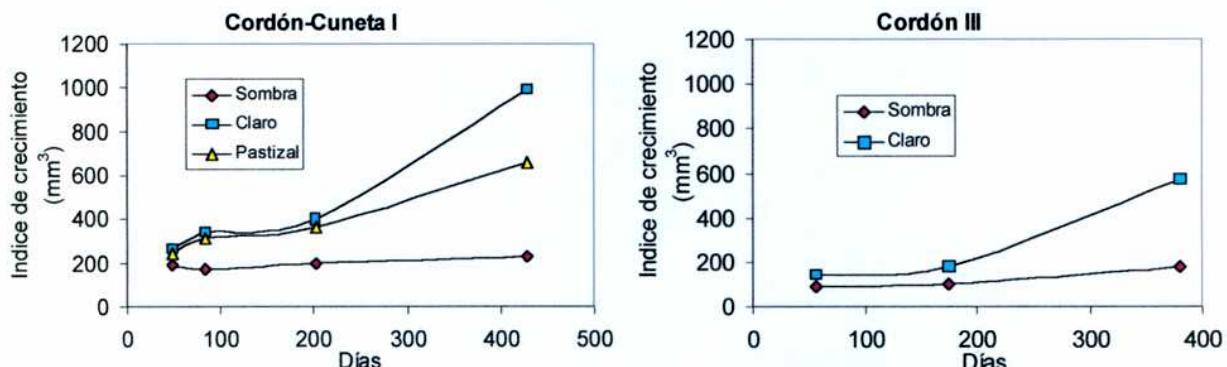


Figura 17: Efecto ambiente en el tiempo para el índice de crecimiento en los dos sitios (en cada ambiente están incluidas las dos especies). El IC en claro superó al de sombra en todas las fechas de medición ($p<0,001$ en cordón-cuneta I; $p<0,05$ a los 56, $p<0,01$ a los 175 y $p<0,001$ a los 380 días en cordón III). En cordón-cuneta I existieron diferencias significativas entre pastizal y sombra desde los 84 días ($p<0,001$).

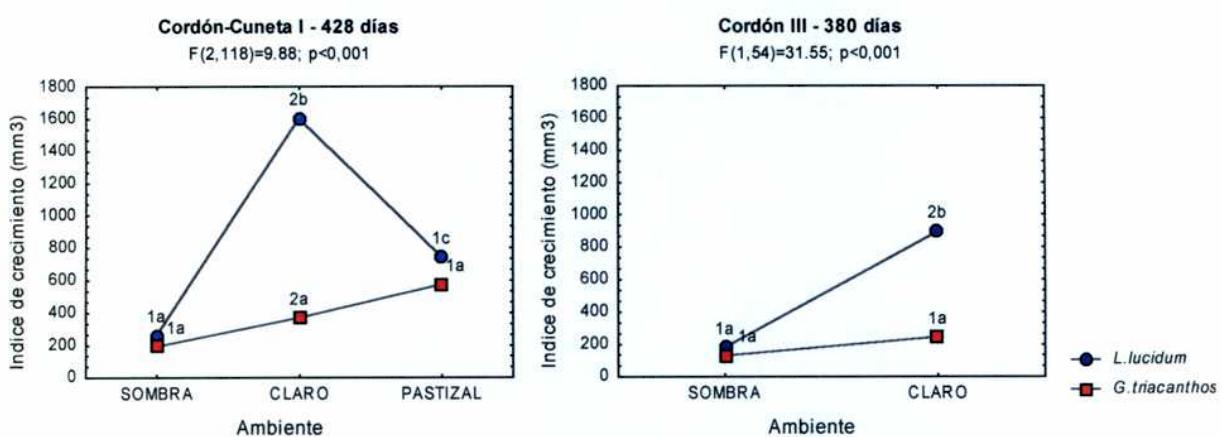


Figura 18: Interacción especie – ambiente para el índice de crecimiento en ambos sitios y en la última fecha de medición (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). En claro se encontró entre ambas especies un $p<0,001$ en los dos sitios (en fechas anteriores el IC era similar para ambas especies en este ambiente). Para *L. lucidum*, entre claro y sombra se encontró un $p<0,001$ en los dos sitios, en cordón-cuneta I entre claro y pastizal un $p<0,01$ y entre pastizal y sombra un $p<0,05$ (hubo diferencias significativas entre claro y los otros dos ambientes desde el inicio de la experiencia).

RELACIÓN ALTURA/DIÁMETRO BASAL. Sólo se pudieron apreciar diferencias en la relación altura/diámetro basal en cordón-cuneta I, en cordón III las dos especies exhibieron una relación muy semejante (fig. 19 y 20). *Gleditsia triacanthos* mostró valores similares en ambos sitios, a diferencia de *Ligustrum lucidum* que tuvo una relación altura/diámetro basal muy superior (un mayor incremento de la altura respecto del diámetro basal) en cordón-cuneta I.

La interacción especie - ambiente sólo fue significativa en cordón-cuneta I. En este sitio la relación altura /diámetro basal comenzó siendo semejante para las dos especies (fig. 19). A medida que pasó el tiempo, *L.lucidum* fue alcanzando una relación superior a la de *G.triacanthos* en sombra y claro, pero con diferencias significativas sólo en este último ambiente. La acacia negra no mostró diferencias significativas entre ambientes y el aumento en el tiempo de su relación fue muy leve. Por otro lado, el ligusto mantuvo una relación significativamente más alta en sombra y claro respecto de pastizal, diferencia que se fue acentuando con el tiempo.

