

Tesis de Posgrado

La distribución de nichos ecológicos de las especies vegetales en un ecosistema de bosque de la región andino-patagónica

Brandani, Aldo Ansano

1977

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

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría 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 doctoral 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:

Brandani, Aldo Ansano. (1977). La distribución de nichos ecológicos de las especies vegetales en un ecosistema de bosque de la región andino-patagónica. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1535_Brandani.pdf

Cita tipo Chicago:

Brandani, Aldo Ansano. "La distribución de nichos ecológicos de las especies vegetales en un ecosistema de bosque de la región andino-patagónica". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1977.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_1535_Brandani.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

LA DISTRIBUCION DE NICHOS ECOLOGICOS DE LAS ESPECIES
VEGETALES EN UN ECOSISTEMA DE BOSQUE DE LA REGION
ANDINO-PATAGONICA

TESIS DOCTORAL DE: Aldo Ansano Brandani

DIRECTOR: Dr. Gilberto Carlos Gallopin

Fundación Bariloche

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES,
UNIVERSIDAD NACIONAL DE BUENOS AIRES, 1977.

in

A Fosca y Roberto, con todo mi cariño.

Para Griselda, que lo hizo posible

I N D I C E

ABREVIATURAS

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

INTRODUCCION Y OBJETIVOS

1. ANTECEDENTES

1.1. EL CONCEPTO DE NICHOS ECOLOGICO

1.1.1. Antecedentes Históricos y Definiciones

1.1.2. Aplicación de la Teoría del Nicho. Sus Medidas

1.1.3. Teoría del Nicho y Teoría de Competencia

1.1.4. Los Estudios Experimentales de Nicho

1.1.5. Aplicación de la Teoría del Nicho a las Plantas

1.2. EL ECOSISTEMA ESTUDIADO

1.2.1. La Cuenca del Río Manso Superior

1.2.1.1. Características Generales

1.2.1.2. Vegetación

1.2.2. El Matorral Mixto

1.2.2.1. Antecedentes

1.2.2.2. La Influencia de los Efectos Antrópicos

1.2.2.3. Origen y Desarrollo

2. COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

2.1. MATERIAL Y METODOS

2.2.1. Identidad y Representatividad del Matorral Mixto

2.2.2. Cobertura por Puntos al Azar y Ramoneo

2.2.3. Estructura Vertical

2.2.4. Estructura Horizontal

2.3. CONCLUSIONES

3. LA LUZ COMO VARIABLE DE NICHOS

3.1. MATERIAL Y METODOS

3.2. RESULTADOS

3.2.1. Caracterización del Ambiente

cont. ... I N D I C E

3.2.2. Los Nichos Lumínicos

3.2.3. La Depredación Selectiva y la Modificación de Nichos

3.3. CONCLUSIONES

4. FENOLOGIA Y FORMAS DE VIDA

4.1. METODOLOGIA

4.2. RESULTADOS

4.2.1. Fenología

4.2.2. Formas de Vida

4.3. CONCLUSIONES

5. EL FACTOR EDAFICO COMO VARIABLE DE NICHOS. LA ESTRATIFICACION DE RAICES

5.1. MATERIAL Y METODOS

5.2. RESULTADOS

5.2.1. El Suelo, Descripción y Características Físico-Químicas

5.2.2. Las Raíces. Características y Descripción

5.2.3. El Nicho Subterráneo

5.2.4. Los Efectos del Pastoreo

5.3. CONCLUSIONES

6. DISCUSION. EL COLUMBARIUM

7. CONCLUSIONES

7.1. LA COMUNIDAD NO COACCIONADA

7.2. LA COMUNIDAD BAJO PASTOREO

8. BIBLIOGRAFIA

ABREVIATURAS

- AO: Acaena ovalifolia
PP: Poa pratensis
RR: Relbunium richardianum
TR: Trifolium repens
GP: Geranium patagonicum
EG: Elymus gracilis
MD: Mutisia decurrens
BD: Berberis darwinii
CHC: Chusquea culeou
RM: Ribes magellanicum
NA: Nothofagus antarctica
BU: Bromus unioloides
OB: Osmorrhiza berteroi
CV: Cirsium vulgare
VS: Veronica serpyllifolia
RA: Rumex acetosella
MC: Maytenus chubutensis
MR: Mutisia retusa
BB: Berberis buxifolia
RC: Ribes cucullatum
SP: Schinus patagonicus
MB: Maytenus boaria

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gilberto Gallopín por la dirección de este trabajo.

Al Dr. Jorge Crespo por haber actuado como mi Consejero de Estudios ante la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires y por su interés en este trabajo.

A los Licenciados Haroldo Laya y M. Pazos y al Ingeniero Forestal Daniel Rodríguez García por las descripciones de los perfiles de suelo.

La realización de parte de las tareas de campaña fue posible sólo gracias a la colaboración del Ingeniero Rodríguez García, del Computador Científico Miguel Gross y especialmente del Sr. Francis Rechencq.

Para las determinaciones taxonómicas he contado con la valiosa ayuda de la Ingeniera María Clara Latour, del Sr. Francis Rechencq y de la Sra. Christina Rechencq.

El procesamiento automático de parte de la información fue efectuada por el Computador Miguel Gross.

Quiero agradecer especialmente al Ingeniero Químico Raúl Ortiz del INTA de Bariloche, al personal del Laboratorio de Suelos de dicha Institución, y a los Técnicos Químicos Mirta Mendoza y Angel Lo Vuolo de Fundación Bariloche por los análisis de las muestras de suelo.

Me han ayudado en distintas etapas de mi trabajo las fructíferas discusiones e intercambio de ideas con el Sr. Sigfrido Rubulis, y los Dres. Jorge Frangi, Jorge Rabassa, Jorge Crespo, Alberto Sourrouille, Fidel Roig, y Eduardo Rapoport. A los Dres. Jorge Crespo y Eduardo Rapoport quiero agradecerles además la lectura del manuscrito, sus comentarios y sugerencias.

Los dibujos fueron realizados por los Sres. Jorge Suarez, José Rogel y por la Arquitecta Diana Mosovich.

Al personal de la Fundación Bariloche, en especial del Departamento de Recursos Naturales y Energía y del Centro de Cómputos, deseo expresarles mi reconocimiento por la colaboración durante el desarrollo de este trabajo.

Un agradecimiento muy especial a las Sras. Ethel Breerton y Sonia Frémery por el interés y esmero con que transcribieron los borradores y manuscrito original.

El Dr. Gordon Orians, durante las tres semanas del Curso de Ecología Avanzada efectuado en la Universidad de Córdoba, proveyó de un flujo ininterrumpido de excelentes ideas, algunas de las cuales son la base de este trabajo.

La Fundación Bariloche aportó el apoyo institucional y económico para la realización de esta investigación.

RESUMEN

Para una comunidad de bosque de la cuenca del Río Manso Superior se ha estudiado: a) su composición específica, grado de asociación entre especies, estructura horizontal y vertical y b) la aplicación de la teoría del nicho ecológico a la misma. Para ambos aspectos se ha analizado la comunidad bajo el efecto del ramoneo por grandes herbívoros, comparándola con la parte de la comunidad protegida del mismo. Para el estudio de nichos se analizaron las variables ambientales en función de las cuales ocurre la separación de nichos y las distintas estrategias de distribución de recursos y disminución de competencia interespecífica. La comunidad es definida en base a las asociaciones de Nothofagus antarctica con distintas especies de arbustos y, en menor grado, de hierbas. Ocurren además otras dos especies arbóreas: Maytenus boaria y Schinus patagonicus. Cada una de estas especies determina una subasociación al interior de la comunidad, con especies que les son características.

De las variables ambientales estudiadas, las que condicionan porciones del nicho total características para cada especie, son en orden de importancia: la intensidad luminosa, la profundidad de arraigamiento y el período de desarrollo vegetativo y reproductivo.

Los nichos ecológicos se caracterizan en función de las medidas de amplitud, superposición, forma y desplazamiento. Todas estas medidas son útiles para identificar distintos aspectos de las relaciones de competencia interespecífica.

La intensidad lumínica es variable al interior de la comunidad y está determinada por la posición y tamaño de las copas de árboles y de los

claros entre ellas. La profundidad de arraigamiento está condicionada por la humedad del suelo y en menor grado por la disponibilidad de nutrientes. El período de desarrollo estaría determinado por factores climáticos.

El pastoreo es, en la zona de estudio, moderado. Aún así provoca la modificación de las asociaciones espaciales, relaciones de dominancia, abundancia de especies, estructura vertical y características microtopográficas. Asimismo se convierte en el factor principal de la determinación de nichos en la comunidad coaccionada.

INTRODUCCION Y OBJETIVOS

Los estudios de caracterización de nichos ecológicos en comunidades de bosque, que consideren la totalidad de las especies de Fanerógamas presentes, son relativamente raros. Aún cuando la distribución de especies, incluyendo herbáceas y arbustivas, cambia a lo largo de gradientes principales debido a topografía, temperatura, humedad o elevación, la alta diversidad que se observa en la distribución de especies dentro de una misma comunidad implica que los micro gradientes son también importantes.

Los factores que en principio podemos considerar como fundamentales para explicar la diversidad de una comunidad de bosque son: 1) microtopografía, 2) diferencias locales de contenido de agua y nutrientes en suelo, 3) estructura del follaje arbóreo, incluyendo posición y tamaño de los claros y distancia entre árboles para herbáceas y arbustivas, 4) variaciones climáticas estacionales, 5) pastoreo selectivo (Whittaker, 1965, 1969; Orians, 1970; Newman, 1973; Mueller-Dombois y Elleberg, 1974).

Los objetivos del presente estudio son:

Identificar los principales factores ambientales para los que exista superposición de requerimientos entre especies vegetales.

Jerarquizar estos factores de acuerdo a la importancia que posean sobre la distribución de plantas.

Definir el nicho ecológico (Hutchinson, 1957) de las especies en función de sus respuestas a dichos factores ambientales.

Establecer el grado de superposición entre especies para la obtención de recursos. Describir los mecanismos que permitan la disminución de competencia y el mantenimiento de la diversidad específica observada.

Evaluar posibles alternativas de desarrollo futuro de la estructura del ecosistema según el estado actual de las relaciones interespecíficas observadas.

1. ANTECEDENTES

1.1. EL CONCEPTO DE NICHU ECOLOGICO

1.1.1. Antecedentes Históricos y Definiciones

El término nicho ha sido usado con varias acepciones por distintos autores. Uno de los primeros en usarlo, según Gaffney (1975), fué R. H. Johnson (Johnson, 1910) para el cual el nicho representa la posición de una especie animal en el medio ambiente determinada por la provisión de alimento y también, aún cuando secundariamente, por factores abióticos.

Sin embargo, el uso de este término por parte de Johnson ha pasado inadvertido hasta fecha reciente. Es común que el primer uso del mismo se adscriba a Grinnel (1917, 1924, 1928) (Vandermeer, 1972; Odum, 1973; Pianka, 1974; Pielou, 1974). Para Grinnel (1928), el nicho de cada especie está formado por todos aquellos lugares en donde la misma puede vivir, los cuales a su vez están determinados por condiciones del habitat (Odum, 1973; Pielou, 1974), es una subdivisión del ambiente, más fina y detallada que una "zona de vida" (MacArthur, 1968).

Elton (1927), define el nicho ecológico como el modo de vida y, especialmente, la manera de alimentarse de un animal. De allí que se ha considerado que la definición de Grinnel puede asimilarse a lo que Odum denomina nicho espacial y la definición eltoniana al nicho trófico (Odum, 1973). Las acepciones del término nicho que aquí he presentado son las que de una u otra manera han perdurado en la literatura ecológica; también se ha usado el término para describir lo que podría denominarse más ajustadamente el "territorio" de una especie (Miller, R. 1958) o bien para describir un determinado tipo de comportamiento en la búsqueda de alimento (Cody, 1968).

Cabrera (1932), propone el término castellano "residencia" para designar la unidad ecológica en el sentido de Grinnel. Asimismo, Cabrera relaciona la idea de "residencia" con la "Ley de la Incompatibilidad Ecológica", idéntica en su formulación a lo que fué posteriormente definido como "principio de exclusión competitiva" o "axioma de Gause" (Vandermeer, 1972; Odum, 1973).

En general todas estas acepciones responden al deseo de describir la "posición" o "función" que le corresponde a cada especie dentro de una comunidad, en términos de Grinnel: "la unidad de distribución última..." de las especies. De allí que conceptos similares al del nicho ecológico en cuanto al papel que cumplen las especies en la naturaleza puedan hallarse en las obras de anteriores naturalistas (Teofrasto e. 300 A.C.; Linné, 1775; Darwin, 1859).

Es evidente, aún a partir de las pocas definiciones que aquí se presentan, que el concepto de nicho es lo suficientemente amplio como para que resulte al mismo tiempo vago y confuso (Pianka, 1974).

Sin embargo, este concepto es de importancia primordial en la teoría ecológica ya que el mismo responde al deseo de explicar dos de las más sobresalientes propiedades de los ecosistemas: que en ellos coexistan especies aún cuando sus requerimientos ambientales sean muy similares, la coexistencia ocurre aún en presencia de competencia interespecífica; y que ocurran especies muy abundantes junto con otras, igualmente exitosas en el ecosistema, que se hallan muy poco representadas (Pielou, 1974).

Según Orians (1970), la incertidumbre que existe alrededor de una definición exacta del término nicho es comparable a la que ocurre al tratar de definir el concepto de gen. Resulta de mucha utilidad tener una pala-

bra sencilla que se refiera a la unidad básica de la herencia, aún cuando su definición exacta no sea extremadamente importante.

Asimismo, "Al pensar en la teoría del nicho tenemos interés en los factores que determinan que una especie tenga o no éxito en un ambiente específico, y colectivamente, cuantas estrategias pueden coexistir en ambientes de características diferentes. Llamamos nichos a estas estrategias logradas..." (Orians, 1970).

El concepto moderno de nicho fué postulado primariamente por Hutchinson en 1957 usando la notación que es convencional en teoría de conjuntos, brindando de esta manera la primera definición formal del concepto.

Se tratará en detalle esta definición elaborada a partir de la "ley de tolerancia" de Shelford (1911): Si se consideran dos variables ambientales independientes X_1 y X_2 que pueden ser medidas a lo largo de coordenadas rectangulares, y se definen los valores límites x_1' , x_1'' , x_2' y x_2'' entre los que una especie S_1 puede sobrevivir y reproducirse, en el sistema de coordenadas quedará definida un área. Cada punto de esta área corresponderá a un estado ambiental que permitirá a esta especie existir indefinidamente. Si las variables son independientes tendremos el caso particular de un área rectangular, aún cuando la misma existirá independientemente de la forma que tenga. Si ahora introducimos una nueva variable ambiental X_3 al sistema, tendremos representado un volumen. Si continuamos introduciendo sucesivas variables $X_4 \dots X_n$ hasta que todos los factores ecológicos que condicionen a S_1 hayan sido tomados en cuenta, tendremos definido un hipervolumen n-dimensional, cada punto del cual corresponde a un estado ambiental que permite a la especie S_1 subsistir en forma indefinida. Para la especie S_1 al hipervolumen N_1 así definido Hutchinson lo llama el nicho fundamental de la especie S_1 . Las variables consideradas representan aquí tanto factores bióticos (alimento, predado-

12

res, parásitos, etc.) como factores abióticos (temperatura, agua disponible, etc.). Asimismo, y en forma totalmente análoga puede definirse el nicho N_2 de la especie S_2 .

Hutchinson en su definición postula las limitaciones de su concepto de la siguiente manera: 1) No toma en cuenta el hecho muy probable de que no en todos los puntos del nicho así definido la especie posea el mismo grado de éxito en cuanto a mantenimiento y reproducción. 2) Supone que todas las variables ambientales, ya sean bióticas o abióticas, que influyen en la sobrevivencia de una especie pueden ordenarse linealmente, lo cual obviamente no es posible. 3) El modelo se refiere a un instante de tiempo, por lo tanto especies diurnas y nocturnas que se superpongan, por ejemplo, en el tipo de alimento que utilizan, poseerán nichos separados, no considerándose esto en el modelo. Esta restricción sin embargo, puede ser obviada suponiendo que algunas de las variables tendrán extensión temporal mientras que otras no (Slobodkin, 1962).

Esta formalización rigurosa del concepto de nicho permite la interpretación en términos de teoría de conjuntos del principio de exclusión competitiva o Teorema de Gause (Slobodkin, 1962; Odum, 1973) que establece que si dos especies se encuentran forzadas a competir en un ambiente no diversificado, una de ellas inevitablemente se extingue. Esto es, que dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ecológico.

De acuerdo a la definición Hutchinsoniana si dos especies superponen sus nichos, y omitiendo el caso casi tautológico $N_1 = N_2$, tendremos las siguientes posibilidades:

- 1) N_2 es un subconjunto propio de N_1 :
 - a) Si la competencia es favorable a S_1 , en todos aquellos elementos del ambiente en donde ocurra la intersección $N_1 \cdot N_2$ dado el tiempo necesario sólo S_1 perdurará.

- b) Si la competencia es favorable a S_2 en aquellos elementos del ambiente donde ocurra el subconjunto intersección la coexistencia es posible.
- 2) $N_1 \cdot N_2$ es un subconjunto característico de N_1 y N_2 . En este caso S_1 sobrevivirá en aquellas partes donde ocurra el subconjunto $(N_1 - N_2)$ y S_2 en aquellas partes en donde ocurra la condición $(N_2 - N_1)$.

En el subconjunto intersección el resultado final estará determinado de acuerdo a las posibilidades analizadas en el caso 1.

Hutchinson define como nicho realizado de S_1 y S_2 a los subconjuntos diferencia del caso 2 más aquella porción de $N_1 \cdot N_2$ que implica sobrevivencia de S_1 ó S_2 respectivamente.

El caso (1b) es particularmente interesante desde el punto de vista del estudio de competencia. El mismo parece contradecir las teorías convencionales sobre ella. No es esperable en general que una especie con un nicho relativamente estrecho sea superior en competencia frente a una especie de gran amplitud ecológica. Sin embargo, veremos más adelante que las condiciones de un "nicho incluido" son relativamente comunes y que el caso (1b) puede explicarse a través de mecanismos particulares de competencia.

Por otra parte, dado el tipo de definición que ha dado Hutchinson del nicho, es imposible comprobar el caso $N_1 = N_2$. Dado que el nicho está definido como un volumen n-dimensional, y aún cuando dos especies representen la condición de igualdad de nicho para n dimensiones significativas siempre existe la posibilidad que ocurra separación de nicho para otra dimensión $n + 1$.

Obviamente este concepto de nicho formalmente riguroso se trata de un "modelo mental" difícilmente aplicable en la práctica. Además, de que el

15

número de variables que lo forman no está acotado, muchas de las coornadas del nicho son ambíguas en cuanto a su definición (MacArthur, 1968). No es posible conocer de qué manera su alteración puede cambiar la "forma" del nicho.

Precisamente por estos motivos, junto con las objeciones que a su propio modelo propone Hutchinson, se debe a que MacArthur (1968), analogue el concepto de nicho al de fenotipo. Ambas ideas implican un número infinito de medidas, y poco puede decirse del nicho de cada especie. Sin embargo, las hipótesis que puedan formularse sobre las diferencias entre nichos son susceptibles de ser probadas, de allí que en la práctica se haya tendido a definir estas diferencias más que los nichos en sí mismos.

La definición formal de Hutchinson permite suponer, al menos en un primer análisis, que el concepto de nicho es lo suficientemente claro como para que no existan dudas sobre su significación y posibilidades de aplicación.

Sin embargo, treinta años después de su primera enunciación (según la propia aclaración de Hutchinson, 1957) y a la luz de multitud de trabajos realizados en "análisis del nicho" el sentido del mismo necesita una nueva aclaración. Whittaker, Levin y Root (de ahora en más WLR, 1973), plantean la necesidad de diferenciar los términos de "nicho, habitat y ecotopo".

Según WLR las dificultades de interpretación del término nicho derivan precisamente del trabajo de Hutchinson (1957). Como contraposición indican que autores previos, o bien posteriores, pero que establecieron su definición en forma independiente, en especial Elton (1927); Gause (1934); Andrewartha y Birch (1954); Whittaker (1970), podrían haber establecido el uso de este término como "el papel funcional en la comunidad, pero esa

estabilización no ocurrió" (WLR, 1973).

Según WLR la definición de Hutchinson se refiere a requerimientos ecológicos en biotopos, esto es, dentro del ambiente de comunidades particulares. WLR definen el estudio de los nichos como el de la relación entre especies y factores ambientales en cuanto a características intensivas, que son variables de importancia en una misma comunidad. Lo contraponen al estudio de los factores del habitat, cuya característica fundamental es la de poseer "extensión espacial", serían características extensivas. Desde este punto de vista, el tratamiento multidimensional de las relaciones de habitat (Whittaker, 1952, 1956, 1965; Mueller-Dombois y Elleberg, 1974) no se relaciona con el concepto de Hutchinson del nicho, dado que el término "nicho" se referiría a atributos intracomunitarios, mientras que "habitat" haría lo propio con las características intercomunitarias. WLR expresan también que ambos tipos de variables están interrelacionadas. Como ejemplo, la temperatura actuará como un factor de nicho si la unidad de estudio es una comunidad en la cual se mide esta variable entre los distintos estratos vegetales o sus variaciones diarias. En cambio si la unidad de estudio es mayor, un gradiente topográfico montañoso, los cambios de temperatura que caracterizan diferentes ambientes serán variables del habitat.

Obviamente nos encontramos frente a un problema de escala de trabajo, dado la cual, según WLR, la misma variable actuaría definiendo características ecológicas intensivas o extensivas.

Según Pielou (1974), la diferencia entre ambas ideas consiste en que el "nicho" es un ente abstracto, un hiperespacio en un sistema n-dimensional. En cambio el habitat es el espacio real en donde ocurre una especie, es una noción concreta, de tres dimensiones como máximo. La dificultad estriba en que a veces es posible hallar un "sitio" donde ocurran las caracte-

rísticas de "nicho".

Se han mencionado estas diferentes interpretaciones de términos tales como "nicho" y "habitat" para resaltar que aún cuando la definición rigurosa es la base a partir de la cual la teoría del nicho se ha desarrollado, no ha contribuido a la clarificación de términos. Sin embargo esta falta de precisión no ha obstaculizado el desarrollo de la teoría (Orians, 1970).

La definición Hutchinsoniana, sobre la cual se basa este trabajo, pone de relieve la importancia de seleccionar dimensiones pertinentes para la identificación de nichos. En ausencia de criterios para distinguir dichas dimensiones el único procedimiento posible a seguir sería el medir todas las dimensiones, lo cual es análogo a querer medir todas las características de un fenotipo. Es por ello que toda la teoría de nicho se ha elaborado a partir del supuesto, todavía no contradicho, de que el número de dimensiones significativas para la separación de nichos es muy pequeño.

MacArthur, en Hutchinson (1957), propuso que las dimensiones a considerar sean aquellas de importancia competitiva, para las cuales es esperable la separación de nichos, en sistemas donde la interacción competitiva ocurre.

Como veremos, el mayor desarrollo de la teoría del nicho está relacionado con la teoría de competencia. Según Orians (1970), ello se ha debido a que ya existía en este tema una gran masa de información de laboratorio y de campo, y un bagaje teórico importante. Asimismo, existía mucha evidencia directa o indirecta de que la competencia es un factor primordial en la explicación de las características de las comunidades.

1.1.2. Aplicación de la Teoría del Nicho. Sus Medidas.

Fué Levins (1968), quien propuso por primera vez un conjunto de medidas de nicho, que en su opinión son parámetros suficientes para el desarrollo de la teoría: 1) Amplitud, 2) Superposición y 3) Dimensión. Dado que como ya lo planteara Hutchinson la definición de nicho nada dice sobre el éxito de la especie en cada punto del hipervolumen, Levins propone medir la amplitud del nicho en función de la 'adaptabilidad' (fitness) en el espacio ambiental.

Para mayor claridad se define aquí lo que Colwell y Futuyma, (1971), denominan la 'matriz del recurso'. Para cada variable o recurso ambiental que represente uno de los ejes del nicho en cuanto a hipervolumen se define una matriz distinta. Su forma general se muestra en la Tabla 1.1. Cada fila representa una especie de la comunidad y las columnas los distintos estados (o valores) que puede adquirir la variable ambiental. Cada celda de la matriz contiene la abundancia de la especie i en el estado j , representada esta cantidad por N_{ij} . El total de la especie i para todos los estados del recurso lo denominamos E_i y la abundancia de todas las especies en un mismo estado del recurso lo designamos como R_j (ver Tabla 1.1.).

TABLA 1.1. : NOTACION DE LA MATRIZ DEL RECURSO

| | | ESTADOS DEL RECURSO | | | | | |
|--------------------------------------|-------|---------------------|-------|----------|-------|----------|-------|
| | | r_1 | | r_j | | r_m | |
| E S P E C I E S | e_1 | N_{11} | ... | N_{1j} | ... | N_{1m} | E_1 |
| | : | : | | : | | : | : |
| | e_i | N_{i1} | ... | N_{ij} | ... | N_{im} | E_i |
| | : | : | | : | | : | : |
| | e_n | N_{n1} | ... | N_{nj} | ... | N_{nm} | E_n |
| | | R_1 | | R_j | | R_m | Z |

Levins propone dos medidas sencillas de amplitud de nicho, que según la notación aquí utilizada son:

$$B = - \sum p_{ij} \log p_{ij} \quad (1)$$

$$B = 1 / \sum_j p_{ij}^2 \quad (2)$$

Tanto en (1) como en (2) $p_{ij} = N_{ij} / E_i$

Según el propio Levins, no existe razón alguna para preferir una medida más que otra. Es de hacer notar que este tipo de medición de la amplitud toma en cuenta dos características del nicho: el rango total de la variable para el cual la presencia de una especie i es positiva y la uniformidad (evenness) con que la misma se distribuye sobre dicho rango. Esto permite efectuar una comparación directa entre los nichos de distintas especies en cuanto a su amplitud.

La medida de superposición de nichos representa según Levins el monto total de similaridad ecológica entre especies. Levins además analogiza esto con el grado de competencia, lo que será tratado en detalle más adelante, y propone como medida de superposición:

$$d_{ij} = \sum (p_{ij} - p_{kj})^2 \quad (3)$$

donde p_{ij} y p_{kj} son las proporciones en que las especies i y k se hallan asociadas al recurso j, de acuerdo a la notación de la Tabla 1.1. En este caso también se toma en cuenta no sólo el rango total para el cual ocurre superposición sino también la abundancia relativa como condicionante de la similaridad.

El concepto de dimensión de nicho está referido al número de variables ambientales relevantes para la separación de nichos, un factor análogo al utilizado para separar especies. No existe ninguna convención formal para

medir la dimensión del nicho. Esto se debe a que para distintas comunidades tanto la cantidad como el tipo de factores significativos no tienen porque ser los mismos, y de hecho no lo son. Levins encuentra que una medida aproximada de la dimensión es el índice de diversidad de la comunidad:

$$D = - \sum \frac{E_i}{Z} \log \left(\frac{E_i}{Z} \right) \quad (4)$$

Casi simultáneamente al trabajo de Levins, Maguire (1967), calcula los llamados "índices de versatilidad" de las especies, que expresan la tolerancia relativa de una especie particular frente a una variable ambiental.

Asimismo, otros autores (Horn, 1966; Cody 1968; McNaughton y Wolf, 1970; Colwell y Futuyma, 1971; Pielou, 1972; por citar sólo los principales) han propuesto distintas medidas de amplitud, superposición, o ambas, sin que varíe fundamentalmente el concepto que describen. Asimismo, Maguire, (1967, 1973), sugiere el análisis parcial del nicho en cuanto a su tamaño, forma y estructura interna, lo cual condiciona el patrón de adaptación ambiental de una especie.

1.1.3. Teoría del Nicho y Teoría de Competencia

El enfoque fundamental en el desarrollo de la teoría del nicho se halla íntimamente ligado al conocimiento y modelos elaborados para describir competencia, como es el caso de las ecuaciones de Lotka-Volterra (Odum, 1973). Esta relación responde al deseo de responder a preguntas tales como: qué determina el grado de especialización de una especie, esto es, la amplitud de su nicho? Qué tan similares pueden ser dos especies y sin embargo coexistir? Cómo se divide el ambiente entre especies de una misma comunidad? (Levins, 1968).

Por regla general se acepta que la amplitud del nicho es representada por la capacidad de porte de una población (K de las ecuaciones de crecimiento poblacional) y la superposición por el coeficiente α de competencia de las ecuaciones de Lotka-Volterra.

MacArthur, (1968, 1970, 1971, 1972); MacArthur y Levins, (1967); May y MacArthur, (1972); May, (1974), son los autores que de manera especial han tratado este tema, en forma de modelos matemáticos. El supuesto sobre el que se basan es que dos especies que poseen nichos parcialmente superpuestos se diferencian respecto a una sola variable ambiental, sobre la que ocurre competencia.

Si tomamos dos especies que sobreponen parcialmente sus nichos en un gradiente ambiental cualquiera los autores mencionados hallan la relación que existe entre la distancia que separa aquellos puntos del gradiente para los que la adaptabilidad de cada especie es máxima, y los coeficientes de competencia derivados de las ecuaciones de Lotka-Volterra. A partir de allí determinan la distancia mínima para la cual ambas especies podrán seguir coexistiendo (superposición máxima).

Este enfoque está basado en suposiciones relativamente sencillas que no es fácil encontrar en la naturaleza. Consideran que el proceso de competencia entre un par de especies puede ser descrito por las ecuaciones de Lotka-Volterra. Además que sólo existe una variable significativa para la competencia, y aún en ese caso, las distribuciones de densidad de ambas especies sobre dicha variable deberán ser gaussianas teniendo ambas igual varianza. Aún cuando ello en general no ocurra así, este tipo de enfoque ejemplifica muy bien las relaciones que existen entre la teoría de competencia y la del nicho.

Recientemente se ha dado importancia a la diferencia entre "interferencia" y "explotación diferencial del recurso" como formas distintas de com-

petencia (Miller, 1967; Case y Gilpin, 1974; Tinnin, 1972). Explotación ocurre cuando dos o más especies o individuos tienen libre acceso a un recurso limitante y el resultado de la competencia por el mismo está determinado por la relativa habilidad de cada uno para usarlo. Interferencia es una estrategia más elaborada cuyo efecto es el de prevenir el acceso de un competidor a un recurso dado.

A partir de esta separación Case y Gilpin (1974), consideran un modelo de competencia basado en las ecuaciones de Lotka-Volterra en el cual incluyen un término que representa el fenómeno de interferencia. De este modelo y analogando la amplitud del nicho de una población con su capacidad de porte concluyen que el nicho de un competidor por explotación es más amplio que el de un competidor interferente. Serían respectivamente un "generalista" y un "especialista". Asimismo concluyen que un especialista variará muy poco la amplitud de su nicho si es puesto en competencia con un generalista, en caso de que el primero resulte triunfante. Obviamente el generalista estrechará su nicho hasta ubicarlo en las zonas del ambiente en donde no ocurra superposición con el especialista. Otra conclusión que Case y Gilpin desarrollan es que una especie generalista al contraer su nicho lo hará hacia zonas del gradiente ambiental, sobre las que no se desarrolla la competencia. Obviamente se supone aquí que el óptimo para ambas especies ocurre en aquellas porciones del gradiente con mayor provisión del recurso en cuestión.

Veremos más adelante que los resultados del modelo de Case y Gilpin han sido verificados parcialmente en forma experimental.

Este tipo de modelos además permitiría explicar el caso (1b) de intersección de nichos ya mencionado. La especie S_2 podría sobrevivir si se trata de un competidor por interferencia.

Existe un punto de contacto más entre la teoría del nicho y de competen

cia, relacionado con la diversidad y abundancia relativa de especies en comunidades.

Aquí también se analogo la abundancia relativa de cada especie, esto es, sus distintas capacidades de porte poblacional, con la amplitud total del nicho de cada una.

Por lo tanto sería posible deducir las relaciones de nicho al interior de la comunidad en función de las relaciones de dominancia y diversidad entre especies (Whittaker, 1965; Odum, 1973). Se han propuesto varios modelos para describir estas relaciones de nicho en función de las relaciones de dominancia (MacArthur, 1960, 1965; Whittaker, 1965, 1969).

Todos ellos parten del supuesto que la división del ambiente por las especies ocurre primariamente sobre una sola variable de importancia competitiva, o bien que refleja la diferencia entre nichos totales.

El análisis de las relaciones de dominancia al interior de una comuidad ha resultado más útil para la caracterización del ambiente en que se desarrolla más que para inferir formas de división del mismo entre especies (Whittaker, 1965).

1.1.4. Los Estudios Experimentales de Nicho

Nos referiremos aquí a todos aquellos principios elaborados a partir de estudios de nicho en donde dos o más especies hayan sido tomadas en cuenta en, o provenientes de, una misma comunidad.

Colwell y Fuentes, (1975) han realizado una muy extensa revisión de los trabajos de este tipo. Por ello nos referiremos aquí solo a aquellos principios generales que se han desarrollado a partir de dichos estudios.

Una gran variedad de experimentos han demostrado que como regla general la amplitud de los nichos de las especies en la naturaleza es más estrecho que cuando las mismas son mantenidas en un ambiente sin interacciones. Esto lleva a la conclusión de que en general, un análisis del nicho en estado natural reflejará los nichos efectivamente realizados. Las interacciones bióticas que han mostrado ser de importancia en la restricción de los nichos incluyen competencia, parasitismo, y depredación. El principio que describe la relación entre los nichos de un especialista y un generalista ya discutidos ha sido comprobado en el caso de dos especies de helmintos que parasitan el intestino de ratas (Holmes, 1973; véase Colwell y Fuentes, 1975). Ocurre algo análogo en el caso de aves tropicales (Willis, 1966). No ocurre lo mismo en el caso de dos especies de salamandras terrestres (Jaeger, 1971, 1972). Una de ellas, Plethodon cinereus es una especialista respecto a la humedad mientras que la otra P. richmondi shenandoah es un generalista fisiológico.

Aún cuando ocurre exclusión competitiva entre ambas no se ha podido establecer la existencia de mecanismos de interferencia entre ellas. Cuando ocurre una superposición recíproca de nichos (caso 2 de Hutchinson), sobre alguna variable ambiental en general es posible encontrar otra variable que permita la diferenciación de nichos (Colwell y Fuentes, 1975). En el caso (1b) de Hutchinson, en cambio, la separación sobre una sola variable es aparentemente suficiente en algunos casos para determinar la exclusión de nichos, aunque como hemos visto no ocurre siempre. En el caso de nichos coextensivos ($N_1 \times N_2$) y a la escala de una comunidad todos los estudios de competencia fallan en la determinación de regiones de nicho fundamental exclusivas para cada especie, cuando se comparan los nichos de a pares en forma experimental. Evidentemente nichos fundamentales que aparecen completamente superpuestos podrían realmente contener regiones exclusivas en base a factores ambientales no determinados. Es importante recalcar aquí que se ha demostrado (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974) que el nicho fundamental

de una especie además de ser tanto o más extenso que el realizado no presenta sus máximos de adaptabilidad (óptimos) en las mismas porciones del gradiente que el nicho realizado bajo competencia.

Se infiere que el nicho de las presas se estrecha en presencia de un depredador puesto que en condiciones experimentales, excluyendo al depredador, el nicho de la presa es más amplio que en condiciones naturales. Este fenómeno es equivalente a la contracción del nicho de un "generalista" bajo competencia con un especialista en el caso de "nicho incluido" (caso 1b de Hutchinson).

El nicho de la presa contiene una región de la cual el depredador es excluido por algún factor extrínseco, lo cual ocurre como regla general (Connell, 1972).

Hasta aquí se ha tratado con cierto detalle relaciones de tipo simple entre pares de especies, competencia y depredación. Existen pruebas experimentales (Colwell y Fuentes, 1975) de que el nicho realizado de una especie no depende solamente de las relaciones entre esta especie y todas las restantes de una comunidad sino que además lo condicionan las relaciones entre las restantes especies, este es un caso especial de ejes no independientes del nicho. Estos casos serán denominados aquí como interacciones de orden superior. Para ejemplificarlo supongamos a una especie presa A que conviva con dos especies de depredadores B y C. La especie A poseerá un nicho realizado más amplio si convive sólo con B o C si ocurre el caso (y en realidad ocurre, Colwell y Fuentes, 1975) de que la especie B depreda además sobre la especie C.

Aún cuando relaciones de orden superior determinantes de los nichos pueden hallarse o inferirse aún en comunidades naturales relativamente simples (Preston, 1973; Neill, 1974) la mayoría de los modelos matemáticos de eco-

logía de comunidades están basados solamente en interacciones apareadas (MacArthur, 1972; May y MacArthur, 1972; May, 1973).

Estas relaciones aquí definidas de orden superior pueden tomar la forma del ejemplo mencionado pero no se agotan allí. Es posible establecer como regla general que todas las interacciones que ocurren en una comunidad tienen un efecto multiplicativo sobre la amplitud de los nichos de las especies que la forman.

1.1.5. Aplicación de la Teoría del Nicho a las Plantas

El nicho ecológico se ha desarrollado fundamentalmente como un concepto zoológico (Cabrera, 1932; Harper, 1968; Orians, 1970) aún cuando debe ser posible aplicarlo también a las plantas (Whittaker, 1965). Esto, sin embargo, es paradójico ya que entre los ecólogos animales no existe un acuerdo generalizado sobre cual es la importancia de la competencia en la naturaleza. En cambio se admite que ocurra competencia en la mayoría de las comunidades vegetales.

Varios trabajos sobre competencia entre especies vegetales, en especial los de Harper (1961, 1964, 1968), demuestran la viabilidad del principio de exclusión competitiva entre plantas.

Veremos entonces, cuáles son las principales variables significativas para la separación de nichos en plantas.

La posición de las plantas en todas las tramas tróficas es definida críticamente por las características de las dos moléculas de clorofila que permiten la fijación de energía (Harper, 1968). Todas las plantas superiores, excluyendo saprófitas no fotosintéticas y parásitas, recurren a un tipo de energía proveniente de una fuente también única.

Esto contrasta inmediatamente con la diversidad de recursos energéticos y estrategias para obtenerlos que poseen los animales, base de las complejas tramas tróficas naturales. Además, el sistema de captación de energía está restringido en sí mismo en todas las plantas superiores. Aún cuando existen sistemas fotosintéticos que pueden fijar energía radiante de más de 8000 Angstroms, todas las plantas superiores se limitan a fijar energía en la región del espectro entre 4000 y 7500 Angstroms, quedando aproximadamente el 56% de la radiación incidente como un recurso no explotado (Harper, 1964, 1968).

Dado que la energía que fijan las plantas proviene directamente del sol, el comportamiento de las poblaciones vegetales será afectado fundamentalmente por la intensidad y el ritmo de la radiación, constituyendo la variable ambiental principal sobre la cual ocurrirá la interacción competitiva (Harper, 1964; Grime, 1966).

Las diferencias que ocurran en cuanto a requerimientos de agua y nutrientes será importante para el proceso de competencia de plantas en un sitio específico siempre que ocurren dos condiciones básicas: Que cada factor o combinación de factores que limita a cada especie sea distinto, y que sean severamente limitativos tal que impidan la competencia por la luz. Si ello ocurre, las especies menos tolerantes a la sombra serán eliminadas, sin importar cuan distintas sean en sus requerimientos minerales. Es factible esperar que los factores edáficos en general sean limitativos e importantes para la separación de nichos en zonas áridas y semiáridas (Whittaker, 1965; Harper, 1968; Orians, 1970).

Dado que el agua y nutrientes son absorbidos principalmente por las raíces la estratificación de ellas es un modo potencialmente importante de reducir competencia (Orians, 1970). La situación respecto de los nutrientes es mucho más compleja que para el caso del agua. La abundancia de nutrientes a distintas profundidades estará determinada no sólo por las caracterís

ticas del perfil del suelo sino además por la precipitación, infiltración y las consecuencias que esto tenga sobre el "lavado" en los horizontes más superficiales.

De todas maneras se ha comprobado para algunas comunidades que las de climas húmedos distribuyen sus raíces en las partes superficiales, (Webb, 1959; Whittaker, 1969). En las regiones áridas donde la competencia por la luz no ocurre, la estratificación de raíces es frecuentemente compleja (Weaver, 1958; Orians, 1970; Noy-Meyr, 1973). De allí que es plausible que donde la competencia por la luz sea el factor principal en el condicionamiento de la diversidad de plantas las raíces presenten poca estratificación, y se distribuyan principalmente en superficie. Algunas plantas producen sustancias tóxicas para otras, esta interacción se define como alelopatía (Whittaker, 1965; Mueller-Dombois y Elleberg, 1974). Se piensa sin embargo, que estas sustancias evolucionaron como defensa antiherbívoros antes que como respuesta a la competencia. Aún cuando se ha descubierto que muchas sustancias tóxicas tienen influencia en la composición de la comunidad las mismas tendrán como efecto principal disminuir la diversidad de especies sin que ello implique necesariamente un aumento en la amplitud del nicho de la especie que persiste.

La variación temporal en cuanto a los períodos de desarrollo, crecimiento y reproducción, puede ser importante en el mantenimiento de una diversidad específica alta de una comunidad si ocurre una combinación de especies con períodos largos y cortos de crecimiento o períodos no superpuestos en el tiempo, de tal manera de disminuir la competencia por los recursos básicos utilizándolos en períodos distintos.

Hasta aquí hemos tratado aquellos factores que condicionan el establecimiento de asociaciones vegetales relativamente estables.