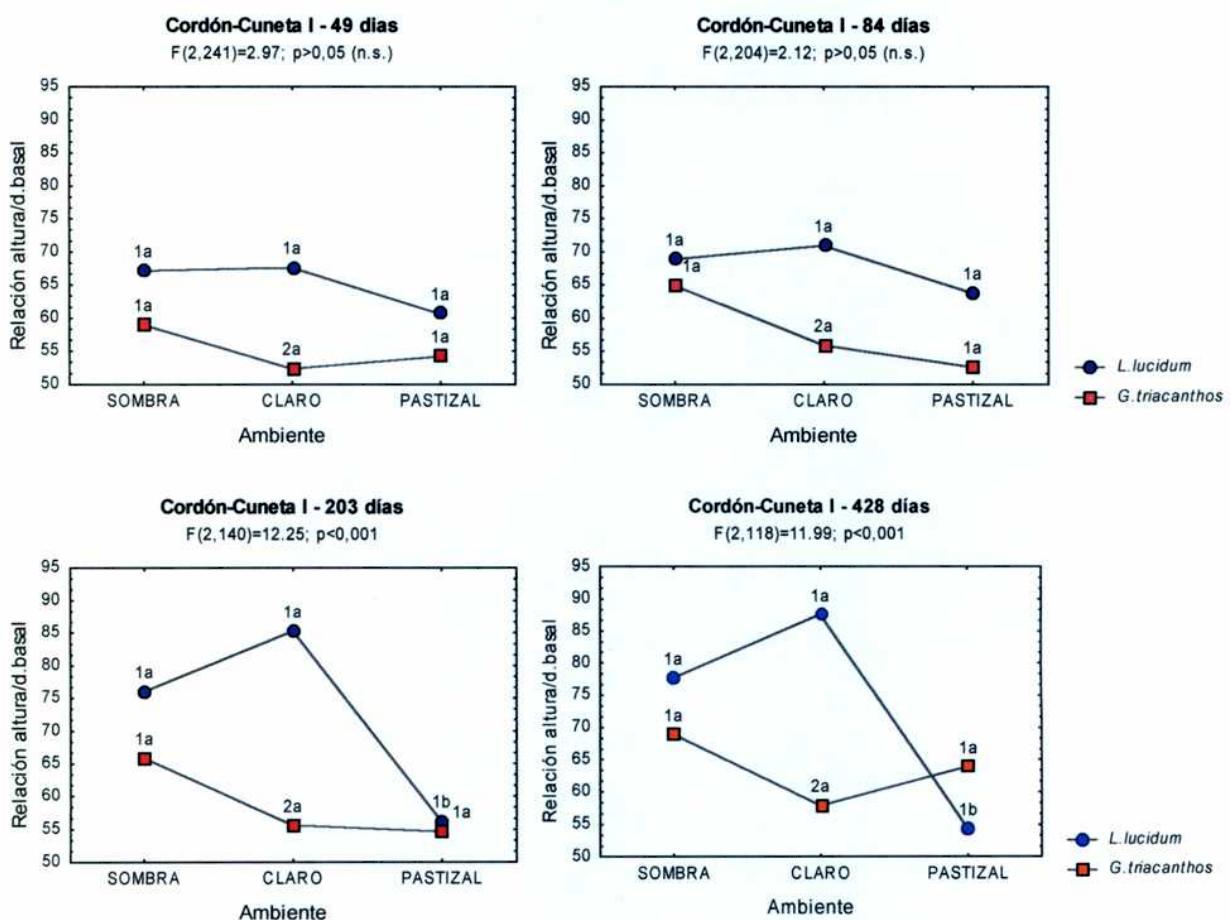


Figura 19: Interacción especie - ambiente de la relación altura/diámetro basal para las dos especies en cordón-cuneta I (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas). En claro, las diferencias entre ambas especies son significativas en todas las fechas de medición ($p<0,01$). Para *L.lucidum* hubo diferencias significativas entre pastizal y los ambientes sombra y claro desde los 203 días ($p<0,001$).

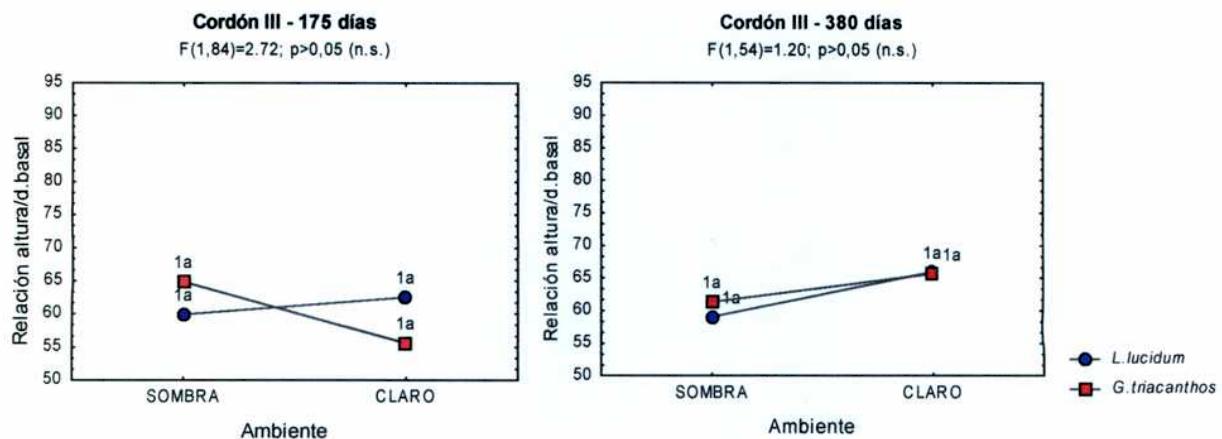


Figura 20: Interacción especie - ambiente de la relación altura/diámetro basal para las dos especies en cordón III (los números distintos para un mismo ambiente y las letras distintas para la misma especie indican diferencias significativas).

Potencial reproductivo de Gleditsia triacanthos

Agrupando los datos de la estimación del número de vainas versus DAP (diámetro a la altura del pecho) de los 20 individuos adultos de *G. triacanthos* muestreados en ambas cunetas, no pudo apreciarse ninguna relación (fig. 21). La regresión fue altamente no significativa ($R^2=0,00002$, $p<0,98$), y ni siquiera se apreció algún tipo de ajuste al tomar los datos de ambas cunetas por separado. El número de vainas resultó ser mucho más variable que el DAP (tabla 9).

Además, se encontró que el número de semillas por vaina fue de $23,62 \pm 0,45$, de las cuales el 97,29 % eran viables. Las semillas inviables estaban atrofiadas (2,26%) o atacadas por hongos (0,44%).

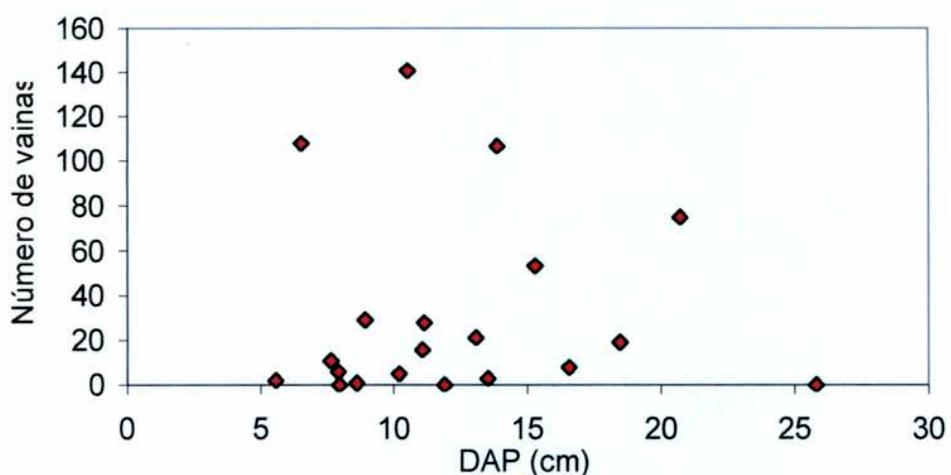


Figura 21: Estimación del número de vainas por individuo de *G. triacanthos* en función del DAP (diámetro a la altura del pecho), basándose en una muestra de 20 individuos adultos. La regresión fue altamente no significativa ($R^2=0,00002$, $p<0,98$).

	Media	Coeficiente de Variación
DAP (cm)	12,25 ± 1,14	0,42
Estimación nro. de vainas	31,65 ± 9,51	1,34

Tabla 9: Media y su error estándar y coeficiente de variación para el DAP y la estimación del número de vainas para 20 individuos adultos de *G.triacanthos*.

Ubicación topográfica y cuantitativa de los individuos de *Gleditsia triacanthos* en el área de estudio

Con respecto al censo de los individuos por cuneta, si obviamos la cuneta III que era la más estrecha y discontinua, se nota una disminución en número en dirección este desde la ruta hacia el río (fig. 22). Llama la atención la gran proporción de individuos adultos con vaina en la cuneta I (la más alejada al río), lo que contrasta con las cunetas IV y V (las más cercanas) donde los individuos sin vaina superan a los con vainas. La relación entre los individuos adultos con vaina respecto de los sin vaina y juveniles no reproductivos - CV/(SV+NR)- fue superior en la cuneta I (1,19) respecto de las cunetas III, IV y V (0,23, 0,26 y 0,56 respectivamente). No hubo diferencia en la proporción de juveniles no reproductivos entre la cuneta I (0,24) y los cordones IV y V (0,26 y 0,23 respectivamente).

Los datos del DAP de *Gleditsia triacanthos* en función de su ubicación topográfica en las cunetas y su producción o no de vainas en las cunetas IV y V, se muestran tabla 10 y los resultados del ANOVA en la fig. 23. Tanto en ambas cunetas por separado como en las dos en conjunto se vio que el DAP de los individuos con vaina supera ampliamente al de los sin vaina ($p<0,001$ en todos los casos). Los efectos de la ubicación topográfica y la interacción ubicación topográfica versus estado de producción de vainas fueron en todos los casos no significativos, pese a que si se observa los datos de ambas cunetas en conjunto puede apreciarse un leve aumento del DAP yendo del borde hacia el medio de la cuneta.

Además, los individuos de esta especie en la cuneta V tienen en general un DAP menor que los de la cuneta IV, especialmente en el caso de los que no tienen vaina.

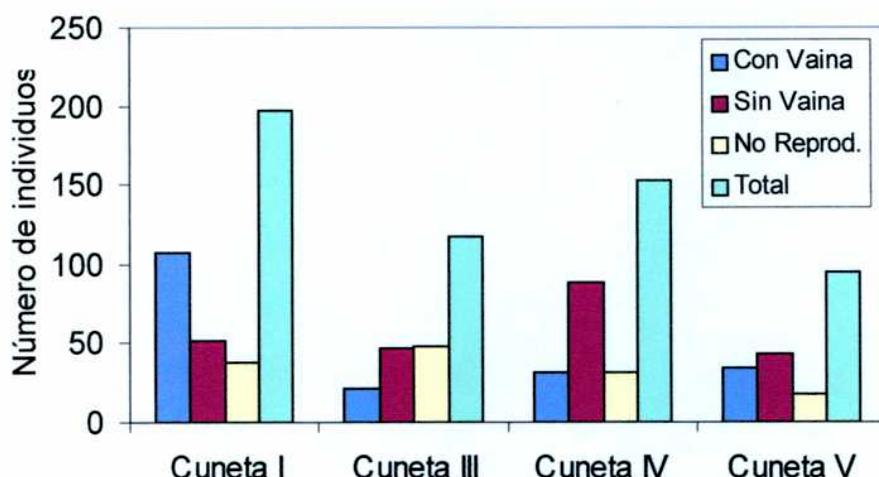


Figura 22: Individuos adultos con vaina, sin vaina y juveniles no reproductivos de *G.triacanthos* por cuneta. Si se obvia la cuneta III, que es la más estrecha y discontinua, se aprecia una disminución en el número de individuos totales y con vaina a medida que nos desplazamos de la ruta (cuneta I) hacia el río (cuneta V).

Diámetro a la altura del pecho (cm)					
Sin Vaina			Con Vaina		
Borde	Costado	Medio	Borde	Costado	Medio
6,57±0,53 (25)	6,93±0,71 (33)	7,41±0,68 (23)	10,54±1,13 (12)	11,19±1,11 (21)	11,18±1,02 (16)

Tabla 10: DAP promedio y su error estándar de los individuos de *G.triacanthos* censados en las tres posiciones topográficas dentro de las cunetas, entre paréntesis se indica el número de individuos para cada combinación.

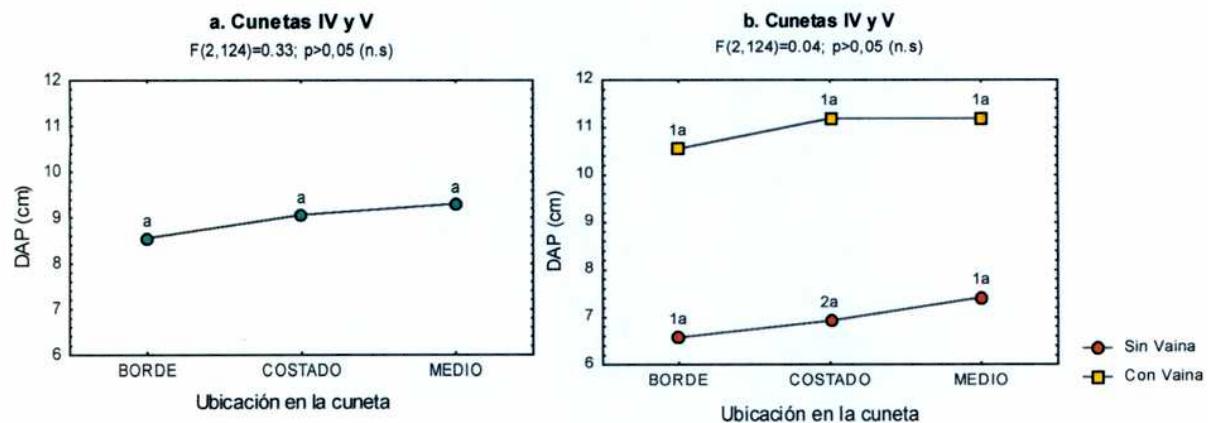


Figura 23: a) DAP en función de la ubicación topográfica (letras distintas indican diferencias significativas) y b) Interacción DAP – ubicación topográfica para individuos adultos de *G.triacanthos* con vaina y sin vaina (números distintos en la misma ubicación topográfica y letras distintas para los estados de *G.triacanthos* indican diferencias significativas), sólo fue significativa la diferencia de DAP en el costado de la cuneta con $p<0,05$ (la diferencia entre individuos con y sin vaina en borde y medio es $p<0,15$). Los individuos con vaina tienen un DAP global superior al de los sin vaina ($p<0,001$).

Discusión

Germinación, supervivencia y crecimiento

En los experimentos de germinación llevados a cabo en vivero bajo condiciones naturales, *Celtis tala* presentó porcentajes de emergencia y supervivencia claramente menores a los de *Gleditsia triacanthos* (fig. 1 y 2). En esta última especie se observó una emergencia más temprana, lo que implica una ventaja ya que esto le permitiría a las plántulas poder alcanzar la primera estación desfavorable con un mayor tamaño, siendo de esta forma menos susceptibles a las causas de mortalidad (Stock *et al.* 1990). Esta ventaja sobre el tala se ve potenciada ya las plántulas de acacia negra también alcanzan una mayor altura (ver más adelante).

Es interesante señalar que los resultados de emergencia aquí obtenidos son similares a los alcanzados por Ribichich (1996) para *C.tala* y por Burton y Bazzaz (1991) para *G.triacanthos*, en experimentos de invernadero. Burton y Bazzaz (1991) también observaron un alto porcentaje de emergencia para *G.triacanthos*, tanto en invernadero bajo distintas condiciones de temperatura y humedad como a campo bajo distintos parches de vegetación, en comparación con otras especies leñosas que coexisten en su lugar de origen. Boffi Lissin *et al.* (1998), en un ensayo de invernadero con estas mismas dos especies, obtuvieron en cambio un mayor porcentaje de emergencia y un menor lapso de tiempo desde la siembra hasta la misma en *C.tala*, además de una supervivencia y crecimiento similares. Es interesante señalar que este último ensayo se hizo bajo temperaturas que excedían entre 5 y 7°C a las máximas registradas normalmente a campo, aparentemente las altas temperaturas dificultarían la germinación y crecimiento de *G.triacanthos* pero no los de *C.tala*.

La altura y el diámetro basal de *G.triacanthos* al emergir superaron ampliamente a los de *C.tala* y esta diferencia se mantuvo durante todo el experimento. La producción de hojas en la acacia negra fue más precoz, a los 5 días las plántulas exóticas presentan 4 hojas desarrolladas y en cambio las de tala apenas una (fig. 3, 4 y 5; tabla 2 y 3). Sin embargo *C.tala*, al presentar una tasa de producción de hojas mayor, alcanzó valores similares a los de *G.triacanthos* al cabo de aproximadamente dos meses. Por otro lado, *G.triacanthos* alcanzó un mayor índice de crecimiento durante todo el experimento (fig.6).

En la segunda etapa para la acacia negra, rebrotaron casi la totalidad de las plántulas que habían sobrevivido hasta el otoño en la etapa anterior. Su crecimiento, aunque no tan pronunciado como en la primera etapa, fue importante.

Estas características de *G.triacanthos* estarían revelando una estrategia de crecimiento rápido en los primeros estadios, principalmente en altura. Esto le otorgaría ventajas, ya que le permite una mejor captación de la luz, frente a sus posibles competidores tanto herbáceos como leñosos. *C.tala* en cambio, con su emergencia tardía y crecimiento más lento, tiene unas características más propias de una especie tolerante a la sombra (Grime y Jeffrey 1965). Sin embargo, a esta especie se la ha observado establecerse a pleno sol en cordones que han sido desmontados y bajo plantaciones forestales.

Emergencia in situ de Gleditsia triacanthos

La emergencia de *G. triacanthos* obtenida en este ensayo fue muy baja, lo que posiblemente se deba a que no se hizo un control de la predación sobre las semillas y a que hubo períodos de tiempo en que las parcelas de cuneta estuvieron inundadas (tabla 4).