Las asociaciones vegetales no estables o "fugitivas" (Pianka, 1974) son

originadas por lo que aquí serán denominados genéricamente disturbios (Orians, 1970). Los disturbios pueden tener orígenes distintos (fuego, depredación de semillas, depredación sobre hojas, etc.), sin embargo, sus efectos son semejantes en forma general sobre la comunidad. Los disturbios eliminan relaciones de competencia y devuelven la comunidad a un estado anterior (Odum, 1973), crean una variedad de condiciones nuevas en el suelo que favorecen la germinación de gran variedad de semillas, crean asimismo oportunidades para especies fugitivas (Pianka, 1974), transitorias. Desde el punto de vista de la modificación de las relaciones de competencia en una comunidad el pastoreo selectivo ha demostrado ser un factor muy importante (Harper, 1969) y muchas veces sus influencias aún cuando profundas actúan en forma sutil, pasando a menudo desapercibidas (Orians, 1970).

Para el estudio de los nichos ecológicos en plantas la selección de variables significativas a medir y la importancia relativa de cada una en el proceso de competencia es un problema que no ha sido resuelto en forma definitiva (Orians, 1970; Grime, 1973; Newman, 1973). Ello se debe a que por ser fotosintéticas las dimensiones que podrían utilizarse para separar nichos son mucho más restringidas que las que pueden utilizarse para animales (Harper, 1968, 1969). Dificulta además la aplicación de este concepto el hecho de que se conozcan sólo de manera general los procesos mediante los que se relacionan las plantas.

Estos son algunos de los motivos que pueden explicar la escasez de estudios de nicho en plantas si lo comparamos con los realizados en animales. Otro motivo que podría explicar este hecho es que históricamente en ecología animal se han desarrollado preferencialmente estudios de relaciones funcionales entre especies e individuos, condición necesaria para la elaboración y aplicación de la teoría de nicho. La mayoría de los estudios de nicho en plantas están referidos a la distribución de especies sobre una o pocas variables ambientales, en general en condiciones experimentales. La

mayoría de estos estudios revelan la existencia de nichos coextensivos o a lo sumo recíprocamente superpuestos (Kozlowski, 1949; Weaver y Darland, 1949; Moore, 1959; Donald, 1961; Harper et al, 1961; Anderson et al, 1969; Putwain y Harper, 1970; Del Moral y Cates, 1971; Chievers, 1972; Kochenderfer, 1973; Mueller-Dombois y Elleberg, 1974; Parsons y Cameron, 1974; Wieland y Bazzaz, 1975; Parrish y Bazzaz, 1976). Una explicación alternativa para la determinación de nichos coextensivos podría ser que en realidad no se ha hallado cuales son las variables ambientales que realmente permiten la separación de nichos. Los estudios de nicho al nivel de toda una comunidad y en estado natural son escasos, y se refieren fundamentalmente a especies que componen alguno de los estratos de estas comunidades, o grupos de especies en particular (Whittaker, 1969; Power Bratton, 1976, 1976 b).

1.2. EL ECOSISTEMA ESTUDIADO.

Este estudio se ha realizado en una comunidad vegetal llamada genéricamente Matorral Mixto. Es considerada en general como típica de la zona ecotonal entre bosque y estepa (Dimitri, 1962, 1972). Aún cuando hemos observado sus rasgos generales en varios puntos del Parque Nacional Nahuel Huapi, este trabajo se ha efectuado en forma intensiva en la porción de la comunidad que ocurre dentro de la Cuenca del Río Manso Superior. Se desarrolla en primer lugar una breve reseña de los estudios realizados hasta el momento en la Cuenca Hidrográfica del Río Manso Superior, y luego a los que se refieren al Matorral Mixto en especial.

1.2.1. La Cuenca del Río Manso Superior

1.2.1.1. Características Generales

Esta cuenca se halla incluida totalmente dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi, entre las coordenadas $71^{\circ}36'37''$ W y $71^{\circ}53'50''$ W de longitud y $41^{\circ}19'30''$ S y $41^{\circ}08'51''$ S. (Gallopín, 1977).

La cuenca se extiende desde el Cerro Tronador por el oeste, hasta la cabecera occidental del Lago Mascardi al este. El límite norte de la cuenca está dado por el Paso de las Nubes y la divisoria de aguas hacia el Brazo Tristeza del lago Nahuel Huapi, que pasa por los Cerros: Del Viento (1900 m.), Punta Negra (2166 m.), Bonete (2257 m.) y Cuernos del Diablo (2100 m.). El límite sur pasa por las cumbres de los Cerros: Volcánico (1861 m.), Los Emparedados (1821 m.), Cretón (1900 m.), Los Moscos (1809 m.) y Capitán Diego F. de León (1800 m.).

La zona está cubierta por las hojas topográficas del Instituto Geográfico Militar 4172-22-1, 2, 3, 4, "Puerto Blest", "Llao-Llao", "Lago Fonck" y

"Lago Mascardi" a escala 1:50000, (equidistancia 25 m.). Además existen las fotografías aéreas del Servicio de Hidrografía Naval a escala aproximada de 1:30000: Series 27 (100 a 111), 28 (74 a 83), F (35 a 42), 30 (45 a 55) y 31 (23 a 30). Elaborado a partir de este material existe un mapa topográfico básico para la cuenca, que junto con los límites y divisorias de aguas se presenta en la Figura 1.1. Para un detalle sobre el método de confección del mapa base de la Cuenca véase Gallopín, (1977).

La superficie total de la cuenca es de 247,35 Km² y su orientación general es del NO al SE. La topografía del área es en general abrupta con zonas en donde existen acantilados verticales, quedando las partes planas restringidas al fondo del valle del Río Manso Superior con cotas inferiores a los 900 m.s.n.m. (Gallopín, 1977).

Según la geología de la zona (Larsson, 1940; Greco 1972; González Bonorino, 1976; véase Gallopín, 1977) ocurren en la cuenca rocas metamórficas del Paleozoico superior (formación Lago Mascardi), rocas volcánicas porfíricas y sedimentarias algo metamorfozadas (formación Millaqueo), posiblemente triásicas; rocas granodioríticas y dioritas muy distribuidas en toda la cuenca; rocas volcánicas y piroclásticas (formación Ventana); las rocas volcánicas, principalmente basaltos y andesitas, y sedimentarias, principalmente tobas (formación Tronador) están muy representadas en la cuenca; las cenizas volcánicas, están muy extendidas por toda la cuenca. En general son de color gris amarillento y pardo amarillento. Son muy heterogéneas en cuanto a su origen y composición, algunas de ellas son muy recientes. Se hallan varves en algunos puntos de la cuenca y depósitos glaciares y fluvio-glaciares principalmente en las partes bajas de los valles, de origen reciente.

Geomorfológicamente la cuenca es de montaña, alargada y angosta, estando su sistema fluvial fuertemente condicionado por el control paleogeomor

16

fológico, dado que en esta zona la deglaciación ha sido resiente y toda vía hay hielo en la cuenca (Rabassa, 1977). Los efectos de los procesos glaciarios son muy evidentes incluyendo valles en U, circos glaciares, valles colgantes y morenas.

Los suelos de la cuenca (Laya, 1971; Laya y Pazos, 1976) poseen en general estructuras débiles y friables lo que aumenta el riesgo de destrucción en pendientes fuertes. Los materiales originarios de los suelos de la cuenca son todos recientes, en ningún caso los sustratos rocosos representan el material originario. Los productos piroclásticos cubrieron las superficies rocosas liberadas por el hielo. Entre estos productos predominan los materiales de la formación Lago Mascardi (Laya, 1971), de dos o tres metros de espesor. Existen aportes más recientes de cenizas volcánicas, generalmente someras, en especial las del Miembro el Rincón y Miembro Lago Totoral, de 1920 y 1960 respectivamente. Según Laya y Pozos los depósitos de cenizas se presentan habitualmente in situ y de acuerdo a su forma de depositación original. En general todos los suelos de la cuenca se caracterizan por su escasa diferenciación de horizontes genéticos, a causa de su desarrollo a partir de sedimentos relativamente recientes. No existen procesos de enriquecimiento por iluviación siendo los horizontes inferiores al horizonte A en formación, variaciones del horizonte C y sus diferentes capas. Para una descripción completa de los suelos de la Cuenca del Río Manso Superior véase Gallopín (1977).

Los datos meteorológicos que se disponen para la Cuenca provienen de dos estaciones de primera categoría que la Fundación Bariloche operaba al momento del presente trabajo, su ubicación está indicada en la Figura 1. Una de las estaciones se halla ubicada en la zona de Pampa Linda al oeste y la otra sobre el Lago Mascardi al este. Los principales datos climáticos de ambas estaciones y para la zona de estudio, véase más adelante, se presentan en la Tabla 1.11. Los mismos representan un promedio de 7 años

17

TABLA 1.11. : DATOS CLIMATICOS MENSUALES PARA LAS ESTACIONES MASCARDI (M), PAMPA LINDA (PL) Y PARA EL AREA DE ESTE TRABAJO (C)

LOS DATOS (C) SE CALCULARON POR INTERPOLACION ENTRE (PL) Y (M)

| | TEMPERATURA MEDIA | | | TEMPERATURA MAXIMA-MEDIA | | | TEMPERATURA MINIMA-MEDIA | | | PRECIPITACION MEDIA | | |
|--------|-------------------|------|------|--------------------------|------|------|--------------------------|------|------|---------------------|-------|-------|
| | M | PL | C | M | PL | C | M | PL | C | M | PL | C |
| JULIO | 1.5 | 0.7 | 1.1 | 6.1 | 4.7 | 5.4 | -2.0 | -2.6 | -2.3 | 255.8 | 278.4 | 267.6 |
| AGOSTO | 2.4 | 2.1 | 2.2 | 7.8 | 6.6 | 7.2 | -1.4 | -1.2 | -1.3 | 167.4 | 181.2 | 174.3 |
| SEPT. | 4.5 | 4.0 | 4.2 | 11.2 | 9.7 | 10.4 | -0.8 | -1.1 | -0.9 | 105.7 | 102.8 | 104.2 |
| OCTUB. | 7.3 | 6.5 | 6.9 | 13.4 | 11.5 | 12.4 | -0.1 | 0.3 | 0.1 | 84.1 | 132.8 | 108.4 |
| NOV. | 10.4 | 9.6 | 10.0 | 16.6 | 14.6 | 15.6 | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 44.7 | 70.9 | 57.8 |
| DIC. | 12.3 | 12.1 | 12.2 | 18.4 | 16.9 | 17.6 | 3.8 | 4.0 | 3.9 | 84.3 | 90.1 | 87.2 |
| ENERO | 13.0 | 12.7 | 12.8 | 19.2 | 18.1 | 18.6 | 4.9 | 4.7 | 4.8 | 67.6 | 115.2 | 91.4 |
| FEBR. | 12.8 | 12.1 | 12.4 | 20.4 | 18.7 | 19.5 | 4.5 | 4.0 | 4.2 | 45.7 | 71.9 | 58.8 |
| MARZO | 10.0 | 9.5 | 9.7 | 18.2 | 16.4 | 17.3 | 2.8 | 2.6 | 2.7 | 48.0 | 69.2 | 58.6 |
| ABRIL | 6.9 | 6.5 | 6.7 | 14.6 | 13.8 | 14.2 | 1.1 | 1.1 | 1.1 | 76.4 | 80.2 | 78.3 |
| MAYO | 4.6 | 4.2 | 4.4 | 10.1 | 9.3 | 9.7 | 0.5 | 0.7 | 0.6 | 212.7 | 317.1 | 264.9 |
| JUNIO | 2.0 | 2.0 | 2.0 | 6.4 | 5.4 | 6.0 | -1.3 | -8.0 | -4.6 | 221.9 | 313.7 | 267.8 |

para la estación Mascardi y 5 años para la estación Pampa Linda (datos de Gallopín, 1977). El mes más cálido es enero (en promedio) y el más frío, julio. La mayor precipitación ocurre durante el invierno totalizando 267.8 mm. en el mes de junio. Las menores precipitaciones ocurren durante el verano en los meses de febrero y noviembre con un pico secundario de lluvias durante el verano dada la influencia preponderante del océano Pacífico sobre el clima de la región. Según Gallopín (1977),

el clima del valle de la Cuenca del Río Manso Superior puede caracterizarse de acuerdo a la clasificación de Thornthwaite, (1948) como de tipo perhúmedo, sin deficiencia de agua, microtermal templado con una importante concentración estival de la eficiencia térmica, esto debido a la influencia del océano que es mayor hacia el oeste, estableciéndose un fuerte gradiente en el sentido longitudinal de oeste a este. En la cuenca ocurre además de un gradiente altitudinal de la precipitación (Gallopín, 1977).

De acuerdo al sistema de Thornthwaite, (1948) no existe en la cuenca déficit de humedad (en Gallopín, 1977), este hecho como se verá más adelante es un factor muy importante para el desarrollo de los sistemas radicales de las especies que componen la comunidad estudiada.

1.2.1.2. Vegetación

Según Gallopín (1977), en la Cuenca del Río Manso Superior están bien representadas, siguiendo a Cabrera y Willink (1973), tres unidades fitogeográficas. El Distrito Valdiviano, y el Distrito del Bosque caducifolio, ambos incluidos en la provincia Subantártica, del Dominio del mismo nombre dentro de la Región Antártica. El tercer distrito se halla representado por el Distrito altoandino Austral, de la Provincia Altoandina, Dominio Andino-Patagónico de la Región Neotropical. Está representado en la cuenca por la zona de las altas cumbres, y es discontinuo en su distribución.

El Distrito Valdiviano, está representado en los sectores más occidentales de la cuenca, donde ocurren los bosques de coihue, Nothofagus dombeyi y coihue con lenga, Nothofagus pumilio, y también por bosques de coihue con ciprés, Austrocedrus chilensis. Existe también un bosque de alerces,

Fitzroya cupressoides, caracterizado por Correa Luna (1969) como relicto.

El distrito del bosque caducifolio está muy bien representado en la cuenca, caracterizado fundamentalmente por el ñire, Nothofagus antarctica, lenga y ciprés, existen abundantes bosques de lenga por encima de los bosques perennifolios del distrito Valdiviano. Asimismo existen varias comunidades dominadas por el ñire y bosques de ciprés.

Los antecedentes que existen en cuanto a la vegetación de la Cuenca del Río Manso Superior están presentados en detalle en Gallopín (1977). Bailey Willis (1914), describió sumariamente la zona de la Cuenca del Río Manso Superior, estableció claramente la zonación característica de todos los biomas de montaña pues describe: La zona alpina, de altura y sin vegetación. La zona de bosques vírgenes, bosques de Nothofagus dombeyi, Nothofagus pumilio, Austrocedrus chilensis. Los "arbustales de laderas montañosas" compuestos por ñire, Nothofagus antarctica, retamos, Diostea juncea, palo piche, Fabiana imbricata, maitén, Maytenus boaria, y bambú, Chusquea culeou.

Esta última zona según Willis indica incendios antiguos. La zona de quemazones recientes caracterizada como las tierras ocupadas por árboles y arbustos muertos y las tierras agrícolas o utilizables para el cultivo que ocupan el valle del Río Manso.

Correa Luna (1969), presenta asimismo un bosquejo de la vegetación de la Cuenca del Río Manso Superior, en el cual distingue 12 comunidades vegetales: Mallín, Bosque de ñire, Nothofagus antarctica, Matorral de ñire, Cañaveral de coligüe, Chusquea culeou, Matorral mixto, Bosque de coihue, Nothofagus dombeyi, Bosque de ciprés, Austrocedrus chilensis, Bosque de alerce, Fitzroya cupressoides, Bosque de maitén, Maytenus boaria, Bosque de lenga, Nothofagus pumilio, Matorral de lenga y áreas antiguamente incendiadas.

Dimitri (1962) y Correa Luna (1969) presentan una descripción de las principales comunidades mencionadas. Véase además Gallopín (1977), Daciuk (1973).

Se halla asimismo en prensa un mapa detallado con la distribución topográfica, límites y posición de las distintas comunidades vegetales de la Cuenca (Rodríguez García et al, en prensa).

1.2.2. El Matorral Mixto

1.2.2.1. Antecedentes

Según Correa Luna (1969), en la Cuenca del Río Manso Superior: "En el faldeo expuesto al norte, en los primeros 100 metros sobre el nivel del valle predomina un matorral mixto de Diostea juncea, Schinus crenatus, Ribes magellanicum, Berberis buxifolia, Berberis linearifolia, Pernettya mucronata, Maytenus chubutensis, Lomatia hirsuta, Colletia spinosissima, Discaria sp., Chusquea culeou, Nothofagus antarctica, Mutisia decurrens, Vicia nigricans, Viola sp., Geranium sp., Acaena sp., Osmorrhiza berteroi, Oxalis sp., Trifolium repens, Blechnum sp. Correa Luna adscribe la presencia de esta comunidad a la insolación de esa zona.

Correa Luna asimismo describe una franja de matorral mixto a unos dos Km. al oeste del Lago Mascardi que sufrió un incendio en 1952, allí se observa la recuperación natural de la misma comunidad. La comunidad del Matorral Mixto se extiende dentro de la Cuenca desde la cabecera del Lago Mascardi hasta la zona de Pampa Linda. Correa Luna describe además un retamal de Diostea juncea, sobre la margen derecha del Río Manso próximo a su desembocadura en el Lago Mascardi, un lugar muy coaccionado por el ganado, lo que ha impedido su renovación e inducido una cobertura herbácea cespítoa, con predominio de hemicriptófitas adventicias, como Taraxacum

officinale "chicoria", Trifolium repens, "trébol", Plantago lanceolata, "Llantén". La erosión aquí existe pero no llega a extremos notables dado la sensible horizontalidad del terreno.

Dimitri (1962) también cita retamales de Diostea juncea como formando parte de la cuenca del Lago Mascardi, siendo uno de los más conspicuos el que se encuentra fuera de la Cuenca del Río Manso Superior al pie del Cerro Alcorta margen sudeste del Lago Roca y Sur del Lago Hess. Son montes de recuperación de ñirantales incendiados. Dimitri (1962), menciona para la cabecera noroeste del Lago Mascardi, sobre el faldeo noroeste del Cerro Capitán Diego F. de León un bosque de tipo mesófilo a xerófilo, bastante decrepito con evidencia fuerte de acción del ganado. Cita entre las leñosas a Diostea juncea, Nothofagus antarctica, Lomatia hirsuta, Schinus patagonicus, Maytenus magellanica, Maytenus boaria, Maytenus chubutensis, Berberis buxifolia, Berberis darwinii, y Embotrium coccineum. Entre las herbáceas, Mutisia decurrens, Mutisia oligodon, Calceolaria sp., Oxalis sp., Geranium sp., Erodium cicutarium, Holcus lanatus, Trifolium repens, Acaena sp., Madia sativa, Phacelia sp., Collomia biflora, Veronica sp., Leuceria sp. El área es pobre en mesofanerófitas, predominando en cambio las micro y nano fanerófitas de estado bastante decrepito. Entre los 800 y 900 m.s.n.m. Dimitri observó gran cantidad de hacienda vacuna y senderos abiertos por estos animales. El ramoneo en arbustos y árboles bajos es evidente en especial sobre Maytenus chubutensis, Embotrium coccineum y Schinus crenatus.

Es notable además la abundancia de especies exóticas. Predomina el retamo, y también el ñire, en avanzada decrepitud con mucho ramaje seco y cargado de líquenes (Usnea sp.) y el hemiparásito Myzodendron sp. Sigue en orden decreciente el radial (Lomatia hirsuta), laura, Schinus crenatus, Maytenus magellanica, Maytenus boaria "de buen comportamiento" y Maytenus chubutensis. Entre los arbustos predomina el calafate,

M

Berberis buxifolia, afectado por agallas, michay, B. darwinii, y notro, Embotrium coccineum.

Entre las herbáceas, Dimitri anota, Mutisia decurrens, M. oligodon, Calceolaria sp., abundantes Oxalis, Geranium, Erodium cicutarium, Holcus lanatus, no afectado por ramoneo, Trifolium repens, Acaena sp., Madia sativa, Phacelia sp., Collomia biflora, Veronica sp., Leuceria sp.

La ladera descrita por Dimitri es bastante abrupta de 30° a 45° de pendiente, el suelo superficial aquí es suelto, húmifero, carente de arcilla, muy susceptible a la erosión, con poca cobertura herbácea. Daciuk (1973), realizó una transecta de 379 m. en un área cercana a la mencionada con una pendiente de 15° sobre el suelo con abundante ceniza volcánica. La vegetación es según Daciuk de matorral mixto con retamales de Diostea juncea reducidos a manchones; los Berberis son abundantes, y a medida que se asciende, entre 800 y 900 metros aprox., aparecen el ciprés, ñire, coihue, radial, maitén, con un sotobosque en el que abundan las Chusqueas, y Viola, Osmorrhiza, Adenocaulon, Blechnum, Alstoemeria, Oxalis, Vicia, Acaena, etc.

La lista de especies para esta área según Daciuk y su densidad de acuerdo a tres clases: Dominante 100-50%, Moderada 50-10%, Escasa hasta 10%, es la siguiente: Austrocedrus chilensis, Berberis empetrifolia, Chusquea culeou, Discaria serratifolia, Embotrium coccineum, Escalonia virgata, Maytenus chubutensis, Maytenus magellanica, Nothofagus antarctica, Nothofagus dombeyi, Pernettya mucronata, Ribes magellanicum, Rosa eglanteria. Con densidad moderada se presentan: Berberis buxifolia, Berberis darwinii, Colletia spinosissima, Diostea juncea, Lomatia hirsuta, y Schinus crenatus, no existiendo especie con densidad dominante.

Daciuk efectuó además una transecta de 423 m. entre el camino y la margen derecha del Río Manso cerca de su desembocadura en el Lago Mascardi.

Si bien esta área es cercana a la descrita anteriormente, y semejante desde el punto de vista de su composición, predominan allí el retamo que forma consociaciones, 3 especies de Berberis aparecen en casi todas las parcelas estudiadas. Existe allí un bosque en galería de ñire en estado decrepito con Usnea y Myzodendron, y sobre la costa del lago abundan los juncales de Scirpus californianus, Trifolium repens, Taraxacum, Rumex, Cerastium, Plantago, Acaena, Veronica, Gnaphalium y varias gramíneas.

Sin embargo, no se tratará en detalle esta zona ya que tanto Correa Luna como Rodríguez García et al, no la consideran dentro del área del matorral mixto. La topografía allí es baja y cenagosa. Sin embargo Daciuk la considera como matorral.

Según Daciuk el área por él estudiada se encuentra en franca degradación ambiental, acusando las comunidades florísticas modificaciones debido a efectos antrópicos directos o indirectos, tales como extracción de leña, incendios, pisoteo, sobreramoneo, y sobrepastoreo del ganado, en general todas las especies leñosas son ramoneadas salvo dos: Lomatia hirsuta y Embotrium coccineum, Daciuk sugiere en ellas la presencia de alcaloides. Las especies más ramoneadas según los datos de Daciuk (1973), recalculados por Gallopín (1977), son: Chusquea culeou, Nothofagus dombeiyi y Ribes magellanicum, la menos ramoneada es Diostea juncea. En cuanto a las herbáceas Daciuk, (1973) indica que todas son ramoneadas salvo cardos y abrojos.

El Matorral Mixto según Dímítrí (1962), está comunmente constituido por Diostea juncea asociados a una serie de arbustos espinosos e inermes, de unos tres metros de altura que forman una comunidad más bien abierta. Estos matorrales se encuentran en lugares bajos y soleados, suelen crecer juntos: Schinus crenatus, Nothofagus antarctica, Berberis darwinii, B.

15

buxifolia, Fabiana imbricata, Maytenus chubutensis, Azara mycophylla, Discaria serratifolia, Chacaya trinervis, Aristotelia maqui, Anarthropylum rigidum, Escalonia virgata, Baccharis umbelliformis, B. racemosa, B. magellanica, Senecio coxi, Haplopappus sp. Embotrium coccineum, Colletia spinosissima, Mutisia retusa, M. decurrens, etc. Según Dimitri se trataría de una regresión del bosque, proceso que se acelera por la explotación ganadera incontrolada. Esta comunidad Dimitri la halla a la altura del hotel Tronador sobre la ladera sur, y fuera de la cuenca del Lago Los Moscos, Lago Hess, faldeos del Cerro Alcorta, orilla del Río Manso al sur de la Cascada Los Alerces, Faldeos del Cerro Otto, curso superior del Río Limay, valle del Río Gutierrez, Pampa de Huenuleu, etc.

Asimismo Dimitri (1962), cita matorrales de ñire de unos dos metros de altura acompañados de retamo, coligüe, radial, B. buxifolia y B. darwinii, los menciona para una extensa zona desde el límite sud-este del Parque Nacional Nahuel Huapi hasta el Río Turbio, aunque no dentro de la cuenca del Río Manso Superior.

También cita para el ñire bosques con portes de hasta 10 metros desde el norte de Neuquén hasta Tierra del Fuego aunque no específicamente dentro de la cuenca. Asimismo existen matorrales de altura, de ñire achaparrado mezclado con coligüe dentro de la cuenca, que según Correa Luna (1969), son producto de antiguos incendios.

Dentro de la Cuenca del Río Manso Superior, aproximadamente desde 8 - 10 Km. antes de Pampa Linda hacia el este aparecen maitenes de porte elevado que se desarrollan entremezclados con el Matorral Mixto, formando a veces montecillos relativamente puros. Hacia las partes superiores se mezclan con coihues, crecen sobre todo bajo los paredones de basalto columnar que forman el Cerro Los Emparedados.

Cerca de Pampa Linda el Matorral Mixto se mezcla con coihues no llegan-

do más allá de dicha zona.

Eskuche (1969) ha realizado en la cuenca varios censos utilizando el método de Braun-Blanquet. Los censos en comunidades de ñire están ubicados cerca del extremo NW del Lago Mascardi a 980 m.s.n.m. con exposición SW, en la zona de Arroyo Césares. Ambos pertenecen a la asociación Lomatium Nothofagetum antarcticae, subasociación típica, lo caracterizan Maytenus boaria, Berberis linearifolia y Mutisia decurrens, en comparación con otras comunidades de Embotrium coccineum y Maytenus disticha. Otro censo en la misma zona corresponde a lo que Eskuche define subasociación de Diostea juncea. A 1080 m. y con exposición NW la asociación corresponde al Ribesi-Nothofagetum antarcticae subasociación de Schinus patagonicus var. de Chusquea culeou. Para esta misma subasociación var. típica presenta facies de chusquea. Asimismo existe la subasociación típica var. Chusquea.

El Matorral Mixto, según Correa Luna (1969), o matorral de ñire con laura según Rodríguez García et al (1977), se extiende dentro de la cuenca del Río Manso Superior desde la cabecera NW del Lago Mascardi y la zona de Pampa Linda por el oeste. Se encuentra ubicada en el faldeo derecho de la cuenca. Su exposición varía de N-NW a E-SE, y se desarrolla a lo largo de unos 16 km. de camino a Tronador (figura 1.1.). De acuerdo al mapa topográfico las alturas entre las cuales se la encuentra son de 880 m. a 995 m., llegando hasta alturas máximas de 1230 m. y mínimas de 810 m., las pendientes varían entre 0% y 87%, la pendiente media general para toda la comunidad es del orden del 27%. Su límite inferior se extiende de aproximadamente unos 100 m. por encima del fondo del valle limitando por lo tanto con los mallines que cubren el fondo del mismo. Por encima de la comunidad de matorral mixto se encuentra por lo general el bosque dominado por el coihue y lenga o el ciprés en la parte más oriental del faldeo derecho, esta comunidad de matorral mixto limita además en la zona

M

del faldeo derecho hacia el este del arroyo Huamanco con un cañaveral de coligüe y ñire achaparrado que Correa Luna (1969), presume se ha originado luego de incendios antiguos.

El Matorral Mixto se dispone en forma de una cuña que penetra en la cuenca entre los mallines que ocupan el fondo del valle y la zona del bosque de coihue y lengas o cipreses de las laderas. Esta comunidad no ocurre en los faldeos izquierdos de la cuenca, que miran preferentemente al sur, de allí que Correa Luna (1969), suponga que esta comunidad prospera dada la insolación que ocurre en las laderas expuestas al norte.

Correa Luna (1969), presenta un croquis de la cuenca del Río Manso Superior donde muestra la distribución de las principales comunidades por él descritas, no indicando los límites de las comunidades. Estos límites tal como se presentan en la figura 1.1., han sido obtenidos por Rodríguez, Sourrouille y Gallopín, a partir de fotos aéreas mediante la identificación de unidades fisonómicas de vegetación, es a partir de esta información que se han calculado también los datos de extensión altitudinal y longitudinal.

El Matorral Mixto en la zona cercana a la desembocadura del Río Manso Superior en el Lago Mascardi y debido a la intensa coacción del ganado y a las actividades humanas, en especial la extracción de leña, presenta una gran cantidad de especies adventicias, y se halla asociado y finalmente dominado por el retamo, llegando a ocurrir la comunidad que Dimitri (1962), caracteriza como retamales de Diostea juncea. Asimismo, a unos 2 km. del hotel Tronador, cita Correa Luna el incendio ocurrido en 1952; en esta zona todavía hoy es posible encontrar restos de árboles quemados.

Hasta esta zona del incendio de 1952 llega la zona de incendios recientes que cita B. Willis en 1914, lo cual indica que esta área particular de la cuenca ha estado sometida frecuentemente a este tipo de fenómenos.

Según Daciuk (1973), la residencia del poblador de la zona data aproximadamente de 1915 y según el acta de pastaje extendida por la intendencia del Parque Nahuel Huapi existían allí en 1969, 748 vacunos, 32 equinos y 40 lanares.

Esta comunidad se mezcla con maitenes hacia el oeste a partir del Km. 19 del camino a Tronador hasta la zona de Pampa Linda. Allí se interpenetran con coihues que luego forman bosques puros en alturas superiores.

En el presente estudio, luego de recorrer toda la comunidad se observa que la presencia del retamo y su abundancia relativa están íntimamente relacionadas con el grado de perturbación que haya sufrido la comunidad. De allí que en la zona más degradada, Km. 17, sea el elemento predominante, al igual que en el caso de la zona del antiguo puesto Cretón, lugar donde al presente se reúne a pastar la hacienda. En todo el resto de la comunidad, el efecto del pastoreo es menor y la presencia de retamo está circunscripta a la zona adyacente al camino a Tronador o puntos preferenciales de pastoreo siguiendo sendas de ganado.

1.2.2.2. La Influencia de los Efectos Antrópicos

Todos los autores mencionados, Dimitri (1962 y 1972), Correa Luna (1969), Daciuk (1973), Willis (1914), observan que en la Cuenca del Río Manso Superior existen una importante acción antrópica, especialmente en las partes bajas de la cuenca. Los distintos factores de perturbación pueden ser directos o indirectos, ya sea a través de incendios, que según Willis, se realizaban para liberar áreas de bosque e introducir a ganado; la propia acción del ganado vacuno y equino; el uso de la madera, fundamentalmente para leña y debemos agregar también la influencia turística. De acuerdo

con Gallopín (1977), el único efecto específicamente estudiado hasta este momento sobre la cuenca es la coacción del ganado sobre las comunidades naturales.

Según Correa Luna y Dimitri (1969), la superficie coaccionada por el ganado comprende unas 10.000 hectáreas dentro de la Cuenca del Río Manso Superior. Las zonas afectadas especialmente son: 1) el Valle del Río Manso desde Pampa Linda hasta el Lago Mascardi donde se observan sendas producidas por el ganado, la erosión concomitante y los efectos del ramoneo y pisoteo. 2) La zona de Pampa Linda junto con la cabecera NW del Lago Mascardi, cerca del hotel Tronador constituyen los centros más importantes de degradación por la hacienda, en Pampa Linda no existen en absoluto renovales de árboles, y toda la vegetación arbustiva es afectada, hecho común con la zona del hotel Tronador.

Aún cuando existe coacción por el ganado en las partes superiores de la cuenca, como en el valle del Castaño Overo, en la parte NW de la cuenca, y en el alerzal del valle del Río Alerce aprox. 6 Km. antes de la desembocadura con el Río Manso, es sin lugar a dudas la zona de Pampa Linda, el valle del Río Manso y el área que rodea el hotel Tronador, la que se halla más intensamente afectada por el pastoreo (Correa Luna, 1969; Dimitri, 1972; Daciuk, 1973).

Durante el desarrollo del presente trabajo se ha podido observar además de la gran cantidad de hacienda, rastros de la misma en toda la zona del valle del Río Manso, la extracción de madera sobre todo de la zona cercana al hotel Tronador, y la desembocadura del Río Manso.

Esto implica que de todas las comunidades que existen en la cuenca el Matorral Mixto es el más afectado tanto por la acción del ganado como por acciones antrópicas directas tales como tala e incendios. El incendio

más reciente habría ocurrido en 1952, según Correa Luna. En dicha zona se observa la recuperación del Matorral Mixto como comunidad natural.

Con fecha de febrero 1970 y mediante un convenio entre el Servicio Nacional de Parques Nacionales y Fundación Bariloche, se instalaron en la Cuenca del Río Manso Superior dos clausuras para el estudio de la coacción del ganado.

Una de ellas, la que está situada más al este dentro del Matorral Mixto donde ocurren además ejemplares de Maytenus boaria de buen porte, mide 300 x 50 m. con su eje mayor orientado según N 40°E, a la altura de Km. 25 del camino a Tronador. La clausura más occidental mide 90 x 50 m. con su eje mayor orientado según E-W, incluye un bosquecillo de maitenes con retamo, no existen allí ñires en tanta abundancia como en el caso de la primera clausura (figura 1.1.).

Estas clausuras son de siete hilos, de los cuales dos son de púas, lo cual impide la entrada de los grandes herbívoros pero no de liebres y roedores.

Las clausuras se hallan ubicadas cerca del camino, ambas sobre el faldeo norte del cerro Los Emparedados. En ambas zonas los efectos del ganado son evidentes, existen senderos y el ramoneo es fácil de apreciar. Con todo, no presentan signos de fuerte deterioro si lo comparamos con lo observado en las cercanías de la cabecera NW del Lago Mascardi, adyacencias del hotel Tronador y el antiguo puesto Cretón (km. 21 camino a Tronador).

1.2.2.3. Origen y Desarrollo

Se citan aquí las principales interpretaciones que se han realizado para caracterizar al Matorral Mixto en función de su génesis y status co-

mo comunidad natural.

Balley Willis (1914), menciona para la cuenca del Río Manso Superior (además de una zona de incendio reciente) en la cabecera NW del Lago Mascardi y sobre la costa S del mismo una zona de incendios antiguos. Esta última se extiende por fuera de la Cuenca al este del Lago Mascardi, por sobre los remanentes del bosque virgen, hasta el Lago Gutierrez. La comunidad que ocupa estas áreas según Willis está formada por ñire, maitén y bambú, ocasionalmente con retamo y palo pichi.

En las áreas de incendios más recientes donde la vegetación arbustiva todavía no está desarrollada crece una arvejilla silvestre (Vicia? Lathyrus?). A pesar de que encuentra evidencias de incendios antiguos sólo en la zona ya mencionada extiende el área de antiguos incendios al interior de la Cuenca del Río Manso Superior, por el faldeo derecho aproximadamente hasta la zona del Km. 25, en camino a Tronador, coincidiendo esta área con la del Matorral Mixto. Esto podría sugerir que dicha comunidad es originada a partir de la destrucción del bosque de coihue por el fuego. Parece claro sin embargo, que el único motivo que llevó a Willis a extender el área de antiguos incendios al interior de la Cuenca del Río Manso Superior, fué la similitud en el tipo de vegetación entre las zonas de comprobada destrucción por el fuego y el Matorral Mixto.

Otro hecho destacable de las observaciones de Willis es que en su mapa de la Cuenca del Río Manso Superior ubica la comunidad de ñire, maitén y bambú como una cuña dentro del "bosque virgen". El bosque según Willis, llegaba entonces hasta las zonas mallinosas del fondo del valle del Río Manso. Actualmente, el mismo sólo se encuentra por encima del Matorral Mixto, a partir de los 1100 m.s.n.m.

Actualmente, en toda la zona lindante con el fondo del valle ocupada

por el Matorral Mixto se observa la presencia de troncos quemados, posiblemente de coihue (Sigfrido Rubulis, com. per.), en especial en las cercanías de la desembocadura del Río Manso en el Lago Mascaridí. Además, Willis (1914), mapea un área de incendio reciente sobre la costa norte del Lago Mascaridí, cercana a la desembocadura del arroyo Calvuco. Actualmente dicha zona está ocupada según Rodríguez-García et al, por Matorral Mixto (figura 1.1.). Esto estaría evidenciando que esta comunidad ocurre en aquellas zonas de bosque perturbadas, en especial que han sufrido incendios.

Es de hacer notar sin embargo, que Eskuche (1969), citado en Gallopín (1977), no ha podido comprobar que el origen del Matorral Mixto o en general las asociaciones de ñire, sean producto de la destrucción del bosque de coihue por el fuego o por otros medios.

En aquellos casos en que se ha comprobado el incendio del bosque de coihue en otras áreas (Dimitri, 1962; 1972), no es el Matorral Mixto la comunidad que invade la zona perturbada.

Ya se ha mencionado además de acuerdo con Dimitri (1962) la capacidad del ñire para formar asociaciones, que con características de matorral o de bosque bajo se desarrollan en toda la región de los bosques andino-patagónicos. En estas asociaciones ocurren muchas de las especies comunes al Matorral Mixto. En general los matorrales de ñire ocupan la zona ecotonal entre los bosques y la estepa patagónica desde el sur de Neuquén hasta Tierra del Fuego.

Dimitri (1962), indica que el Matorral Mixto ocurriría merced a una regresión del bosque, acentuándose este proceso en aquellas zonas en donde la explotación ganadera es marcada. Además, Dimitri (1972), menciona que en varios puntos de la región de los bosques andino-patagónicos, los matorrales de ñire en la zona ecotonal con la estepa se presentan en estado

4

decrépito, con ausencia de renovales. Dimitri (1972), prevee el reemplazo de esta comunidad por la estepa patagónica.

Ocurriría entonces una regresión natural del bosque de coihue frente a la estepa, según Kalela, citado en Auer (1948), siendo la comunidad de ñire pionera en este avance.

Sería plausible entonces la hipótesis de que el Matorral Mixto en especial, y los matorrales de ñire en general ocurren como comunidades naturales de reemplazo del bosque de coihue, acelerándose este proceso por distintos efectos antrópicos tales como incendios y pastoreo intensivo.

Se ha elegido el Matorral Mixto como la comunidad donde realizar este trabajo, dado que la misma reúne una serie de características interesantes, tanto por su representatividad, factores que la afectan, evolución y condiciones microambientales.

La comunidad es relativamente importante dentro de la Cuenca del Río Manso Superior, dado que ocupa aproximadamente el 6% de toda el área de la cuenca, o el 8% si no se considera la parte de hielo y nieve permanentes.

En cuanto a su composición florística es relativamente homogénea (véase más adelante), en ella se presentan especies que permiten el estudio de distintas estrategias posibles de aprovechamiento del ambiente dado que la diversidad de microambientes es alta. Ocurren sitios muy soleados junto a lugares umbrosos; zonas muy húmedas o muy secas, etc. Esto permite suponer a priori una gran variedad de estrategias de coexistencia entre especies.

En esta comunidad ocurren el ñire, caducifolio y el maitén y Schinus crenatus, perennifolios, combinación de estrategias del follaje arbóreo que, es esperable, condicionen la composición de los estratos más bajos de la vegetación.

Existe asimismo una clausura de 1,5 ha. desde febrero de 1970, lo cual permite el estudio en detalle de los efectos de la coacción del ganado, ya que como hemos dicho es sobre esta comunidad en donde los mismos ocurren con mayor intensidad dada su ubicación topográfica. Es muy importante el efecto de los herbívoros en el condicionamiento de la diversidad específica de comunidades vegetales (Harper, 1969; Orians, 1970) y en la consecuente diferenciación y superposición de nichos dentro de la comunidad. La existencia de una clausura representa en este sentido una condición casi ideal tanto para el estudio de la coacción en cuanto a los efectos generales sobre el ambiente como en la disposición y división de los recursos al interior de la comunidad.

El Matorral Mixto es además accesible durante casi todo el año, lo cual permite realizar observaciones prácticamente completas desde el punto de vista del desarrollo temporal, fenología y cambios estacionales en la composición de la comunidad.

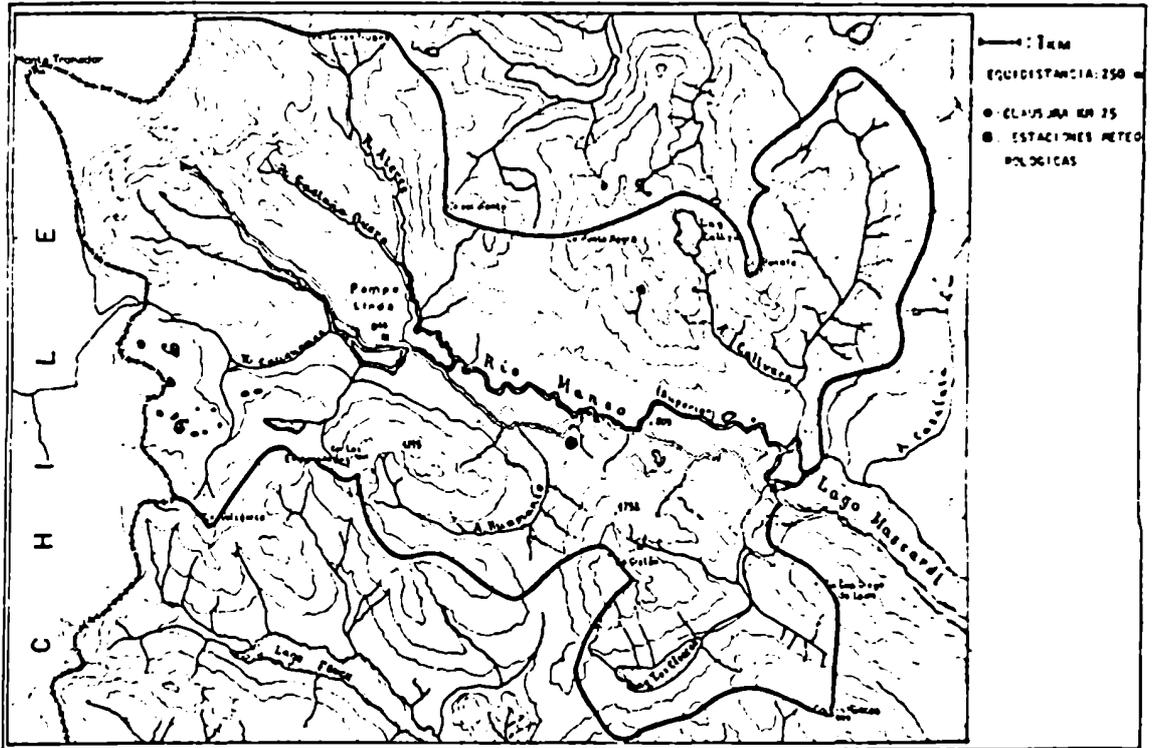


FIGURA 1.1. Límites de la Cuenca del Río Manso Superior, Clausura del Km 25, estaciones meteorológicas, y área cubierta por el Matorral Mixto.