Aunque la emergencia fue demasiado baja como para hacer un análisis estadístico, los resultados obtenidos sirvieron para corroborar la posibilidad que tiene la acacia negra de germinar dentro del bosque. Ya se mencionó el hecho de que a veces se puede encontrar plántulas de esta especie en dicho ambiente. La acacia negra no tiene muchas formas de dispersión hacia el interior del bosque. Sus vainas, al caer, en general permanecen dentro de las cunetas. Sin embargo, se ha visto en torno a las aberturas de las cuevas que cavan los tuco-tuco (*Ctenomys talarum*) en los cordones, restos de vainas y algunas plántulas recién germinadas (L. Boffi Lissin comunicación personal). Estos roedores, suelen manipular las vainas, más por una cuestión de curiosidad que por otra cosa, y ocasionalmente pueden transportar las semillas hacia el bosque.

Influencia del ambiente en la supervivencia y crecimiento de plántulas transplantadas

En general, puede decirse que las plántulas transplantadas presentaron la mejor supervivencia en el ambiente donde habitualmente se las encuentra –sotobosque sombreado en el caso de *Ligustrum lucidum* y pastizal en el de *Gleditsia triacanthos*– con una supervivencia intermedia en los claros dentro del bosque (fig. 7 y 8; tabla 5). Marañón y Bartolomé (1993) mencionan que la reducción de la radiación debida al canopeo causa una alta mortalidad en plántulas de hábitats abiertos transplantadas al sotobosque. Recíprocamente, la fuerte interferencia de los pastos altos limita el establecimiento de las especies de sotobosque en los pastizales abiertos.

En sombra, *G. triacanthos* se vería principalmente limitada por la baja disponibilidad de luz y no tanto por la alta biomasa radicular arbórea presente en este ambiente. En claro, con el mismo suelo, la supervivencia puede estar favorecida por una mejor disponibilidad de luz respecto del primer ambiente. Arturi (1997b) encontró que en los talares el porcentaje de radiación fotosintéticamente activa disminuye abruptamente dentro del bosque, encontrándose los porcentajes más altos en los bordes y en los lugares con cierta heterogeneidad del dosel como en los “claros”. Además, vio que la biomasa de gramíneas en el pastizal es más del doble que la de raíces arbóreas en el interior del bosque, y que ésta última es superior en los lugares más sombreados. Por otro lado, para *L. lucidum* en pastizal la desecación parece tener un efecto más restrictivo que el suelo o la competencia con las gramíneas, ya que en éste ambiente se observó que el sombreado de individuos adultos de acacia negra solía favorecer la supervivencia de las plántulas transplantadas, especialmente a las de *L. lucidum* (fig. 9); Burton y Bazzaz (1991) hacen una observación similar respecto al facilitamiento de esta especie hacia la germinación de otras leñosas. Según Arturi (1997b), en los meses de verano las cunetas de pastizal sufren prolongados períodos de déficit hídrico, mientras que dentro del bosque la disponibilidad hídrica es mayor, especialmente en los lugares más sombreados. Si bien en el año en que se llevó a cabo este experimento, llovió por encima de la media durante los meses de verano en el área de estudio, las temperaturas medias también estuvieron por encima de la media. Es más, durante todo el transcurso de este ensayo se registraron temperaturas por encima de las normales (fig. 24 y 25 –apéndice).

Aparentemente, los claros pueden ser invadidos por ambas especies, lo que para

G.triacanthos representaría una vía de entrada al bosque. De hecho en los cordones más cercanos a la ruta suelen aparecer individuos adultos aislados de esta especie (observación personal), aunque esto todavía no ocurre en los cordones cercanos al río. La acacia negra presenta una gran amplitud de nicho en gradientes de luminosidad, humedad y nutrientes, aunque su supervivencia y crecimiento decae bastante a bajos niveles de un gradiente de luminosidad (Grime y Jeffrey 1965, Parrish y Bazzaz 1982; Burton y Bazzaz 1991). En invernáculo se encontró hasta un 15% de emergencia en *G.triacanthos* bajo un 5 y un 20% de radiación solar incidente (Boffi Lissin *et al.* 1998). Si bien la supervivencia en los claros de *L.lucidum* no es tan buena como en el sotobosque sombreado, su crecimiento en este ambiente, como se discute más adelante, fue notable.

Si se tiene en cuenta que la supervivencia de *L.lucidum* en el pastizal fue apenas un poco menor que en los claros y que los individuos adultos de *G.triacanthos* podrían facilitar con su sombreado la supervivencia de las plántulas que emergen en torno a ellos, la posibilidad de que el ligusto colonice las cunetas es bastante plausible a largo plazo. El avance de la invasión de la acacia negra en el pastizal facilitaría este proceso de colonización. Por otra parte se observó que las plántulas de tala también pueden emerger bajo el canopeo de la acacia negra, aunque en un estudio preliminar en el cual se siguieron plántulas de esta especie germinadas espontáneamente, se vio que la mortalidad en menos de un año fue del 100% (L. Boffi Lissin comunicación personal).

Los ambientes donde las plántulas alcanzaron mayor altura fueron claro y pastizal (fig. 10, tabla 6). Al parecer, en claro y sombra donde el suelo es el mismo, las diferencias alcanzadas se deben a una mayor disponibilidad de luz. Algo similar se dio para el diámetro basal (fig. 13, tabla 7), sólo que en éste caso en claro y pastizal el diámetro es similar si consideramos a las dos especies en conjunto para cada ambiente.

G.triacanthos no mostró una respuesta muy clara en altura, a las diferencias de intensidad de luz en el bosque; mientras que el diámetro basal se mostró intermedio en los claros. Alcanzó una altura y un diámetro basal levemente superior en pastizal, donde las condiciones lumínicas y edáficas son más parecidas a las de su lugar de origen (Everett 1981), de todas formas las diferencias no llegan a ser significativas (fig. 11, 12, 14 y 15). En cambio *L.lucidum* desde un primer momento presenta una altura significativamente mayor en claro respecto de los otros ambientes. En el caso del bosque, esto se debería a la mayor disponibilidad de luz y en el de la cuneta esta diferencia se debería principalmente a la disponibilidad de agua (aunque también pueden ser importantes las condiciones edáficas y la competencia con los pastos). Su diámetro basal alcanzado en claro también fue superior, aunque no de forma tan evidente como la altura (fig. 14 y 15).

El análisis del índice de crecimiento sirve para resumir un poco las tendencias expuestas más arriba. *G.triacanthos* muestra un suave gradiente ascendente de crecimiento sombra – claro – pastizal, que respondería principalmente a diferencias lumínicas. Por otro lado, *L.lucidum* presenta valores de índice de crecimiento en sombra y pastizal similares a los de *G.triacanthos*, pero con un crecimiento en claro marcadamente superior (fig. 18, tabla 8). Para el ligusto, las diferencias en calidad e intensidad de la luz que se dan dentro del bosque, tienen un efecto muy marcado sobre dicho crecimiento, mientras que el factor hídrico en pastizal, que fue crítico para su supervivencia, no parece tener tanta relevancia sobre éste índice.

Los talares del Parque Costero del Sur pueden presentar dominancia de *Celtis tala* o *Scutia buxifolia*. Los cordones alejados de la costa están dominados por *C.tala*, mientras que los más cercanos están dominados por *S.buxifolia* y aquellos intermedios presentan

codominancia de ambas especies (Goya *et al.* 1992). Por otra parte, *S.buxifolia* presenta una mayor biomasa foliar y por lo tanto una mayor interceptación de la luz que *C.tala* (Arturi 1997a, 1997b) y follaje persistente, a diferencia del tala que es la única especie arbórea caducifolia de estos bosques (Muriello *et al.* 1993). Estas diferencias en dominancia, persistencia del follaje y biomasa foliar pueden llegar a explicar las diferencias en supervivencia y crecimiento, de las plántulas transplantadas, que se dieron entre un cordón I menos sombreado y más alejado de la costa que el cordón III (fig. 7, 8, 10, 13 y 17; tablas 5, 6, 7 y 8). Considerando sólo las parcelas en sombra y claro, *G.triacanthos* y *L.lucidum* presentan una supervivencia del 26% y 50% respectivamente en el cordón I a los 428 días y del 13% y 47% respectivamente en el cordón III a los 380 días. Si consideramos el índice de crecimiento en sombra y claro, *G.triacanthos* y *L.lucidum* alcanzan 282 mm³ y 934 mm³ respectivamente en cordón I y en cordón III 123 mm³ y 526 mm³ respectivamente para las fechas antes indicadas. Castellví *et al.* (1997) analizaron el reemplazo en la dominancia de tala y coronillo de estos bosques, y para estos mismos dos cordones encontraron que el área basal de *C.tala* en el cordón I es significativamente mayor que la de *S.buxifolia* y que la propia en el cordón III. Asimismo *S.buxifolia* tiene un área basal algo mayor en el cordón III que en el I. O sea que el cordón I está dominado por *C.tala* mientras que el cordón III se encuentra en una situación de codominancia. Esto indicaría que los transplantes hechos en el cordón III mostraron valores más bajos para todas las variables analizadas (especialmente los de *G.triacanthos*) debido a la menor radiación disponible que llegaba al suelo. Por otra parte, el cordón III presenta una mayor abundancia de individuos juveniles y adultos de ligusto que contribuyen en la densidad del dosel (observación personal).

Otro factor que puede haber tenido que ver con el menor desempeño de las plántulas en cordón III fue que llovió por debajo de la media en el mes de que se llevaron a cabo los transplantes, noviembre de 1996. En cambio, en octubre de ese año cuando se hicieron los transplantes en cordón-cuneta I, llovió por encima de la media (fig. 24 – apéndice). Los 20 mm de precipitación de diferencia entre estos dos meses pueden haber afectado la supervivencia de las plántulas en los días inmediatos a la realización de los transplantes, a pesar que se observó una buena recuperación de los mismos.

Algunos estudios que indican que las plantas de hábitats abiertos, como la acacia negra, responden a la disminución en la relación rojo/rojo-lejano más intensamente que las de hábitats cerrados como el ligusto (Schmitt y Wulff 1993; Morgan y Smith 1979). Sin embargo, en este caso fue el ligusto quien alteró significativamente su relación altura/diámetro basal al ser transplantado dentro del bosque, mientras que la acacia negra no mostró una tendencia clara (fig. 19 y 20). Esto indicaría que el ligusto tiene una mayor capacidad de responder a las variaciones microambientales debidas a la vegetación circundante, en particular a la disminución de la relación rojo/rojo-lejano que en muchas plantas sirve como señal para desencadenar un incremento relativo en altura respecto de otras variables morfológicas (Schmitt y Wulff 1993; Jurik 1991; Smith 1982). Pero si nos remitimos al interior del bosque, se observa que a la inversa de lo que ocurre en *L.lucidum*, *G.triacanthos* muestra una relación altura/diámetro basal mayor en sombra que en claro, aunque sin diferencias significativas. Esto tendría que ver con una menor tolerancia de la acacia negra a la sombra producida por un canopeo.

Además, *L.lucidum* muestra una mayor plasticidad fenotípica, si tenemos en cuenta la variabilidad en la altura y el diámetro basal en los tres ambientes (fig. 16). Dichos coeficientes de variación son más amplios para la altura, lo que tiene que ver con las variaciones microambientales de luminosidad que se discutían en el párrafo anterior. Esto le permite al ligusto adaptarse mejor a estas diferencias microambientales que *G.triacanthos*.

Parrish y Bazzaz (1982) señalan que *G.triacanthos* presenta coeficientes de variación amplios bajo distintas condiciones, en comparación con otras especies leñosas de su lugar de origen, pero en este ensayo dichos coeficientes fueron menores a los presentados por *L.lucidum*. Muchos autores señalan que la plasticidad en la arquitectura de las plantas en la respuesta a la calidad de la luz, mediada por percepción fitocromática, puede llegar a ser una ventaja adaptativa debido a que le permite a las plantas anticiparse de forma tal de evitar la competencia por luz (Schmitt y Wulff 1993; Ballaré *et al.* 1990). Esto es particularmente cierto si dicha plasticidad para un determinado rasgo resulta en un buen desempeño relativo en diferentes ambientes (Thompson 1991), como en el caso de sombra y claro dentro del bosque para *L.lucidum*.

Después del invierno, a pesar de que la tendencia en altura de ambas especies no cambió demasiado, se produjo una inversión en la tendencia del diámetro basal en los dos sitios (fig. 14 y 15; tabla 7). La acacia negra, que venía que superando significativamente al ligusto en diámetro hasta el otoño (203 días en cordón-cuneta I y 175 días en cordón III), fue alcanzada en los ambientes sombra y pastizal y ampliamente superada en claro por la segunda a fines de la primavera siguiente (428 y 380 días en cordón-cuneta I y cordón III respectivamente). El índice de crecimiento reflejó esta tendencia (fig. 18, tabla 8). Luego de un periodo de transición a fines del otoño en que las dos especies tienen un índice similar en los tres ambientes, el crecimiento de *L.lucidum* se dispara respecto del de *G.triacanthos* en la primavera siguiente. La diferencia más importante se dio en claro, donde al ligusto alcanzó un índice de 1605 mm³ en cordón-cuneta I y 897 mm³ en cordón III contra 370 y 183 mm³ respectivamente de *G.triacanthos* en los mismos sitios. Esto tiene que ver con que la acacia negra detuvo su crecimiento en la temporada otoño-invierno (en la medición que se hizo en mayo las plántulas ya habían perdido gran parte de sus hojas). No ocurrió lo mismo con el ligusto, que al ser una especie perennifolia, siguió aumentando su diámetro (y en menor medida su altura) de forma tal que superaba ampliamente a la otra especie a finales de la primavera siguiente. Esta característica que tiene la exótica *L.lucidum* de poder seguir creciendo mientras sus posibles competidores entran en una etapa de descanso hace a su agresividad como especie invasora. Esto último adquiere una dimensión muy importante, no sólo al compararla con *G.triacanthos*, si se tiene en cuenta que la dominante *C.tala* es una especie caducifolia y que las gramíneas y muchas dicotiledoneas del sotobosque detienen su crecimiento durante la época invernal.

Potencial reproductivo de Gleditsia triacanthos

Al analizar los resultados del DAP en función del número de vainas y de ubicación topográfica en función del DAP (fig. 21 y 23, tabla 9), puede verse que si bien los individuos de *G.triacanthos* reproductivos con vaina tienen un mayor diámetro, su producción de vainas es muy variable. Esto es algo que ya se había observado en el campo, ya que era frecuente encontrar individuos grandes con escasa cantidad de vainas e individuos medianos con una abundante producción de estas. Posiblemente esto se deba a factores de variabilidad genética u de otra índole, que no fueron considerados en este estudio.

Sin embargo, la cantidad de semillas por vaina fue bastante uniforme y la viabilidad de éstas casi absoluta. La mayoría de las semillas inviables estaban atrofiadas, encontrándose muy pocas atacadas por hongos o parásitas. Esto se relacionaría con su potencial invasivo, ya que constituye una ventaja sobre las leñosas nativas como *Celtis tala*, cuyos frutos se encuentran frecuentemente parásitados o son atacados por predadores naturales que ignoran a las especies exóticas. Otros estudios hechos por este grupo de trabajo muestran que

Ligustrum lucidum también tiene una alta viabilidad de sus semillas, además de una muy alta producción de frutos que, al estar concentrados en racimos, resultan atractivos a los posibles dispersores. El caso de esta última especie es más grave si se tiene en cuenta que, al estar ya instalada en los cordones, puede competir directamente con las leñosas nativas.

Ubicación topográfica y cuantitativa de los individuos de Gleditsia triacanthos

Existe una leve tendencia a encontrar individuos de mayor DAP hacia la parte media de las cunetas, si bien no se encontraron diferencias significativas. Esto puede tener que ver con una mayor disponibilidad de luz en este ambiente (fig. 23, tabla 10). Los árboles que fueron muestreados en el borde de las cunetas recibían sombra del bosque adyacente.