17

2. COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

En esta parte se presenta la descripción general de la comunidad, su composición específica y estructura espacial. Además se muestran las variaciones temporales que ocurren en cuanto a estructura y relaciones de asociación. La estructura espacial será estudiada en función de la distribución vertical y horizontal del follaje de cada especie y de las asociaciones entre ellas.

Estas observaciones se tomaron en la comunidad no sometida a pastoreo, estudiada dentro de la clausura, y en forma análoga sobre la comunidad bajo coacción del ganado.

2.1. MATERIAL Y METODOS

Se realizó una investigación preliminar para determinar: a) la homogeneidad de la comunidad dentro de la Cuenca del Río Manso Superior, y b) la representatividad de la misma dentro de la región de los bosques andino-patagónicos.

Para la primera determinación se tomaron en varios puntos de la comunidad listas completas de especies para parcelas de 50 x 25 m. aproximadamente.

Los censos se realizaron desde la desembocadura del Río Manso en el Lago Mascardi hasta la zona de Pampa Linda, abarcando así todo el rango de extensión de la comunidad dentro de la cuenca. El primer censo se realizó cerca de la desembocadura del río (Nº1), el siguiente a la altu-

ra del Km. 21 del camino a Tronador (N°2), el censo N°3 en la clausura del Km. 25 del camino a Tronador, donde posteriormente se efectuó el trabajo, y el cuarto (N°4) en el Matorral Mixto ubicado en las cercanías del destacamento de Gendarmería Nacional cerca de Pampa Linda (Km. 32).

En cuanto al desarrollo regional del Matorral Mixto, se efectuaron observaciones generales desde la margen norte del Lago Nahuel Huapi, hasta la zona de El Bolsón por el sur y Lago Hess hasta la zona de la Cascada Los Alerces por el oeste.

Para el estudio intensivo se tomó como área de trabajo la zona de la comunidad dentro de la clausura del Km. 25, camino a Tronador (véase fig. 1.1.) y a los fines comparativos para observar la coacción del ganado, en la misma zona fuera de la clausura. Aquí las mediciones se realizaron sobre un área de tamaño semejante a la tomada dentro de la clausura.

Aquí el Matorral Mixto se ubica de acuerdo a sus características medias. La orientación es N-NE, la altura de la clausura de 920 m.s.n.m. y la pendiente entre 20 y 25%.

El pastoreo, según observaciones iniciales no es en esta zona muy intenso, de allí que es posible esperar diferencias entre la comunidad protegida y la no protegida pero sin que ocurra un estado de degradación importante.

Puesto que la composición y estructura de la comunidad se han estudiado según la evolución estacional y el efecto del pastoreo, todas las medidas que se describen a continuación fueron repetidas dentro y fuera de la clausura y a su vez para la primavera temprana, a principios del verano y principios del otoño.

Se efectuaron censos de 100 puntos al azar cada uno (Mueller-Dombois

y Elleberg, 1974) mediante una varilla de 2 mm. de diámetro sostenida verticalmente, determinándose en cada punto la altura en que ocurre cada intercepción por especie. Hasta los dos metros de altura las intercepciones fueron anotadas de acuerdo a la graduación de la varilla cada 1 cm. Para alturas mayores y hasta los seis metros las alturas de las intercepciones fueron medidas mediante el uso de un vástago con graduaciones cada 50 cm.; a partir de los seis metros las intercepciones se estimaron por rangos de 1 metro.

Para cada punto se anotaba además la presencia de hojarasca y las características del suelo bajo cada punto. En base a los censos por puntos se estimó la cobertura porcentual simple por especie como el total de puntos en que aparece cada una de ellas. La cobertura ponderada se calcula como el total de intercepciones para cada especie. Además de los censos por puntos se efectuaron censos mediante transectas, una paralela a las curvas de nivel y otra perpendicular a la misma. La primera de 32,5 m. y la segunda de 29.7 m. Las transectas fueron definidas mediante un hilo nivelado sostenido entre varillas. Sobre cada una y cada 10 cm. lineales de transecta se anotaban las intercepciones que ocurrían para cada especie, análogamente a los censos por puntos al azar. Además se registró la altura del suelo desde la línea nivelada de tal manera de obtener el perfil microtopográfico correspondiente. Las transectas permitieron evaluar además de la cobertura y frecuencia de cada especie por un método alternativo al de los puntos al azar, la relación entre la presencia de especies y la microtopografía y detectar la posible existencia de gradientes espaciales dentro de la propia comunidad.

Los efectos del ganado que se estudiaron en el área fueron: 1) ramoneo, 2) pisoteo y compactación del suelo, y 3) modificación de la composición y estructura del horizonte superficial del suelo. En esta parte veremos el efecto del ramoneo sobre la estructura de la comunidad. Los restantes

17

serán analizados en la Parte 5.

El método aquí utilizado para estimar el ramoneo fue el de medir en un área de 100 x 50 m., que incluyera sendas producidas por el ganado, el grado de utilización de las plantas.

Para cada individuo de cada especie se anotaba el porcentaje del mismo con signos de haber sido comido por el ganado de acuerdo a una escala de cinco estados posibles: 0: no comido; 1: entre 0 y 25% de sus hojas y tallos comidos; 2: entre 25 y 50%; 3: entre 50 y 75%; y 4: entre el 75 y 100%. Cuando ocurrían manchones de individuos de la misma especie, en especial herbáceas, se subdividía el área ocupada por el grupo de individuos en parcelas cuadrangulares tal que ocupaba cada una aproximadamente el 10% del área total del manchón. Se anotaba para cada parcela el estado de ramoneo. Se analizaron un total de 97 parcelas.

La lista de especies es semejante a la mencionada en la parte de antecedentes de estudios sobre dicha comunidad.

2.2. RESULTADOS

En la Tabla 2.1. se presenta la lista de especies identificadas en cada una de las observaciones efectuadas para estudiar la homogeneidad de la comunidad en el área que ocupa dentro de la Cuenca del Río Manso Superior. Para la definición de cada estrato véase Parte 2.2.3.

Se comprueba lo que ya se dijo sobre la presencia del retamo. El mismo no aparece en ninguno de los censos ya que fueron realizados a varios metros del camino, dentro de la comunidad. Esto confirma que el retamo corresponde a ambientes muy modificados, y sigue en forma muy estricta los

TABLA 2.1. : I ARBOLES - II ARBUSTOS - III HIERBAS

| ESPECIES | CENSOS | | | |
|---------------------------------|--------|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| <u>Nothofagus antarctica</u> | + | + | + | + |
| <u>Schinus patagonicus</u> | + | + | + | + |
| I <u>Austrocedrus chilensis</u> | | + | | |
| <u>Lomatia hirsuta</u> | | + | | |
| <u>Maytenus boaria</u> | | + | + | + |
| <u>Embotrium coccineum</u> | + | + | + | |
| <u>Maytenus chubutensis</u> | + | + | + | + |
| <u>Berberis buxifolia</u> | + | + | + | + |
| <u>Berberis darwinii</u> | + | + | + | + |
| II <u>Ribes magellanicum</u> | + | + | + | + |
| <u>Ribes cucculatum</u> | | | + | + |
| <u>Chusquea culeou</u> | + | + | + | + |
| <u>Pernettya sp.</u> | + | + | + | + |
| <u>Baccharis sp.</u> | | + | | |
| <u>Colletia spinosissima</u> | | + | + | |
| <u>Discaria serratifolia</u> | | + | | |
| <u>Acaena pinnatifida</u> | + | + | + | + |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | | | + | + |
| <u>Relbunium richardianum</u> | + | + | + | + |
| <u>Mutisia decurrens</u> | + | + | + | + |
| <u>Mutisia retusa</u> | + | + | + | + |
| <u>Fragaria chiloensis</u> | + | + | | |
| <u>Vicia nigricans</u> | + | | | |
| <u>Geranium patagonicum</u> | + | + | + | + |
| <u>Cirsium vulgare</u> | | + | + | + |
| <u>Valeriana laxiflora</u> | | + | + | |
| III <u>Coniza sp.</u> | | + | + | |
| <u>Taraxacum officinale</u> | | + | + | + |
| <u>Rumex acetosella</u> | | + | + | + |
| <u>Phacelia magellanica</u> | | + | + | |
| <u>Trifolium repens</u> | | | + | + |
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | | | + | + |
| <u>Veronica sp.</u> | | | + | + |
| <u>Senecio sp.</u> | | + | | |
| <u>Cortaderia araucana</u> | | | + | + |
| <u>Juncus sp.</u> | + | | + | |
| <u>Elymus sp.</u> | + | + | + | + |
| <u>Agrostis sp.</u> | + | + | | |
| <u>Bromus unioloides</u> | | + | | |
| <u>Holcus lanatus</u> | | + | | |
| <u>Uncinia sp.</u> | | | + | |
| <u>Poa sp.</u> | | | + | |
| <u>Blechnum sp.</u> | | | | + |

bordes de los caminos, y sendas creadas por el ganado. A partir de estas listas originales se clasificaron los censos por un método aglomerativo (Pielou, 1968; Orloci, 1975) usando como coeficiente de similaridad el contenido de información mutua (Orloci, 1975) entre los censos que forman un grupo. El coeficiente se expresa de la siguiente manera (Goldstein y Grigal, 1972):

$$I_A = \sum_i \sum_{j \in A} x_{ij} \cdot \log \left\langle \frac{S_A x_{ij}}{\sum_i x_{ij} \sum_{j \in A} x_{ij}} \right\rangle$$

Donde x_{ij} es la presencia o ausencia de la especie i en el censo j ; A es el grupo de censos considerado, I_A es el contenido de información mutua del grupo. A y

$$S_A = \sum_i \sum_{j \in A} x_{ij}$$

Mediante cálculos iterativos se agrupan sucesivamente los censos hasta obtener un solo grupo, en este caso los cuatro censos juntos. A partir de estos índices se confeccionaron los dendrogramas de la figura 2.1. Allí se muestra el contenido de información mutua entre grupos en forma de porcentaje respecto del contenido de información total (Goldstein y Grigal, 1972).

Se presentan los dendrogramas para el total de la comunidad y para cada uno de los estratos por separado. En todas las figuras la mayor similitud ocurre entre los censos 3 y 4, realizados a la altura de la clausura y cerca de Pampa Linda respectivamente. Asimismo, la similaridad entre todos los censos es del orden del 60% para toda la comunidad, así como para el estrato arbóreo, mientras que para el estrato arbustivo es

del orden del 75%. Estos cálculos fueron realizados por el Computador Científico Miguel Gross en el Centro de Cómputos de Fundación Bariloche.

En cambio para el estrato herbáceo la similaridad entre todos los censos es menor, aproximadamente del orden del 50%.

Para la clasificación de toda la comunidad y del estrato herbáceo solamente, los censos se agrupan de acuerdo a su numeración correlativa, lo que se relaciona a su vez con el gradiente longitudinal este-oeste. En cambio para los árboles y arbustos, la posición del censo 2 (Km. 21), se invierte con la del censo 1 (Km. 17). Esto implica que el estado del estrato herbáceo que incluye el 63% de las especies listadas, es el factor principal en la determinación de la similaridad entre estos censos.

A medida que nos adentramos en la Cuenca del Río Manso hacia Tronador, además de recorrer un gradiente ambiental (Gallopín, 1977, véase también Tabla 1.11.), se recorre un gradiente de coacción humana, directa e indirecta. A los efectos del Matorral Mixto, el centro de mayor actividad humana ocurre cerca de la desembocadura del Río Manso en el Lago Mascardi. Allí se efectuó el censo N°1.

Hacia el oeste, la degradación aún cuando evidente, disminuye. En la zona del censo N°1 la coacción es muy evidente, debido al pisoteo, extracción de leña, etc. De allí que el número de especies sea bajo (Tabla 2.1.) Por lo tanto el gradiente de coacción puede llegar a predominar en la determinación de asociaciones espaciales.

Que las observaciones más alejadas de la zona de perturbación (los censos 3 y 4) sean más similares entre sí, confirmaría este hecho.

A su vez, que la similaridad entre censos para el estrato arbustivo sea la mayor, justifica la identificación de esta comunidad especialmente a partir de especies pertenecientes al mismo (Berberis, coligue, Ribes,

Maitón, etc.). Este estrato junto con el ñire es el que brinda unidad florística a la comunidad.

En cuanto a la representatividad regional de esta comunidad, se confirma que la misma ocurre con características similares en la Cuenca del Río Manso y en las márgenes del Lago Nahuel Huapi y el valle del Río Manso Inferior hasta el Lago Hess y desde el Nahuel Huapi hasta cerca de la localidad de El Bolsón, lo cual ya fue mencionado por Dimitri (1962).

2.2.2. Cobertura por Puntos al Azar y Ramoneo

En la Tabla 2.11., se presentan los datos de cobertura porcentual para la comunidad dentro y fuera de la clausura a mediados del verano y para primavera y fines de verano, según los censos por puntos al azar.

Se han añadido además los resultados obtenidos del análisis del grado de ramoneo por el ganado. Se confirma la idea inicial de que en esta zona el pastoreo es moderado. Son relativamente pocas las especies que presentan signos de ser comidas. Las especies más ramoneadas son: Bromus unioloides, Agrostis buchtenii, Elymus gracilis, Vicia nigricans y Chusquea culeou. Un menor grado de coacción ocurre sobre Osmorrhiza berteroi, Lathyrus magellanicum, menor aún en Poa pratensis, y sólo se observa un efecto leve sobre individuos jóvenes en Maytenus boaria, así como sobre Trifolium repens. Estos resultados coinciden en líneas generales con los presentados por Boelcke (1957) y Dimitri (1962). El primero cita además para la estepa patagónica la ocurrencia de pastoreo sobre especies de baja calidad forrajera, que en este estudio no presentan signos de ser comidas. Ello se debe indudablemente al menor efecto que tiene el ganado en esta zona. Dimitri (1962), menciona además para la Cuenca del Río Manso (cabecera NW del Lago Mascaridí) un mayor efecto de pastoreo del que aquí se de-

termina. Daciuk (1973), realizó una estimación semicuantitativa del pastoreo en la zona adyacente al Hotel Tronador. Este autor cita que todas las herbáceas salvo cardos y abrojos son ramoneadas. Entre las arbustivas menciona que Schinus crenatus, Maytenus chubutensis y Chusquea culeou son fuertemente ramoneadas. Sólo en el caso de esta última especie hemos podido determinar en nuestra área de estudio el fuerte ramoneo (Tabla 2.11.).

Un hecho interesante es representado por Poa pratensis var. angustifolia. Si bien es generalizada la idea de que la misma es altamente paladeable (Cabrera, 1970), el ramoneo sobre ella en la zona es bajo. Esto coincide con lo observado en el área ecotonal bosque-estepa del Río Turbio (Prov. Sta. Cruz), en donde con alta densidad de ganado esta especie no es ramoneada, invadiendo zonas fuertemente coaccionadas (F. Roig, com.per.).

Se observa además, Tabla 2.11., tanto la cobertura total como la abundancia de la mayoría de las especies, ramoneadas o no, es menor fuera de la clausura. Esto podría deberse al efecto del pisoteo del ganado y las modificaciones en la estructura y compactación del suelo o a variaciones aleatorias dado que no se tomaron replicados. Las especies que presentan mayor abundancia fuera de la clausura son aquellas que por su hábito, no son tan afectadas por el ganado. Mutisia decurrens, y Mutisia retusa son trepadoras; Acaena ovalifolia, Rumex acetosella, Veronica serpyllifolia, Relbunium richardianum, Holcus lanatus son hemicriptófitas (ver Parte 4), además la mayoría de estas especies se asocian espacialmente con especies de arbustivas que les brindarían protección (véase más adelante).

A lo largo de este capítulo veremos otra de las modificaciones inducidas por la coacción.

A partir de los datos de cobertura (Tabla 2.11.) se confeccionaron curvas de abundancia -dominancia (Whittaker, 1965) para cada una de las situaciones las que se muestran en la Figura 2.2.

Estas curvas reflejan la relación de dominancia que ocurre dentro de

TABLA 2.11. : Lista de especies halladas en la comunidad y cobertura porcentual simple (s) y ponderada (p) de cada una dentro de la clausura (DC), para principios de primavera (P), principios de verano (V) y otoño (O) y fuera de la clausura (FC) para principios de verano.
(+): menos del 1%. GR: grado de ramoneo, con 0+ se indica un efecto leve de ramoneo, causado posiblemente por ganado.

| | DC | | | | | | | | | |
|-------------------------------|----|----|----|-----|----|-----|----|-----|----|--|
| | P | | V | | O | | FC | | GR | |
| | s | p | s | p | s | p | s | p | | |
| <u>Maytenus boaria</u> | 46 | 63 | 46 | 142 | 22 | 142 | 25 | 142 | 1 | |
| <u>Nothofagus antarctica</u> | 43 | 63 | 45 | 75 | 42 | 75 | 33 | 75 | 0 | |
| <u>Schinus patagonicus</u> | 38 | 59 | 39 | 151 | 39 | 151 | 34 | 151 | 0 | |
| <u>Berberis darwinii</u> | 32 | 32 | 14 | 15 | 20 | 26 | 14 | 23 | 0 | |
| <u>Berberis buxifolia</u> | 10 | 15 | 25 | 31 | 18 | 24 | 18 | 23 | 0 | |
| <u>Mutisia decurrens</u> | 4 | 4 | 9 | 17 | 6 | 7 | 12 | 12 | 0 | |
| <u>Mutisia retusa</u> | 14 | 88 | 23 | 40 | 7 | 7 | 28 | 44 | 0 | |
| <u>Maytenus chubutensis</u> | 13 | 20 | 16 | 19 | 27 | 41 | 14 | 14 | 0+ | |
| <u>Ribes magellanicum</u> | 4 | 6 | 7 | 9 | 3 | 3 | 7 | 8 | 0+ | |
| <u>Ribes cucullatum</u> | 2 | 2 | 10 | 9 | 2 | 2 | 1 | 9 | 0 | |
| <u>Chusquea culeou</u> | 5 | 5 | 12 | 19 | 26 | 73 | 6 | 11 | 4 | |
| <u>Cirsium vulgare</u> | + | + | 3 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 0 | |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | 12 | 12 | 12 | 12 | 13 | 13 | 18 | 22 | 0 | |
| <u>Relbunium richardianum</u> | 4 | 5 | 8 | 9 | 8 | 9 | 9 | 9 | 0 | |
| <u>Rumex acetosella</u> | 12 | 12 | 12 | 12 | 11 | 11 | 27 | 27 | 0 | |
| <u>Geranium patagonicum</u> | + | + | 13 | 15 | + | 3 | 3 | 3 | 0+ | |
| <u>Veronica serpyllifolia</u> | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 7 | 7 | 0 | |
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | 24 | 25 | 49 | 53 | 3 | 9 | 7 | 9 | 3 | |
| <u>Poa pratensis</u> | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | |
| <u>Vicia nigricans</u> | + | + | 19 | 19 | 2 | 2 | 11 | 11 | 4 | |
| <u>Bromus unioloides</u> | 11 | 12 | 26 | 26 | 36 | 40 | 22 | 22 | 4 | |

..../

Cont. ... TABLA 2.11.:

| | P | | V | | O | | FC | | GR |
|---------------------------------|----|-----|----|-----|----|-----|----|-----|----|
| | s | p | s | p | s | p | s | p | |
| <u>Elymus gracilis</u> | 1 | 1 | + | 2 | + | 2 | + | 2 | 4 |
| <u>Cortaderia araucana</u> | 1 | 1 | + | + | | | + | + | 0 |
| <u>Juncus</u> sp. | | | | | | | | | 0 |
| <u>Holcus lanatus</u> | | | | | | | 1 | 1 | 0 |
| <u>Oxalis valdiviensis</u> | + | + | + | + | | | | | 0 |
| <u>Trifolium repens</u> | + | + | 2 | 2 | 1 | 2 | + | 2 | 1 |
| <u>Valeriana</u> sp. | + | + | + | + | | | | | 0 |
| <u>Calceolaria</u> sp. | + | + | + | + | | | | | 0 |
| <u>Lathyrus magellanicum</u> | | | + | + | | | | | 3 |
| <u>Pernettya mucronata</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Myzodendron punctulatum</u> | 12 | 12 | 30 | 30 | 15 | 16 | 32 | 34 | |
| <u>Discaria integrifolia</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Colletia spinosissima</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Fragaria chiloensis</u> | + | + | + | + | | | + | + | 0 |
| <u>Taraxacum officinale</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Acaena pinnatifida</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Berberis linearifolia</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Phacelia magellanica</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Calceolaria crenatifolia</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Nerthera depressa</u> | + | + | + | + | | | | | 0 |
| <u>Viola maculata</u> | | | + | + | | | | | 0 |
| <u>Embotrium coccineum</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| <u>Lomatia hirsuta</u> | | | | | | | + | + | 0 |
| COBERTURA TOTAL | 69 | 102 | 91 | 167 | 84 | 145 | 72 | 108 | |

la comunidad entre las distintas especies. En ambientes rigurosos las curvas se aproximarán a series geométricas (Whittaker, 1965, 1969), describiendo comunidades con pocas especies, espaciadas regularmente sobre una escala logarítmica de importancia relativa. En el caso de la mayoría de las comunidades vegetales es general que aún cuando ocurra un ambiente realmente riguroso se presenten un pequeño grupo de especies dominantes, una clase intermedia de importancia moderada, y un número pequeño de especies poco representadas. Las curvas serán de tipo sigmoideo en una escala semilogarítmica, aún cuando ocurran variaciones respecto de la forma sigmoidea simple, debido fundamentalmente a relaciones de competencia entre especies (Whittaker, 1965). Según Whittaker (1965), aún cuando la competencia interespecífica sea un factor primordial en el condicionamiento de las relaciones de dominancia, deben incluirse como importantes el herbicidismo selectivo sobre parte de la comunidad. Ya se ha mencionado que el herbivorismo puede ser un factor en la diferenciación de nichos en una comunidad vegetal; pudiendo incrementarse el número de especies que ocupan el nicho total de la comunidad, además de la separación de nicho que ocurre debido a factores ambientales. Es de esperar que la depredación afecte a especies de importancia intermedia, (Whittaker, 1965).

Otra fuente de modificación de la pendiente de las curvas de dominancia es de origen estrictamente ambiental y está relacionado con la anisotropía del sustrato, dado que las variaciones en el microrelieve y la distribución de factores tales como nutrientes o humedad no es uniforme, no en todos los lugares de la comunidad se cumplen los requisitos del nicho para todas las especies.

Esto afectará fundamentalmente las relaciones de dominancia de las especies más raras y por lo tanto la pendiente de las porciones más bajas de las curvas.

En general aquellas distribuciones de dominancia que sean de tipo sig-

moideo con pendientes moderadas tienden a ajustarse a distribuciones de tipo lognormal (Preston, 1948, 1962). Se ha sugerido que cuando el número de especies de una comunidad es grande, y los factores que determinan su importancia relativa son complejos, y multiplicativos en sus efectos (Whittaker, 1965), la distribución de especies por importancia relativa se ajusta a una distribución lognormal. Es decir, que ocurren más especies de importancia intermedia que especies muy abundantes o poco abundantes.

Las curvas de dominancia - abundancia que comparan el estado de la comunidad durante la primavera y a principios del otoño se muestran en la Figura 2.2.A., se observa que no existe variación entre las relaciones de dominancia para ambos períodos en forma apreciable.

En la Figura 2.2.B. se presentan las curvas para una misma época de año, principios del verano, dentro y fuera de la clausura. Allí se observa cuáles son los efectos que tiene el pastoreo sobre la comunidad. Además de ocurrir una menor cobertura total para el caso del pastoreo, la curva correspondiente muestra que existe menor concentración de la dominancia entre especies de importancia intermedia, arbustivas y herbáceas. Dentro de este grupo de especies ocurren todas las especies que son ramoneadas fuera de la comunidad. La pendiente de la curva correspondiente a pastoreo es mayor que la otra aún cuando ambas reflejan un patrón de tipo sigmoideo.

Para todas las épocas y estados de la comunidad los dominantes desde el punto de vista de la cobertura son las especies de árboles, Nothofagus antarctica, Maytenus boaria y Schinus patagonicus, las especies siguientes de importancia son tanto arbustivas como herbáceas, aún cuando las herbáceas tienden a concentrarse entre las menos dominantes.

Si comparamos las Figuras 2.2.A. y 2.2.B. se observa que independientemente de la coacción, durante el verano tienden a estar más representadas las especies de importancia intermedia, dando como resultado una disminución de la pendiente de la curva para éstas. Esto implica que los factores am-

bientales en esta zona son lo suficientemente rigurosos como para condicionar el desarrollo de las especies. De esta forma, sólo durante el período de mayor crecimiento, el verano, cobran importancia aquellas que durante principios de primavera y otoño se encuentran poco representadas o todavía no han comenzado a desarrollarse. Esto está íntimamente ligado con las formas de vida predominantes dentro de la comunidad que, como veremos, presenta una mayoría de hemicriptófitas.

Lo expuesto surge del análisis de las curvas de dominancia construídas a partir de los datos de cobertura simple. Para el caso de cobertura ponderada se observan los mismos patrones de diferenciación hasta aquí descritos (Figura 2.3.).

No ocurre lo mismo para el caso del efecto del pastoreo, dado que ambas curvas son semejantes entre sí (Figura 2.3.B.), a pesar de que el efecto del pastoreo es lo suficientemente fuerte como para producir una sensible disminución de la cobertura de las plantas ramoneadas. Esto podría deberse a que la determinación de la dominancia a partir de las estimaciones de cobertura por puntos al azar no reflejen la exacta situación dentro de la comunidad, como podría esperarse si se midieran variables tales como productividad o biomasa (Whittaker, 1965).

Se calcularon los índices de diversidad (Pielou, 1969) de acuerdo al índice de Shannon:

$$H' = - \sum p_i \log p_i$$

Este índice se basa en la suposición de que la colección sobre la cual se mide diversidad es infinitamente larga, de allí que según Pielou (1969), es preferible calcular la diversidad de acuerdo al índice de Brillouin para colecciones finitas:

$$H = \frac{1}{N} \cdot \log_2 \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_s!}$$

Donde el contenido de información H se refiere estrictamente a la información de una colección. Análogamente se calcularon los valores de uniformidad:

$$E' = H'/H'max$$

$$E = H/H_{max}$$

Siendo (Pielou, 1969):

N : número total de todas las intercepciones

N_i : número de intercepciones para la especie i

S : número de especies

P_i : frecuencia de la especie $i = N_i/N$

$\left[\frac{N}{S} \right]$: parte entera del cociente N/S

R : el resto del cociente N/S

H'_{max} : $\log_2 S$

$$y H_{max} = \frac{1}{N} \cdot \log_2 \frac{N!}{\left\{ \left[\frac{N}{S} \right] ! \right\}^{n-r} \left\{ \left(\left[\frac{N}{S} \right] + 1 \right) ! \right\}^r}$$

Estos valores para cada época y estado se presentan en la Tabla 2.III. Se ha supuesto que el valor S corresponde al número de especies total de la comunidad.

TABLA 2.III. : INDICES DE DIVERSIDAD Y EQUITABILIDAD PARA LA COMUNIDAD
DC: Dentro de la Clausura. FC : Fuera de la Clausura.

| | | H' | H | E' | E |
|----|-----------|------|------|------|------|
| | PRIMAVERA | 3.72 | 3.62 | .810 | .799 |
| DC | VERANO | 3.99 | 3.83 | .908 | .877 |
| | OTOÑO | 3.75 | 3.56 | .853 | .809 |
| FC | VERANO | 4.02 | 3.78 | .915 | .885 |

La diversidad es menor en términos absolutos tanto al comienzo como al final del período de crecimiento (ver Parte 4) que durante la mitad del verano. Asimismo, para este último la diversidad es algo menor para la comunidad sin coacción, de acuerdo al índice de Shannon, aún cuando de acuerdo al índice de Brillouin, ocurre la inversa. Análogamente, la equitabilidad es mayor para la comunidad sometida a pastoreo que para la parte protegida, en ambos casos mayores que la equitabilidad al comienzo y final del período de crecimiento. Esto se corresponde con las relaciones de dominancia. Ya se dijo que para el verano ocurre mayor dominancia para las especies de abundancia intermedia. Con todo, los índices de diversidad son semejantes entre todas las situaciones.

Para el análisis de las asociaciones espaciales, se ha considerado la relación entre las especies de acuerdo al contenido de información mutua, considerando cada punto como un censo, para el período de mitad de verano. Es aquí cuando ocurren las relaciones de asociación que caracterizan la comunidad, puesto que ya se han completado los procesos de crecimiento, y no han comenzado aún los de caída de hojas o muerte de plantas anuales.

Las clasificaciones aglomerativas para la comunidad dentro y fuera de

la clausura representadas en forma de dendrograma se presentan en la Figura 2.4.

Para la comunidad no sometida a pastoreo vemos que ocurren dos asociaciones mayores. Un grupo de especies asociado a Schinus patagonicus y otro compuesto por las dos principales especies arbóreas, Maytenus boaria y Nothofagus antarctica. A su vez cada una de estas especies arbóreas determina la existencia de un grupo de especies asociadas a cada una.

El grupo asociado a Schinus patagonicus, el más numeroso, está compuesto por tres grupos menores: 1) Maytenus chubutensis y Berberis darwinii; 2) Poa pratensis, Veronica serpyllifolia, Cirsium vulgare, Chusquea culeou, y Berberis buxifolia; y 3) Rumex acetosella, Relbunium richardianum y Ribes cucculatum, asociado a su vez al anterior. Junto a Nothofagus antarctica ocurre Osmorrhiza berteroi en un grado de fidelidad muy alto y el grupo formado por Bromus unioloides, Vicia nigricans, Ribes magellanicum y Mutisia decurrens. Finalmente asociadas a Maytenus boaria tenemos Geranium patagonicum, Acaena ovalifolia y Mutisia retusa.

Es interesante destacar que la caracterización de Matorral Mixto (Dimitri, 1962; Correa Luna, 1969; Dimitri, 1972) es función principalmente de las especies que en este estudio se asocian a Schinus patagonicus, esta última con porte arbustivo y arbóreo. Al estrato arbóreo, que forma una subunidad dentro de la comunidad, se asocia principalmente especies de herbáceas.

El efecto del pastoreo tiene por consecuencia la modificación profunda de las relaciones de asociación al interior de la comunidad (Figura 2.4.). Existen en esta comunidad modificada dos grandes subunidades que están compuestas una por especies no ramoneadas y la otra por especies en su mayoría ramoneadas.

Ambos grupos están regidos respectivamente por cada una de las especies de porte arbóreo, Nothofagus antarctica y Maytenus boaria. A Nothofagus

antarctica se asocian, formando a su vez subgrupos: 1) Relbunium richardianum, Acaena ovalifolia y Mutisia retusa; 2) Veronica serpyllifolia, Cirsium vulgare, Ribes cucculatum, Mutisia decurrens y Berberis buxifolia; y 3) Berberis darwinii con un alto grado de fidelidad.

Con Maytenus boaria se agrupan todas las especies ramoneadas. Aquí encontramos asociadas: 1) Bromus unioloides, Poa pratensis, Geranium patagonicum, y Rumex acetosella; 2) Osmorrhiza berteroi, Ribes magellanicum, Maytenus chubutensis, Schinus patagonicus; y 3) Vicia nigricans y Chusquea culeou.

Que se asocien mucho entre sí especies ramoneadas puede explicarse en base a que el pastoreo condiciona la persistencia de especies allí donde la probabilidad de ser ramoneadas disminuye, ya sea por estar protegidas por arbustos o bien por disminuir la probabilidad de ser ramoneadas al mezclarse entre sí varias paladeables. Es notable el caso de Vicia nigricans y Chusquea culeou. Dado sus hábitos y portes, trepador para Vicia nigricans y arbustivo para Chusquea culeou las porciones más altas de estas plantas escapan a la acción del ganado. Se las encuentra de tal manera que Chusquea crece soportando los tallos de Vicia enroscados sobre ella.

Las relaciones de asociación son bajas entre especies de géneros iguales caso de los Berberis y Mutisia, lo cual podría estar indicando fuertes relaciones de competencia entre ellas.

2.2.3. Estructura Vertical

Para el análisis de la estructura vertical hemos distribuido las observaciones de intercepciones por especie en ocho clases de alturas de acuerdo a Godron et al., (1968). Estas clases, son de distinta amplitud: 0-5 cm., 5-25 cm., 25-50 cm., 50-100 cm., 100-200 cm., 200-400 cm., 400-800 cm., y

800-1600 cm. Son semejantes a una distribución geométrica, lo cual permite una mejor representación de los varios estratos que ocurren en este tipo de comunidades (Godron et al., 1968). Asimismo, se relacionan directamente con las clases tomadas originalmente por Raunkjaer, para la clasificación de formas de vida.

Los diagramas de estructura vertical, medida como porcentaje de importancia en cada clase para el total de la comunidad y cada especie se muestran en la Figura 2.5. Las Figuras (a) y (b) corresponden a principios de primavera y fines de otoño respectivamente. La distribución vertical para mediados del verano dentro y fuera de la clausura se presentan en las Figuras (c) y (d). Asimismo se muestran curvas acumulativas totales, que indiquen el porcentaje de intercepciones que ocurren a alturas mayores que una dada.

Una característica que es constante en la comunidad es la presencia de dos estratos claramente distinguibles, uno inferior hasta los 50-100 cm. de altura y otro compuesto por las especies arbóreas entre los 200 y 1500 cm. aproximadamente. Entre ambos estratos ocurre un porcentaje menor de intercepciones. La distribución de follaje es continua desde el suelo hasta la altura máxima que alcanzan los árboles, no existiendo "vacíos" dentro del perfil vertical de la comunidad.

A las especies que se desarrollan con buen porte desde prácticamente el suelo hasta 100 a 200 cm. de altura se denominarán aquí arbustivas. Serán consideradas como herbáceas a las que en general se elevan hasta los 50 cm. Además las primeras son de hábito en general leñoso, mientras que las últimas no. En las Figuras se muestran las especies ordenadas por estrato.

La separación del estrato arbóreo es clara y corresponde a las mayores densidades de intercepción que ocurren para alturas superiores a los 200 cm.

Para este estrato se observa que Schinus patagonicus presenta portes ar-

bustivos y arbóreos, siendo uno de los elementos más importantes en la caracterización de esta comunidad como Matorral Mixto.

Tanto para principios de primavera como para comienzos del otoño la distribución vertical de especies y su estratificación presenta notable similitud. Las especies perennes o de caída tardía de hojas presentan mayor abundancia en alturas superiores a principio de otoño que en primavera, caso de Elymus gracilis, Mutisia retusa, Berberis darwinii, Chusquea culeou, y Ribes cucculatum. Todas las especies que ya comienzan a cambiar el color de sus hojas no muestran un aumento notable de altura.

Un hecho notable es que a principios del otoño, luego del período de crecimiento, es manifiesta la ocurrencia de las especies arbóreas en estratos inferiores, debido al desarrollo de renovales (Figura 2.5.a. y b.).

Si comparamos estos períodos con los de mediados de verano dentro de la clausura (Figura 2.5.a y c.) vemos que es general un aumento en la altura de las intercepciones de la mayoría de las especies, especialmente herbáceas.

El efecto del pastoreo es notable e importante por varios aspectos en la estratificación. Por una parte, disminuye la importancia relativa de las especies ramoneadas como Elymus gracilis, Chusquea culeou, Poa pratensis, Osmorrhiza berteroi. En base al cálculo de la altura media de intercepciones se determina además que la altura de la mayoría de las especies, en especial las ramoneadas disminuye, lo que se observa en las curvas acumuladas de estratificación vertical para toda la comunidad. Este efecto es atribuible al ramoneo y a los efectos indirectos del ganado, que condicionan el establecimiento y desarrollo de todas las especies sin excepción. Otro hecho de importancia es que el pastoreo impide el desarrollo de renovales de árboles, en especial de Nothofagus antarctica y Maytenus boaria. No se ha podido determinar si ello es debido a efecto directo del pisoteo y/o ramoneo sobre ambas especies o bien se debe a que las modificaciones del suelo por el pisoteo impiden el desarrollo de nuevos ejemplares. El hecho es que

no existan renovales de ñire y maitén en la parte de la comunidad sometida a pastoreo (Figura 2.5.c. y d.).

2.2.4. Estructura Horizontal

El análisis hasta aquí realizado estuvo basado en los censos por puntos al azar. Además se efectuaron censos por transectas cuando ya la vegetación se hallaba con buen desarrollo con el fin de detectar el tipo de distribución espacial para cada especie y la posible existencia de gradientes en la comunidad. La transecta paralela a las curvas de nivel será denominada de aquí en más transecta horizontal, y a la efectuada en el sentido de la pendiente, transecta vertical.

La cobertura simple de cada especie para cada transecta, junto con el relieve microtopográfico del suelo bajo la misma se muestran en las Figuras 2.6. y 2.7. Para mayor claridad se han agrupado aquí los datos de cobertura para cada cinco puntos, 50 cm. de transecta lineal.

En el caso de la transecta horizontal se observa que en general todas las especies de arbustivas y herbáceas presentan una distribución amanchonada, aún cuando variable para cada una. Además para la zona que cubría esta transecta el follaje de Nothofagus antarctica y Maytenus boaria se yuxtapone sin que medie espacio abierto entre sus copas, este es un hecho general en esta comunidad para aquellas zonas en donde ambas especies coexisten. Se observa también que la mayor abundancia de Schinus patagonicus ocurre allí donde disminuye la presencia de las otras dos especies.

Para estimar sobre la transecta horizontal el grado de amanchonamiento de la vegetación, y en la transecta vertical la existencia de microgradientes topográficos que condicionen la distribución preferencial de especies, se calcularon los coeficientes de correlación seriada de acuerdo a la expresión

sión (Pielou, 1974), $R_s = C/V$, tal como se muestra más abajo.

La idea sobre la que está basado este método es que si tenemos una serie de n observaciones contiguas, como es el caso de la cobertura vegetal, el coeficiente R_s de correlación seriada mide la interdependencia entre cada observación y las observaciones separadas s observaciones de aquella. La expresión para el cálculo de R_s es:

$$R_s = C/V \text{ donde } C = \frac{1}{(n-s)} \sum_{i=1}^{n-s} x_i x_{s+i} - \frac{1}{(n-s)^2} \sum_{i=1}^{n-s} x_i \sum_{i=1}^{n-s} x_{s+i}$$

$$y \quad V = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i^2 - \frac{1}{n^2} \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)^2, \text{ indicando } x_i \text{ la presencia o ausencia}$$

de la especie i , n el número total de puntos y s la amplitud de separación medida en número de puntos.

Si se realiza el cálculo para varias separaciones s podemos graficar el valor del coeficiente de correlación en función de la amplitud de la separación, tal como se presentan en las Figuras 2.8. para la transecta horizontal y 2.9. para la transecta vertical. Dado que este tipo de método requiere que la cantidad de observaciones n sea comparativamente grande frente a la separación máxima s hemos calculado R_s para $s = 0$ a $s = 10$. En general es común que el valor máximo de s no sea superior al 10% de n (Pielou, 1974).

Los distintos picos que aparecen en gráficos de este tipo, denominado correlogramas, (Figuras 2.8. y 2.9.) nos indican la regularidad con que se repite la presencia de la especie juntamente con la regularidad del espaciamiento entre ellas. De la Figura 2.6. se observa que para la mayoría de arbustivas y herbáceas a lo largo de la transecta horizontal aparecen varios manchones aunque no están separados en forma regular. Como excepción,

Berberis darwinii ocurre con una distribución bastante regular. Por otra parte, y aún cuando la regularidad en la distribución de manchones no sea alta el hecho de que la mayor parte de los correlogramas de la Figura 2.8. se mantengan oscilantes alrededor de cero indica que todas estas especies presentan una distribución continua a lo largo de toda la transecta. Aún cuando en la Figura 2.6. se observan "vacíos" en la distribución, los mismos no son significativos (Figura 2.8.)

Los casos de Maytenus boaria y Nothofagus antarctica son claros. Los correlogramas (Figura 2.8.) son significativos dado que en la porción izquierda de la transecta horizontal (Figura 2.6.) ocurre las copas de ejemplares de Maytenus boaria y en el extremo opuesto las copas de Nothofagus antarctica. De allí que los correlogramas correspondientes muestren valores altos para todos los valores de separación calculados.

Valores altos de R_s los hallamos también para Berberis buxifolia, lo cual estaría indicando concentración del mismo en alguna porción de la transecta, la Figura 2.6. confirma que esta especie ocurre en los puntos intermedios de la misma.