Aparentemente el proceso invasivo de la acacia negra sobre las cunetas de pastizal se habría iniciado desde la ruta hacia el río (fig. 22). Esta hipótesis está respaldada por el hecho de que la cuneta I es la que tiene una mayor cantidad de individuos, la mayoría de los cuales estaba en estado reproductivo y con vaina. Por otra parte, salvando la cuneta III que era la más angosta y discontinua, la cantidad de individuos en los distintos estados junto con su DAP, van en disminución a medida que nos desplazamos hacia el río. Es posible que la dispersión se halla dado a partir de individuos cultivados como ornamentales (muchos de los individuos que aparecen en las cunetas son de la variedad sin espinas, muy apreciada como árbol ornamental) en el casco de la estancia. Luego las frecuentes inundaciones que se producen durante las suedestadas (observación de los lugareños) y las incursiones del ganado vacuno dentro de la reserva habrían contribuido a su dispersión entre las cunetas. Estos tipos de dispersión no afectan a los cordones, ya que son demasiado altos como para que llegue el agua y las vacas son reacias a internarse en ellos. Si bien no existen trabajos acerca de la dieta del ganado vacuno en el lugar, Morello y Saravia Toledo (1959) en un estudio hecho en el noroeste argentino hablan de como las inundaciones y el forrajeo del ganado vacuno influyen en la dispersión de las semillas de leguminosas de los géneros *Prosopis* y *Acacia*, cuyos frutos son vainas similares a las de *G. triacanthos*. También se ha visto germinar semillas de acacia negra en las heces de las vacas en el Bajo Delta del Paraná, en la provincia de Entre Ríos (R.D. Quintana, comunicación personal). Por otro lado Cabrera (1967) menciona el valor forrajero de las vainas de *G. triacanthos*.

Conclusiones

Los talares de la provincia de Buenos Aires son ecosistemas que vienen siendo muy degradados desde fines del siglo pasado (Parodi 1940). Han sido desmontados para la obtención de leña, para dejar espacio al ganado y para hacer forestación; o bien para la extracción de conchilla. Los talares de esta reserva, además de conservarse relativamente intactos, son los más ricos desde el punto de vista florístico y los que presentan menor porcentaje de especies exóticas, en comparación con otros bosques similares presentes en distintas reservas a lo largo de la costa bonaerense (Chichizola 1993). Se ha visto que la invasión de especies leñosas exóticas en bosques naturales trae aparejado una reducción de la riqueza, cobertura y frecuencia de la vegetación natural (Holmes y Cowling 1997). Por otro lado existe el interés de conservar estos bosques por ser uno de los pocos ecosistemas leñosos dentro de llanura pampeana y por constituir un refugio de especies de flora y fauna características de estos bosques en la parte sur de su distribución, más teniendo en cuenta que no se observa una regeneración satisfactoria de las especies nativas dominantes en los talares de esta reserva (Boffi Lissin 1993; Arturi 1997b).

Si bien *Gleditsia triacanthos* no presenta un alto grado de invasión, tiene características potenciales, tanto al nivel de plántula como de viabilidad de semillas y dispersión, como para suponer que con el correr del tiempo el proceso invasivo se agravará. Incluso su aceptable desempeño en los claros dentro del bosque hace suponer que estos ambientes actuarían como vía de entrada al bosque, un ambiente aún no colonizado por esta especie. En el caso de *Ligustrum lucidum* el grado de invasión sobre el bosque nativo es muy alto, estando esta especie prácticamente naturalizada, con altos valores de frecuencia y cobertura en todos los cordones (Cagnoni *et al.* 1996). El proceso invasivo de *L.lucidum* sobre las cunetas de pastizal se vería favorecido por la presencia de individuos adultos de *G.triacanthos* en este ambiente, ya que con su sombreado favorecen la supervivencia y crecimiento de las plántulas. Sería interesante realizar un estudio más exhaustivo en este sentido, como forma de corroborar esta hipótesis de facilitamiento. Por otro lado, la ausencia de descanso invernal para el ligusto parece ser una característica muy importante que hace a su proceso invasivo.

Es interesante destacar el hecho de que estas dos especies, más allá de cual sea la forma en que fueron introducidas, pueden competir exitosamente con una vegetación nativa relativamente inalterada y lograr establecerse. Al parecer no existen disturbios naturales o antrópicos (esta reserva lleva 30 años de clausura) que remuevan parte de la vegetación natural, y que pudieran facilitar el proceso invasivo al dejar hábitats disponibles. Algunos autores señalan a estos disturbios como vías de acceso de las especies exóticas a los ecosistemas naturales (Bazzaz 1986; Anderson *et al.* 1996). Tanto *G.triacanthos* como *L.lucidum* parecen tener éxito por sus propias características ecológicas y fisiológicas en sí, más que por algún evento, salvo su introducción, en particular.

Por esto es importante el desarrollo de un plan de control del proceso invasivo de estas especies exóticas dentro de un proyecto relacionado con el manejo y conservación de áreas protegidas. El conocimiento de la ecofisiología de las especies invasoras y de los factores ambientales y biológicos que favorecen su establecimiento y posterior crecimiento son aspectos que no se pueden dejar de lado para la elaboración de dichos proyectos. Este trabajo pretende contribuir a un conocimiento más amplio de la ecofisiología, de las primeras fases de vida, de dos de las principales especies leñosas invasoras presentes en los talares de

Magdalena. Se hizo hincapié en la emergencia y el estado de plántula por que constituyen las etapas más críticas en la historia de vida de las especies leñosas.

Bibliografía

- Anderson R.C., Shivcharn S.D. y Kelly T.M. 1996. Aspect of the ecology of an invasive plant, garlic mustard (*Alliaria petiolata*), in Central Illinois. *Restoration Ecology* 4 (2): 181-191.
- Antonovics J. y Primack R.B. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. VI. The demography of seedlings transplants of *P.lanceolata*. *Journal of Ecology* 70: 55-75.
- Aronson J., Floret C., Le Floch E., Ovalle C. y Pontanier R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiarid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1: 8-17.
- Arturi M.F. 1997a. Regeneración de *Celtis tala* y su relación con el pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea en el NE de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral* 7 (1): 3-12.
- Arturi M.F. 1997b. Regeneración de *Celtis tala* Gill ex Planch en el noreste de la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo - Universidad Nacional de la Plata.
- Ballaré C.L., Scopel A.L. y Sánchez R.A. 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* 247: 329-332.
- Bazzaz F.A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*, pp. 96-110. Mooney H. & Drake A., editors. Springer-Verlag, New York.
- Belsky A.J. 1994. Influence of trees on savanna productivity: test of shade nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Boffi Lissin L.D. 1993. Regeneración del *Celtis tala* (Ulmaceae) en el Partido de Magdalena (Pcia. de Bs. As.). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales – Universidad de Buenos Aires.
- Boffi Lissin L.D., Collantes M.B., De Urquiza M.M. y Filloy J. 1998. Efecto de la luz en la emergencia y establecimiento de dos especies leñosas de los talares de Magdalena (Bs. As.). Parodiana (en prensa).
- Borchert M.I., Davis F.W., Michaelis J. y Oyler L.D. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of Blue Oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70: 389-404.
- Burton P.J. y Bazzaz F.A. 1991. Tree seedling emergence on interactive temperature and moisture gradients and in patches of old-field vegetation. *American Journal of Botany* 78 (1): 131-149.
- Cabrera A.L. 1967. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. Tomo IV, parte 3^a, 671 pp.
- Cabrera A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIV (1-2), 42 pp.