No se observa que ocurra una sensible influencia de la microtopografía en las distribuciones, la "depresión" que ocurre en la parte media de la transecta (ver Figura 2.6. abajo) no influye en la distribución de la mayoría de las especies. Sin embargo, posiblemente exista relación entre la baja representación de Chusquea culeou, Geranium patagonicum, Trifolium repens, Cirsium vulgare y Cortaderia araucana y que sólo se presenten en dicha depresión. El amanchonamiento, asimismo, podría estar influido por variaciones microtopográficas menores que aquí no se analizan.

Comparando con resultados análogos para la transecta vertical (Figura 2.7. y 2.9.) los patrones de distribución espacial son similares entre las dos transectas, para el caso de la mayoría arbustivas y herbáceas.

Analizando cada especie por separado, muestran variación en su ubicación espacial y relaciones de interdependencia Berberis buxifolia, Berberis darwinii y Mutisia retusa. De éstas, Berberis darwinii tiende a ubicarse en las partes más bajas de la transecta, haciendo lo contrario las otras dos. Este es el único signo de influencia de la microtopografía que se ha podido detectar.

Que no ocurra influencia manifiesta de la microtopografía podría deberse a que la mayoría de estas especies, como veremos, son rizomatosas o estoloníferas, cuyo recorrido subterráneo es largo, brindando así independencia relativa de los factores topográficos de pequeña escala.

2.3. CONCLUSIONES

El Matorral Mixto es una comunidad relativamente homogénea dentro de la Cuenca del Río Manso Superior e importante en cuanto a representación local y regional.

Dentro de la Cuenca, la coacción humana es importante sobre el Matorral especialmente en la parte este, disminuyendo sus efectos hacia el oeste. En el área estudiada, el ramoneo por grandes herbívoros es relativamente poco marcado.

En la comunidad no coaccionada existen dos estratos claramente distinguibles, uno inferior de arbustivas y herbáceas, que a su vez se diferencian en cuanto a porte y hábito, y otro superior de árboles. Estos últimos corresponden a Schinus patagonicus, Nothofagus antarctica, y Maytenus boaria en orden de alturas máximas que alcanzan. La distribución horizontal de todas las especies arbustivas y herbáceas es en general amanchonada, no ocurriendo distribución preferencial en función de la microtopografía. En el caso de la transecta vertical, realizada a favor de la pendiente

te, sólo Berberis darwinii, Berberis buxifolia y Mutisia retusa, muestran una disposición preferencial. La primera lo hace en las partes más bajas y las dos restantes en las más altas.

Las relaciones de dominancia-abundancia presentan pocas especies muy dominantes, un grupo relativamente numeroso de medianamente importantes y otro de especies con representación escasa. De esta situación, que ocurre en verano, se apartan las relaciones para primavera y otoño, con disminución de especies medianamente representadas.

En la comunidad no coaccionada ocurren tres asociaciones mayores, determinada cada una por una especie arbórea, siendo el grupo asociado a Schinus patagonicus el más numeroso. Este último además es el que brinda unidad florística a la comunidad.

Aún cuando el ramoneo no es muy intenso en esta zona lo que se refleja en la poca cantidad de especies coaccionadas, los efectos del ganado aún en pequeña escala son evidentes e importantes. La presencia de grandes herbívoros disminuye la abundancia de la mayoría de las especies ya sean ramoneadas o no. Disminuye la proporción de especies de mediana importancia, entre las que se incluyen todas las ramoneadas. Modifica notablemente las relaciones de asociación interespecíficas. En la comunidad coaccionada ocurren dos subunidades mayores, están regidas por Nothofagus antarctica y Maytenus boaria respectivamente, la última incluye todas las especies ramoneadas.

El hecho de que todas las especies ramoneadas se asocien entre sí, podría explicarse por el hecho de que el pastoreo, que aquí es moderado, condiciona la persistencia de especies donde la probabilidad de ser ramoneadas disminuye, sea donde se hallan protegidas por arbustos u hierbas no ramoneadas o donde la densidad de especies ramoneables es alta de tal manera que la probabilidad de ramoneo intensivo disminuye.

El desarrollo vertical de la mayoría de las especies es menor en el área coaccionada ya sea por efectos directos del pastoreo como por la acción del

ganado en general. Asimismo existe una baja proporción de renovales de Nothofagus antarctica y Maytenus boaria en la zona afectada, aún cuando no se ha podido determinar si ello se debe a efectos directos del ganado o bien por las modificaciones que el mismo crea en cuanto a pisoteo, compactación del suelo, eliminación de hojarrasca, etc.

A pesar de todas las observaciones mencionadas, los índices de diversidad y equitabilidad calculados para ambas situaciones no reflejan mayores cambios en la diversidad específica de la comunidad.

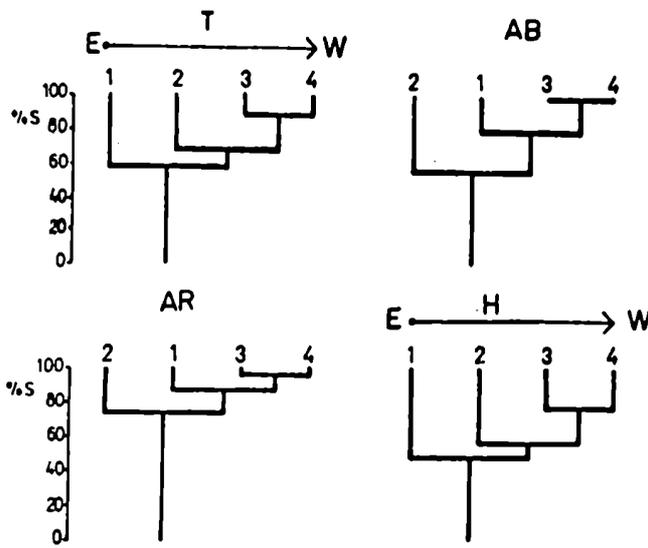


FIGURA 2.1. Similitud entre cuatro censos preliminares a lo largo del Matorral Mixto. T: todos los estratos, AB: árboles, AR: arbustos, H: hierbas.

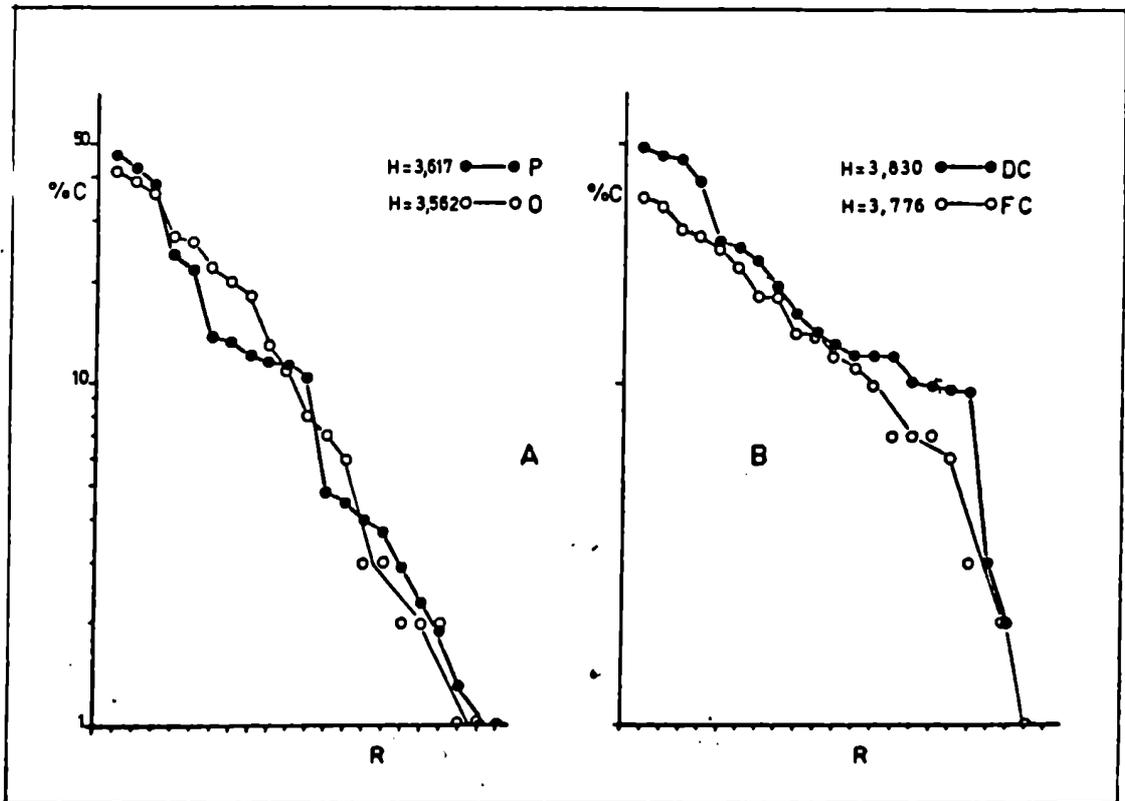


FIGURA 2.2. Curvas de dominancia-abundancia (cobertura porcentual simple vs rango de especies). A: dentro de la clausura, P: primavera, O: otoño. B: verano, DC: dentro de la clausura, FC: fuera de la clausura. H: índices de diversidad.

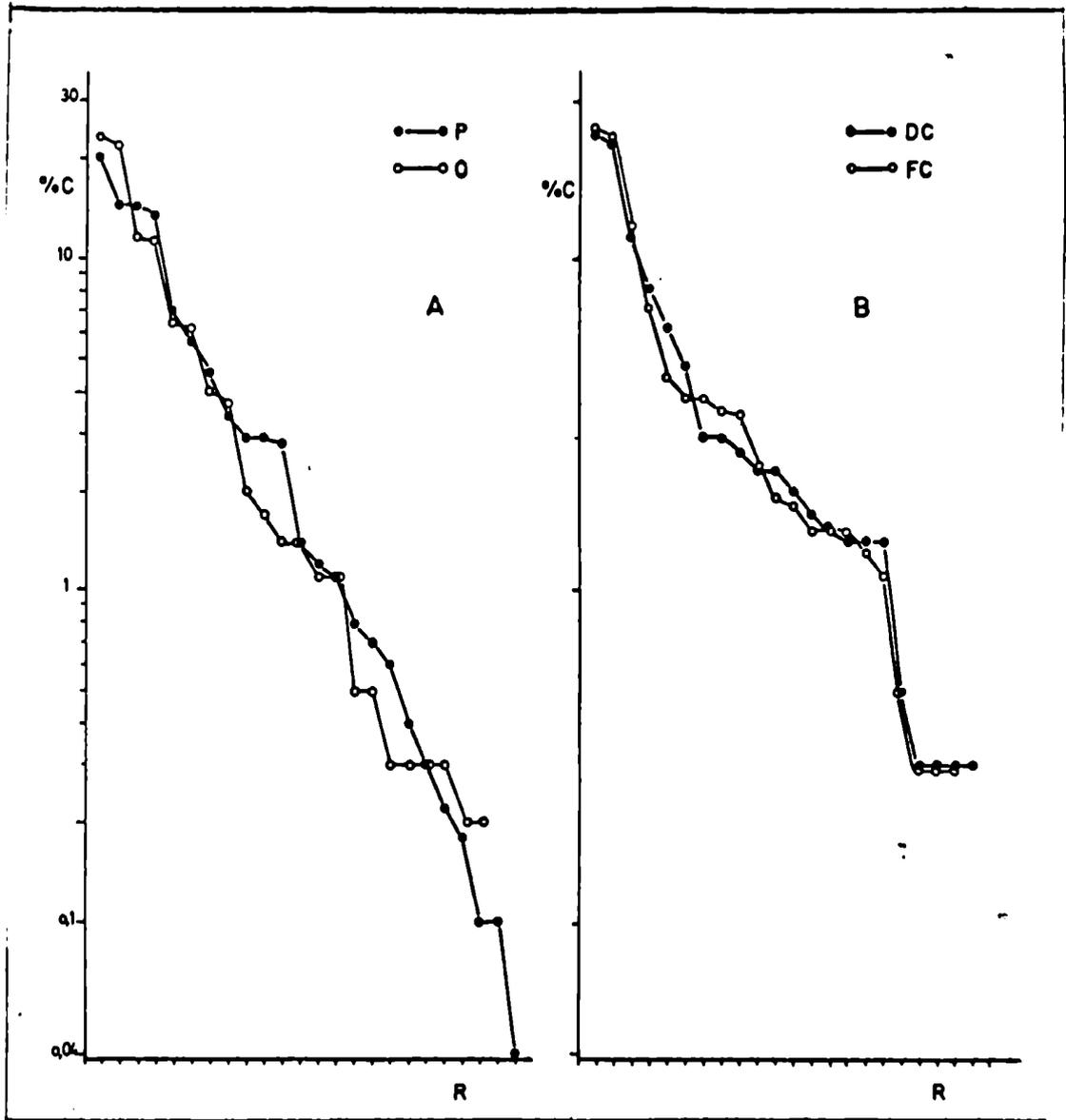


FIGURA 2.3. Idem figura 2.2. La abundancia es cobertura porcentual ponderada.

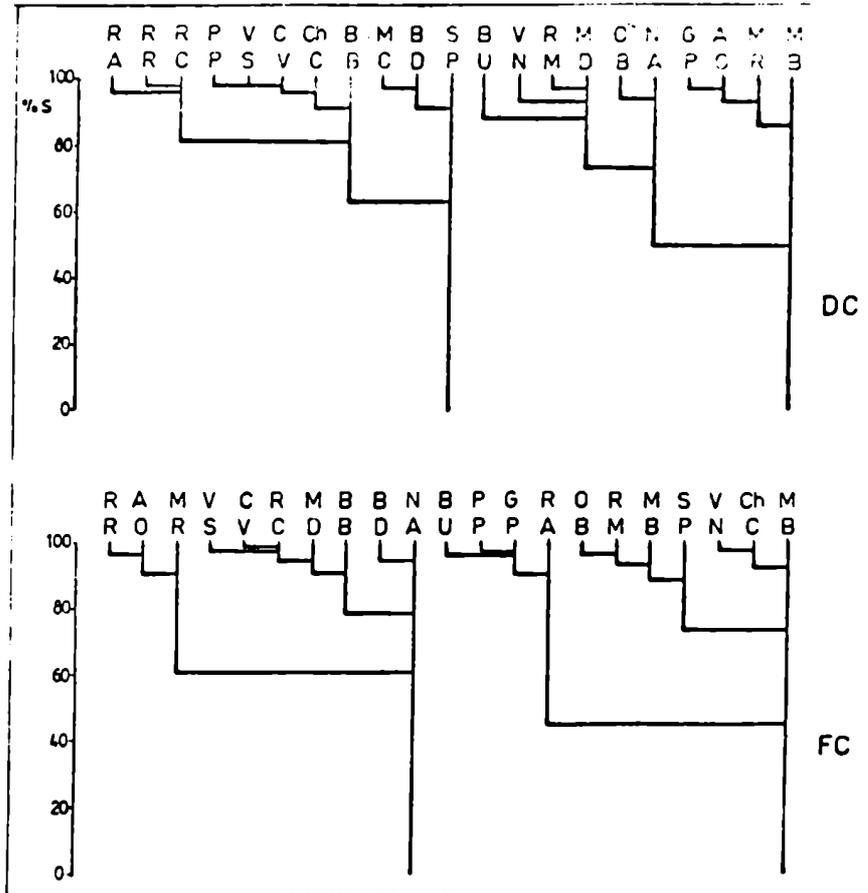


FIGURA 2.4. Asociaciones espaciales entre especies. DC: dentro de la clausura, FC: fuera de la clausura.

19

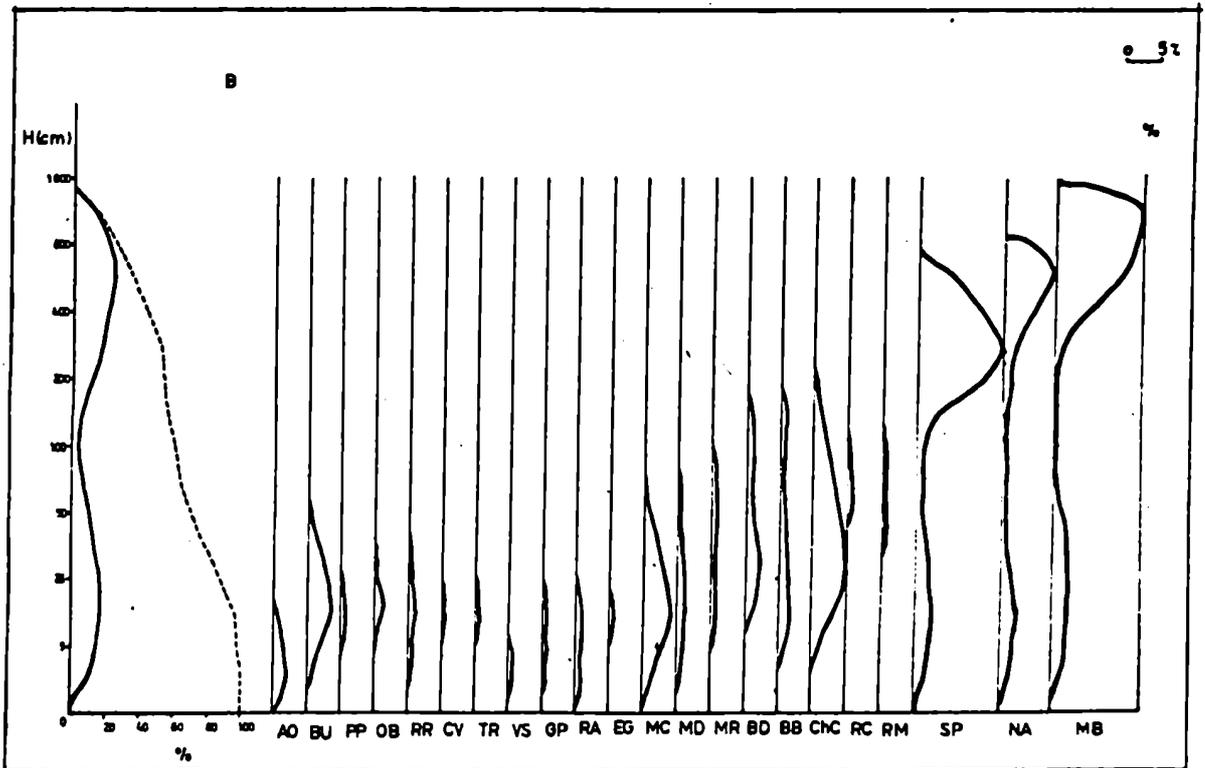
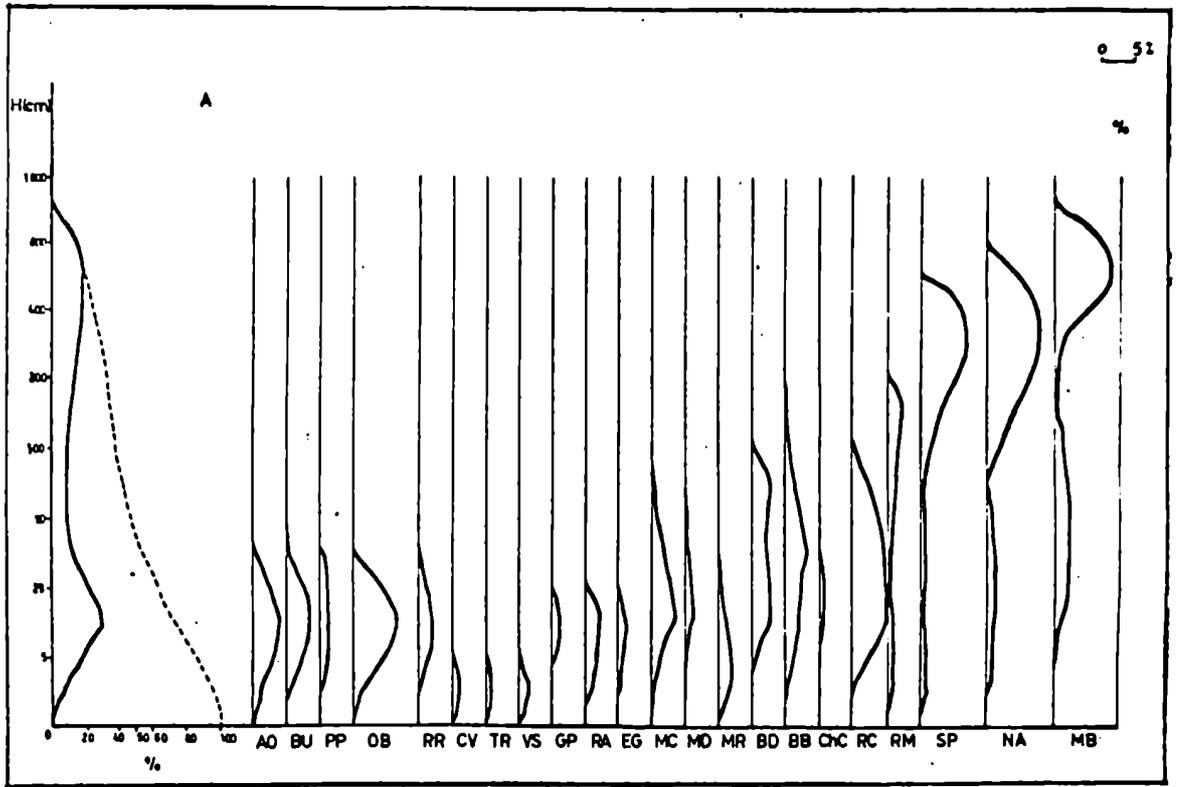


FIGURA 2.5. Porcentaje de intercepciones en función de la altura para toda la comunidad y por especie. Líneas punteadas: porcentaje acumulado de toda la comunidad. A: primavera, B: otoño. Las líneas unen puntos medios de cada clase.

h

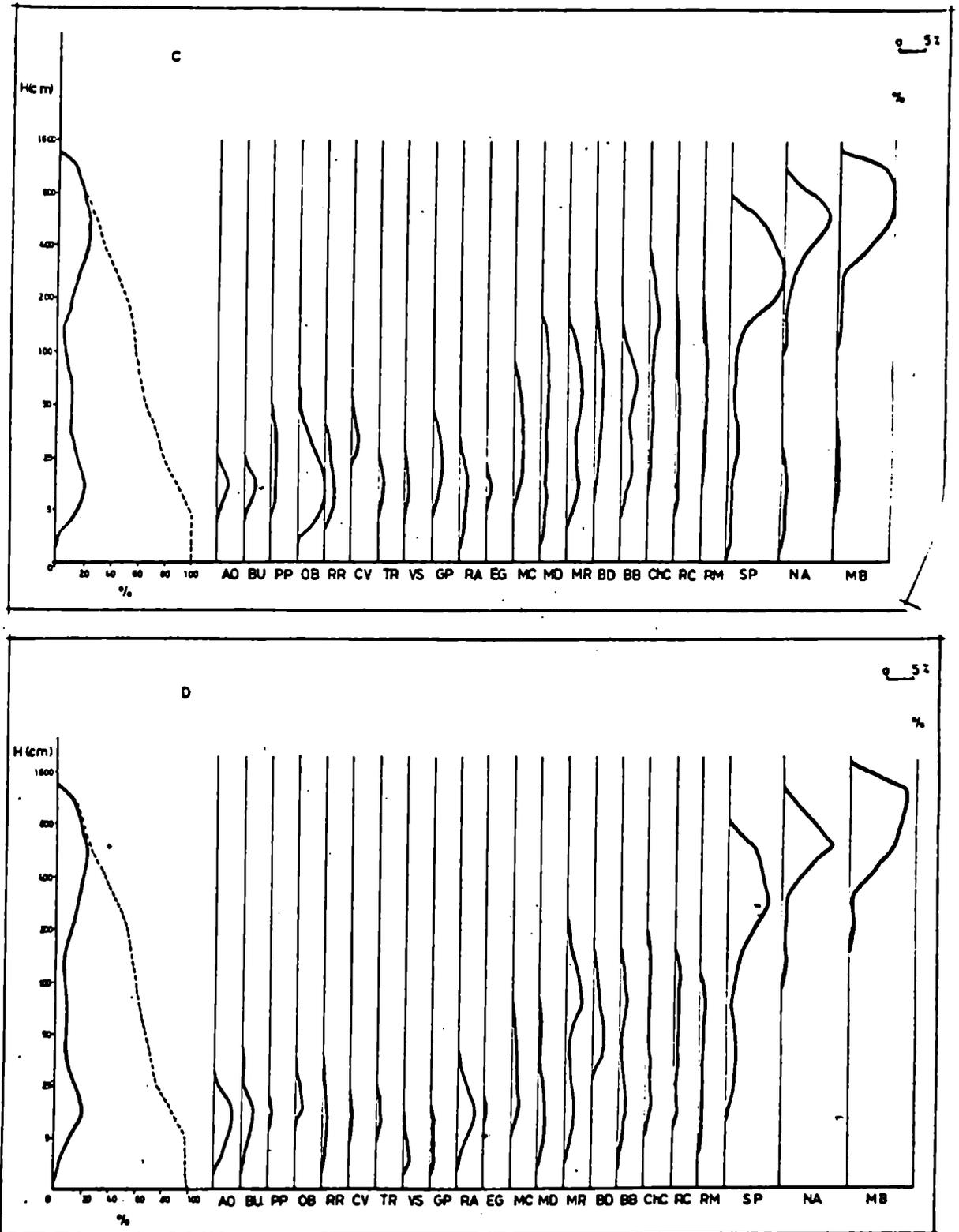


FIGURA 2.5. (continuación). C: verano dentro de la clausura, D: verano fuera de la clausura.

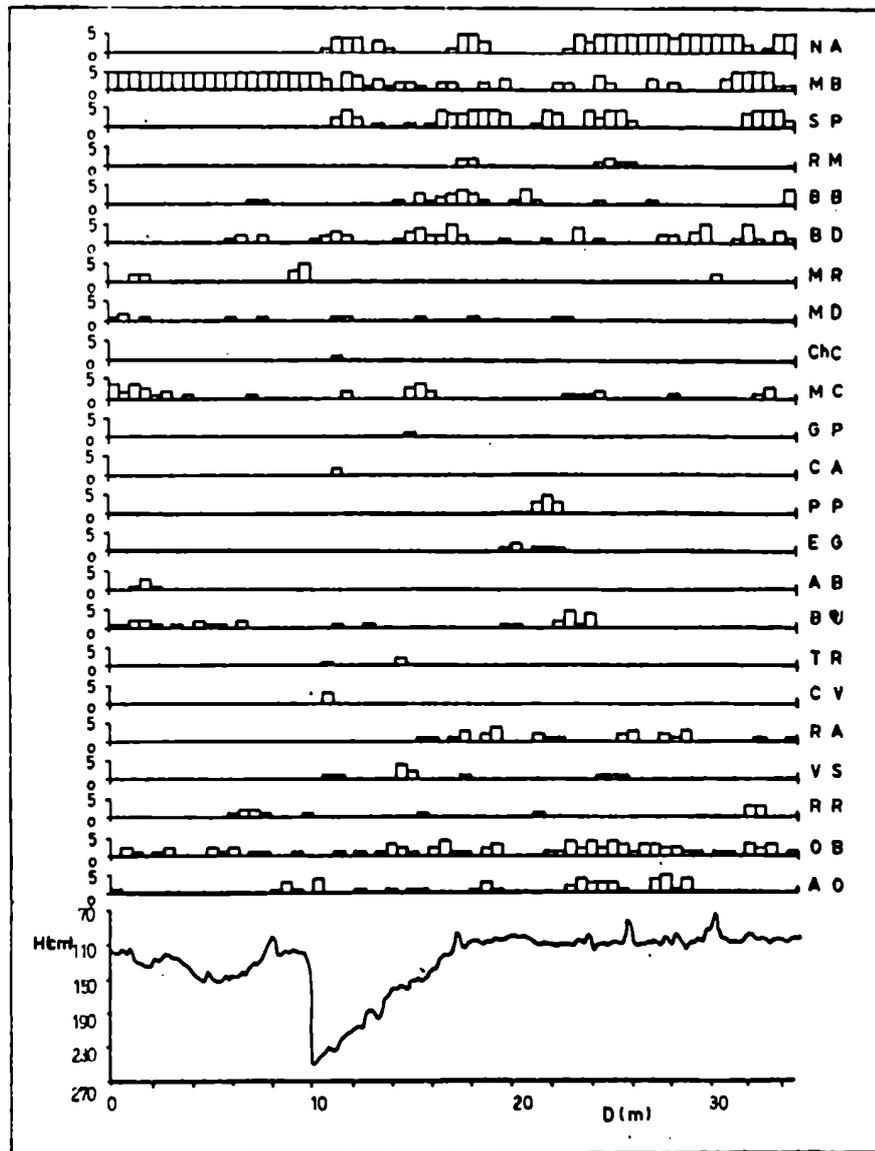


FIGURA 2.6. Abundancia de especies y microtopografía a lo largo de la transecta horizontal.

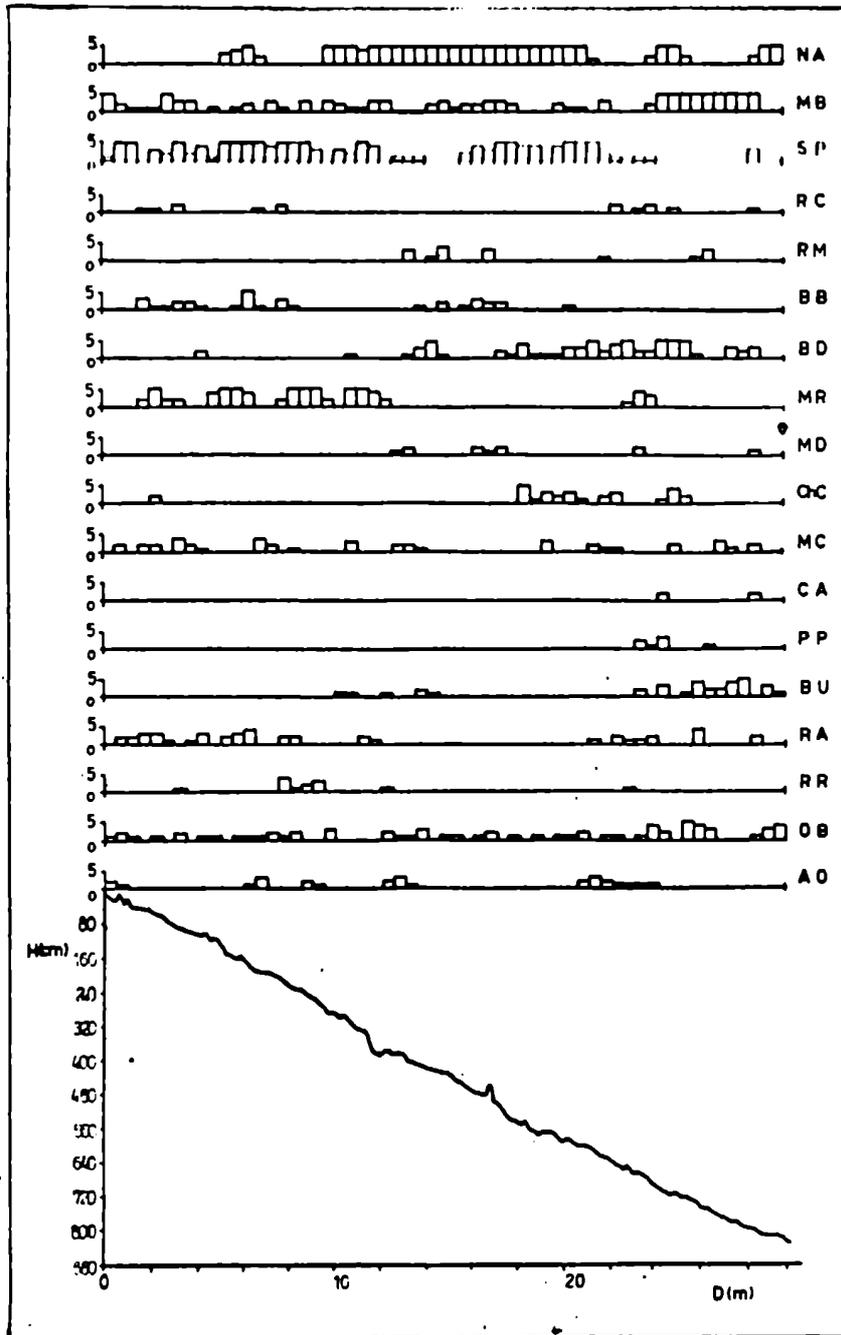


FIGURA 2.7. Abundancia de especies y microtopografía a lo largo de la transecta vertical.

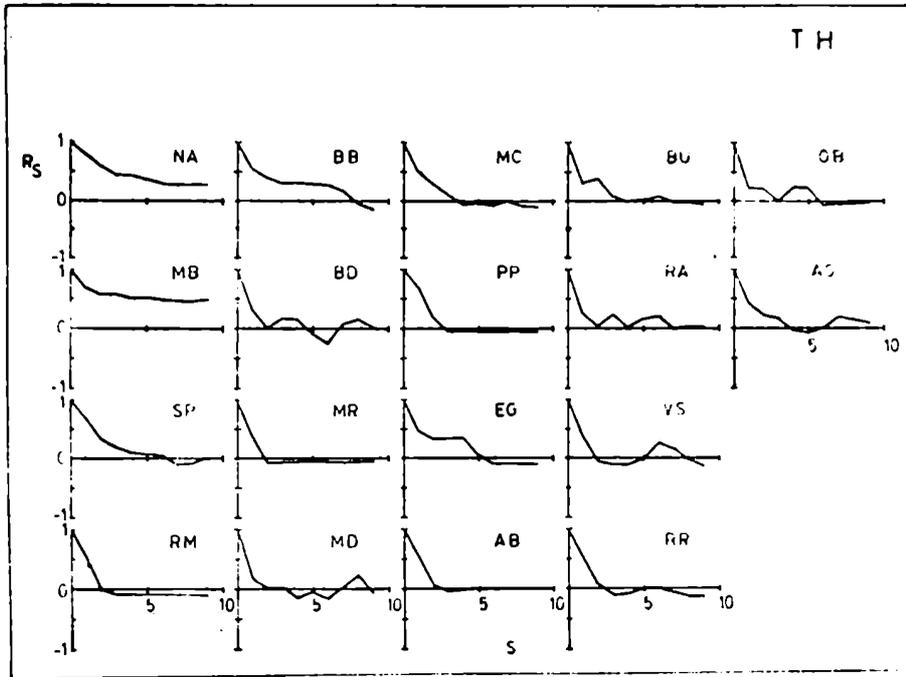


FIGURA 2.8. Correlogramas de las distribuciones de las especies sobre la transecta horizontal. R_s : coeficiente de correlación seriada, s : separación entre censos.

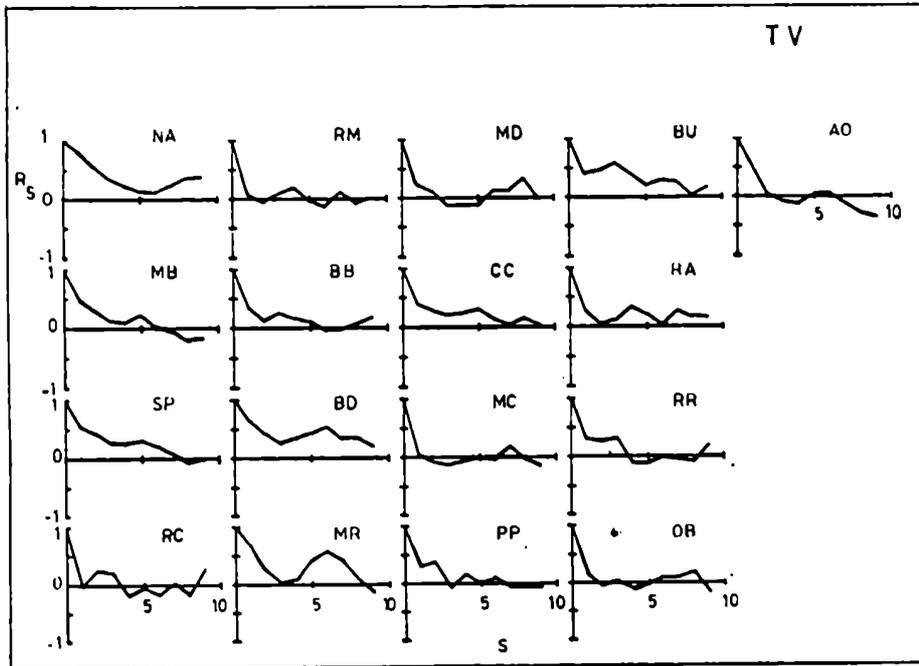


FIGURA 2.9. Idem figura 2.8. para la transecta vertical.

3. LA LUZ COMO VARIABLE DE NICHOS

Ya se ha mencionado en los antecedentes la importancia de la luz como factor en la diversificación de nichos entre especies de plantas de zonas templadas. Aún cuando existe adaptación a distintas calidades, intensidad y ritmo de la radiación incidente, la diversificación en su uso se relaciona principalmente con ambientes de intensidades distintas (Grime, 1966: Harper, 1968), mediante el desarrollo de adaptaciones que permitan el acercamiento a las condiciones óptimas de luz requerida por cada especie.

De aquí en más cuando se hable de ambientes lumínicos, será en referencia a la cantidad de luz que llega a la comunidad en un lugar y momento dados. Es el gradiente de intensidad de luz incidente sobre el que se identificarán los nichos de las especies.

Se caracterizarán los nichos lumínicos realizados de las especies, una vez que han pasado el estado de propágula, de acuerdo a los parámetros de amplitud, superposición y forma.

Esto se hará para el verano, que es cuando todas las especies se han desarrollado y es esperable una máxima interacción competitiva y lo será comparado con la situación previa al desarrollo vegetativo. Además se verá el efecto de la coacción del ganado sobre los nichos lumínicos.

3.1. MATERIAL Y METODOS

La abundancia de plantas fué tomada por el método de cobertura por puntos al azar (ver Parte 2). En cada punto se anotaba la especie que interceptara la varilla, las alturas sobre el suelo de todas las inter-

cepciones y el estado fenológico de cada individuo interceptado. Simultáneamente con estas mediciones se midió la intensidad de luz a alturas fijas: 5, 4, 3, 2, 0.5 y 0 metros y además a la altura de cada interceptación por plantas.

La intensidad de luz fue registrada con un solarímetro fotorresistivo de sulfuro de cadmio con respuesta plana dentro del espectro en que ocurre la fotosíntesis, construido en la Comisión Nacional de Estudios Geoheliofísicos. Cada punto, o cada pocos puntos si la intensidad era manifiestamente uniforme se medía además la intensidad a cielo abierto, refiriendo posteriormente los valores tomados dentro de la comunidad a este valor patrón. Por lo tanto la intensidad de luz, será expresada como fracción de la intensidad máxima existente antes de que la luz penetre la comunidad.

El solarímetro fue incorporado mediante un adaptador a un yástago metálico de 4 m. de altura con marcas cada 50 cm. que se usó también para estimar la altura del follaje arbóreo la que a partir de los seis metros de altura fue aproximada por rangos de un metro.

El tamaño de muestra utilizado fue de 100 puntos al azar por cada censo. Para observar el efecto de la depredación por herbívoros se realizó un censo dentro de la clausura instalada en la comunidad y otro fuera de la misma en una zona donde el pastoreo era manifiestamente uniforme. Asimismo, para observar los efectos de la variación temporal se tomó un censo durante la primavera, época en que el follaje arbóreo de hojas caducas (Nothofagus antarctica) no estaba desarrollado y otro cuando se hallaba totalmente expandido (verano). Por último todas las mediciones de luz se repitieron durante días nublados, con cobertura total y pareja de nubes, y durante días de cielo despejado. Para el análisis posterior sólo se utilizaron las de días cubiertos ya que en estos la ilu-

minación es uniforme sin "manchas" de luz y sombra.

Las mediciones de luz fueron realizadas durante las horas del mediodía evitándose así el error que introduciría tomarlas para bajas alturas del sol sobre el horizonte.

El método de análisis de los datos para la determinación de los nichos lumínicos que aquí se sigue es esencialmente numérico, y consiste en el arreglo de los datos de abundancia para cada especie en categorías ecológicas, en este caso la cantidad de luz incidente. La misma fue discriminada en clases de distinta amplitud, 1%, 2%, 5%, 10%, 15% y 20%. El intervalo de clase que mejor ha permitido representar conjuntamente los nichos de todas las especies es del 5%. De esta manera se construye la "matriz del recurso", tal como se ha descrito en la Parte I.

El índice de amplitud del nicho utilizado aquí es el desarrollado por Levins (1968), tomando logaritmos decimales:

$$B_i = -\sum_j^m p_{ij} \log p_{ij}$$

La superposición se ha calculado mediante el índice de Morisita modificado por Horn (1965):

$$C = 2 \frac{\sum_j^m p_{ij} \cdot p_{kj}}{\sum_j^m p_{ij}^2 + \sum_j^m p_{kj}^2} \text{ siendo } p_{ij} \text{ y } p_{kj} \text{ las}$$

proporciones en que las especies i y k se hallan asociadas al estado j del recurso.

3.2. RESULTADOS

3.2.1. Caracterización del ambiente.

De acuerdo a las diferencias en la intensidad de la iluminación cerca de la superficie del suelo y a las respuestas adaptativas de las plantas podemos caracterizar cinco tipos de habitats distintos en regiones templadas (Grime, 1966): 1) habitats secos y poco productivos. Generalmente formados por manchones aislados de dicotiledóneas. Las distintas adaptaciones a este habitat han sido bien descritas por Oppenheimer (1960), y están basadas fundamentalmente en evitar los efectos de la desecación y el daño por el calor debido a la excesiva radiación incidente; son ambientes totalmente iluminados.

2) Ambientes recientemente despejados, húmedos y productivos. Se incluyen aquí aquellos ambientes producto de una perturbación (tala, fuego, etc.) y que pueden mantener altas tasas de crecimiento. La colonización inicial es rápida y debida fundamentalmente a especies muy eficientes en la producción y dispersión de semillas. Desde el punto de vista de la luz las especies son capaces de elongar rápidamente los pecíolos e internodos apenas la sombra generada por los restantes individuos comienza a afectarlos, la competencia por la luz es intensa. Estas especies corresponden a las descritas como de selección r (Pianka, 1970).

3) Pastizales. La principal característica aquí es que a pequeñas variaciones en altura corresponden grandes cambios en la intensidad de luz, dependiendo el establecimiento de las especies de la capacidad que posean durante los estadios iniciales del desarrollo de tolerar, o evitar, la sombra. Las adaptaciones a este tipo de ambiente se describen en Grime y Jeffrey (1965); Grime (1966).

4) Bosques densos y selvas. Aquí se incluyen aquellas situaciones en que todas las especies poseen la capacidad de mantenerse durante largos períodos con poco o ningún crecimiento, teniendo todo su follaje en sombras. Las principales adaptaciones a estos ambientes han sido identificadas en su mayor parte y la literatura al respecto es abundante (Grime, 1966).

5) Bosques abiertos. A pesar de que existe una cubierta arbórea, la misma es lo suficientemente laxa como para permitir el desarrollo de estratos inferiores de vegetación. Aquí es posible encontrar especies cuyos ciclos de crecimiento estén relacionados con el desarrollo del follaje arbóreo, especies vernaes y estivales. El estrato arbóreo por su parte se compone de especies de hojas caducas y perennes. Dada la existencia de claros que posibilitan la llegada de importantes cantidades de luz hasta el suelo, se desarrollan especies con altas tasas de crecimiento, gran poder de dispersión y adecuación a cambiantes situaciones de iluminación. Asimismo, en las zonas más umbrosas prosperan especies que son halladas también en los bosques densos, sometido a condiciones de exigua iluminación.

Para una comparación esquemática de las principales características adaptativas en cada uno de los habitats definidos, y las distintas presiones de selección que recibe una especie véase Grime (1966).

Dentro de la Cuenca del Río Manso Superior es posible encontrar todos los tipos descritos de ambientes (Gallopín, 1977).

La comunidad de ñire y maltén es un bosque abierto, con espacios libres de vegetación arbórea y donde las copas de los árboles están separadas o adosadas, siendo muy difícil que ocurra la interpenetración de las copas. De esta manera existe hasta el suelo suficiente pasaje de luz como para permitir la existencia de estratos arbustivo y herbáceo

bien desarrollados. Se incluye indudablemente en el tipo 5. Aquí encontramos especies que son características de ambientes modificados, Taraxacum officinale, Rumex acetosella, Girsium vulgare, etc. y especies que se presentan en forma característica en ambientes de bosque cerrado, Maytenus chubutensis, Berberis darwinii, etc. Asimismo, cuando se describa la fenología de las especies que forman esta comunidad, se verá que ocurre una diversificación temporal en la producción de follaje.

La descripción de los nichos lumínicos se hará en primer lugar para la comunidad no sometida a pastoreo y cuando el follaje arbóreo se halla totalmente expandido, esto es cuando la provisión del recurso se hace crítica.

El ambiente lumínico en la comunidad se caracteriza por una gran variabilidad de la cantidad de luz que llega al suelo. Encontramos zonas en donde la iluminación es menor que el 10% del total hasta sitios con iluminación máxima (100%).

Esto está determinado por la posición, tamaño y espaciamiento de las copas de árboles. Además de la variación horizontal ocurre un gradiente vertical de intensidad de luz. En la figura 3.1 se muestran los valores promedio de iluminación a distintas alturas, entre cero y cinco metros, que es donde comienza la mayor parte del follaje arbóreo. Para el verano la variación vertical de la iluminación es del 35% entre los 0 y 5 m.

Estas características, la variación horizontal y vertical de la iluminación permiten inferir que las plantas presentarán una disposición tanto horizontal como vertical variable, amanchonado e irregular. Hemos visto en la Parte 2 que la disposición espacial de la mayoría de las especies concuerda con este patrón.

Es interesante analizar la relación entre la altura a la que ocurren intercepciones de cada especie y la intensidad de luz correspondiente.

En las figuras 3-2 y 3-3, se ha representado la cantidad de luz que llega a alturas crecientes sobre el suelo, medidas cada cinco cm. para aquellos puntos en que aparece cada especie. La figura 3-2 muestra la variación para herbáceas y la figura 3-3 para los arbustos. Cada especie se ubica en un ambiente lumínico distinto, y la constancia en la cantidad de luz que reciben las hojas independientemente de la altura en la que se ubican es notable. Contrasta esto con la variación de la iluminación media que se muestra en la figura 3-1. Este efecto de "independencia" de luz que reciben las hojas sin importar la altura a la que se ubican es especialmente marcado para herbáceas, aún cuando es evidente también para arbustivas.

Para analizar en detalle este fenómeno se han calculado las covarianzas correspondientes a las relaciones altura-luz para los puntos donde ocurre cada especie y se las ha comparado con las covarianzas calculadas para el perfil de iluminación promedio para toda la comunidad. Los resultados de esta comparación se muestran en la Tabla 3-1.

Las covarianzas para la mayoría, salvo Chusquea culeou, Berberis darwinii, Ribes magellanicum y Berberis buxifolia, todos ellos arbustos, son menores que la covarianza total promedio para toda la comunidad. Esto indica que en general existe un grado de "adaptabilidad" de las especies a las variantes condiciones de luz que encuentran en su desarrollo.

Si se analiza por separado la variación en la intensidad de luz entre los 0 y 5 metros para zonas que difieren en la intensidad a nivel del suelo se comprueba que dicha variación vertical es más marcada para aquellos puntos en donde la intensidad a nivel del suelo es mayor, o sea, en los claros de la comunidad.

La iluminación diferencial del suelo se debe a la ocurrencia de diferentes cantidades de cobertura vegetal.

Tabla 3-1: Covarianzas (S_{xy}) y coeficientes de correlación (r) entre intensidad de luz y altura de intercepciones para cada especie (E) y covarianzas para el perfil promedio de iluminación de la comunidad (T)

| (E) | S_{xy} (E) | r | S_{xy} (T) |
|-----|--------------|-----|--------------|
| CV | 0.82 | 1 | 1.82 |
| AO | 6.8 | 1 | 10.9 |
| RA | 4.0 | .99 | 11.0 |
| OB | 29.3 | 1 | 40.1 |
| RR | 4.9 | 1 | 40.8 |
| GP | 2.2 | 1 | 10.9 |
| VS | 0.8 | 1 | 1.7 |
| PP | -3.2 | -1 | 10.9 |
| BU | 21.4 | -99 | 102.6 |
| MC | 59.6 | 1 | 100.8 |
| BD | 232.2 | -97 | 102.2 |
| BB | 163.9 | .97 | 102.6 |
| MD | 76.6 | 1 | 101.9 |
| MR | 86.6 | -94 | 103.1 |
| RC | 61.6 | .97 | 99.8 |
| RM | 180.2 | -92 | 103.7 |
| ChC | 33.6 | 1 | 12.0 |

Se infiere que las especies que predominan en los claros del matorral impiden en mayor grado la penetración de la luz hacia el suelo que las especies que prosperan en ambientes más umbrosos.

El ambiente lumínico que hemos descrito, existe al momento del total desarrollo del follaje arbóreo. Si lo comparamos con el que ocurre antes de la follación, fundamentalmente arbórea vemos (figura 3-1) que en este caso existe mayor cantidad de luz en general para toda la comunidad. El hecho de que a alturas menores de 0.75 m haya menos luz con menor densidad de cubierta arbórea, sugeriría que la cantidad de luz que llegue a esas alturas se halla más controlada por los estratos inferiores de vegetación, que por el follaje arbóreo. Una posible explicación de este hecho es que al ganar en altura (ver Parte 2) las hierbas y arbustos permiten la penetración de mayor cantidad de luz difusa lateral. La intensidad promedio de luz que llega al suelo y la correspondiente altura media del follaje arbustivo y herbáceo en primavera es de 15% y 23 cm. respectivamente. En verano la altura promedio es de 40 cm. y la iluminación 40% (Tabla 3-11).

Esto implica que el efecto de "pantalla" causado por los estratos inferiores disminuye con el desarrollo vegetativo.

Tabla 3-11: Alturas medias del follaje de hierbas y arbustos y la intensidad de luz que llega al suelo.

| Primavera | | Verano | |
|-----------|----------|--------|----------|
| Altura | % de luz | Altura | % de luz |
| 23 cm. | 15 | 40 cm. | 35 |

3.2.2. Los Nichos Lumínicos

La estratificación de las copas de árboles, la cantidad de intercepciones que presenta cada especie y la superposición del foliaje ar-

bóreo serán considerados aparte. Se analizó en primer lugar en que porciones del gradiente luminoso se desarrolla cada especie herbácea y arbustiva, y las posibles interacciones entre ellas.

La abundancia de cada especie a lo largo del gradiente se muestra en la figura 3-4 para herbáceas y en la figura 3-5 para arbustos.

En la parte A de cada figura se representa el ambiente luminoso y la densidad de intercepciones para la comunidad no sometida a pastoreo, nos referiremos en principio a esta parte de las figuras.

Las herbáceas (fig. 3-4) tienden a concentrar su follaje en rangos muy estrechos de intensidades de luz; éstos se encuentran muy adosados, especialmente entre el 20% y 40% de iluminación, y en general entre el 20% y 50% el ambiente se halla prácticamente saturado de especies.

El límite inferior de rango de intensidades para todas las herbáceas es 20% y el superior 70%. En los extremos más umbrosos se encuentran Cirsium vulgare, Acaena ovalifolia y Rumex acetosella y en la parte más iluminada las gramíneas Poa pratensis var. angustifolia y Bromus uniloides. Que las gramíneas ocurran en ambientes iluminados es un hecho totalmente esperable. Notablemente el cardo Cirsium vulgare es la especie que más en sombras prospera, aún cuando ocurre generalmente en ambientes expuestos. Vicia nigricans, Reibunium richardianum, Veronica serpyllifolia y Geranium patagonicum se hallan en ambientes intermedios de iluminación.

Los arbustos (figura 3-5) reflejan un patrón semejante de distribuciones. Las principales diferencias con las hierbas son los mayores rangos de iluminación que ocupan y que el rango total dentro del cual se distribuyen los arbustos se halla ligeramente desplazado hacia zonas más umbrías, ubicándose todos entre un 8% y un 60%. Aquí se observa también

una separación entre ambientes lumínicos, aún cuando no tan pronunciados como para hierbas. La especie que más en sombras se ubica es Maytenus chubutensis. La especie de ambiente más iluminado es Chusquea culeou y le sigue Ribes magellanicum, junto con Berberis buxifolia. Mutisia decurrens, Ribes cucculatum, Mutisia retusa y Berberis darwinii son las especies que se ubican en rangos intermedios de luz. Otra característica importante es que el rango de luz dentro del que prosperan los arbustos se halla completamente saturado de especies en un grado mayor que para herbáceas.

La primera medida de nicho que consideramos es la de amplitud. Para cada situación representada por las figuras 3-4-A y 3-5-A hemos construido una matriz del recurso luz definiendo cada estado del recurso por rangos de 5% de amplitud. Los valores de amplitud han sido reducidos a una base común de tal manera que todos los índices varían entre (0,1) mediante la expresión:

$$B_i = \frac{B_{\text{observado}} - B_{\text{mínimo}}}{B_{\text{máximo}} - B_{\text{mínimo}}}$$

Con $B_{\text{mínimo}} = -\sum p_i \log p_i$, $p_i = 1$ y $B_{\text{máximo}} = -\sum p_i \log p_i$, $p_i =$

$1/R$, siendo R el número de "estados" del recurso, en este caso $R = 20$.

Aquellas especies que se concentran en un sólo estado del recurso tendrán amplitud 0 y aquellas que se hallen equitativamente distribuidas entre todas las clases, 1.

En líneas generales la amplitud de los nichos es mayor para arbus-

tivas que para herbáceas. La mayoría de las hierbas presentan todas las intercepciones dentro de un sólo estado del recurso, salvo para Veronica serpyllifolia, Relbunium richardianum y Osmorrhiza berteroi. Esta última es la que posee mayor amplitud de las herbáceas (Tabla 3-III).

Las arbustivas se distribuyen todas en más de una clase de intensidad lumínica, siendo Mutisia decurrens la de nicho más estrecho, menor aún que algunas herbáceas, y Berberis darwinii la especie de nicho más amplio, tanto dentro de arbustivas como para el total, B; :.423.

Tabla 3-III: Amplitud de nichos lumínicos dentro y fuera de la clausura (DC y FC respectivamente)

| | DC | FC |
|-------------------------------|-------|-------|
| <u>Maytenus chubutensis</u> | 0.250 | 0.231 |
| <u>Mutisia decurrens</u> | 0.167 | 0.275 |
| <u>Mutisia retusa</u> | 0.393 | 0.275 |
| <u>Berberis darwinii</u> | 0.423 | 0.467 |
| <u>Berberis buxifolia</u> | 0.334 | 0.477 |
| <u>Chusquea culeou</u> | 0.343 | 0.514 |
| <u>Ribes magellanicum</u> | 0.373 | 0.499 |
| <u>Ribes cucculatum</u> | 0.294 | 0.231 |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | 0.000 | 0.226 |
| <u>Bromus unioloides</u> | 0.000 | 0.297 |
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | 0.223 | 0.177 |
| <u>Relbunium richardianum</u> | 0.197 | 0.177 |
| <u>Cirsium vulgare</u> | 0.000 | 0.000 |
| <u>Veronica serpyllifolia</u> | 0.152 | 0.137 |
| <u>Geranium patagonicum</u> | 0.000 | 0.000 |
| <u>Rumex acetosella</u> | 0.000 | 0.140 |
| <u>Poa pratensis</u> | 0.000 | 0.000 |
| <u>Vicia nigricans</u> | 0.000 | 0.504 |

Estas medidas se han tomado sólo para aquellas especies bien representadas en las muestras como para permitir un análisis confiable. Al propio tiempo, el rango de luz para el que se han realizado las mediciones de amplitud llega hasta la iluminación total, dado que es posible encontrar en la comunidad zonas que sobre el suelo poseen estas intensidades. En estas zonas la cobertura es muy pobre o nula, probablemente debido a los efectos de calor y desecación provocados por altas intensidades. Aquí sólo hemos hallado ejemplares aislados de Phacelia magellanica y Acaena pinatifida.

Ninguna de las especies posee un nicho muy amplio ya que todas ocupan menos de la mitad del gradiente total.

La superposición de nichos se ha calculado para todas las posibles combinaciones de especies. Los valores C_{ik} así calculados se presentan en la Tabla 3-IV. $C_{ik} = 0$ indica no superposición y $C_{ik} = 1$ total superposición.

Para las herbáceas la superposición es nula en la mayoría de los casos, salvo para los pares: Acaena ovalifolia-Osmorrhiza berteroi, Acaena ovalifolia-Rumex acetosella, Osmorrhiza berteroi-Rumex acetosella, Veronica serpyllifolia-Geranium patagonicum, y Osmorrhiza berteroi-Relbunium richardianum.

Para el primer caso la alta superposición medida (.8) se debe a que el intervalo de clase usado para calcularla no permite discriminar la separación que efectivamente existe entre estas especies, como se verá más adelante. Los dos últimos casos son análogos. En cambio la superposición entre Rumex acetosella por un lado y el par Acaena ovalifolia-Osmorrhiza berteroi por otro efectivamente existe, dado que el nicho de Rumex se ubica entre el de ambas, existiendo muy poca separación entre Acaena y Osmorrhiza, estando sus nichos casi totalmente adosados (fig. 3-4). Este es el único caso de fuerte superposición significativa observada para nichos lumínicos.

Tabla 3. IV: Matriz de coeficientes de superposición de nichos lumínicos. El triángulo superior de la matriz indica la superposición dentro de la clausura, el triángulo inferior la superposición fuera de la clausura y los elementos diagonales la superposición de los nichos de una misma especie entre dentro y fuera de la clausura.

| | MC | MD | MR | BD | BB | CHC | FE | RC | A0 | BU | OB | ER | CV | VS | GP | RA | PP | VN | |
|---|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| A | MC | .000 | .013 | .000 | .032 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .020 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 |
| R | MD | .246 | .923 | .031 | .870 | .050 | .000 | .017 | .065 | .045 | .000 | .085 | .989 | .000 | .000 | .045 | .000 | .045 | .000 |
| B | MR | .903 | .324 | .034 | .058 | .164 | .408 | .327 | .075 | .000 | .000 | .000 | .259 | .000 | .601 | .517 | .000 | .034 | .642 |
| U | BD | .599 | .000 | .320 | .147 | .152 | .003 | .035 | .380 | .320 | .000 | .377 | .156 | .807 | .015 | .014 | .320 | .000 | .058 |
| S | BB | .932 | .314 | .879 | .663 | .638 | .109 | .174 | .587 | .000 | .000 | .528 | .965 | .000 | .070 | .052 | .000 | .019 | .139 |
| T | CHC | .353 | .829 | .289 | .372 | .447 | .027 | .236 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .369 | .177 | .000 | .150 | .000 |
| O | FE | .166 | .082 | .273 | .296 | .301 | .261 | .842 | .090 | .000 | .000 | .056 | .197 | .000 | .119 | .103 | .000 | .872 | .252 |
| S | RC | .000 | .082 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .750 | .000 | .991 | .577 | .000 | .000 | .000 | .000 | .750 | .000 | .095 |
| | A0 | .402 | .963 | .530 | .000 | .458 | .775 | .133 | .000 | .540 | .000 | .800 | .000 | .000 | .000 | .000 | 1.00 | .000 | .000 |
| | BU | .822 | .338 | .977 | .207 | .818 | .234 | .286 | .000 | .552 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 |
| | OB | .000 | .111 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .866 | .000 | .000 | .500 | .000 | .000 | .000 | .000 | .800 | .000 | .000 |
| | ER | .192 | .983 | .254 | .000 | .254 | .807 | .061 | .000 | .940 | .265 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .354 |
| | CV | .000 | .000 | .000 | .134 | .000 | .143 | .600 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 |
| | VS | .795 | .338 | .957 | .129 | .734 | .202 | .213 | .000 | .552 | .975 | .270 | .000 | .000 | .966 | .000 | .000 | .000 | .000 |
| | GP | .000 | .000 | .110 | .200 | .135 | .143 | .400 | .000 | .000 | .062 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 |
| | RA | .712 | .339 | .927 | .050 | .673 | .176 | .248 | .000 | .554 | .961 | .272 | .000 | .989 | .082 | .989 | .000 | .000 | .000 |
| | PP | .000 | .872 | .000 | .000 | .067 | .715 | .000 | .000 | .779 | .000 | .940 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 | .000 |
| | VN | .211 | .543 | .214 | .151 | .277 | .461 | .122 | .588 | .441 | .213 | .766 | .430 | .182 | .051 | .172 | .360 | .000 | .051 |

..

Entre arbustos la superposición también es baja (Tabla 3-IV) en especial entre Chusquea culeou y las restantes y entre Maytenus chubutensis y todas las demás. Ello se debe a que estas especies se ubican (fig. 3-5) en los extremos más ricos y más pobres, respectivamente, del gradiente, estando mejor separados sus nichos de los de las especies de posición intermedia que los nichos de éstas entre sí. El único caso de superposición fuerte de requerimiento lumínico ocurre entre Berberis darwinii y Mutisia spinosa.

A pesar de las diferencias estructurales y de hábito entre arbustivas y herbáceas, entre estos grupos la superposición es baja para la mayoría de las especies. En orden de superposición creciente el grupo Relbunium richardianum - Rumex acetosella - Acaena ovalifolia - Osmorrhiza berteroi se superpone en gran medida con Ribes cucullatum, Osmorrhiza berteroi - Relbunium richardianum con Berberis buxifolia, Berberis darwinii - Mutisia decurrens con Cirsium vulgare, y en menor grado pero igualmente notable Veronica serpyllifolia - Geranium patagonicum - Vicia nigricans con Mutisia retusa.

En la figura 3-6 (1) se expresa la frecuencia en que ocurre en orden creciente las superposiciones discriminadas por estratos. El 80% o más de las medidas de superposición tomadas no supera el valor $C_{ik} = .2$.

Se acepta generalmente (Levins, 1968) que existe una relación directa entre la amplitud del nicho y la abundancia de una especie. En sentido amplio, cuanto más abundante una especie tanto más generalista es, ocurriendo la recíproca. Existen pruebas experimentales de este hecho (véase Parte I). En nuestro caso la relación entre la cobertura por puntos al azar y la amplitud de nicho tal como se presenta en la figura 3-7, confirma este hecho para todas las especies juntas y dentro de cada estrato.

La forma de los nichos que incluye en sentido amplio las ideas de deformación topológica, densidad de ajustamiento y dispersión (Maguire, 1967)

se analizará tomando en cuenta dos variables, altura sobre el suelo y cantidad de luz. Se relacionarán con la variable independiente abundancia, medida directamente como la cantidad de intercepciones que ocurren en cada combinación de altura e intensidad. Tendremos así una representación bidimensional de los nichos lumínicos, que permitirá analizar los patrones de ajustamiento y dispersión a partir del centro de "masa", se tratará además de determinar las causas de las posibles deformaciones de dichas representaciones.

Una de las condiciones básicas que deben cumplir las variables que se consideran para la descripción de los nichos es que las mismas no sean interdependientes por ninguna relación de tipo causal (Hutchinson, 1957).

Se ha demostrado (fig. 3-1) que existe relación entre la intensidad de luz y distintas alturas dentro de la comunidad. Sin embargo, también se dijo (figuras 3-2 y 3-3 y Tabla 3-1) que para los puntos en que efectivamente ocurren las especies existe una mayor independencia entre la cantidad de luz recibida y la altura sobre el suelo. Por lo tanto la relación entre ambas podrá influir sobre el contorno de los nichos, aún cuando ello en muchos casos tampoco ocurre, pero no en el ajustamiento.

La figura 3-8 presenta para hierbas la densidad de intercepciones en función de la intensidad de luz y altura sobre el suelo. La figura 3-9 lo mismo para arbustos. Las curvas unen puntos de igual densidad. Para cada especie la curva más externa es el límite del nicho y conecta los pares de valores (altura-luz) para los que ocurre una única intercepción.

Esto implica que aún cuando es posible teóricamente encontrar a cada especie dentro del rectángulo definido, en realidad no ocurren, en los extremos críticos, lo cual condiciona límites curvos. Además influiría en ellos la relación parcial entre altura-intensidad de luz. El límite

izquierdo de cada nicho no tiene aquí ninguna relevancia, puesto que como estamos tratando con la parte aérea de las plantas, se trata de la superficie del suelo. Indica simplemente que todas las especies presentan por lo menos una intercepción a 5 cm. o menos del suelo. El límite derecho representa el máximo desarrollo vertical que puede alcanzar cada especie según la interacción entre sus características genéticas y la provisión de recursos.

La estructura vertical de la comunidad ya se analizó en la Parte 2. Nos interesan aquí los bordes superior e inferior de cada nicho. La mayor densidad de ajustamiento ocurre generalmente a bajas alturas y a veces, también a bajas intensidades de luz dentro de cada nicho (fig. 3-8 y 3-9), como en Maytenus chubutensis, Poa pratensis, Verónica serpyllifolia, y Vicia nigricans. A pesar de que ocurre el apiñamiento de nichos a lo largo del recurso luz, no existe fuerte superposición (Tabla 3-IV). Estas evidencias permiten inferir que el patrón de distribución de nichos se debe a la interacción competitiva por el recurso. Esto es particularmente notable en el caso de Osmorrhiza berteroi y Acaena ovalifolia (fig. 3-8), sus nichos están adosados por sus límites inferior y superior respectivamente, con un fuerte desplazamiento de sus "centros de masa" hacia un mismo punto.

Rumex acetosella, dibujado fuera del rango de alturas que le corresponde a fin de clarificar la figura, se adosa por completo a Osmorrhiza berteroi sin superponerse en realidad con ella, sobreponiéndose fuertemente sólo con Acaena ovalifolia. Es notable que el mayor ajustamiento para estas tres especies tiendan a darse en la misma zona, casi sobre el mismo punto (fig. 3-8).

Difícilmente podría explicarse esta distribución por otro proceso que no sea la fuerte competencia y mutua exclusión entre las tres especies.

Entre arbustos se observa que existe una mayor superposición, tal como se mostró en la Tabla 3-IV. Es interesante el hecho de que los nichos de especies pertenecientes a los mismos géneros están más diferenciados entre sí que respecto de las restantes especies. Tal es el caso de ambas especies de Berberis entre sí y de Mutisia decurrens y Mutisia retusa.

En el caso de Mutisia decurrens y Berberis buxifolia, las "anomalías" topológicas que se observan en sus nichos, buen desarrollo en altura y en variedad de ambiente con alto ajustamiento en zonas umbrías y bajas, se debe a que cada nicho está formado por dos nichos parcialmente disyuntos. Combinando los datos de alturas y fenología para las muestras en que ocurría cada especie se observa que el nicho para los individuos que están germinando tanto de Mutisia decurrens como de Berberis buxifolia presentan una mayor variación en cuanto al ambiente lumínico donde prosperan, con poca variación en altura ocurriendo la recíproca para los individuos bien desarrollados. Esto implica que ambas especies contraen sus nichos a medida que avanza el desarrollo.

El caso de Ribes magellanicum, que poseería dos "subnichos" separados, probablemente se deba a que la información utilizada para la construcción de sus nichos no sea suficiente. Maguire, (1967) menciona que este tipo de patrones aparece en general cuando la masa de datos es insuficiente.

Si se compara las figuras 3-8 y 3-9, se observa que el gradiente del recurso está saturado de especies de arbustos pero no de hierbas, de allí que sea más notable todavía la competencia entre Acaena-Rumex-Osmorrhiza Para herbáceas la total saturación de especies que ocurre entre 25% y 40% nos indicaría que es dentro de este rango donde ocurren los óptimos para Vicia nigricans, Relbunium richardianum, Osmorrhiza berteroi, Rumex acetosella, y Acaena ovalifolia.

Los mecanismos por los cuales ocurre esta separación de nichos los discutiremos más adelante.

Para el análisis de la dinámica temporal de los nichos hemos considerado sólo aquellas especies que presentan follaje sin modificaciones notables durante todo el año.

Dado que el rango de intensidad de luz entre 0 y 5 metros es menor en primavera que en verano (fig. 3.1), es de esperar que la amplitud de los nichos lumínicos de las especies de estratos inferiores disminuirá al expandirse el follaje arbóreo.

Las amplitudes de los nichos de especies perennifolias a comienzos de primavera son: Berberis buxifolia: 0.575; Chusquea culeou: 0.534; Maytenus chubutensis: 0.389; Ribes magellanicum: 0.444; Berberis darwinii: 0.445. Si comparamos estos valores con los que figuran en la Tabla 3-III vemos que todos los nichos que se han comparado son más amplios antes de la expansión del follaje arbóreo.

Consecuentemente, la superposición entre estas especies será mayor en primavera que en verano, lo que se confirma en la Tabla 3-V. Allí se muestran los valores promedio de superposición entre cada especie y las restantes para ambas épocas.

Tabla 3-V.: Valores de superposición promedio entre cada especie y las restantes para primavera y verano.

| Epoca | Primavera | Verano |
|-----------------------------|-----------|--------|
| <u>Maytenus chubutensis</u> | 0.569 | 0.013 |
| <u>Berberis darwinii</u> | 0.220 | 0.121 |
| <u>Berberis buxifolia</u> | 0.498 | 0.235 |
| <u>Chusquea culeou</u> | 0.521 | 0.011 |
| <u>Ribes magellanicum</u> | 0.140 | 0.105 |

3.2.3. La Depredación Selectiva y la Modificación de Nichos

En esta parte estudiaremos en forma específica el efecto del ramoneo sobre los parámetros de los nichos lumínicos, en especial amplitud y superposición. Se considerará de acuerdo a Pianka (1974), al herbivorismo como un caso especial de depredación.

Se ha construido una matriz del recurso luz para esta nueva situación, representada en las figuras 3.4 y 3.5. A partir de ella se han calculado los valores de amplitud (Tabla 3.III) y superposición (Tabla 3.IV).

La amplitud de los nichos bajo pastoreo es en general mayor que dentro de la clausura. Asimismo, aumenta la superposición entre ellos. Además se modifican las relaciones entre amplitud de nicho y cobertura ya que, aún cuando la abundancia es mayor para especies con nichos más amplios, para amplitudes máximas la cobertura total disminuye (figura 3.7).

La evidencia experimental presentada en la Parte 1, indica que la depredación disminuye la amplitud del nicho de la presa, desplazándose hacia regiones del gradiente ambiental donde el depredador no puede alcanzarla. Esperamos que eso ocurra para las especies que son ramoneadas, Bromus unioloides, Chusquea culeou, Vicia nigricans, Osmorrhiza berteroi y Poa pratensis. Las restantes especies que también son depredadas (ver Parte 2), no se tomarán en cuenta aquí dado que son muy poco abundantes como para permitir un análisis de nicho lumínico.

La hipótesis que aquí se formula es que para las especies ramoneadas el factor principal en la determinación de sus nichos será la depredación. Para las especies no ramoneadas en cambio serán las nuevas relaciones de exclusión competitiva que se establezcan las que caracterizarán sus nichos. de éstas es de esperar que las exitosas desplacen sus nichos hacia zonas del gradiente más ricas en la provisión del recurso, mientras que los "perdedores" se verán desplazados hacia zonas más umbrosas.

Es esperable además que el aumento en la amplitud de los nichos de las no ramoneadas estará en relación directa con la intensidad de pastoreo, dado que estos cambios estarán mediatizados por la depredación selectiva. Comparando los valores de la tabla 3.III, en donde se muestra la amplitud de nicho para cada especie confirmamos esta hipótesis. El aumento medio en la amplitud del nicho al ocurrir depredación, que hemos considerado moderada, es de un 27% para todas las no ramoneadas, aún cuando en algunas especies la amplitud disminuye.

La ampliación de los nichos condicionará un aumento de la superposición, lo que se confirma en la Tabla 3.IV. En la figura 3.6 (2) se observa que el 20% de las medidas de superposición calculadas superan el valor de $C_{jk} = .6$ dentro de cada estrato. Comparando las figuras 3.6 (1) y 3.6 (2) se confirma el aumento general de la superposición.

Para estimar el desplazamiento de los nichos sobre el gradiente ambiental se ha calculado la superposición C_{ij} entre los nichos de la misma especie dentro y fuera de la clausura. Estos datos forman los elementos diagonales de la Tabla 3.IV. La medida $(1-C_{ij})$ es un buen indicador del desplazamiento de los nichos siempre que ellos estén parcialmente superpuestos. Cuando los nichos son totalmente disyuntos, C_{ij} será igual a cero, y no tendremos una medida de cuan separados se encuentran. Por ello, se ha realizado el ajuste de distintas distribuciones teóricas a los datos de abundancia en función de la cantidad de luz, con el fin de comparar los parámetros de dichas funciones de distribución, dentro y fuera de la clausura. En la figura 3.10 se presentan las distribuciones de los valores de abundancia en función de la luz para herbáceas y arbustivas. Se han graficado las distribuciones que mejor ajustan nuestros datos. Dado que la mayoría de las distribuciones son unimodales y asimétricas, hemos comparado el ajuste a la distribución normal y lognormal. En la mayoría de las especies, la función que mejor ajusta estos datos es del tipo lognormal. Esto ocurre debido a la asimetría que presentan los nichos de

todas las especies, como se observará en las figuras 3.4 y 3.5, concentrando su ajustamiento contra el límite inferior de sus nichos.

Entre los arbustos, los nichos de Maytenus chubutensis y Berberis darwinii se mueven hacia ambientes más iluminados, desplazándose las restantes hacia porciones con menor intensidad. Las especies con menor desplazamiento son Mutisia decurrens, Ribes magellanicum y Berberis buxifolia.

Entre las herbáceas, Cirsium vulgare y Rumex acetosella se ubican en ambientes más iluminados ocurriendo lo contrario para todas las restantes. Para la primera el desplazamiento es muy fuerte, para el otro muy pequeño.

El ramoneo sobre el grupo de especies Bromus unioloides - Poa pratensis Osmorrhiza berteroi - Vicia nigricans - Chusquea culeou disminuye la competencia entre éstas y las restantes especies. En la nueva situación que ocurre, la eficiencia en la competencia será relativa sólo al conjunto de las no ramoneadas. Dentro de la clausura, en presencia de las gramíneas, Cirsium vulgare se halla desplazado hacia las porciones más umbrías del recurso (fig. 3.4), al ser eliminadas aquellas el cardo se muestra más eficiente en la exclusión competitiva ya que pasa a tener el nicho ubicado en la porción más rica del recurso, y en términos absolutos la especie de ambiente más expuesto, que es su ambiente característico. :

De la figura 3.8 se desprende que los nichos de Acaena ovalifolia y de Rumex acetosella, muy sobrepuestos entre sí, se hallan delimitados por la competencia de ambas con Osmorrhiza berteroi, siendo esta última la más eficiente en la exclusión de aquellas. Al ser eliminada Osmorrhiza berteroi por depredación, Rumex acetosella desplaza el nicho de Acaena ovalifolia, y probablemente también influya en el desplazamiento del nicho de Reibuneum richardianum.

Entre las arbustivas la eliminación de Chusquea culeou, desarrolla una nueva situación en donde Maytenus chubutensis y Berberis darwinii pasan a ocupar ambientes más iluminados.

Más que describir exhaustivamente todas las relaciones interespecíficas y las modificaciones que ocurren entre ellas bajo herbivorismo, se ha querido mostrar algunos de los cambios más evidentes cuando la competencia por el recurso es fuertemente inferida, y cual es la eficiencia relativa de cada especie para esas situaciones. Esto permitirá postular los mecanismos a través de los que ocurre la competencia como se verá más adelante.

La característica más saliente del efecto del pastoreo es el de modificar todas las relaciones de nicho en la comunidad. Para cada especie ocurre una modificación de la amplitud de su nicho así como un desplazamiento sobre el gradiente lumínico. Comparando ambas situaciones, con y sin pastoreo, de la Tabla 3.VI, se infiere la tendencia general de todas las especies no ramoneadas a presentar una relación inversa aunque no definida, entre el desplazamiento de sus nichos y la modificación de su amplitud en valor absoluto.

En principio es plausible suponer que entre las especies ramoneadas se reduzca la competencia inter- e intraespecífica dada la disminución de su abundancia. Es lógico asimismo esperar un fuerte desplazamiento hacia zonas más umbrosas, donde la cobertura de especies no paladeables sea mayor, obteniendo refugio contra los depredadores.

Además es factible esperar una contracción del nicho debido a la depredación. Nichos más estrechos, sobre porciones del gradiente al cual no tienen acceso los depredadores son característicos de estos sistemas de Interacción (Colwell y Fuentes, 1975).

Tabla 3.VI: Diferencia de amplitud de nicho (ΔB_i) entre dentro y fuera de la clausura y desplazamiento (d), medido como diferencia entre las esperanzas de ambas distribuciones ajustadas. Los signos (-) indican el desplazamiento hacia regiones más umbrosas y estrechamiento del nicho respectivamente. Se han considerado sólo aquellas especies para las que es posible ajustar distribuciones teóricas.

| Especies | D | ΔB_i |
|-------------------------------|---------|--------------|
| <u>Maytenus chubutensis</u> | + 18.03 | - 0.02 |
| <u>Mutisia retusa</u> | - 16.08 | - 0.12 |
| <u>Veronica serpyllifolia</u> | - 15.04 | - 0.02 |
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | - 14.08 | - 0.05 |
| <u>Berberis darwinii</u> | + 10.78 | + 0.04 |
| <u>Relbunium richardianum</u> | - 10.35 | - 0.02 |
| <u>Ribes magellanicum</u> | - 7.49 | + 0.13 |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | - 6.64 | + 0.23 |
| <u>Berberis buxifolia</u> | - 4.15 | + 0.14 |
| <u>Mutisia decurrens</u> | + 0.98 | + 0.11 |
| <u>Bromus unioloides</u> | - 37.40 | + 0.30 |
| <u>Chusquea culeou</u> | - 18.08 | + 0.17 |
| <u>Vicia nigricans</u> | - 16,85 | + 0.50 |

De la figura 3.10 y Tabla 3.VI, se observa efectivamente que el desplazamiento hacia zonas de sombra ocurre para todas las especies racioneadas, estando en términos absolutos entre los mayores desplazamientos que ocurren para toda la comunidad. En cambio es general una ex-

pansión de los nichos antes que la contracción. Esta variación en la amplitud llega a ser mucho mayor aún que para el caso de las no ramoneadas. Esto contradeciría aparentemente las evidencias experimentales que sobre estudios de nicho se ha presentado (Parte 1).

La explicación a la expansión de los nichos lumínicos bajo predación deberemos buscarla en las características de los refugios, en los que persiste cada especie.

Ya hemos discutido en la Parte 2, la modificación de las asociaciones espaciales debidas al pastoreo. Las especies ramoneadas se asocian a especies de arbustivas las que además de protección condicionan un ambiente más umbroso. Además, todas las especies ramoneadas se asocian entre sí. En este caso, dado que la intensidad de depredación no es muy fuerte, estas asociaciones de especies paladeables perduran aún en ambientes expuestos. Es lógico esperar sin embargo que la densidad de especies ramoneadas en sitios expuestos sea baja, dado que se hallan en una situación de defensa precaria, inmediatamente modificable en función del grado de coacción. De las figuras 3.4 y 3.5 se comprueba que dentro de cada nicho las mayores densidades ocurren en la porción con menos luz. Es esta organización de las asociaciones interespecíficas de especies ramoneadas la que condiciona finalmente la mayor diversidad de ambientes lumínicos ocupados por ellas.

Por lo tanto la mayor amplitud de los nichos lumínicos de especies ramoneadas es posible explicarla en base a que la luz no es en esta situación la condicionante primaria de aquellos. Dentro de los límites de tolerancia propios de cada especie ramoneada, sus nichos lumínicos estarán determinados por la asociación con otras especies, cada una de estas con nichos distintos.

La depredación actúa como factor directo determinante del nicho de las especies ramoneadas y como un factor de orden superior (ver Parte 1)

La explicación a la expansión de los nichos lumínicos bajo predación deberemos buscarla en las características de los refugios en los que persiste cada especie.

Ya hemos discutido en la Parte 2, la modificación de las asociaciones espaciales debidas al pastoreo. Las especies ramoneadas se asocian a especies de arbustivas las que además de protección condicionan un ambiente más umbroso. Además, todas las especies ramoneadas se asocian entre sí. En este caso, dado que la intensidad de depredación no es muy fuerte, estas asociaciones de especies paladeables perduran aún en ambientes expuestos. Es lógico esperar sin embargo que la densidad de especies ramoneadas en sitios expuestos sea baja, dado que se hallan en una situación de defensa precaria, inmediatamente modificable en función del grado de coacción. De las figuras 3.4 y 3.5, se comprueba que dentro de cada nicho las mayores densidades ocurren en la porción con menos luz. Es esta organización de las asociaciones interespecíficas de especies ramoneadas la que condiciona finalmente la mayor diversidad de ambientes lumínicos ocupados por ellas.

Por lo tanto, la mayor amplitud de los nichos lumínicos de especies ramoneadas es posible explicarla en base a que la luz no es en esta situación la condicionante primaria de aquellos. Dentro de los límites de tolerancia propios de cada especie ramoneada, sus nichos lumínicos estarán determinados por la asociación con otras especies, cada una de estas con nichos distintos.

La depredación actúa como factor directo determinante del nicho de las especies ramoneadas y como un factor de orden superior (ver Parte 1) puesto que su influencia directa sobre algunas especies condiciona variaciones en los nichos de las restantes especies de la comunidad.

A menos que ocurra un nuevo tipo de refugio caracterizado por buena iluminación, podemos inferir que si de la depredación aumenta, con respecto al nivel actual, las especies ramoneadas desaparecerán de las partes expuestas contrayéndose sus nichos lumínicos. Existen evidencias de que esto efectivamente ocurre. En la estepa patagónica, donde aparecen muchas especies comunes al Matorral Mixto, por efecto de la alta densidad de herbívoros están completamente reducidas a aquellos ambientes donde no las efecte el ganado. Es común encontrar especies muy ramoneadas que crecen casi exclusivamente dentro de matas de arbustos (Boelcke, 1957).

Para los árboles tiene fundamental importancia la estratificación, forma y persistencia de la copa en cuanto al aprovechamiento de la luz. La diferencia más notable entre las estrategias de mantenimiento de las tres especies de árboles es que mientras Nothofagus antarctica es caducifolio las otras dos son perennifolias, aún cuando presentan diferencias en la forma de perder las hojas (ver Parte 4).

Relacionaremos aquí la estratificación de la copa cuando el follaje está expandido y su "permeabilidad" a la luz.

Tabla 3.VII: Número promedio de intercepciones (N) e intensidad de luz (L) por debajo de las copas medida como porcentaje respecto a la intensidad inmediatamente por encima de éstas.

| | N | L |
|------------------------------|------|-------|
| <u>Schinus patagonicus</u> | 1.78 | 63.37 |
| <u>Nothofagus antarctica</u> | 2.03 | 53.18 |
| <u>Maytenus boaria</u> | 5.02 | 23.91 |

De la Tabla 3.VII es evidente que la cantidad de luz que dejan los árboles está relacionada con la cantidad de intercepciones dentro de cada copa. Aún cuando el espesor de las copas no es muy diferente (Parte 2) entre especies, en especial entre el ñire y maitén la cantidad de intercepciones dentro de cada copa sí lo son, reteniendo en consecuencia la luz en función de aquellas.