- Cabrera A.L. y Zardini E.M. 1993. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. ACME s.a.c.i., Buenos Aires, 755 pp.
- Cagnoni M., Faggi A.M. y Ribichich A. 1996. La vegetación de la Reserva "El Destino" (Partido de Magdalena, Provincia de Buenos Aires). *Parodiana* 9 (1-2): 25-44.
- Castellví E., Echániz P., Otero P.A., Ramos G. y Toyos G. 1997. Variación en la dominancia de tala y coronillo en los talares de la reserva "El Destino" (Pdo. de Magdalena). XVIII Reunión Argentina de Ecología. Buenos Aires, Argentina.
- Celulosa Argentina. 1977. El libro del árbol. Tomo 3: Especies forestales no autóctonas cultivadas en la Argentina de aplicación ornamental y/o industrial.
- Chichizola S.E. 1993. Las comunidades vegetales de la Reserva Natural Estricta Otamendi y sus relaciones con el ambiente. *Parodiana* 8: 227-263.
- Everett T.H. 1981. *The New York Botanical Garden Illustrated. Encyclopedia of Horticulture*. Garland Publishing Inc. New York & London, Vol. 5 (G-Id.): 1492-1494.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London.
- Fidalgo F., Colado O. y De Francesco F.O. 1973. Sobre ingestiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Pcia. De Buenos Aires). *Act. V Cong. Geol. Arg.* III: 227-247.
- Fowler N.L. y Antonovics J. 1981. Small-scale variability in the demography of transplants of two herbaceous species. *Ecology* 62 (6): 1450-1457.
- Goya J., Placci L., Arturi M. y Brown A. 1992. Distribución y características estructurales de los talares de la reserva de Biosfera "Parque costero del Sur". *Revista de la Facultad de Agronomía de La Plata* 68: 53-64.
- Grime J.P. y Jeffrey D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology* 53 (3): 621-642.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Hobbs R.J. y Humpries S.E. 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9 (4): 761-770.
- Holmes P.M. y Cowling R.M. 1997. The effects of invasion by *Acacia saligna* on the guild structure and regeneration capabilities of South African fynbos shrublands. *Journal of Applied Ecology* 34: 317-332.
- Jurik T.W. 1991. Populations distributions of plant size and light environment of giant ragweed (*Ambrosia trifida* L.) at three densities. *Oecologia* 87: 539-550.
- Kalesnik F. y Malvárez A.Y. 1998. Recuperación de bosques secundarios mixtos en forestaciones de salicáceas abandonadas en los albardones de las islas del Bajo Delta del Río Paraná. Informe de Beca de Perfeccionamiento, UBA (inédito).
- León R.J.C., Burkart S. y Movia C.P. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la Depresión del Salado (Pdos. de Magdalena y Brandsen, Buenos Aires). INTA, Serie fitogeográfica 17, 90 pp.

- McDonald I.A., Loope L.L., Usher M.B. y Hamann O. 1989. Wildlife conservation and the invasion of nature reserves by introduced species: a global perspective. Ed. J.A. Drake et al. SCOPE. J.Wiley & Sons Ltd.: 215-255.
- Marañón T. y Bartolomé J.W. 1993. Reciprocal transplants of herbaceous communities between *Quercus agrifolia* woodland and adjacent grassland. Journal of Ecology 81: 673-682.
- Merler J.A., Diuk-Wasser M.A. y Quintana R.D. 1998. Winter diet of dusky-legged guan (*Penelope obscura*) at the Paraná River Delta Region. Enviado a Journal of Field Ornithology.
- Morello J. 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras del Chaco Argentino. IDIA 237: 31-52.
- Morello J.H.. y Saravia Toledo C. 1959. El bosque chaqueño. I. Paisaje primitivo, paisaje natural y paisaje cultural en el oriente de Salta. Revista agronómica del Noroeste Argentino. Vol. III, núm. 1-2, 258 pp.
- Morgan D.C. y Smith H. 1979. A systematic relationship between phytocrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. Planta 145: 253-258.
- Montaldo N.H. 1993. Dispersión por aves y éxito reproductivo de dos especies de *Ligustrum* (Oleaceae) en un relicto de la selva subtropical en la Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 66: 75-85.
- Muriel S., Arturi M. y Brown A. 1993. Fenología de las especies arbóreas de los talares del este de la provincia de Buenos Aires. Ecología Austral 3 (1): 25-31.
- Mustart P.J. y Cowling R.M. 1993. The role of regeneration stages in the distribution of edaphically restricted fynbos Proteaceae. Ecology 74: 1490-1499.
- Nambiar E.K. y Sands N. 1993. Competition for water and nutrients. Canadian Journal of Forest Research 23: 1955-1968.
- Parodi L. 1940. Distribución geográfica de los talares de la Provincia de Buenos Aires. Darwiniana 4: 33-56.
- Parrish J.A.D. y Bazzaz F.A. 1982. Niche responses of early and late successional tree seedling on three resource gradients. Bulletin of the Torrey Botanical Club 109 (4): 451-456.
- Ribichich A.M. 1996. *Celtis tala* Planchon (Ulmaceae s. l.) seedling establishment on constricting soils and microdisturbances: A greenhouse trial concerning adults' field distribution pattern. Flora 191: 321-327.
- Rosemberg N.J., Blad B.L. y Verma S.B. 1983. Microclimate: the biological environment. 2d ed. John Wiley & Sons, New York.
- Sánchez R.O., Ferrer J.A., Duymovich O.A. y Hurtado M.A. 1976. Estudio pedológico integral de los Partidos de Magdalena y Brandsen (Pcia. De Buenos Aires). Anales del LEMIT, Serie II nro. 310.

- Schmitt J. y Wulff R.D. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology and Evolution* 8 (2): 47-51.
- Shibata M. y Nakashizuka T. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 1099-1108.
- Smith H. 1982. Light quality, photoperception, and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 481-518.
- Servicio Meteorológico Nacional. 1972. Estadísticas climatológicas 1951-1960. Serie B nro. 6 (4ta. edición). Buenos Aires. 156 pp.
- Sokal R.R. y Rohlf F.J. 1969. *Biometry*. Second edition. W.H. Freeman, San Francisco, California. 776 pp.
- Stock W.D., Pate J.S. y Delfs J. 1990. Influence of seed size and quality on seedling development under low nutrient conditions in five Australian and South African members of Proteaceae. *Journal of Ecology* 78: 1005-1020.
- Thompson J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 246-249.
- Vervoorst F. 1967. Las comunidades vegetales de la depresión del Salado (Pcia. de Bs. As.). Serie fitogeográfica 7. La vegetación de la República Argentina. SEGN-INTA, Buenos Aires 259 pp.
- Wiens J.A. 1976. Population responses to patchy environment. *Annual Review of Ecology and Systematic* 7: 81-120.

Apéndice

Gráficos de precipitación y temperatura para los años en que se llevó a cabo el ensayo de transplante de plántulas, en el área de estudio

Los datos corresponden a la estación meteorológica de Punta Indio, distante unos 25 kilómetros del área de estudio. El ensayo de transplante de plántulas se llevó a cabo entre octubre de 1996 y diciembre de 1997 en cordón-cuneta I, y entre noviembre de 1996 y diciembre de 1997 en cordón III.

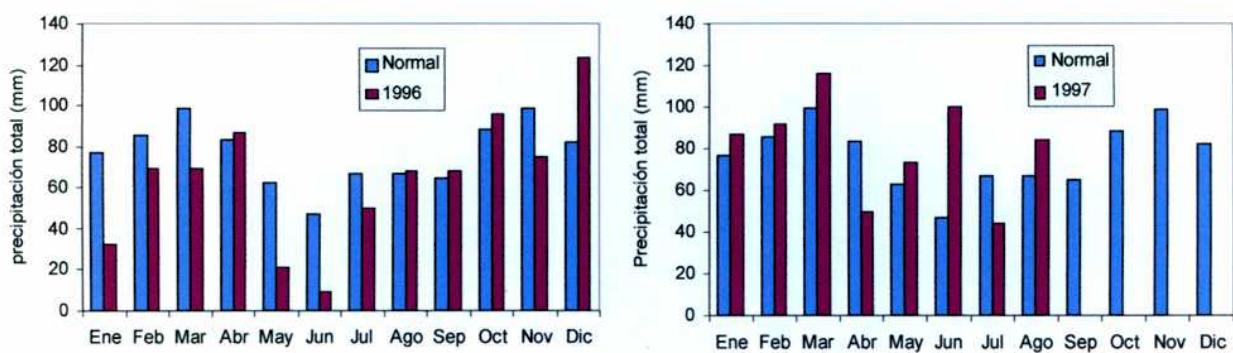


Figura 24: Precipitaciones totales mensuales normales y de los años 1996 y 1997 (no hay datos para septiembre - diciembre de 1997).