3.3. CONCLUSIONES

Existe una marcada relación entre la posición de las distintas especies sobre el suelo y en altura y la cantidad de luz que reciben. Las especies de ambientes más iluminados, en claros del matorral, provocan más sombra por debajo de ellas que las de zonas umbrías.

Los nichos lumínicos de las especies en verano y sin pastoreo son más estrechos que para la época anterior a la foliación arbórea y que cuando están sometidas a pastoreo. En verano y sin depredación las especies tienden a saturar el ambiente lumínico entre 10% y 70% de intensidades, existiendo sin embargo baja superposición para las herbáceas. La superposición entre arbustivas es mayor, saturando éstas en mayor proporción el ambiente lumínico.

Antes de que comience la foliación arbórea los nichos de especies perennifolias son más amplios y sobrepuestos que en pleno verano.

A partir de la representación bidimensional de los nichos en función de la intensidad de luz y altura se infiere la existencia de relaciones de exclusión competitiva entre herbáceas ramoneadas y mayor superposición entre ellos. Asimismo, ocurre un reemplazo total de nichos entre la comunidad no sometida a pastoreo y pastoreada.

Entre las especies ramoneadas ocurre un desplazamiento hacia zonas más umbrías del gradiente, lo que se relaciona con la mayor protección por cobertura de especies no ramoneadas. Contrariamente a lo que es esperable de acuerdo a la información experimental y teórica que existe al respecto, los nichos lumínicos de las especies ramoneadas se amplían. Ello se debe a que bajo pastoreo el factor crítico que condiciona el establecimiento de una especie paladeable es el escape contra los herbívoros antes que la provisión del recurso. Los refugios antiherbívoros son determinados por las asociaciones espaciales entre especies. Las distintas estrategias para la obtención de refugio son las que condicionan finalmente la modificación en la amplitud de los nichos de especies ramoneadas. Se infiere que la expansión de los nichos ocurre dado que el pastoreo es moderado. En situaciones de alta depredación los nichos se restringían a zonas mínimas donde los herbívoros no lleguen, ocurriendo finalmente una contracción de los nichos lumínicos bajo pastoreo.

El aumento en la amplitud de los nichos de especies no ramoneadas es condicionado por la modificación de las relaciones de competencia tendientes a la ocupación de las porciones de gradiente liberadas por las especies ramoneadas.

Se demuestra que para el estudio de la dinámica de los nichos, una medida más apropiada que la de amplitud es la de desplazamiento total, analizada aquí a partir del ajuste a distribuciones teóricas de los nichos de cada especie.

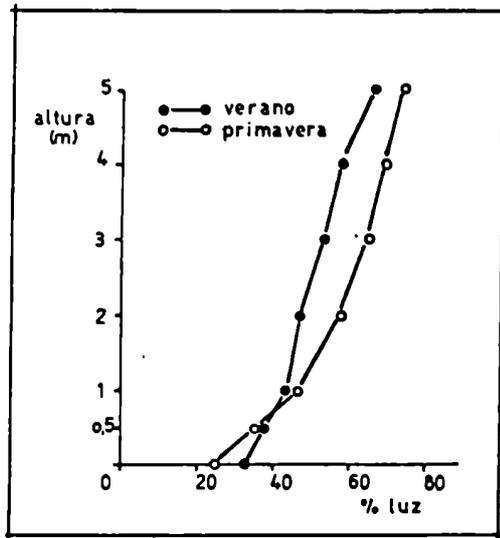


FIGURA 3.1. Intensidad promedio de luz entre 0 y 5 metros de altura en primavera y verano.

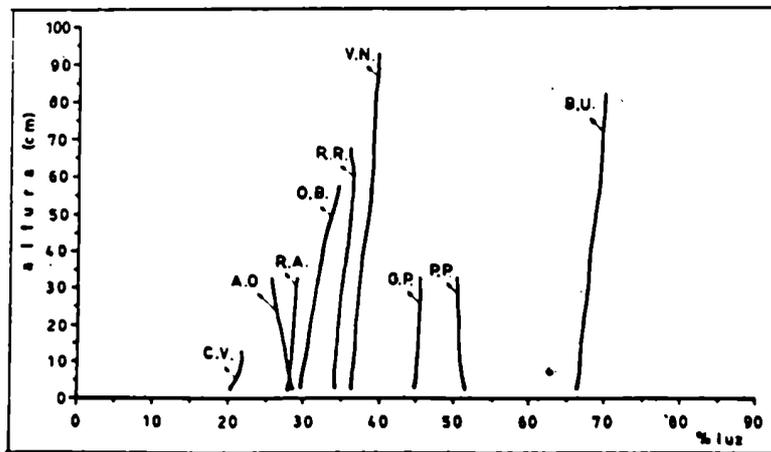


FIGURA 3.2. Relación promedio entre altura e intensidad de luz para los puntos en que se halló cada especie de hierbas.

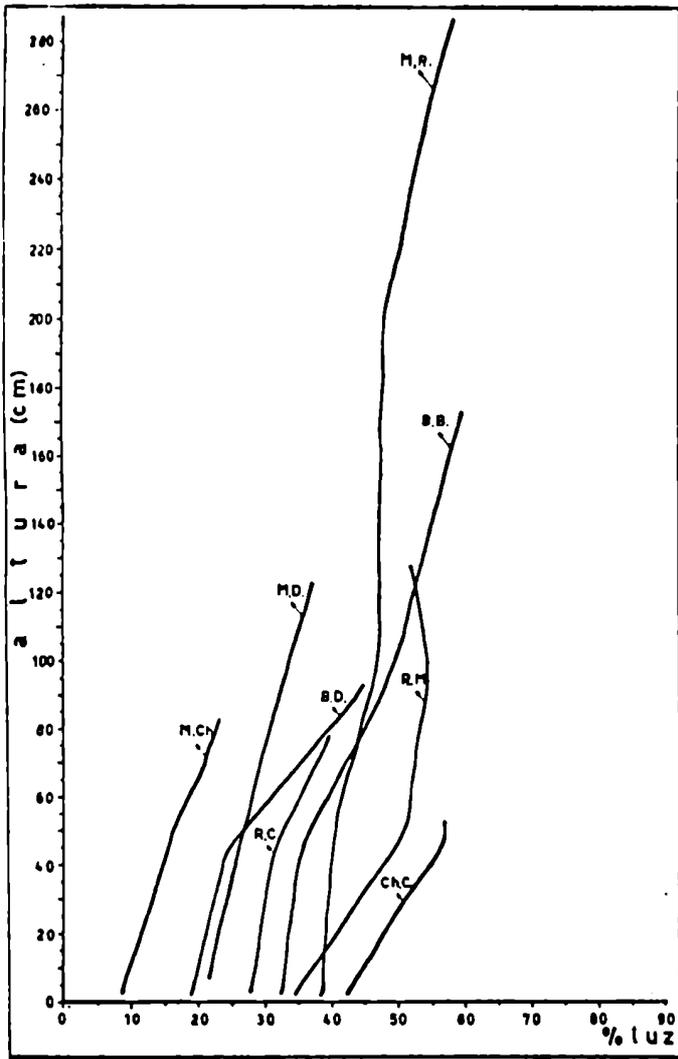


FIGURA 3.3. Idem figura 3.2. para arbustos.

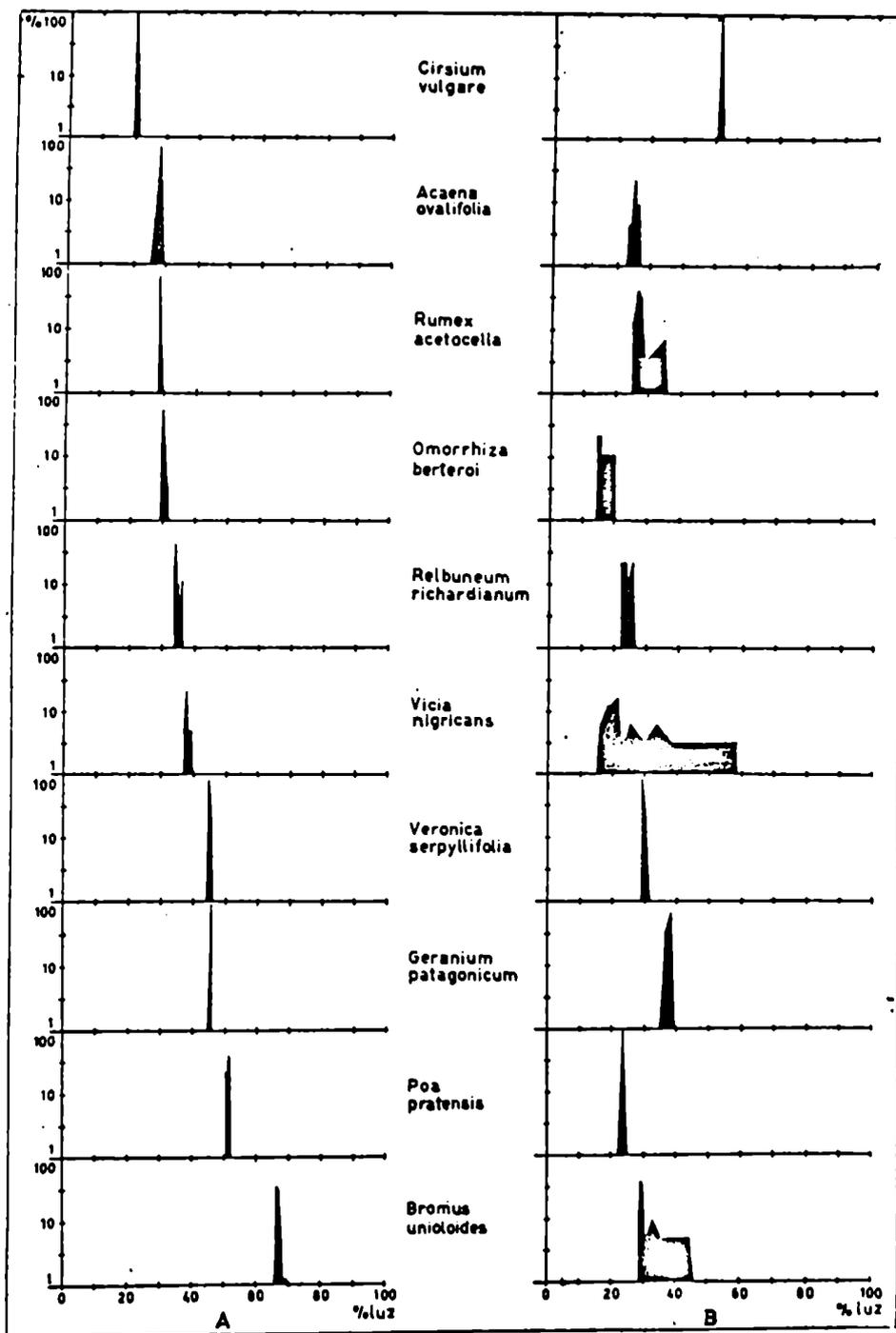


FIGURA 3:4. Porcentaje de intercepciones (eje vertical) en función de la intensidad de luz para cada especie de hierbas. A: dentro de la clausura, B: fuera de la clausura.

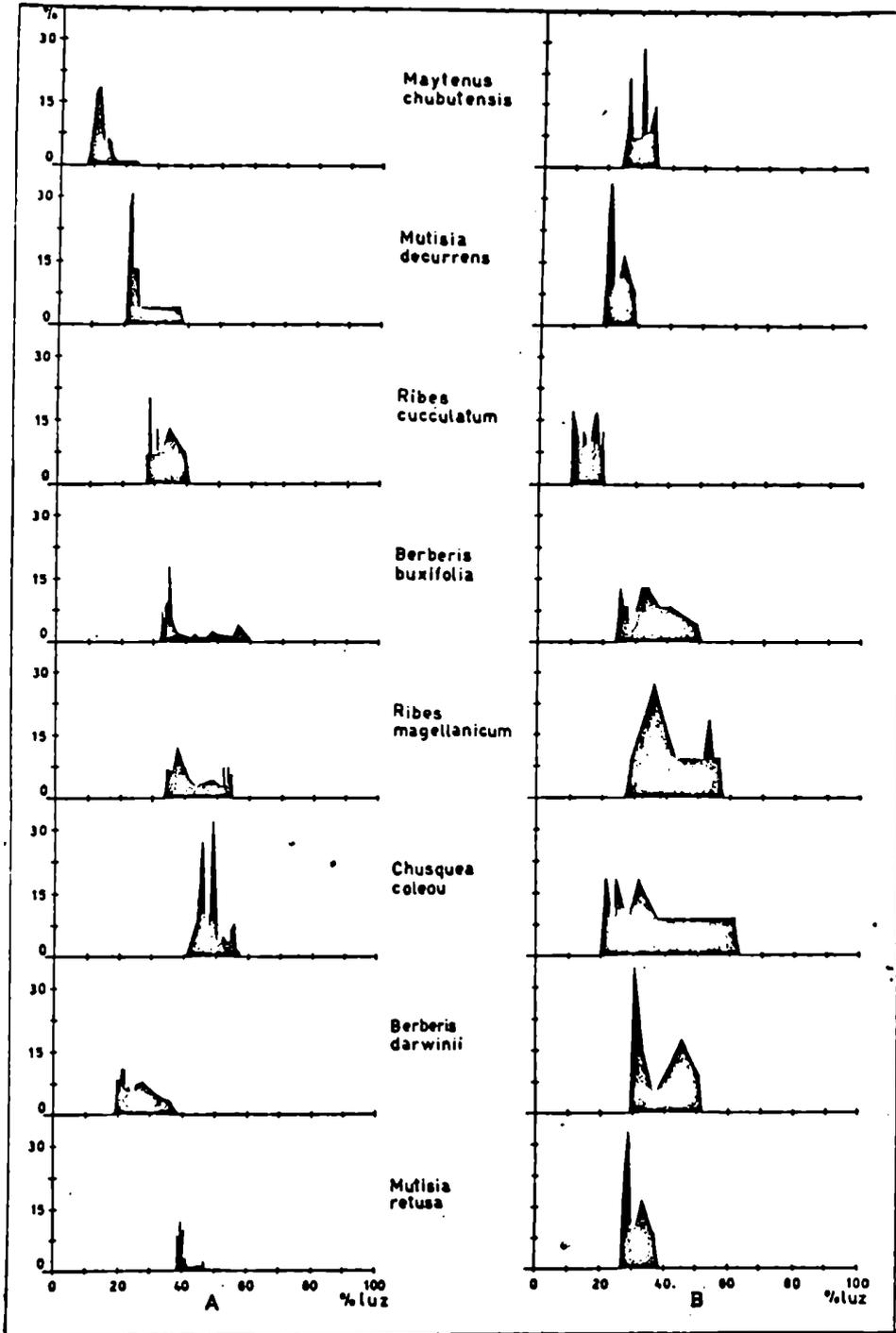


FIGURA 3.5. Idem figura 3.4. para especies de arbustos.

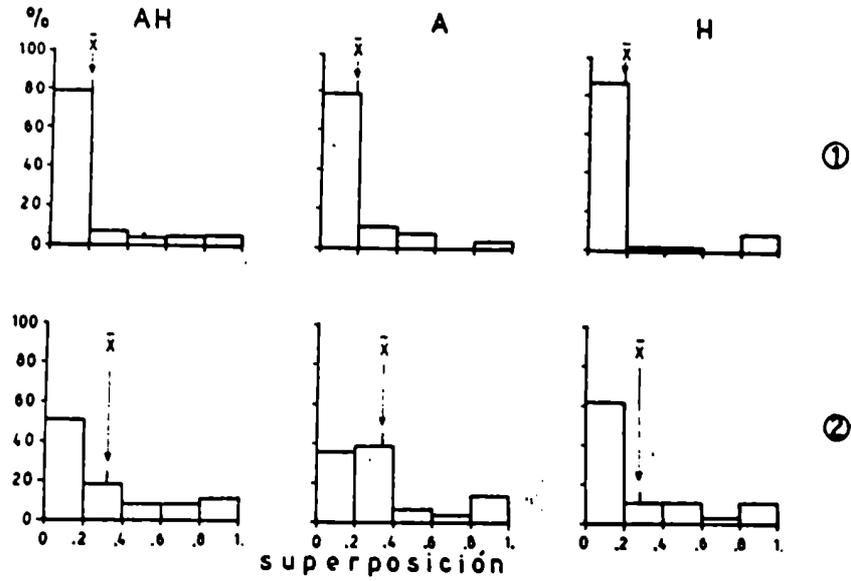


FIGURA 3.6. Distribución de frecuencias de las medidas de superposición lumínica. AH: entre arbustos e hierbas, A: entre arbustos, H: entre hierbas. 1: dentro de la clausura, 2: fuera de la clausura.

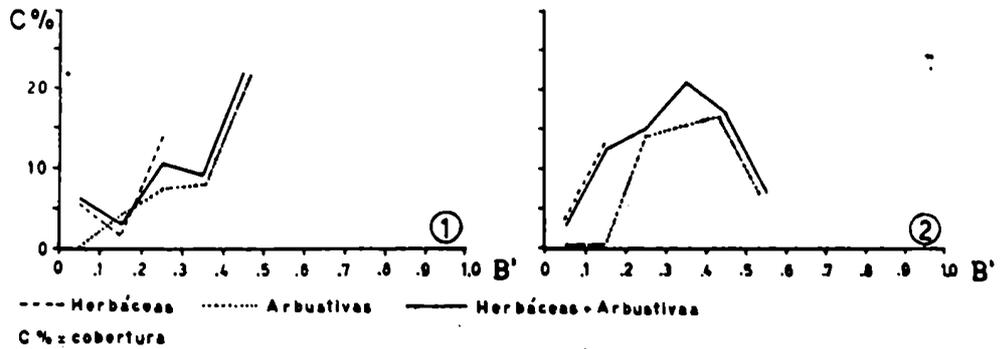


FIGURA 3.7. Relación entre cobertura simple y amplitud de nichos lumínicos, por estratos y para el total de especies. 1: dentro de la clausura, 2: fuera de la clausura.

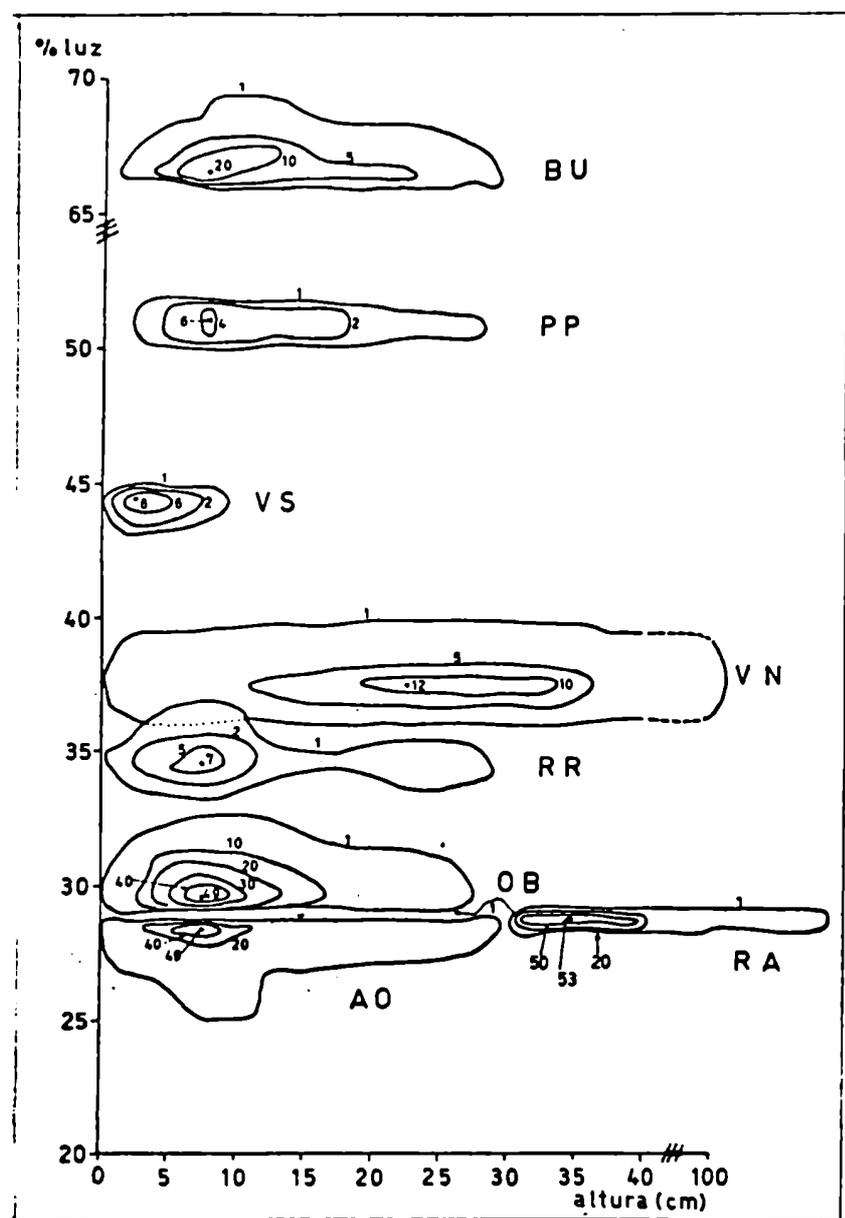


FIGURA 3.8. Forma y ajustamiento de nichos lumínicos de herbáceas en función de la intensidad de luz y la altura. Los números indican cantidad de intercepciones, las curvas unen puntos de igual densidad.

Cantidad de observaciones para cada especie: BU:80, PP:61, VS:72, VN:79, RR:38, OB:182, RA:176, AO:162.

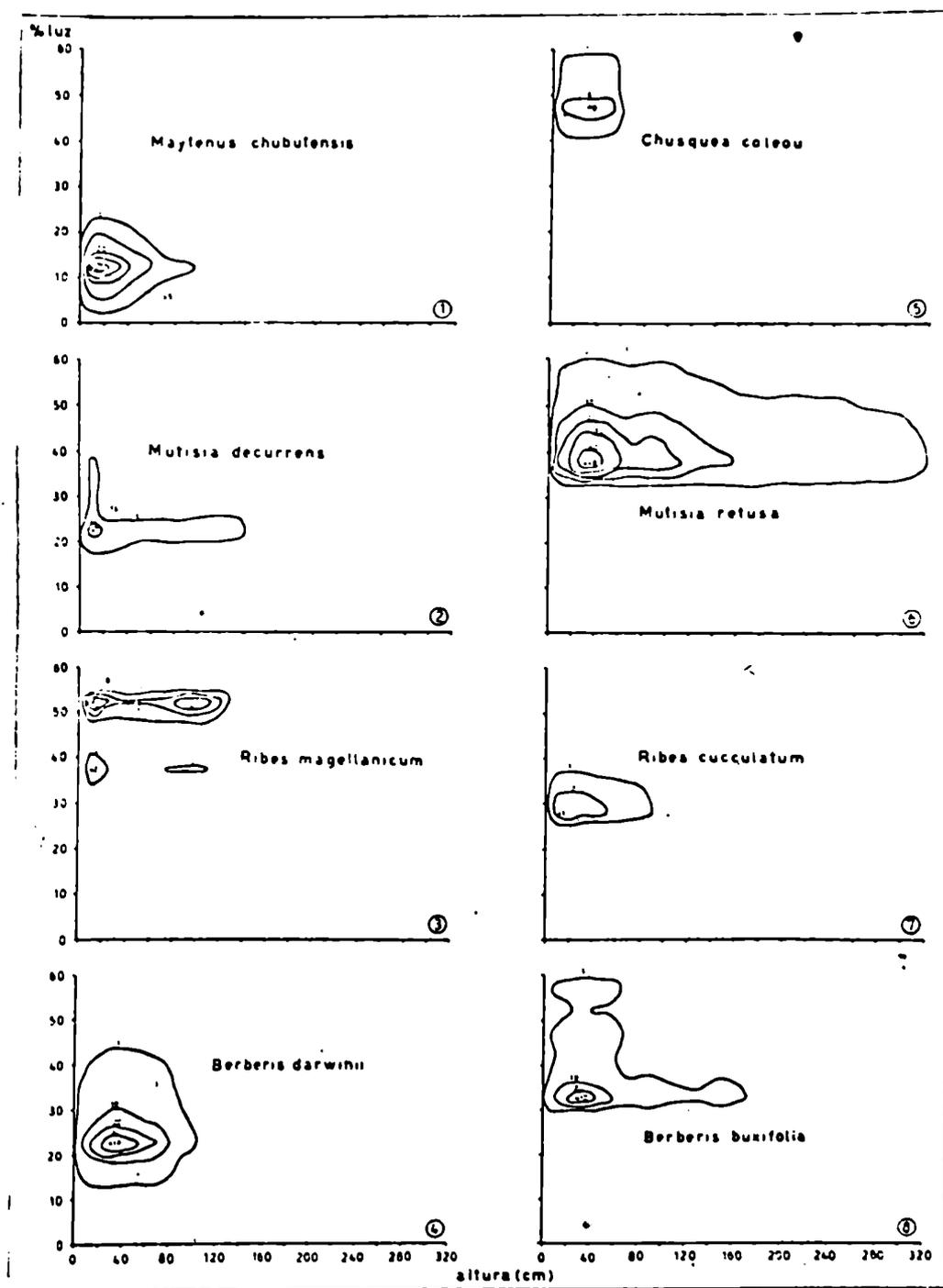


FIGURA 3.9. Idem figura 3.8. para arbustos. Cantidad de observaciones:
Maytenus chubutensis:195, Chusquea culeou:81, Mutisia decurrens:
83, Mutisia retusa:211, Ribes magellanicum:25, Ribes cucullatum:
41, Berberis darwinii:233, Berberis buxifolia:195.

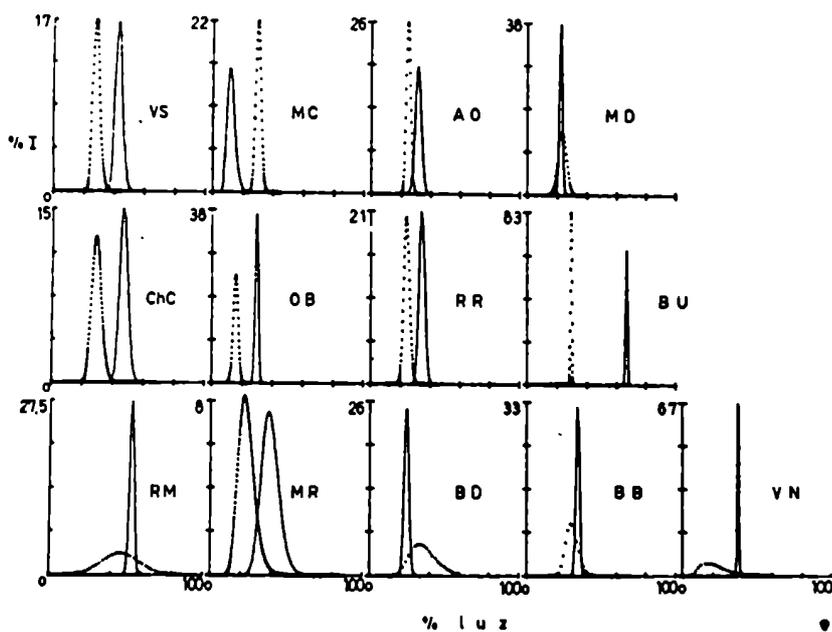


FIGURA 3.10. Distribuciones de frecuencias teóricas en función de la intensidad de luz. Línea llena: dentro de la clausura; punteada: fuera de la clausura. Se ha variado la escala de la ordenada con el fin de representar mejor la variación relativa de abundancia.

4. FENOLOGIA Y FORMAS DE VIDA

Ya ha sido expuesto (Parte I) que las especies evitan la competencia actuando en diferentes espacios o períodos de tiempo. Sin embargo esta afirmación es válida sólo en algunas situaciones, determinadas por el tipo de recurso que explotan y por los mecanismos de competencia entre ellas.

Si se trata de recursos cuya abundancia es variable, tanto en función del tiempo como del grado de explotación que se haga del mismo, caso de una población presa, los depredadores que se alimenten de ella no evitarán la competencia haciéndolo en distintos momentos a menos que existan mecanismos de interferencia entre ellos (Casey y Gilpin, 1974).

Por otra parte, para el caso de recursos que en un lugar y momento dado son fijos, caso de la luz para las plantas, y su accesibilidad no es afectada por el proceso de consumición, la superposición temporal sólo podrá considerarse significativa si existe una relación causal entre la presencia de una especie y la accesibilidad del recurso para otra. Aquí podemos incluir la interferencia que efectúa una planta sobre otra al ensombrecerla.

Por lo tanto el sentido que tendrá comparar la sincronicidad en el desarrollo vegetativo de las especies está limitado a aquellas que formen parte de asociaciones espaciales, no siendo significativa la superposición que pueda ocurrir entre especies que no se hallen relacionadas espacialmente.

Análogamente, la superposición temporal en los procesos de floración puede considerarse significativa para la competencia si, por ejemplo, dos especies que florecen simultáneamente recurren además a los

mismos insectos polinizadores para completar su ciclo.

Se presenta aquí además una clasificación de las especies de acuerdo a sus formas de vida.

Cada forma de vida, es una forma de crecimiento que señala una relación con factores ambientales principales, por lo tanto, la similitud morfológica y estructural de las especies indica similitud en la utilización de los recursos ambientales (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Las especies de semejante forma de vida en una misma comunidad son susceptibles de competir por los mismos recursos. La distribución de las distintas formas en la comunidad la consideraremos una medida integradora de separación de nichos.

4.1. METODOLOGIA.

Quincenalmente se tomaron en la comunidad, tanto protegida del ganado como en la expuesta, los siguientes datos:

- 1) producción de brotes foliares
- 2) desarrollo y maduración de hojas
- 3) aparición de brotes florales
- 4) desarrollo de flores
- 5) desarrollo de frutos
- 6) dispersión de semillas u otros órganos de diseminación
- 7) cambio de color y caída de las hojas y/o muerte de la planta
- 8) mantenimiento del estado vegetativo.

Se tomaron dos zonas fijas dentro de la clausura y dos fuera de la misma en las que se registraba para cada individuo de cada especie encon-

trado su estado fenológico de acuerdo al detalle anterior. Para cada especie se observaron entre 25 y 40 individuos distintos dentro de la clausura y otro tanto fuera de ella. Posteriormente, dado que no se observaron diferencias en el desarrollo entre individuos de ambos replicados se reunió la información obtenida dentro de la clausura en una sola muestra, haciéndose lo mismo con la correspondiente a la comunidad bajo coacción de ganado.

Las observaciones se realizaron durante el período en que la comunidad es accesible, desde agosto a mayo, durante los años 1975-1976 y 1976-1977.

No hubo diferencias apreciables entre ambos años de observación por lo que finalmente se decidió reunir las observaciones de los dos.

El período considerado demostró ser suficiente para permitir registrar todos los eventos desde su inicio hasta la terminación, con excepción de la pérdida de hojas, que se hallaba muy avanzada al momento de la última observación.

Para la determinación de las formas de vida de las especies se utilizó la información que se presenta en la Parte 5 sobre estructura de raíces, en la Parte 2, sobre estructura espacial de la comunidad, y las propias observaciones fenológicas que aquí se presentan.

Las formas de vida fueron determinadas según la clasificación de Raunkjaer, modificada por Mueller-Dombois y Elleberg, 1974. Esta clasificación sigue las divisiones básicas dadas por Raunkjaer (Braun Blanquet, 1945): Fanerófitas, Caméfitas, Hemicriptófitas, Geófitas, y Terófitas, y es posteriormente expandida hasta incluir 23 formas principales. A su vez a cada uno de estos grupos le corresponden subdivisiones teniendo en cuenta los sistemas de soporte (reptante, cespitoso, etc.), la altura, y la forma del tronco (en las Fanerófitas). Asimismo en este gru-

po se diferencian distintas características de arraigamiento y de la corteza y de los órganos activos durante el período de crecimiento, por ejemplo: tamaño de la hoja, forma y textura (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974).

4.2. RESULTADOS.

Primeramente, se calculó para cada quincena la frecuencia de individuos por especie que se hallaban en cada etapa fenológica. Los procesos más importantes que ocurren, tanto por su persistencia como por la importancia que revisten desde el punto de vista competitivo, son los de producción de hojas y desarrollo y la producción de flores y frutos.

En la figura 4.1, se integran las frecuencias correspondientes a cada evento. Se observa que el desarrollo total ocurre para todas las especies entre principios de septiembre y mediados de mayo.

Las especies pueden ser agrupadas en cuatro clases principales en términos de su respuesta al gradiente temporal:

1) Especies vernales o casi completamente vernales: En nuestra comunidad no existen especies que puedan ser consideradas completamente vernales (fig. 4.1), la especie que presenta su máximo de producción de hojas antes que ninguna otra, Osmorrhiza berteroi, lo hace a mediados de primavera. Durante fines de primavera y verano comienzan a decaer sus hojas.

2) Especies de primavera temprana: Aquí incluimos aquellas que comienzan y completan su desarrollo vegetativo durante la primavera y principios del verano: Bromus unioloides, Relbunium richardianum, y los árboles Nothofagus antarctica, Maytenus boaria y Schinus patagonicus.

3) Especies de primavera y verano: Son las que comenzando su desarrollo en primavera lo completan durante, o fines del verano, son representativas de este grupo: Geranium patagonicum, Rumex acetosella, Maytenus chubutensis, Ribes cucullatum, Poa pratensis, Ribes magellanicum y Cirsium vulgare.

4) Especies con desarrollo vegetativo durante toda la estación: En este grupo se hallan la mayoría de las especies estudiadas: Acaena ovalifolia, Vicia nigricans, Veronica serpyllifolia, Mutisia retusa y Chusquea culeou cuyos máximos ocurren en primavera, Berberis buxifolia y Berberis darwinii con máximos en verano y Mutisia decurrens con mucho crecimiento a principios del otoño.

No ocurren aquí especies que se desarrollen completamente durante el verano, pues las especies menos abundantes que no se han graficado tampoco lo hacen.

Elymus sp., Agrostis sp., y Holcus lanatus son especies de primavera y verano; Oxalis valdiviense se desarrolla durante toda la estación, así como Phacelia magellanica y Trifolium repens.

La floración y fructificación ocurre de forma similar para la mayoría de las especies. Con excepción de ambos Berberis, donde la floración se anticipa a la producción de órganos vegetativos, y de Ribes magellanicum en que el máximo de flores ocurre antes del máximo de hojas, el período reproductivo es posterior a la fase de crecimiento. Los máximos de floración ocurren en verano.

La producción de flores y frutos es especialmente prolongada en Rumex acetosella, Osmorrhiza berteroi, Vicia nigricans, Veronica serpyllifolia y Relbunium richardianum. Un caso particular lo constituye el ñire, donde hemos podido observar pocos individuos florecidos a fines de la primavera, completando éstos su ciclo reproductivo.

Salvo en el caso de Osmorrhiza berteroi y Schinus patagonicum y

Mutisia retusa donde se observa caída de hojas a partir de la primavera y verano, en todas las demás especies la defoliación ocurre una vez finalizado el período de crecimiento en otoño e invierno: Mutisia decurrens, Bromus unioloides, Poa pratensis, Rumex acetosella, Cirsium vulgare, Cortaderia araucana y Nothofagus antarctica. Se ha observado caída parcial de hojas en forma especialmente evidente en Vicia nigricans y Ribes coccinellatum, a partir del verano, y desde otoño en Ribes magellanicum, Berberis buxifolia y Berberis darwinii, ligeramente en Schinus molle y pronunciada en Maytenus boaria. El caso de Veronica serpyllifolia es ligeramente distinto ya que no se detectó caída de hojas hasta la última observación realizada. Sin embargo los tallos son aplastados por la nieve durante el invierno y quedan enterrados entre la hojarasca. Durante el siguiente período de crecimiento de los vástagos, especialmente de la zona de inserción de las hojas ya secas, brotan raíces (véase Parte 5) y del extremo apical de cada tallo seco uno nuevo, desarrollándose de esta manera sobre el suelo.

Independientemente de cual sea el patrón de desarrollo vegetativo durante la estación de crecimiento, todas las especies presentan una marcada similitud en el momento del comienzo del desarrollo (figura 4.1). Esto sugiere que el desencadenante es una variable ambiental, lo cual es característico de la mayoría de las comunidades de bosque de climas templado-fríos y húmedos (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974).

Los datos climáticos para la zona de estudio que se presentan en la tabla 1.11, se han obtenido por interpolación lineal entre los registros de las estaciones meteorológicas de Pampa Linda, al oeste de la zona de estudio, y Lago Mascardi, ubicada en la cabecera del mismo al este del área de trabajo. Esta última equidista de ambas estaciones aproximadamente 8 Km. Los valores de todas las variables meteorológicas son intermedios entre los registrados por ambas estaciones, ya que existe un gradiente ambiental a lo largo de la Cuenca (Gallopín, 1977).

Existe una estrecha relación entre la marcha de la temperatura y el desarrollo vegetativo de las plantas, tanto al inicio para todas las especies como al final de la estación de crecimiento para aquellas que se desarrollan durante todo el período. En el mes de junio la temperatura mínima media está por debajo de los 0°, de allí que independientemente de cual haya sido el proceso de desarrollo, a partir de allí la caída de hojas o la detención del crecimiento es común a todas las especies.

Se verá ahora la influencia que tienen las relaciones biológicas sobre los distintos patrones de desarrollo.

Para el análisis de los nichos se ha construido una "matriz temporal" análoga a la "matriz del recurso" descrito en la Parte 1. Cada "estado" de la matriz corresponde a una clase temporal de dos semanas de amplitud, la matriz está formada entonces por 26 clases temporales.

Para el cálculo de la amplitud de nichos se ha usado la expresión $B_i = -\sum p_i \log p_i$ (ver Parte 1) reduciendo estos valores a una base común mediante la expresión ya presentada (Parte 2);

$$B_i = \frac{B_{\text{observado}} - B_{\text{mínimo}}}{B_{\text{máximo}} - B_{\text{mínimo}}} \quad \text{donde } B_{\text{máximo}} = -\sum p_i \log p_i \text{ con } p_i =$$

$1/R$, $R = 26$ y $B_{\text{mínimo}}$ se calcula en forma análoga con $P_i = 1$.

En la Tabla 4.1 se presentan los datos de amplitud de nicho. Para el desarrollo vegetativo, que ocurre en todas las especies, el período que ocupa es relativamente importante, el nicho más estrecho corresponde a Osmorrhiza berteroi, $B = .529$; y el más amplio a Acaena ovalifolia $B = .866$. El promedio de amplitud para herbáceas es $B = .864$, para arbustivas $B = .828$ y para árboles $B = .580$.

Al comparar los valores de amplitud de nicho con la abundancia para todas las especies una vez completado su desarrollo (Parte 2), se com-

prueba que existe una relación inversa entre cobertura y amplitud de nicho.

Esto implica que las especies menos abundantes tenderán a desarrollarse en forma equitativa durante un mayor período de tiempo que las especies más abundantes. Estas últimas concentran la mayor parte de su esfuerzo de crecimiento en un período más corto de tiempo.

La amplitud del nicho temporal de floración y fructificación es mayor que el correspondiente al crecimiento para Osmorrhiza berteroi, Bromus unioloides, Poa pratensis, Rumex acetosella, Relbunium richardianum. En cambio para Vicia nigricans, Acaena ovalifolia, Veronica serpyllifolia, Geranium patagonicum, Cirsium vulgare, todas las arbustivas y árboles ocurre el fenómeno inverso.

Esto es así dado que el nicho reproductivo es más constante en cuanto a amplitud que el de crecimiento.

Para todas las especies, el valor promedio de amplitud de nicho vegetativo es $B = .739$, con un coeficiente de variación de 17%. Para el nicho reproductivo el promedio de amplitud es de $B = .650$, y su coeficiente de variación 12%.

Es el período de crecimiento el que determina con su mayor variabilidad la relación que existe entre ambos nichos para cada especie. Esto se demuestra por el hecho de que el grupo de especies con nicho vegetativo más amplio que el reproductivo corresponde en líneas generales a aquellas que se desarrollan durante toda la estación de crecimiento, y viceversa.

Puesto que los valores de amplitud de nicho son relativamente elevados, es esperable que exista una alta superposición entre ellos, si además agregamos la condición del comienzo sincrónico del desarrollo.

Tabla 4.1: Amplitud de nichos temporales vegetativos y reproductivos.

| Espece | ^B Foliación | ^B Floración |
|-------------------------------|------------------------|------------------------|
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | .529 | .700 |
| <u>Brumus unioloides</u> | .544 | .751 |
| <u>Vicia nigricans</u> | .798 | .654 |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | .866 | .717 |
| <u>Poa pratensis</u> | .600 | .678 |
| <u>Veronica serpyllifolia</u> | .828 | .738 |
| <u>Geranium patagonicum</u> | .688 | .648 |
| <u>Rumex acetosella</u> | .706 | .734 |
| <u>Cirsium vulgare</u> | .714 | .636 |
| <u>Relbunium richardianum</u> | .571 | .764 |
| <u>Mutisia retusa</u> | .805 | .664 |
| <u>Mutisia decurrens</u> | .843 | .460 |
| <u>Ribes cucullatum</u> | .844 | .590 |
| <u>Ribes magellanicum</u> | .845 | .603 |
| <u>Maytenus chubutensis</u> | .753 | .630 |
| <u>Chusquea culeou</u> | .851 | - |
| <u>Berberis buxifolia</u> | .855 | .629 |
| <u>Berberis darwinii</u> | .828 | .647 |
| <u>Nothofagus antarctica</u> | .593 | .156 |
| <u>Maytenus boaria</u> | .568 | .571 |
| <u>Schinus patagonicus</u> | .580 | .544 |

Se demuestra esto en la Tabla 4.II donde se presentan los valores de superposición calculados para el período de desarrollo vegetativo. Los valores más frecuentes de superposición ocurren entre $C = .9$ y $C = 1$.

Esto no implica necesariamente que ocurra competencia en cuanto al período de uso de los recursos ambientales.

Como ya se mencionara, la no sincronidad en el desarrollo implica disminución de la competencia sólo entre aquellas especies asociadas espacialmente y susceptibles de interferir entre ellas.

La hipótesis que aquí formulamos es que si la disyunción temporal existe en esta comunidad como una manera de evitar competencia, ello debe darse en forma más marcada entre especies asociadas.

Y además, dado que existe más de un grupo (Parte 2), la posibilidad de evitar superposición en cada uno debería estar relacionada con la variación temporal que exhibe la especie de árbol asociada a cada grupo. El ñire por ser caducifolio provoca un cambio temporal en la provisión de la luz (Parte 3) lo cual a su vez permitiría que las especies de estratos inferiores se diversifiquen en sus períodos de crecimiento. Esto disminuiría la superposición temporal en mayor medida de lo esperable para especies asociadas al maitén o laura, ambas perennifolias.

De la parte 2 se ha visto que cada asociación o grupo en la comunidad contiene una especie distinta de árbol. La superposición temporal promedio, su desviación típica dentro de cada grupo y la comparación entre éstos y los restantes se muestran en la Tabla 4.III.

Existe diferencia entre la superposición media dentro de cada grupo y la superposición entre grupos. Para el caso de especies asociadas a Nothofagus antarctica y Maytenus boaria la superposición es

Tabla 4.11: Superposición de nichos de desarrollo vegetativo

| | OB | BU | VN | A0 | PP | VS | GP | RA | CV | RR | MR | MD | RC | RM | MC | CHC | BB | BD | NA | MB | SP |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| OB | .83 | .43 | .48 | .44 | .49 | .73 | .74 | .72 | .72 | .91 | .36 | .24 | .49 | .43 | .60 | .33 | .38 | .40 | .75 | .95 | .95 |
| BU | | .51 | .49 | .66 | .47 | .78 | .78 | .76 | .76 | .88 | .48 | .32 | .52 | .44 | .62 | .43 | .43 | .43 | .86 | .88 | .95 |
| VN | | | .92 | .71 | .95 | .75 | .68 | .73 | .43 | .96 | .88 | .88 | .94 | .94 | .88 | .92 | .91 | .96 | .60 | .46 | .50 |
| A0 | | | | .60 | .97 | .72 | .71 | .73 | .51 | .94 | .93 | .98 | .98 | .81 | .81 | .96 | .98 | .95 | .58 | .51 | .54 |
| PP | | | | | .58 | .88 | .80 | .84 | .47 | .66 | .54 | .65 | .65 | .55 | .79 | .65 | .53 | .60 | .82 | .48 | .58 |
| VS | | | | | | .72 | .70 | .72 | .51 | .92 | .81 | .95 | .97 | .63 | .63 | .91 | .95 | .97 | .56 | .51 | .53 |
| GP | | | | | | | .96 | .98 | .74 | .67 | .55 | .75 | .66 | .90 | .67 | .62 | .66 | .66 | .89 | .75 | .81 |
| RA | | | | | | | | .99 | .74 | .82 | .61 | .52 | .71 | .64 | .85 | .64 | .60 | .63 | .89 | .81 | .84 |
| CV | | | | | | | | | .78 | .78 | .65 | .56 | .74 | .66 | .89 | .67 | .63 | .66 | .87 | .78 | .81 |
| RR | | | | | | | | | | .38 | .29 | .49 | .45 | .45 | .60 | .38 | .41 | .41 | .76 | .99 | .97 |
| MR | | | | | | | | | | | .95 | .96 | .95 | .80 | .80 | .97 | .96 | .95 | .54 | .39 | .44 |
| MD | | | | | | | | | | | .93 | .93 | .94 | .68 | .98 | .97 | .93 | .93 | .41 | .29 | .32 |
| RC | | | | | | | | | | | .97 | .97 | .97 | .84 | .96 | .97 | .95 | .95 | .51 | .51 | .55 |
| RM | | | | | | | | | | | .80 | .80 | .80 | .80 | .80 | .95 | .98 | .96 | .52 | .45 | .48 |
| MC | | | | | | | | | | | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .81 | .73 | .62 | .66 |
| CHC | | | | | | | | | | | .97 | .97 | .97 | .97 | .97 | .97 | .97 | .94 | .53 | .38 | .42 |
| BB | | | | | | | | | | | .96 | .96 | .96 | .96 | .96 | .96 | .96 | .96 | .47 | .41 | .43 |
| BD | | | | | | | | | | | .51 | .51 | .51 | .51 | .51 | .51 | .51 | .51 | .47 | .41 | .43 |
| NA | | | | | | | | | | | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .51 | .43 | .46 |
| MB | | | | | | | | | | | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .77 | .51 | .43 | .46 |
| SP | | | | | | | | | | | .98 | .98 | .98 | .98 | .98 | .98 | .98 | .98 | .77 | .77 | .85 |

menor dentro de cada grupo, mientras que para el grupo de Schinus patagonicus no hay diferencias. Además, la diferencia es significativa para el grupo de Nothofagus antarctica. Esto es coherente con la hipótesis formulada ya que Nothofagus antarctica es caducifolio. Maytenus boaria y Schinus patagonicus no lo son, pero en Maytenus boaria la diferencia estacional en la producción de follaje y defoliación parcial es más marcada que en Schinus patagonicus (figura 4.1).

Tabla 4.III: Superposición promedio (M) y desviación típica (s) dentro de cada grupo y entre cada grupo y las restantes especies de la comunidad.

| Grupo | Dentro del grupo | | Entre cada grupo y demás especies* | |
|-----------------------|------------------|------|------------------------------------|--------|
| | M | s | m | s |
| Nothofagus antarctica | .675 | .200 | .965 | .210 + |
| Maytenus boaria | .615 | .200 | .709 | .219 - |
| Schinus patagonicus | .720 | .179 | .719 | .220 - |

* - El signo + indica diferencia significativa al 0.01% (test t de comparación de medias).

4.2.2. Formas de Vida

Se ha construido para la comunidad el espectro de las formas de vida según las formas básicas de Raunkjaer (Mueller-Dombois y Elleberg,

1974). 1) Fanerófitas, subdivididas en: Nanofanerófitas (< 2 m); Microfanerófitas (2 - 5 m); Mesofanerófitas (5 - 50 m) y Megafanerófitas (> 50 m). 2) Caméfitas, 3) Hemicriptófitas, 4) Geófitas y 5) Terófitas. El espectro de las formas de vida representado como frecuencia para cada clase se muestra en la figura 4.2. En la comunidad abundan las fanerófitas, no existiendo como es obvio megafanerófitas, y correspondiendo el mayor porcentaje de estas a las nanofanerófitas, representadas aquí por los arbustos. El porcentaje de hemicriptófitas es el mayor en términos absolutos y mucho mayor que el de Caméfitas y Geófitas, existiendo también Terófitas.

Esta es la forma más sencilla para expresar las formas de vida. Se ha además realizado una clasificación más detallada basada en el sistema clásico de Raunkjaer modificado. (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Este sistema permite clasificar las especies en función de características fisiológicas y morfológicas significativas para la diferenciación en el uso del ambiente.

Dentro de cada una de las 23 clases principales en que expande la primitiva clasificación de Raunkjaer se diferencian sucesivamente subgrupos de acuerdo a dos o más variantes para una misma característica, siendo cada una de éstas un nivel de separación.

La descripción final de cada especie se hace en base a una cifra representativa, en donde cada dígito indica una característica distinta. Se explicitarán las mismas para cada especie. En la Tabla 4.V. se muestra el significado de cada uno de los dígitos para las clases principales que ocurren en la comunidad de entre las 23 posibles. Cuando uno de los dígitos es 0 significa que la característica por él representada no es relevante, o bien no ha sido considerada.

La descripción exhaustiva se realizó sólo para las especies más abundantes, clasificando las restantes de acuerdo a sus formas típicas

Tabla 4.V: Esquema del significado de cada dígito (x) en la cifra representativa de cada especie.

| | | | | | | |
|----------------------|---|----------------------------|--------------------------------|--|------------------------|-----------------------|
| FANEROFITAS | 1 | x Tronco y Fronde | x Ramifi- caciones | x Tamaño | x Persis- tencia | x Tipo de hojas |
| CAMEFITAS | 2 | Leño | Hábito | Persis- tencia | Tamaño | Tipo de hojas |
| HEMICRIPTO- FITAS | 3 | Hábito | Vástagos | Período de pér- dida de hojas | Tamaño | |
| GEOFITAS | 4 | Tipo de sostén | Período de creci- miento | Hábito | Tamaño | |
| TEROFITAS | 5 | Hábito | Tallos y hojas | Período de cre- cimiento | Tamaño | |
| LIANAS | 6 | Seudo- forma de vida | Organo de fi- jación | Leño | Tamaño | Persis- tencia |

Para FANEROFITAS se consideran además:

| | | | | | | | | | |
|---|---------------|---------------|-------------------------|--------------------------|--------|---------|---------|----------------------|---|
| 1 | xxx | xx | x | x | x | x | x | x | x |
| | Forma copa | Ancho copa | Hojas lami- nares | Hojas acícu- lares | Raíces | Corteza | Espinas | Inflores- cencias | |

Fanerófitas

Maytenus chubutensis: Con vástagos y ramas leñosas normales, ramificado desde cerca la base. Nanofanerófito, de hojas perennes no aciculares con yemas protegidas. Esclerófito, copa irregular, extendida desde cerca de la base. Nanófito a micrófito. Raíces superficiales y profundas. Corteza moderadamente gruesa, no verde, fisurada en individuos maduros. Espinas ausentes. Inflorescencias laterales sin posición definida. 1.121.141.510.241.2.

Berberis buxifolia: Con ramas leñosas normales, ramificadas desde cerca de la base. Nanofanerófito. Hojas perennes no aciculares con yemas protegidas. Esclerófito. Copa extendida más de la mitad de la altura total. Nanófito a micrófito. Raíces superficiales y profundas. Corteza moderadamente gruesa, no verde, fisurada en individuos maduros. Ramas con espinas. Inflorescencias en ramas principales. 1.121.146.410.134.3.

Berberis darwinii: Con ramas leñosas normales, ramificadas desde la base. Nanofanerófito. Hojas perennes no aciculares con yemas protegidas. Esclerófito. Copa extendida más de la mitad del alto total. Nanófito a micrófito. Raíces superficiales y profundas. Corteza moderadamente gruesa, no verde, fisurada en adultos. Espinas abundantes. Inflorescencias en ramas principales. 1.121.146.410.135.3.

Ribes magellanicum: Con base leñosa y terminaciones apicales herbáceas. Eje simple o poco ramificado. Nanofanerófito. Hojas perennes. Lignificado, con ramas normales y hojas con pelos. 1.511.212.2.

Chusquea culeou: Con tallo lignificado de origen herbáceo. Hojas perennes. Mayores de 50 cm. sin caída de hojas por debajo de ese límite. Nanofanerófito. Con ramas y hojas normales relativamente glabras. Monocárpica. 1.501.112.1.

Dimitri (1962) clasifica a este especie en forma separada como monocárpica plurianual. La hemos incluido entre las fanerófitas ya que las especies hapoxánticas que mueren luego de la producción de semillas pero que crecen por varios años antes de florecer son verdaderas perennifolias. Su ciclo de vida no depende de una estación de crecimiento especialmente favorable (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974).

Schinus patagonicus: Con tallo y ramas leñosas normales. Vástago central con numerosas ramificaciones laterales. Microfanerófita. Hojas perennes no aciculares. Con protección de yemas. Esclerófila. Copa de forma indefinida o irregular, que ocupa la mitad de la altura total. Micrófila. Raíces profundas. Corteza gruesa y fisurada. Espinas ausentes. Inflorescencias laterales. 1.112.146.320.251.2.

Maytenus boaria: Con tronco y ramas normales. Tronco central y numerosas ramas laterales. Mesofanerófita. Hojas perennes no aciculares. Con protección de brotes. Esclerófilas, copa esférica restringida al tercio superior del árbol. Nanófilas a micrófilas. Raíces profundas. Corteza gruesa y fisurada sin espinas. Inflorescencias laterales. 1.113.141.210.251.2.

Nothofagus antarctica: Tronco y ramas normales. Tronco central y numerosas ramas laterales. Mesofanerófitas. Caducifolio, hojas laminares. Copa irregular a umbelada, extendida más de la mitad de la altura total. Micrófila. Raíces penetrantes. Corteza gruesa y fisurada. Inflorescencias laterales. 1.113.212.420.252.2.

Discaria serratifolia: Nanofanerófita.

Berberis linearifolia: Nanofanerófita

Colletya spinosissima: Nanofanerófita

Pernettya mucronata: Nanofanerófita

Embotrium coccineum: Microfanerófito

Lomatia hirsuta: Microfanerófito

Caméfitas

Ribes cucullatum: Arbusto semileñoso, perennifolio, esclerófilo, alto (30 - 100 cm) 2.101.12.

Hemicriptófitas

Geranium patagonicum: Tallo cespitoso en manojos. Pocas hojas presentes en la estación desfavorable. Tamaño intermedio (10 - 30 cm) 3.103.3.

Osmorrhiza berteroi: Tallos escaposos en roseta. Sistema vegetativo decíduo por sequedad y frío. Tamaño intermedio. 3.301.3.

Rumex acetosella: Tallo escaposo, no arrosado, decíduo por frío. Pequeño (3 - 10 cm). 3.301.2.

Relbunium richardianum: Tallo cespitoso, ligeramente verde en la época desfavorable. Tamaño pequeño. 3.103.2.

Acaena ovalifolia: Reptante, ligeramente verde en la estación desfavorable. Muy pequeña (3 cm) a pequeña. 3.203.2.

Veronica serpyllifolia: Reptante, decídua por frío, muy pequeña a pequeña. 3.201.3.

Bromus unioloides: Cespitosa, muy poco verde o decídua por frío en épocas desfavorables. De tamaño medio. 3.101.3.

Poa pratensis var. angustifolia: Cespitosa, ligeramente verde en la época desfavorable. Transitoria a caméfito. Altura media a alta. 3.103.4.

Cortaderia araucana

Elymus sp.

Holcus lanatus

Oxalis valdiviensis

Phacelia magellanica

Valeriana sp.

Fragaria chiloensis

Trifolium repens

Viola maculata

Geófitas

Cirsium vulgare: Raíces producidas por brotes. Foliación en primavera. Tallo escaposo, alto (30 - 100 cm). 4.112.4.

Terófitas

Agrostis sp.

Lianas

Mutisia decurrens: Geofítica, con zarcillos, semileñosa, alta, decidua por frío. 6.332.42.

Mutisia retusa: Hemicriptofítica, zarcillos enrollados, semileñosa, decidua por frío, alta a muy alta (1 - 3 m). 6.222.52.

Vicia nigricans: Terofítica, con zarcillos, herbácea. Alta, decidua por frío. 6.433.42.

Latyrus magellanicum: Terofítica.

Vasculares semi-parásitas

Myzodendron punctulatum

Todas las determinaciones que aquí se presentan fueron realizadas en la comunidad protegida del pastoreo. Los resultados que se obtuvieron, tanto desde el punto de vista fenológico como de la distribución de las formas de vida, fuera de la clausura no dieron diferencias apreciables.

De allí que las conclusiones a las que se arriba a partir del examen de la comunidad protegida pueden extenderse a la comunidad que en esa zona está sometida a coacción.

4.3. CONCLUSIONES

El período de foliación comienza en forma simultánea para la mayoría de las especies, debido fundamentalmente a un aumento de la temperatura si se compara los datos de la Tabla 1.11 y fig. 4.1. Aunque las precipitaciones son menores durante la primavera y verano, las mismas son suficientes para permitir el desarrollo (Parte 5).

No existen especies que sean de desarrollo característicamente estival o vernal. El patrón de maduración y floración que sigue cada especie es sin embargo variable.

Entre estos, el que muestra más constancia para todas las especies es el período reproductivo, dependiendo del desarrollo vegetativo la relación que exista entre ambos. Salvo pocas excepciones, B. darwini, B. buxifolia y Ribes magellanicum, la floración ocurre luego de que el desarrollo vegetativo alcanza su máximo.

La caída de hojas es máxima en la comunidad a partir de otoño. Osmorrhiza berteroi y Mutisia retusa pierden hojas durante el verano.

Entre los árboles, Nothofagus antarctica pierde por completo sus hojas en otoño, y Maytenus boaria desprende hojas en forma considerable durante la misma época, no ocurriendo tan marcadamente en Schinus patagonicus.

Las medidas de amplitud de nicho temporal vegetativo y reproductivo son en general altas, las relaciones de amplitud también están deter-

minadas, en cada especie, por la amplitud de los nichos de desarrollo, que presentan mayor variación.

Si bien la superposición de nichos temporales es alta, la misma es menor en algunas asociaciones de especies que entre especies de grupos distintos. Existen tres grupos principales determinados por las respectivas especies arbóreas. La relación entre las medidas de superposición dentro de cada grupo respecto a la superposición entre grupos brinda una medida de la adaptación mutua de desarrollo entre especies asociadas espacialmente. La superposición es significativamente menor en la asociación que incluye a Nothofagus antarctica que entre especies y las restantes asociadas. Un caso análogo ocurre con la asociación de Maytenus boaria, aún cuando aquí la diferencia no es significativa. En el caso del grupo de Schinus patagonicus la superposición es semejante dentro del grupo y entre éste y las restantes especies. Esto se relaciona con la magnitud del cambio fenológico que ocurre en cada especie de árbol. Al ser caducifolio, el ñire permite una mayor variación en los patrones de desarrollo de las especies que prosperan debajo de él. Maytenus boaria, si bien es de hojas perennes, presenta defoliación parcial, no ocurriendo en forma tan marcada en Schinus patagonicus.

Existe por lo tanto una separación de nicho entre especies susceptibles de competir por el recurso mediante mecanismos de interferencia.

Estas ligeras diferencias que se observan en los patrones de desarrollo, han sido consideradas como significativas en la diferenciación de nicho en otras comunidades y aún en estudios experimentales (Harper, 1968).

Abundan en la comunidad las fanerófitas y hemicriptófitas, con relativamente pocas terófitas, pocas geófitas y caméfitas, existiendo aparentemente una sola especie de hemiparásita.

Esto nos permite caracterizar a la comunidad como de bosque con desa-

rollo principal hemicriptófito (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974). Aún cuando Dimitri y Correa Luna (1969), citan como uno de los efectos del pastoreo la abundancia de hemicriptófitas en la cuenca del Río Manso, en nuestra comunidad esto es una característica intrínseca. La coacción por el ganado no modifica el espectro de formas de vida.

A partir de la clasificación detallada de las formas de vida cada especie posee caracteres que la diferencian de todas las restantes.

Dado que las características a partir de las cuales se ha realizado la clasificación han demostrado ser indicadores del uso diferencial del ambiente, consideramos como significativa respecto de la separación de nichos la no superposición de las mismas. Las relaciones causales entre dichas características y las variables ambientales se estudian en las restantes Partes.

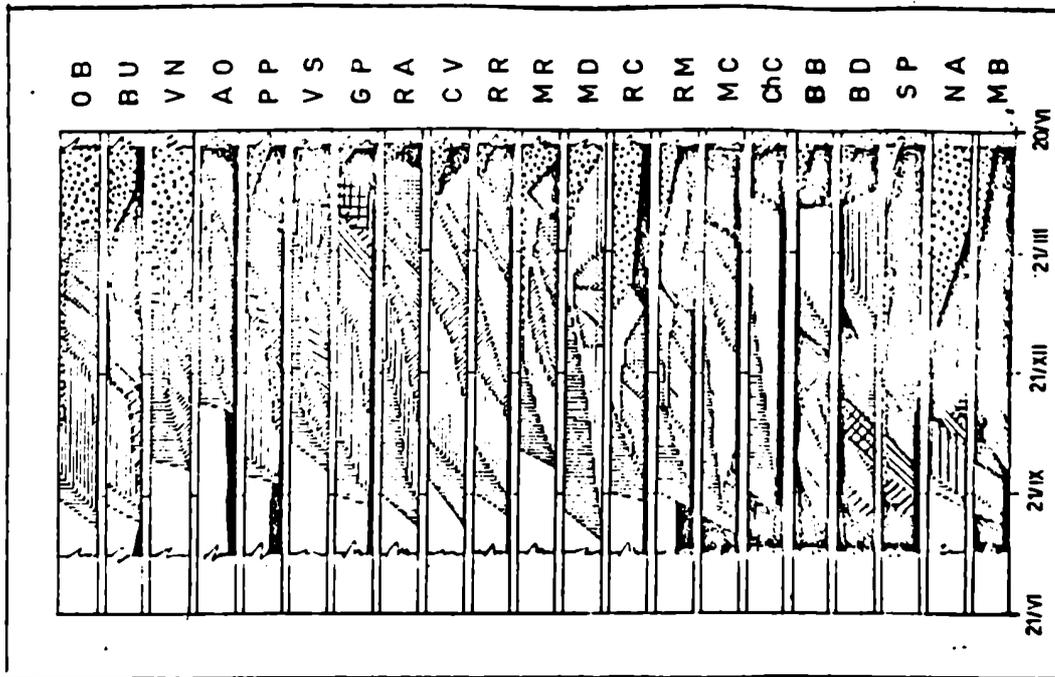


FIGURA 4.1. Duración e importancia relativa de cada fenofase por especie, entre fines de agosto y fines de mayo. Brotación, Desarrollo y Maduración de hojas y ramas, Brotes florales, Florecimiento, Producción de frutos, Apertura de frutos, cambio de color y caída de hojas, Permanencia de hojas.

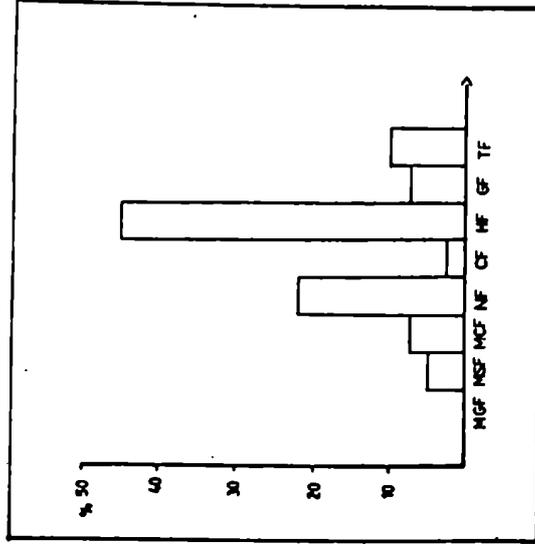


FIGURA 4.2. Frecuencia de cada forma de vida según Raukjaer: MGf: megafanerófitas; MSF: mesofanerófitas; NF: nanofanerófitas; CF: caméfitas; HF: hemicriptófitas; GF: geófitas; TF: terófitas.

5. EL FACTOR EDAFICO COMO VARIABLE DE NICHOS. LA ESTRATIFICACION DE RAICES.

La competencia por el agua y los nutrientes es importante aparentemente en aquellos ambientes en donde la escasez de los mismos es muy fuerte, de tal manera que la competencia por la luz pasa a ser un factor secundario. Ello ocurre principalmente en las zonas áridas y semiáridas. En general el papel de la competencia por los nutrientes y el agua sería el de modificar y regular el alcance de la competencia por la luz (Harper, 1964; Grime, 1973).

Aún cuando en esta zona no existe déficit de humedad (Gallopín, 1977), según Laya y Pazos (1976) habría un ligero déficit de precipitaciones. Puesto que el mismo ocurre durante la época de crecimiento (Parte I) esto podría significar que durante dicho período el agua y los nutrientes pueden ser los factores principales en la determinación de las relaciones de competencia. Sería factible entonces la ocurrencia de estrategias alternativas para la obtención de agua, evidenciadas por una estratificación de las raíces. Asimismo la estratificación de raíces podría estar relacionada con la concentración de nutrientes.

La distribución de éstos en el suelo depende, además de las características propias del mismo, de la cantidad de precipitación que existe. Esto condiciona el "lavado" de los horizontes más superficiales produciendo una acumulación en las partes más profundas (Orians, 1970). Es posible suponer la existencia de una estrategia que consista en extender las raíces en profundidad y aprovechar así nutrientes que no podrían ser utilizados, aún cuando no exista déficit de agua.

Por todos estos motivos es que se ha considerado la distribución de raíces como una variable probablemente significativa en la separación de nichos en la comunidad.

El gradiente ambiental sobre el que se medirán los nichos es la profun-

didad de arraigamiento.

Dado que esta es una variable integradora de las múltiples características edáficas se ha realizado una caracterización de los principales factores edáficos en función de la profundidad: cantidad de agua retenida, y efectivamente disponible para las plantas, contenido de nutrientes, pH, granulometría, textura, concentración de oligoelementos, materia orgánica, etc. Estas son las principales variables que se consideran importantes para las plantas (Kohnke, 1968; Beaver, 1956; Odum, 1973; Mueller-Dombois y ElleMBERG, 1974).

Los estudios descriptivos de raíces son abundantes, (Cole y Holch, 1941; Weaver y Darland, 1949a y b; Harris, 1967; Parrish y Bazzaz, 1976 y para nuestro país Frangi, 1973). Existen también trabajos que relacionan los patrones de arraigamiento con dimensiones significativas en cuanto a la separación de nichos (Whittaker, 1969; Orians, 1970; Parrish y Bazzaz, 1976). En todos los casos se toma en cuenta la estratificación de las raíces como variable indicativa de la explotación diferenciada de los recursos del suelo, sin considerar cuáles son los factores que condicionan las distintas estrategias. La profundidad de arraigamiento en sí misma ha sido considerada (Orshan, 1964; Whittaker, 1968; Parrish y Bazzaz, 1976) como una medida significativa para la separación de nicho o por lo menos, para el estudio de algunas características métricas del nicho tales como amplitud y superposición. En todos estos estudios se parte de la hipótesis de que la diferenciación en profundidad y en el período de crecimiento brindan una estimación adecuada de la separación de nicho. Esto implica que el recurso suelo como un todo es explotado en forma diferencial por las plantas.

Si bien esto es esencialmente correcto, la separación espacial de raíces podría deberse no a la explotación diferencial del suelo sino, por ejemplo, a relaciones de interferencia alelopáticas (Whittaker, 1969) o simplemente a la competencia por el espacio. De allí que sea necesario además estudiar la relación entre los distintos factores edáficos y la profundidad.

5.1. MATERIAL Y METODOS

Las observaciones realizadas comprenden dos partes básicas: el análisis de los factores ambientales, y la distribución en profundidad de las raíces, efectuadas ambas dentro y fuera de la clausura.

Para el análisis de los factores ambientales se realizó una descripción detallada del perfil de suelo sobre la que se desarrolla la comunidad estudiada.* Asimismo, de cada horizonte de suelo descrito se tomaron muestras que fueron posteriormente analizadas en laboratorio** obteniéndose la siguiente información:

- 1) pH : i) en pasta saturada, ii) en CaCl_2 0,01 M y iii) en agua (1: 2,5). Con electrodo de vidrio. Las suspensiones se agitaron 15 minutos y se decantaron también durante 15 minutos.
- 2) Resistencia en pasta saturada: con puente de conductividad Beckmann y celda standart del Bureau of Soils (USA).
- 3) Contenido de materia orgánica: Se utilizó el método de Wkley y Black, (1934) en escala semimicro, con determinación colorimétrica de la sal crómica liberada usando un Autoanalizador Technicon.
- 4) Cantidad de nitrógeno: Se empleó el método de Kjeldhal en escala semimicro para el ataque de la muestra, y se determinó el amonió por reacción

* - La descripción y análisis del perfil del suelo dentro de la clausura se debe a H. Laya y M. Pazos. Una descripción análoga la efectuó el Ing. D. Rodríguez fuera de la clausura.

** - Todos los análisis de suelo, incluyendo el estudio de retención de humedad fueron realizados en el Laboratorio de Suelos del INTA de Ba ríloche, gracias a la cooperación del Ing. R. Ortiz de INTA.

de indofenol, y también con Autoanalizador.

5) Granulometría: Se empleó el método de Bouyoucos (F.A.O., 1970) destruyendo la materia orgánica con H_2O_2 . Las fracciones se separaron de acuerdo al sistema internacional: < 2 micrones: arcilla 2 - 20 micrones: limo, 20 - 200 micrones: arena fina, 200 - 2000 micrones: arena gruesa.

6) Se determinaron las siguientes constantes de humedad de suelo: porcentaje de saturación, capacidad de campo, (% de agua retenida a 1/3 bar.), punto de marchitez permanente (% de agua retenida a 15 bares). Asimismo se construyeron las relaciones de tensión - humedad de suelo entre los límites de 1/3 B y 16 B. Todas estas determinaciones fueron realizadas por el método de la membrana de presión (Richards, 1954). Con dos replicas para cada horizonte. El método consiste básicamente en la medición del agua que conserva el suelo luego de que una muestra del mismo estuvo sometida durante 24 hs. a una presión dada. Cada medición se repite para varias presiones.

7) Se determinó el complejo de intercambio iónico para los siguientes elementos: Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} (U.S.D.A., 1970), la capacidad de intercambio catiónico y el local de ácidos intercambiables de acuerdo a la expresión: C.I.C. = T.E.B. + ácidos de intercambio, donde C.I.C. es la capacidad de intercambio catiónico total, T.E.B. el total de bases intercambiables.

8) Cantidad de fósforo presente: Se determinó por dos métodos distintos: por el método de Truog, (1930) y por el método del Departamento de Agricultura de Carolina de Norte (Nelson et al., 1953).

9) Contenido de oligoelementos: hierro y cobre a partir de extractos de suelo usando colorímetro.

A lo largo de una transecta de 20 metros de largo generada mediante una línea nivelada se obtuvieron muestras de suelo de la zona donde el arraigamiento era más abundante, se tomó una muestra cada 10 cm. lineales de tran-

secta. Cada muestra fue guardada en envases herméticos y llevada al laboratorio donde se determinaba su peso húmedo, y luego de 24 hs. a estufa en 105°C se volvía a pesar, tomando la diferencia como la cantidad de agua presente en la muestra la que posteriormente era referida al peso seco de la muestra.

Un análisis previo de laboratorio demostró que la variación en el contenido de humedad de una muestra conservada en dichos envases era del orden de 0.4% en 24 horas.

En cada uno de los puntos en donde se tomaba la muestra de suelo, se determinaba además el microrelieve medido como la altura del suelo respecto a la línea nivelada y la cobertura vegetal por especie, con una varilla de 2 mm. de diámetro sostenida verticalmente en cada punto, como se describió en la Parte 2. Estas mediciones y extracciones de muestras fueron realizadas luego de una lluvia abundante, y repetidas después de un período largo de sequía, dos semanas, el período más largo sin lluvias que ocurrió en la zona durante el estudio.

Se efectuaron estas mediciones con el fin de determinar en que momento las especies se encuentran por debajo del punto de marchitez permanente de cada horizonte o profundidad en donde arraigan.

El análisis y descripción de la microtopografía fue realizado además en forma cualitativa, describiendo el tipo de relieve microtopográfico de acuerdo a las distintas formas posibles tal como se muestran en la Figura 5.1. Se ha seguido para la clasificación de los microrelieves la descripción de Godron et al. (1968). Estas observaciones se efectuaron cada 10 cm. para la zona cubierta por diez puntos de transecta y para la zona total donde se desarrolló la misma. En cada uno de los puntos se tomó además la profundidad de la hojarasca.

Para la descripción de los sistemas radicales se efectuaron excavaciones en la cercanía de cada especie, en especial de ser posible en una zona

19

donde hubiera abundancia de individuos, y se realizó el análisis de acuerdo al método del perfil de pared (Schuurman y Goedewaagen, 1971). Consiste en la realización de excavaciones que permitan una visión completa de los sistemas radicales. En nuestro caso las excavaciones medían entre 1,5 y 3 metros de largo, 2,5 a 3 metros de profundidad por 1 a 1,5 metros de ancho.

Las excavaciones se repitieron para cada especie o grupo de especies aprovechando el mismo pozo cada vez que la cercanía entre especies distintas lo permitía. Una vez realizada la excavación se procedía a nivelar la pared adyacente al individuo observado y sobre aquella se disponía una grilla de metal e hilos en donde cada celda medía 5 x 5 cm. La grilla fué fijada al suelo por largos clavos. Una vez nivelada ésta se procedía a limpiar cuidadosamente cada pared de manera de facilitar la visión de las raíces más finas, sin cortar ninguna de ellas. En papel previamente cuadrículado de acuerdo a la escala de la grilla se realizó un mapeo detallado de las raíces de distintos diámetros de acuerdo a la siguiente escala: > 10 mm., 5-10 mm., 1-5 mm., 0.5-1 mm., y menores de 0.5 mm. Al mismo tiempo que se realizaba el mapeo se efectuó un recuento de raíces, también por estos intervalos de tamaños. Para todos los análisis posteriores se tomó en cuenta la cantidad de raíces finas que se contaron en cada cuadrado.

El perfil de pared, tanto en profundidad como en desarrollo lateral tuvo como fin el mapeo y recuento de todo el sistema radical de las plantas. En el caso de especies rizomatosas o estoloníferas se realizó el bosquejo hasta que más de un "individuo", un tallo, era incluido en el perfil o bien hasta que se comprobaba la uniformidad o periodicidad del desarrollo radical.

Para los árboles se realizó la observación de los sistemas radicales en cortes del camino. La amplitud de nichos se calculó a partir de la distribución en profundidad de las raíces, según las mismas ecuaciones usadas en

las Partes 3 y 4. Fueron ignoradas las variaciones laterales ya que, como se verá, no son de importancia.

La amplitud fue calculada en función de la profundidad de arraigamiento. Se realizaron dos cálculos independientes. En uno de ellos cada clase, "estado" de la matriz del recurso era de 2 cm. de profundidad, se construyó una matriz para cada estrato. El número de clases para cada matriz fue determinado en base a la profundidad máxima de la especie hallada a mayor profundidad. Se obtuvo entonces un B máximo para herbáceas y otro para arbustos.

Para el otro cálculo se construyó una única matriz en donde cada clase representa un horizonte del suelo.

Todas las observaciones que se han descrito hasta ahora se realizaron dentro de la clausura y fuera de la misma. Los diagramas y recuento de raíces que fueron hechos para cada especie se repitieron para varios "individuos" de cada especie, con el fin de contar con replicados que aseguraran la confiabilidad de los resultados obtenidos. Para hierbas se efectuaron entre 5 y 12 observaciones independientes, para arbustos de 3 a 9 y para árboles de 2 a 4, según la especie considerada.

5.2. RESULTADOS

5.2.1. El Suelo, Descripción y Características Físico-Químicas

Los suelos de la Cuenca del Río Manso Superior se hallan desarrollados fundamentalmente sobre cenizas del miembro Lago Mascardi (Laya y Pazos, 1976). Se caracterizan por la escasa diferenciación de horizontes genéticos, dado que en general se desarrollan a partir de sedimentos relativamente recientes (Laya y Pazos, 1976). Existen en la zona aportes sucesi-

vos de ceniza que condicionan esta característica del desarrollo. Por lo tanto no existe enriquecimiento por iluviación.

De allí que los horizontes que ocurren en profundidad, salvo los horizontes O₁, O₂, A₁ y (A) se nombren como variaciones del horizonte C. Existe un horizonte enterrado que aparece entre los 30 y 70 cm. de la superficie en forma constante en toda la Cuenca.

Existe además una capa de lapilli medio (grueso y fino) intercalada entre las cenizas del miembro Lago Mascardi, en general se ubica a más de un metro de la superficie, y su espesor varía entre 1,5 y 30 cm. (Laya y Pazos, 1976).

El suelo sobre el que se desarrolla la comunidad estudiada se ha originado sobre cenizas del miembro Lago Mascardi (Laya y Pazos, 1976), presenta un drenaje algo excesivo, y el sustrato es rocoso y coluvial sobrepuesto, la capa de agua es clasificada por Laya y Pazos como profunda, por debajo de los dos metros. La descripción del perfil comprende los siguientes horizontes:

O₁: Entre 2 y 7 cm. de espesor, hojarasca reconocible de Nothofagus antártica, Schinus patagónico y varias herbáceas.

O₂: 3 a 8 cm. de espesor, restos orgánicos fraccionados en su mayoría no reconocibles.

A₁₁: Incluye el horizonte O₁ y O₂, arenoso franco, fino y medio. Incluye una capa de 2 cm. de ceniza del miembro Lago Totoral. Color húmedo, pardo muy oscuro (10YR 2/2); y seco, pardo grisáceo oscuro (10YR 4/2). No posee estructuras apreciables, es muy friable y muy poco consolidado y muy poroso así como muy hidrófobo, el límite es suave. 10 cm. de profundidad.

A₁₂: Arenoso franco y medio. Color húmedo, negro (10YR 2/1); y seco, gris oscuro (10YR 4/1.5); estructura formada por bloques subangulares finos, muy débiles y muy friables, muy poco consolidado. Poros finos intersticiales

muy abundantes, muy hidrófobo, límite claro suave. Espesor 11 cm.

A/C: Arenoso a arenoso franco. Color húmedo, pardo oscuro (10YR 2/2); seco, pardo grisáceo (10YR 4.5/2); estructura formada por bloques subangulares, finos y muy débiles. Muy friable y muy poco consolidado. Poros finos intersticiales finos muy abundantes. Límite claro, suave. Espesor 16 cm.

C: Arenoso a arenoso franco. Color húmedo, pardo muy oscuro (10YR 2/2) y seco, pardo grisáceo (10YR 5/2); sin estructura, muy friable, y muy poco consolidado, poros muy abundantes, límite abrupto, suave. Espesor 27 cm.

II Alb: Arenoso franco, fino y medio. Color húmedo, pardo oscuro (10YR 4/2) sin estructura, friable, poco consolidado, poros muy abundantes, límite claro, suave. Espesor 26 cm.

III C1: Arenoso franco a franco arenoso. Color húmedo, pardo a pardo oscuro (10YR 4/3), y seco, pardo amarillento claro (10YR 6/4). Sin estructura, muy friable, muy poco consolidado, poros muy abundantes, límite gradual suave. Espesor 32 cm.

III C2: Arenoso franco a franco arenoso. Color húmedo, pardo amarillento oscuro (10YR 4/4) y seco, pardo amarillento claro (10YR 6/4). Sin estructura, muy friable, muy poco consolidado, poros muy abundantes.

El perfil hecho fuera de la clausura es estrechamente similar a la detallada descripción de Laya y Pazos para el suelo dentro de la clausura. Los resultados de los análisis de laboratorio efectuados sobre muestras tomas en cada horizonte dentro y fuera de la clausura se presentan en la Tabla 5.1.

Posteriormente se agruparon las muestras de todos aquellos horizontes en donde ocurría una densidad de arraigamiento diferencial. Desde el punto de vista de la densidad de arraigamiento se ha dividido el suelo en cua

TABLA 5.1.: ANALISIS GENERAL DE LOS HORIZONTES DE SUELO, DENTRO DE LA CLAUSURA (DC) Y FUERA DE LA MISMA (FC). M.O: MATERIA ORGANICA; N: NITROGENO; C/N: RELACION CARBONO-NITROGENO; CIC: CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO; A: ARCILLA; L: LIMO; ARF: ARENAS FINAS; ARG: ARENAS GRUESAS.

| HORIZONTES | pH Cl ₂ Ca | M.O | N | C/N | CIC total | V A R I A B L E S | | | L | A | L | A R F | A R G |
|-----------------|--------------------------|------|-------|------|--------------|-------------------|----------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | | | | | Na ⁺ | K ⁺ | S | | | | | |
| H +01 +02 | DC | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | FC | 5.60 | 28.09 | 0.50 | - | 50.40 | 0.15 | 0.52 | 9.56 | 11.95 | 47.30 | 31.19 | - |
| O A11 | DC* | 5.9 | 8.11 | 0.27 | 17.1 | 17.20 | 0.11 | 0.13 | - | - | - | - | - |
| | FC | 5.55 | 4.74 | 0.20 | - | 32.96 | 0.12 | 0.29 | 10.12 | 12.93 | 38.81 | 38.14 | - |
| R A12 | DC | 5.8 | 6.37 | 0.21 | 17.8 | 16.61 | 0.09 | 0.10 | - | - | - | - | - |
| | FC | 5.30 | 4.27 | 1.20 | - | 33.60 | 0.26 | 0.54 | 7.32 | 10.70 | 38.55 | 43.43 | - |
| Z A/C | DC | 5.8 | 3.59 | 0.21 | 17.8 | 8.90 | 0.09 | 0.10 | - | - | - | - | - |
| | FC | 5.80 | 4.07 | 0.18 | - | 19.78 | 0.14 | 0.08 | 6.63 | 11.16 | 57.79 | 24.42 | - |
| O C | DC | 5.9 | 3.59 | 0.13 | 15.5 | 8.90 | 0.07 | 0.08 | - | - | - | - | - |
| | FC | 6.20 | 2.05 | 0.09 | - | 22.88 | 0.12 | 0.06 | 6.78 | 9.76 | 43.10 | 40.36 | - |
| T IIAB | DC | 6.0 | 2.94 | 0.11 | 15.1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | FC | 6.05 | 2.29 | 0.08 | - | 25.54 | 0.10 | 0.04 | 6.92 | 9.88 | 38.47 | 44.73 | - |
| S IIIC1 | DC | 6.1 | 2.31 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | FC | 5.95 | 2.41 | 0.13 | - | 35.62 | 0.10 | 0.18 | 7.65 | 15.60 | 54.11 | 22.64 | - |
| S IIIC2 | DC | 6.2 | - | - | - | 15.81 | 0.09 | 0.05 | - | - | - | - | - |
| | FC | 6.00 | 4.35 | 0.18 | - | 41.55 | 0.15 | 0.08 | 7.83 | 10.56 | 55.12 | 26.49 | - |

* - El horizonte A11 (DC) incluye los horizontes 01 y 02. El análisis textural dentro de la clausura ha sido efectuado por clases texturales (ver descripción de horizontes en el texto).