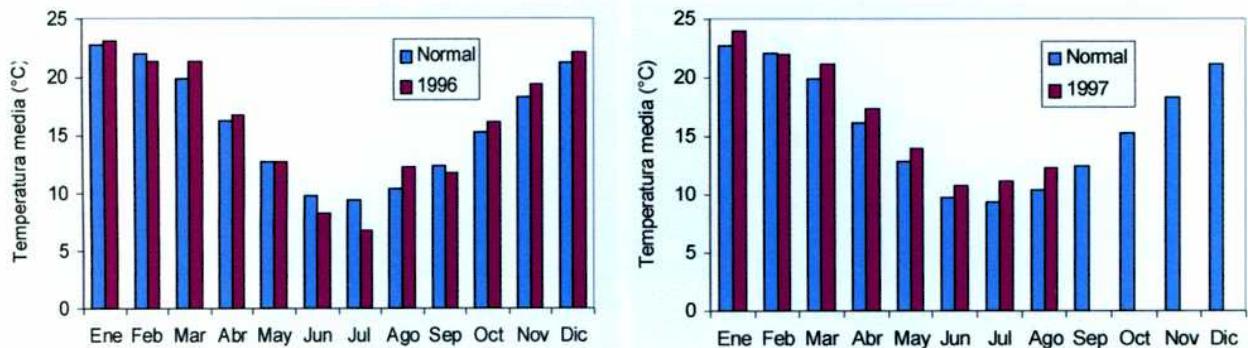


Figura 25: Temperaturas medias mensuales normales y de los años 1996 y 1997 (no hay datos para septiembre - diciembre de 1997).

Foto aérea del área de estudio

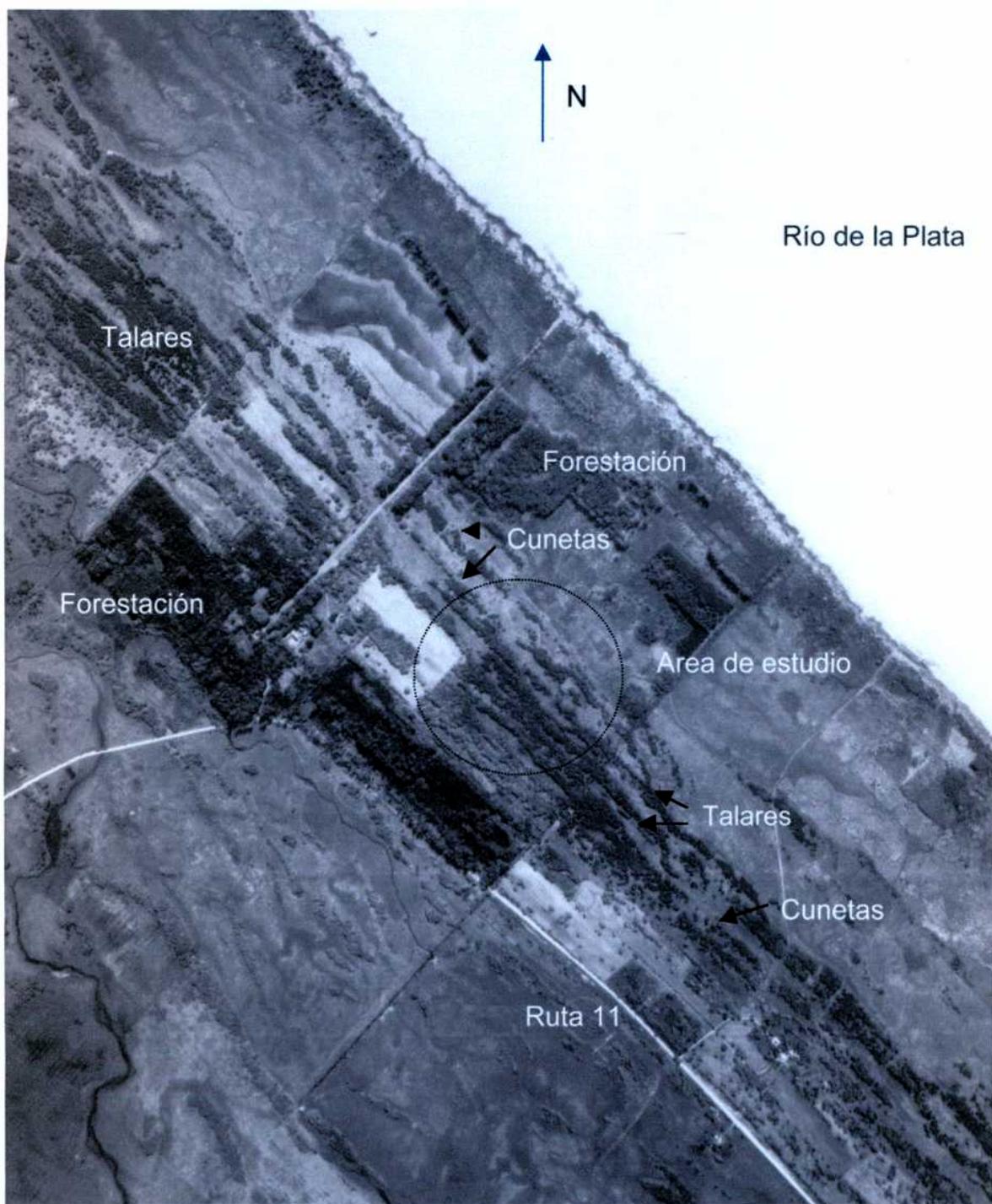


Foto aérea de la Estancia “El Destino” y sus inmediaciones (escala 1:20000). Se detalla el área de estudio, los talares, las cunetas intercordónales, plantaciones forestales y la ruta provincial no. 11.

Fotografías de los distintos ambientes presentes en el área de estudio



Vista de una cuneta con pastizal, a la izquierda se observa un ejemplar adulto de *Gleditsia triacanthos*; al fondo los cordones de bosque. Foto: J.P. Guiñazú.



Detalle del ecotono bosque – pastizal. Foto: J.P. Guiñazú.



Interior del bosque de talas invadido por ejemplares juveniles de *Ligustrum lucidum*. Foto: F. Ruiz Selmo.



Detalle del sotobosque en una parcela de claro dentro del bosque. Foto: F. Ruiz Selmo.



Individuos adultos con vainas inmaduras y juveniles de *G. triacanthos* en una cuneta. Foto: F. Ruiz Selmo.



Inflorescencias e infrutescencias maduras de *L. lucidum*.
Foto: F. Ruiz Selmo.





Plántula de *G. triacanthos* germinada espontáneamente dentro del bosque, se destacan los cotiledones y el largo hipocótil. Foto: F. Ruiz Selmo.



Plántula de *L. lucidum* transplantada al interior del bosque mientras se le mide su diámetro basal. Foto: J.P. Guiñazú.



Plántula de *G. triacanthos* transplantada al pastizal. Foto: J.P. Guiñazú.



Plántula de *L. lucidum* transplantada al pastizal. Foto: J.P. Guiñazú.

Agradecimientos

A mis padres

A mi directora Marcela Cagnoni y a mi codirectora Lucila Boffi Lissin

A la Fundación Elsa Shaw de Pearson, por permitir la realización de este estudio en la Estancia “El Destino”

A Pablo Otero, Guillermo Toyos, Julieta Filloy, Mercedes De Urquiza, Juan Pablo Guiñazú, a mi hermano Mariano Ruiz Selmo y al personal de la Estancia “El Destino”

Este trabajo contó con el financiamiento del Proyecto “Fundamentos ecológicos para la conservación de los bosques de tala del área pampeana”, UBACyT EX/057 (1995-97).

Johniz Schmoz



Johniz Schmoz