TABLA 5.11. : ANALISIS GENERAL DE CUATRO CAPAS DE SUELO, DIFERENCIADAS DE ACUERDO A LA DENSIDAD DE ARRAIGAMIENTO.

| VARIABLE | C A P A S | | | |
|-----------------------------|-----------|-------|-------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Profundidad (cm.) | 0-10 | 10-35 | 35-80 | 80-120 |
| pH Cl_2Ca 0.01M | 5.35 | 5.45 | 5.65 | 5.75 |
| pH agua | 6.10 | 6.40 | 6.50 | 6.55 |
| Pasta (resistencia) | 2000 | 8800 | 10000 | 10000 |
| pH | 5.85 | 6.30 | 6.60 | 6.70 |
| % materia orgánica | 19.24 | 4.64 | 2.91 | 2.28 |
| % nitrógeno | 0.61 | 0.22 | 0.17 | 0.13 |
| C/N | 18.30 | 12.59 | 9.94 | 10.15 |
| CIC Total | 36.28 | 20.36 | 21.53 | 28.48 |
| Acidos intercambiables | 13.72 | 15.18 | 18.07 | 27.16 |
| Na ⁺ | 0.06 | 0.03 | 0.02 | 0.03 |
| Ka ⁺ | 0.57 | 0.16 | 0.14 | 0.17 |
| Ca ⁺⁺ | 19.15 | 3.93 | 2.23 | 0.62 |
| Mg ⁺⁺ | 2.78 | 1.06 | 1.07 | 0.50 |
| Na/T | 22.56 | 5.18 | 3.46 | 1.32 |
| Cu (ppm) | 0.51 | 0.54 | 0.34 | 0.41 |
| Fe (ppm) | 3.0 | 27.0 | 50.9 | 70.3 |
| % arcilla | 9.21 | 10.23 | 10.23 | 12.46 |
| % limo | 21.46 | 23.03 | 29.03 | 34.46 |
| % arena fina | 30.95 | 30.34 | 39.36 | 30.02 |
| % arena gruesa | 38.38 | 36.40 | 20.54 | 23.06 |
| Relación P-N | | | | |
| Nelson <u>et al.</u> (1953) | 49.00 | 28.50 | 14.00 | 10.00 |
| Truog (1930) | - | - | - | - |

capas: entre la superficie y los 10 cm. de profundidad, entre 10 y 35 cm., entre 35 y 80 cm. y por debajo de los 80 cm. Ello corresponde a los horizontes O1 + O2 + A11, A12 + A/C, C + 11Ab y 11C1 + 11C2.

Los resultados de los análisis químicos de las muestras por capas se presentan en la Tabla 5.1.

Los análisis por capas se efectuaron dentro de la clausura ya que, la distribución de raíces es independiente de la coacción, como se vera más adelante.

Se observa que el pH se mantiene en valores relativamente constantes, entre medianamente ácido a ligeramente ácido según la determinación que se haya realizado.

La cantidad de materia orgánica como es obvio es muy abundante en el horizonte superficial para luego disminuir en profundidad. Algo semejante ocurre en el caso de la relación C/N y con el porcentaje de N. Asimismo, la capacidad de intercambio catiónico total es mayor en el primer horizonte y en el horizonte más profundo. El contenido de bases intercambiables disminuye con la profundidad. A pesar de este hecho, la concentración de ácidos (H^+ y Al^{+++}) intercambiables aumenta en profundidad, esto debido seguramente a la lixiviación que ocurre en este suelo (Laya y Pazos, 1976). Asimismo, no existen carbonatos libres en ningún horizonte.

El fósforo, en el caso del método de Troug (1930) da resultados negativos, mientras que mediante el método de Nelson et al. (1953) da valores muy bajos en todas las capas, aún cuando en la más superficial sea mayor. Esto implica que, como en la mayoría de los suelos forestales, es esperable la respuesta a la fertilización con fósforo en todos los horizontes.

En general para todas las variables que se han mencionado, el horizonte más superficial se diferencia mucho más de los restantes horizontes, que éstos entre sí. Ello implica una fuerte no-linealidad en la distribución

de los recursos edáficos. Es de esperar por lo tanto que ocurra un desarrollo análogo de los sistemas radicales, en respuesta a estos factores, si es que son significativos en la separación de nichos.

Antes de considerar los resultados de las mediciones de la cantidad de agua retenida en el suelo, y su accesibilidad para las plantas, se describirá el significado y utilidad de las mismas.

El agua ejerce sus efectos sobre el suelo y plantas en función de su energía libre. Esta última está determinada por el contenido de humedad del suelo, la atracción del agua por las partículas de suelo, la temperatura y la concentración de sustancias disueltas, en especial sales. A mayor humedad del suelo, mayor temperatura y menor cantidad de sales disueltas, menor será la atracción del suelo sobre el agua, por lo tanto mayor será su energía libre. La energía libre es considerada aquí como una medida de la tendencia de escape o de cambio del sistema contenido de agua en el suelo (Kohnke, 1968).

La tensión del agua del suelo será por lo tanto igual al trabajo necesario para cambiar su energía por unidad de masa hasta llevarla a la energía del agua pura y libre.

La mayor ventaja en el uso de unidades de energía para medir la accesibilidad del agua es que toma en cuenta las propiedades del mismo. Esto brinda una representación más ajustada de la existencia de agua disponible que su simple caracterización como porcentaje o cantidad absoluta. Permite por lo tanto establecer la cantidad de agua disponible en forma efectiva, independientemente de la cantidad de agua total que haya en un momento dado.

La tensión a que está sometida el agua del suelo está influida por una componente mátrica, la atracción de las moléculas de agua por las partículas del suelo; y por una componente de solutos, la presión osmótica debida a las sustancias disueltas en el agua. La tensión que se mida como

el trabajo a realizar para llevar el agua del suelo hasta el estado de agua libre y pura, indica el estado total del agua en cuanto a su energía libre, sin considerar el mecanismo por el cual la misma es atraída. Por ejemplo, un suelo con un contenido de 40% de agua no tendrá agua disponible para las plantas si la tensión a la que está sometida es mayor que la que corresponda al punto de marchitez permanente. Y vice-versa, un suelo con contenido de apenas un 5% de agua podrá liberarla para las plantas si la tensión a la que está sometida es menor que la que corresponda a dicho punto.

El primer caso es un ejemplo de lo que ocurre en suelos fuertemente salinos o muy arcillosos, el segundo es el caso de un suelo muy arenoso, con poca cantidad de sales disueltas, tal como ocurre en la estepa patagónica (R. Ortiz, com.per.).

Por todas estas razones se ha preferido caracterizar la humedad de las distintas capas en función de su tensión más que de acuerdo a la cantidad de agua total efectivamente presente.

Una medida de uso común para este tipo de determinaciones es $pF = \log h$ (Kohnke, 1968), el logaritmo decimal de la diferencia de energía libre medida en altura de la columna de agua que equilibra dicha tensión, independientemente de los mecanismos de retención involucrados.

De esta manera, el pF no es un valor absoluto puesto que la densidad de agua cambia con la temperatura y la atracción gravitatoria que a su vez cambia según el lugar. Se ha sugerido (Kohnke, 1968; Beaver, 1959) medir la tensión en bares o milibares, dado que estos son valores absolutos. En este caso la medida fue tomada en bares y transformada a valores de pF calculados de acuerdo a la expresión citada. Se ha mantenido así la convención que se sigue utilizando para estas medidas.

El concepto de capacidad de campo, la condición de humedad estable que el suelo alcanza luego de haber drenado durante varios días a partir de un

estado de total saturación, presenta el inconveniente de que no es aplicable de la misma manera a todos los suelos (Kohnke, 1968). De allí que para expresar este estado de estabilidad hídrica se usará aquí la cantidad de agua que existe en el suelo bajo una tensión de $1/3$ de bar. el mismo es un valor equipotencial que permite comparaciones directas entre suelos o entre horizontes.

El punto de marchitez permanente, aquí considerado como la condición de humedad de suelo en la que la accesibilidad de agua por las raíces es menor que la pérdida por transpiración, se establece como el porcentaje de agua existente a una tensión de 15 bares. Existe evidencia experimental de que a esta tensión o a tensiones menores ocurre el punto de marchitez para una gran cantidad de suelos (Kohnke, 1968). Por lo tanto debe tenerse en cuenta que cuando se hable de punto de marchitez permanente se tratará en realidad de la humedad del suelo bajo 15 bares de tensión. Análogamente, la expresión capacidad de campo, se refiere a la humedad bajo $1/3$ de bares de tensión.

Las mediciones fueron hechas a las siguientes presiones: 16, 14, 12, 10, 8, 6, 4, 2, 1, 0.5, y 0.3 bares. Los resultados se presentan en la Figura 5.2. y Tabla 5.III.

Se observa que la capa más superficial es la que mayor cantidad de agua retiene como porcentaje del peso seco del suelo, para todo el rango de presiones. Las siguientes capas retienen mucha menos agua que la primera. Además existe un gradiente en profundidad tal que la capa inmediatamente por debajo de la superficial es la que menos agua retiene para todas las presiones, aumentando para las restantes.

Para valores de pF menores de 3 (Figura 5.2.) ocurre además una inversión entre la humedad retenida por los horizontes 2 y 3. Esto probablemente esté influido por la compactación a la que se ven sometidas las muestras al realizar la medición. Sin embargo, es un hecho comprobado (Kohnke,

TABLA 5.III.: AGUA RETENIDA COMO PORCENTAJE DE PESO SECO DE SUELO PARA CADA CAPA A DISTINTAS PRESIONES. LAS MUESTRAS FUERON SO METIDAS DURANTE 24 HORAS A CADA PRESION.

| PRESION (BARES) | C A P A S | | | |
|-----------------|-----------|-------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 16 | 42.06 | 17.31 | 20.13 | 31.42 |
| 14 | 45.98 | 18.00 | 20.52 | 33.09 |
| 12 | 49.18 | 18.67 | 21.85 | 34.96 |
| 10 | 54.22 | 18.68 | 23.02 | 35.82 |
| 8 | 59.26 | 19.34 | 24.14 | 39.78 |
| 6 | 64.30 | 19.99 | 25.56 | 43.78 |
| 4 | 69.33 | 24.46 | 31.13 | 48.62 |
| 2 | 74.35 | 29.39 | 37.89 | 54.25 |
| 1 | 105.24 | 46.23 | 47.39 | 60.55 |
| 0.5 | 129.16 | 66.92 | 62.48 | 70.51 |
| 0.3 | 137.05 | 74.12 | 70.22 | 79.82 |

17

1968) que la conductividad del agua es mayor para suelos más arenosos a bajas tensiones invirtiéndose esta relación para tensiones que son más altas. El hecho de que la capa 3 sea más arenosa que la 2 y que consecuentemente retenga mayor cantidad de agua a altas tensiones ocurriendo la inversa para extremos bajos parecería confirmar este hecho.

En la tensión correspondiente al punto de marchitez, la diferencia en la cantidad de agua retenida por las capas 2 y 3 es de aproximadamente 3 %. Entre estas y la capa 4 existe la misma diferencia que entre la capa 1 y la 4, cerca del 11%. En cambio sobre la tensión 1/3 de bar la diferencia es baja entre las tres capas inferiores, siendo mucho mayor la cantidad de agua retenida por el horizonte más superficial.

Para las plantas es importante no sólo la cantidad absoluta de agua retenida en el suelo sino además la accesibilidad de la misma. La diferencia entre el agua retenida en la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente define el rango de humedad dentro del cual hay agua accesible.

En la Figura 5.3. se presenta la cantidad de agua retenida en función de la profundidad para la tensión máxima y mínima. Asimismo se muestra el rango de accesibilidad para las plantas en cada capa. Los valores de agua retenida no guardan entre sí la misma relación que los de agua disponible.

La retención es menor para la capa 2 a altas tensiones y para la capa 3 cerca de la capacidad de campo. En cambio el rango dentro del cual hay agua accesible disminuye en forma continua en profundidad.

Para analizar las estrategias de estratificación de raíces se tendrán en cuenta estas condiciones del balance hídrico de las distintas capas.

Se observa que el rango dentro del cual el agua es accesible es mayor

para la capa 1. Además su punto de marchitez permanente es el más alto, 42%. La capa de menor punto de marchitez permanente es la capa 2, con 17%; le siguen la capa 3 con 20% y la 4 con 40%. Esto implica que para valores relativamente altos de humedad de suelo la capa 1 será la que libere más agua. En cambio si el suelo es en general "seco" la capa que más agua liberará será la subsuperficial.

Esto indica que de existir estratificación de raíces, en función del agua, la profundidad de las mismas estará determinada por el balance hídrico del suelo y también por el régimen de alimentación hídrica de éste.

Las características texturales, el contenido y tipo de materia orgánica son los factores determinantes de la diferenciación entre horizontes en cuanto al balance hídrico y la capacidad de intercambio catiónico (Beaver, 1959; Daubenmire, 1959; Kohnke, 1968). Se verá ahora la importancia relativa de cada factor en dicha diferenciación.

En la Figura 5.4. se presentan curvas acumulativas para las distintas clases texturales de cada capa de acuerdo al sistema internacional.

En todos los horizontes predomina la fracción arena, siendo el porcentaje de la fracción arcilla el más bajo de las cuatro fracciones. Paralelamente se observa un aumento en la proporción de arcilla, y en especial de fracciones finas a medida que aumenta la profundidad.

Ocurre una brusca disminución de la cantidad de materia orgánica por debajo del horizonte O2 (ver Tabla 5.1.), la cual sigue disminuyendo en profundidad.

La importancia de las arcillas en la composición del suelo, se debe fundamentalmente a la gran superficie específica de las mismas. Poseen la capacidad de intercambiar cationes, lo cual es la base de la nutrición vegetal. Asimismo, la cohesividad de las partículas arcillosas debido a su

pequeñez y superficies planas actúan como cemento del suelo dándole cohesión. Algunos de los minerales de arcilla son capaces de expandirse incorporando agua en su estructura; expansiones y contracciones sucesivas permiten el desarrollo de estructuras agregadas.

De allí que la textura de los suelos, en especial la presencia y cantidad de fracciones finas, sea un fuerte condicionante de las características de los sistemas radicales asociados.

La materia orgánica comparte algunas de las propiedades mencionadas, también coadyuda a la cohesión del suelo, aumenta la capacidad de retención de agua debido a un mejoramiento de la estructura del suelo. Además el humus posee capacidad de intercambiar cationes, al tiempo que libera fosfatos más rápidamente de los que pueden hacerlo los coloides inorgánicos. Humedecidos, el humus y la materia orgánica se expanden incorporando agua, aún cuando a diferencia con las arcillas una vez secado es difícil de volver a humedecer debido a la pequeñez de los poros que quedan y a los componentes hidrofóbicos que lo forman, aceites, ceras y resinas. El agregado de materia orgánica al suelo aumenta la agregación de las partículas conduciendo a una estructura compuesta por poros grandes y pequeños, lo cual mejora a su vez una mejor infiltración y percolación, disminuye el escurrimiento superficial y la erosión, así como mejora también el régimen de aireación del suelo. El humus verdadero además se une a las arcillas formando complejos que condiciona la formación de agregados y protege a estos de la dispersión por el agua.

Por todo ello es importante para el análisis de sistemas radicales considerar las variaciones que ocurran en el contenido de materia orgánica y arcillas en suelo.

La capacidad de intercambio catiónico se halla relacionada tanto con el porcentaje de fracciones finas, limo y arcillas como con la cantidad de materia orgánica. Algo similar ocurre con el caso de la cantidad de agua re

tenida en el suelo.

En la Figura 5.5.(a) y (b) se observan dichas relaciones para cada capa.

Se efectuó una regresión múltiple entre: a) la capacidad de intercambio catiónico, la proporción de fracciones finas y la cantidad de materia orgánica; b) entre la cantidad de agua retenida a 16 bares, el porcentaje de arcilla y limo, y la cantidad de materia orgánica; c) cantidad de agua retenida a 0.3 bares, porcentaje de arcilla y limo y porcentaje de materia orgánica; y d) rango de humedad accesible, porcentaje de arcilla y limo y porcentaje de materia orgánica. Los resultados de estas regresiones se presentan en la Tabla 5.IV.

Salvo la primera, que se ha realizado tomando en cuenta los horizontes del suelo (N=8), las restantes se han efectuado sobre un total de cuatro datos (N=4), puesto que la retención de agua fue medida por capas. De allí que estas regresiones tengan valor puramente indicativo de las relaciones que existen entre las variables, careciendo de significación estadística.

Se observa que el 81% de la variación en los valores de capacidad de intercambio catiónico (CIC) y el 99% de la variación de los porcentajes de agua retenida a 16 bares se explican por la combinación del porcentaje de fracciones finas y la cantidad de materia orgánica. Asimismo existiría una mejor correlación entre la CIC y agua retenida con la cantidad de materia orgánica (.82 y .78 respectivamente) que con el porcentaje de arcilla y limo.

El principal factor condicionante de la cantidad de agua retenida a 0.3 bares es la cantidad de materia orgánica ($r = .98$). La correlación entre la cantidad de agua y el contenido de arcilla y limo es comparativamente mayor a bajas presiones que en presiones cercanas al punto de mar-

TABLA 5.IV.: REGRESIONES MULTIPLES ENTRE: a) CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO: X₁, PORCENTAJE DE FRACCIONES FINAS: X₂ Y PORCENTAJE DE MATERIA ORGANICA: X₃; b) PORCENTAJE DE AGUA RETENIDA A 16 BARES (X₁), X₂ Y X₃; c) PORCENTAJE DE AGUA RETENIDA A 0.3 BARES (X₁), X₂ Y X₃; d) RANGO DE HUMEDADES ENTRE LOS QUE HAY AGUA DISPONIBLE (X₁), X₂ Y X₃.

a) $X_1 = 3.66 + 1.26 X_2 + 0.71 X_3$
 $r_{1,2} = 0.54$ $r_{1,3} = 0.74$ $r_{2,3} = -0.33$ $R_{1,2,3}^2 = 0.81$

b) $X_1 = -39.34 + 1.40 X_2 + 2.00 X_3$
 $r_{1,2} = -0.13$ $r_{1,3} = 0.78$ $r_{2,3} = -0.72$ $R_{1,2,3}^2 = 0.99$

c) $X_1 = -26.38 + 4.63 X_2 + 1.25 X_3$
 $r_{1,2} = -0.57$ $r_{1,3} = 0.98$ $r_{2,3} = -0.72$ $R_{1,2,3}^2 = 0.99$

d) $X_1 = 38.54 + 2.79 X_2 + 0.10 X_3$
 $r_{1,2} = -0.74$ $r_{1,3} = 1$ $r_{2,3} = -0.72$ $R_{1,2,3}^2 = 1$

chitez. Ello implicaría que las fracciones finas revisten más importancia en la retención de agua en suelos húmedos que en secos.

Asimismo, ambos factores explicarían el 99% de la variación en la cantidad de agua retenida a 0.3 bares.

El agua accesible, la diferencia entre el porcentaje correspondiente a la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente muestra una alta correlación con el porcentaje de materia orgánica presente en cada horizonte, tal como se observa en la Tabla 5.IV. y Figura 5.6. Esto confirma y amplía los resultados ya mencionados. Aún cuando la cantidad de agua retenida a 16 y 0.3 bares se correlaciona fuertemente con la cantidad de materia orgánica y en forma más débil con la proporción de fracciones finas, el agua que efectivamente estará disponible para las plantas se correlacionaría en mayor grado aún con el contenido de materia orgánica.

Dada la relación entre la CIC y el agua retenida a 16 bares ambas variables se hallarían controladas por los mismos factores, y en magnitud semejante (Figura 5.7.).

Hasta aquí se ha señalado que las variables más importantes desde el punto de vista biológico, la CIC y el agua disponible se relacionan fundamentalmente con el contenido de materia orgánica antes que con el contenido de arcilla y limo. Se verá ahora a que responde la densidad de arraigamiento de toda la comunidad.

Para tal fin se han reunido los recuentos de raíces realizados cada 2 cm. según las cuatro capas ya mencionadas.

De la regresión entre la densidad de arraigamiento en cada capa con la CIC y la cantidad de agua disponible surge (Tabla 5.V.) que el factor preponderante para el arraigamiento de las plantas lo constituye la accesibilidad de agua antes que el contenido de nutrientes (Figura 5.8.).

TABLA 5.V.: REGRESION MULTIPLE ENTRE LA DENSIDAD DE ARRAIGAMIENTO X1;
LA CAPACIDAD DE INTERCAMBIO CATIONICO X2; Y EL RANGO DE
DISPONIBILIDAD DE AGUA X3. N=4.

$$X1 = - 44.28 + 1.32 X2 + 0.50 X3$$

$$r_{1,2} = 0.74 \quad r_{1,3} = 0.99 \quad r_{2,3} = 0.80 \quad R^2_{1,2,3} = 0.99$$

Se analizará ahora la relación entre la variación temporal de la humedad del suelo y la abundancia de raíces finas.

En la Figura 5.9. se presentan los valores simples y acumulados de densidad de raíces en función de la profundidad. Dado que el 78% de aquellas aparecen en las primeras dos capas, solamente la capa superficial posee casi el 70% del arraigamiento total, el contenido de humedad de estas dos primeras capas será de principal importancia para toda la comunidad.

A su vez, dado que el punto de marchitez permanente de la capa subsuperficial es bajo (17%) comparado con el de la capa 1 (42%), se infiere que el contenido de agua de la primera capa será el factor crítico para la accesibilidad de agua por las plantas.

El contenido de humedad de la capa 1 (horizontes 01,02,A11) fue determinado en puntos separados 10 cm. sobre una transecta en la que se determinaron simultáneamente la cantidad de intercepciones de plantas. Dicho contenido se presenta en la Figura 5.10. como porcentaje de peso seco de suelo en función de la cantidad de intercepciones vegetales, agrupadas por clases.

Sólo para aquellos puntos con más de 13 intercepciones, la humedad de la capa 1 está por encima, aún cuando muy cerca, del punto de marchitez

permanente. En todos los puntos con menos intercepciones la humedad es ligeramente menor que dicho valor. Esto sugeriría que las intercepciones vegetales poseen poca influencia en el control de la evaporación de agua a partir del suelo.

En la Tabla 5.VI. se presentan los valores promedio luego de sequía de la humedad de la capa 1 para los puntos en que ocurren las distintas especies. Salvo Maytenus chubutensis, Bromus unioloides, Relbunium richardianum, Veronica serpyllifolia y Vicia nigricans, las restantes especies se hallan en un suelo en donde la capa más superficial no está en condiciones de liberar agua para las plantas; es esperable por lo tanto que ocurra arraigamiento también en horizontes más profundos de tal manera de compensar este déficit que ocurre en los períodos de sequedad.

Los períodos de sequedad del horizonte superficial son breves y poco frecuentes en la zona. Esto se demuestra en la Figura 5.II. donde se presenta la frecuencia de períodos sin lluvia medidos en días.* Sólo el 2% de los períodos sin lluvia tienen una duración mayor de dos semanas. El promedio es de 7 días seguidos sin precipitaciones. A su vez, sólo una parte, aproximadamente el 44% ocurre en períodos con déficit de precipitaciones de acuerdo al balance hídrico realizado por Laya y Pazos (1976) a partir de datos de las estaciones Pampa Linda (1972-1975) y Lago Mascardi (1970-1975).

Por todo ello y dado que luego de un período relativamente prolongado de sequía tal como el aquí estudiado el déficit de humedad respecto del punto de marchitez permanente es pequeño y existe sólo para el horizonte superficial, la accesibilidad de agua en las dos primeras capas de suelo sería suficiente para la mayoría de las especies.

* - Este cálculo se efectuó a partir de los promedios de precipitación diaria de las estaciones Pampa Linda y Lago Mascardi para los cinco años de registro.

TABLA 5.VI.: NUMERO (N) Y PORCENTAJE (%) DE RAICES POR ESPECIE EN CADA CAPA, Y HUMEDAD PROMEDIO (H) DE LA CAPA 1 LUEGO DE SEQUIA PARA AQUELLOS PUNTOS EN QUE OCURRE CADA ESPECIE. EN LA COLUMNA L SE INDICA EL ANCHO EN cm. DE LA PARED SOBRE LA QUE SE REALIZO CADA RECUESTO DE RAICES.

| | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | L | H |
|-------------------------------|------|-----|------|----|------|----|-----|----|-----|------|
| | N | % | N | % | N | % | N | % | | |
| <u>Maytenus chubutensis</u> | 524 | 42 | 137 | 11 | 537 | 46 | | | 120 | 42.9 |
| <u>Mutisia retusa</u> | 109 | 12 | 54 | 6 | 181 | 20 | 561 | 62 | 100 | 32.2 |
| <u>Mutisia decurrens</u> | 384 | 44 | 262 | 30 | 227 | 26 | - | - | 100 | 34.7 |
| <u>Berberis darwinii</u> | 747 | 59 | 355 | 28 | 165 | 13 | - | - | 120 | 34.9 |
| <u>Berberis buxifolia</u> | 658 | 87 | 98 | 13 | - | - | - | - | 120 | 35.4 |
| <u>Chusquea culeou</u> | 1430 | 52 | 1045 | 38 | 275 | 10 | - | - | 120 | 38.1 |
| <u>Ribes magellanicum</u> | 518 | 23 | 428 | 19 | 1261 | 56 | 45 | 2 | 120 | 39.4 |
| <u>Ribes cucculatum</u> | 668 | 47 | 739 | 52 | 14 | 1 | - | - | 100 | 36.9 |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | 505 | 98 | 10 | 2 | - | - | - | - | 100 | 33.1 |
| <u>Bromus unioloides</u> | 543 | 86 | 76 | 12 | 13 | 2 | - | - | 80 | 43.8 |
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | 398 | 72 | 155 | 28 | - | - | - | - | 70 | 26.0 |
| <u>Relbunium richardianum</u> | 373 | 100 | - | - | - | - | - | - | 100 | 42.5 |
| <u>Veronica serpyllifolia</u> | 260 | 100 | - | - | - | - | - | - | 50 | 41.9 |
| <u>Geranium patagonicum</u> | 25 | 7 | 131 | 37 | 159 | 45 | 39 | 11 | 50 | 39.8 |
| <u>Rumex acetosella</u> | 201 | 99 | 2 | 1 | - | - | - | - | 100 | 31.1 |
| <u>Poa pratensis</u> | 619 | 85 | 80 | 11 | 29 | 4 | - | - | 80 | 40.2 |
| <u>Vicia nigricans</u> | 1550 | 64 | 630 | 26 | 242 | 10 | - | - | 120 | 50.7 |

Se observa que dos horizontes contiguos, que además son los más superficiales, combinan dos formas complementarias de retención y liberación de agua, y las especies desarrollan su estrategia de arraigamiento en función de aquellas.

La capa más superficial es la que más agua acumula y la que presenta mayor rango de disponibilidad, siempre que posea más del 42% de humedad. Por debajo existe una capa cuya capacidad de retención es menor en forma absoluta, pero el agua allí se encuentra más accesible que en las restantes capas. Dado el régimen de precipitaciones de la zona el agua es accesible durante la mayor parte del año en la capa 1 y durante todo el año en la capa 2 y restantes.

Se ha supuesto aquí que la lluvia que caiga entre dos períodos de sequía es suficiente para llevar el contenido de humedad de la capa superficial por encima del punto de marchitez permanente, dada la pequeña diferencia que ocurre entre este último y el contenido de humedad luego de un período de dos semanas sin lluvia (Tabla 5.VI.).

5.2.2. Las Raíces. Características y Descripción

Hasta aquí se han descrito las variaciones físico-químicas que ocurren en el suelo en función de la profundidad y la respuesta de las raíces de la comunidad como un todo a dichos factores.

Se describirán aquí los sistemas radicales de cada una de las especies y determinaremos sus nichos subterráneos.

A partir de los mapeos detallados de los sistemas radicales de las especies más abundantes de la comunidad se ha confeccionado la Figura 5.12. En ella tanto las relaciones de tamaño, distribución vertical y lateral

y densidad de arraigamiento, relación con los distintos horizontes y forma están dibujadas a escala. En las descripciones se han representado las características comunes a todos los replicados efectuados sobre cada especie.

La frecuencia de raíces finas cada dos centímetros de profundidad por especie se muestra en la Figura 5.13 para herbáceas y arbustos.

Osmorrhiza berteroi: Con raíz principal y única y pocas raíces secundarias, distribuidas radialmente en un plano horizontal, muy pocas raíces de tercer orden.

Raíz principal de color amarillo claro, de 10 mm. en su extremo superior disminuyendo paulatinamente de calibre hasta 1 mm. de diámetro a los 40 cm. de profundidad. La raíz principal en profundidad toma color blanquecino. Posee tres zonas distintas en cuanto a densidad de arraigamiento, una zona muy densa hasta los 10 cm., otra con menos densidad entre 10 y 50 cm. y la zona más profunda con poca densidad de raíces finas hasta 40 cm. de profundidad. La zona de donde salen ramificaciones de segundo orden es principalmente la parte superficial de densidad mayor. Las raíces de segundo orden son blanquecinas entre 1 y 2 mm. de calibre, entre 10 y 30 cm. de desarrollo lateral con densidad de raíces finas semejantes a la zona intermedia de la raíz principal.

Las raíces de primer y segundo orden atraviesan trozos de corteza. Las raíces menores de 1 mm. son filiformes, espiraladas, blanquecinas, entre 2 y 6 mm. de largo salen radialmente de las ramificaciones mayores.

Distribución horizontal regular, todas las raíces son de contorno circular.

Rumex acetosella: Rizomatosa, con dos zonas diferenciadas, el rizoma de donde emergen tallos cada 5-10 cm. y las raíces adventicias de 1 mm. y menores, buena densidad de arraigamiento. El rizoma es de color amari

llo pardo, ocasionalmente ocurre penetración de una raicilla de 2 mm. hasta los 10 cm. de profundidad. Amarillo-verdosa, los extremos y raíces adventicias son verdoso-amarillentos. Las adventicias tienen 4 a 10 cm. de largo, muy ramificadas, en penacho. Todas cilíndricas. Las raicillas se desarrollan tangencialmente al rizoma, profundidad máxima 15 cm.

Relbunium richardianum: No existe raíz principal, abundantes raíces de segundo y tercer orden. La ramificación ocurre muy cerca de la superficie, de 3 mm. de diámetro en la zona más gruesa y disminución gradual del calibre hasta menos de 1 mm. a los 50 cm. o más desde la ramificación inicial. Con muchas raíces menores de 1 mm., éstas entre 5 y 15 cm. de largo, muy ramificadas, en forma de penachos. Color rojo la drillo las más gruesas y verdoso-amarillentas las más finas. Muy zigzagueantes, con distribución radial a partir del eje del tallo en un sólo plano horizontal. Las raíces menores tienden a desarrollarse en sentido tangencial a las raíces de las que se originan.

Acaena ovalifolia: Estolonífera. Existe un nudo central origen de varios estolones que se desarrollan en sentido tangencial, con ángulos cerrados, antes que radial. El estolón es de color amarillo-pardo. El nudo central está asociado a una raíz principal, poco ramificada de calibre entre 1 y 2 mm., pardo-amarillenta, con raíces menores de 1 mm. De los estolones brotan numerosas raicillas menores de 1 mm. filiformes, bastante ramificadas que en su mayoría llevan adheridas a sus extremos distales pequeños trozos de hojarasca parcialmente descompuesta. El estolón tiene entre 1,5 cm. en la zona del nudo central. Este se encuentra entre 5 y 10 cm. por debajo del nivel en que se desarrollan los estolones que tienen hasta 0,5 cm. de diámetro en la zona más alejada del nudo central.

Veronica serpyllifolia: Raíz sencilla de muy poca penetración a partir de la que se desarrollan raicillas filiformes de hasta 10-15 cm. de pro-

fundidad, color pardo amarillento. A partir del punto inicial se desarrollan tallos con hojas secas, color rojo borravino, ramificados radialmente, con raicillas largas de 10-12 cm. y con calibre de 1 mm. y menos, que brotan a todo lo largo de estos tallitos, pero especialmente de la zona en donde hay hojas secas todavía unidas. De los extremos de cada uno de estos tallitos brota un tallo verde con hojas verdes y flores (en la época). La longitud total de cada tallo desde el punto inicial hasta que se desarrolla la parte verde es de 10 a 15 cm. Es frecuente que las raicillas tengan adheridas en sus extremos trozos de hojarasca. Las raicillas están ramificadas en penacho y las más finas llegan a tener entre 2 y 6 cm. de largo.

Geranium patagonicum: Raíz principal penetrante, muy profunda, hasta 1 metro y más de profundidad, con muchas ramificaciones de segundo, tercer y cuarto orden. En su porción superficial el grosor llega a 2 cm. y la disminución del calibre es brusca luego de cada ramificación disminuyendo en más del 50%. Todas las ramificaciones poseen raíces finas de 1 mm. de espesor y menores muy poco ramificadas y largas, de hasta 10 a 15 cm. Todas son cilíndricas y de color pardo-rojizo, y con buena penetración en profundidad aún cuando en el inicio de la ramificación se desarrollen lateralmente. Se lo encuentra en suelo húmedo y sin hojarasca.

Vicia nigricans: Estolonífera, el estolón superficial es muy largo, color amarillento, de 2 cm. de diámetro. Del mismo brotan tallos verdes y raíces de 2 mm. de diámetro en toda la superficie. Las raíces son filiformes, cilíndricas, amarillentas, muy ramificadas, de 30 a 50 cm. de largo, en penachos. La mayoría se distribuyen superficialmente, y cada 50 a 70 cm. de largo sobre el estolón uno de estos penachos se desarrolla en profundidad, con muchas ramificaciones superficiales y profundas y pocas en la zona intermedia.

Berberis darwinii: Raíz principal de 10 cm. de diámetro máximo que se

divide muy cerca de su origen en muchas raíces de segundo, tercer y cuarto orden. Las de segundo y tercer orden se desarrollan horizontalmente, en forma radial. Son verdoso-amarillentas, con mucha densidad de raicillas de 1 mm. y menores. Estas son filiformes, pardo claras, muy ramificadas, zigzagueantes. Las raíces mayores son bien rectilíneas. Cada 80 a 110 cm. de las raíces horizontales se desarrolla un tallo. En cada uno de los puntos en donde se origina una planta ocurre una distribución radial de ramificaciones de 5 a 2 cm. de diámetro. Las raíces de cuarto orden, si se cuenta a partir de uno de estos puntos de distribución radial, penetran profundamente, disminuyendo progresivamente de diámetro. Las ramificaciones ocurren en forma de penachos, muy divididas. Los penachos formados por raíces de 1 mm. y menores llegan a tener 10-12 cm. de largo.

Berberis buxifolia: Existe un nudo central que desarrolla una raíz principal. Esta penetra en forma recta hasta los 40 cm. aproximadamente. En su parte más gruesa tiene de 2 a 3 cm. de diámetro y disminuye gradualmente de calibre. A partir de los 5 mm. de calibre se horizontaliza, posee pocas ramificaciones secundarias, todas ellas de 5 mm. o menos de calibre. Esta raíz principal es de color pardo claro en la porción superficial y rojizo-amarillenta en profundidad. Del nudo central a partir del que se desarrolla esta raíz parte una planta de 1 m. o más de alto y muchas raíces horizontales que se distribuyen en sentido radial, de 1,5 a 2 cm. de diámetro.

Estas raíces horizontales cada 20-40 cm. desarrollan una planta, éstas siempre son menores que la que se corresponde con la raíz penetrante, en estos puntos no ocurren divisiones de raíces. Son de color amarillo verdoso y poseen muy pocas ramificaciones secundarias. En cambio desarrollan sobre toda su superficie raíces de 1 mm. y menos muy ramificadas en forma de penacho de hasta 20 cm. de largo, que se distribuye en todo el volumen de suelo superficial que rodea a estas raíces horizontales.

Mutisia retusa: Raíz principal corta, de 3 cm. de diámetro que se divide radialmente en muchas raíces secundarias y terciarias a partir de un punto central, que poseen entre 1 y 2 cm. de diámetro en su parte más gruesa. Todas ellas se horizontalizan en los primeros 10 cm. De estas brotan raíces filiformes finas de 2 a 6 cm. de largo poco ramificadas. La mayoría de las raíces secundarias originan una planta de menor porte que la que parte del nudo central y de la zona donde comienza a erguirse la misma ocurre una nueva división radial con características similares a la anterior, aunque de calibres menores. Estas a su vez repiten el desarrollo descrito. Ocasionalmente de una de estas divisiones radiales "secundarias" una de las raíces penetra en profundidad, sin disminución notable del calibre hasta que se horizontaliza a profundidades que varían entre 50 y 80 cm. a partir de donde disminuye el calibre. La densidad de raíces finas es baja en esta raíz en su parte vertical, aumentando una vez que se horizontaliza. En este punto todas las raíces filiformes se distribuyen en un plano horizontal, son cilíndricas, de color rojo ladrillo. La horizontalización de la raíz descendente es suave, paulatina.

Ribes magellanicum: Aquí también ocurre un nudo central a partir del que se desarrollan muchas raíces secundarias y terciarias. De color amarillo pardo las secundarias y pardo las terciarias. En su parte más gruesa poseen hasta 1 cm. de diámetro. Todas ellas se desarrollan horizontalmente en forma superficial. Cada 20 cm. desarrollan un tallo que en general excede la altura del que se desarrolla a partir del nudo central. No ocurren nuevas ramificaciones radiales. A intervalos regulares se desarrolla una nueva raíz terciaria que vuelve a horizontalizarse. Ocasionalmente alguna raíz terciaria penetra en profundidad entre 30 y 50 cm., la misma posee siempre entre 5 y 8 mm. de diámetro, y se ramifica en raíces de cuarto orden a una misma profundidad. Estas se desarrollan aproximadamente todas en un plano horizontal en forma radial, tienen calibres entre 3 y 5 mm. Todas las raíces sustentan raíces filiformes muy finas y largas, de hasta 15 cm. de largo, en racimo, de color verde claro, ondulantes, muy ramificadas, distribuí

das por todo el volumen de suelo recorrido por las raíces principales. Ocasionalmente, de las raíces horizontales brotan raíces filiformes de 2-3 mm. de diámetro que sin disminuir de calibre penetran hasta más de 1,10 m. recién entonces disminuyen abruptamente de calibre y se ramifican en raíces más finas, 1 mm. y menos.

Ribes cuculatum: Posee un estolón que se desarrolla horizontalmente, es subsuperficial. De la zona de donde brota el individuo mayor ocurre una raíz principal de 1 cm. de diámetro, cilíndrica de color pardo claro, esta penetra con muy poca profundidad hasta 20-30 cm. de profundidad sin disminución de calibre. A dicha profundidad se ramifica repetidamente en raíces secundarias y terciarias que se distribuyen radialmente en un plano horizontal. Las raíces secundarias tienen de 3 a 5 mm. de diámetro y las terciarias de 1 a 3 mm. Son de color amarillento pardo a pardo. Tanto del estolón como de la raíz penetrante y sus ramificaciones brotan raíces filiformes en mucha cantidad. Son de color verde claro, de hasta 10 cm. de largo, muy finas y ramificadas en penachos que ocupan todo el volumen que recorren las raíces más gruesas. Del estolón brotan cada 20-30 cm. tallos de altura siempre menor que el que se desarrolla a partir del punto en donde ocurre la raíz principal. De la zona donde esta se ramifica mucho ocurre una raíz terciaria que penetra en profundidad disminuyendo paulatinamente de calibre.

Maytenus chubutensis: Con estolón de 5 a 10 mm. del que brotan varios tallos separados 10 a 40 cm. De color rojo ladrillo. En la zona donde se desarrolla el tallo más grueso, 2 a 3 cm. de calibre, sale una raíz principal penetrante de 20 a 30 mm. color rojo ladrillo. Presenta entre 10 y 14 ramificaciones secundarias que se distribuyen radialmente a partir de la raíz principal. Los puntos de origen de las raíces secundarias se distribuyen en forma helicoidal sobre la principal. Todas las raíces secundarias salen de la porción subsuperficial de la principal entre los 2 y los 8 cm. de profundidad. En esta zona la raíz principal posee un calibre de

20 a 30 mm. sin disminuir. Una vez que sale la última raíz secundaria, el calibre de la principal disminuye rápidamente a 8-10 mm. y se mantiene con dicho diámetro hasta los 70-80 cm. de profundidad penetrando en forma vertical. A partir de esta profundidad comienza a horizontalizarse paulatinamente y a disminuir de calibre. Se ubica en forma totalmente horizontal a los 80-95 cm. de profundidad, recorre 40 a 60 cm. de suelo y luego se ramifica profusamente en muchas raíces de 1 mm. y menos. Todas las raíces son cilíndricas, y color rojo ladrillo. Presentan raíces filiformes y raicillas de 1-1,5 mm. de calibre, en forma de penachos que se distribuyen en todas direcciones alcanzando los 5-6 cm. de largo. Tanto las raíces de todo tipo como el estolón poseen raicillas menores de 1 mm. en buena cantidad. La densidad de raicillas es baja en el estolón. Es máxima en la zona en que la raíz principal es gruesa y mientras presente ramificaciones secundarias y disminuye la densidad luego que la raíz principal deja de dar raíces secundarias. La densidad de raicillas vuelve a aumentar en profundidad una vez que la raíz principal se ha horizontalizado y dividido. Todas cilíndricas.

Chusquea culeou: Rizomatosa, con rizoma muy ramificado, blanquecino, de 2 a 6 cm. de diámetro. Raíz fasciculada con mucha densidad de raíces de 10 mm. de diámetro en su parte superior que desciende en forma ondulada y disminuyendo progresivamente de calibre hasta alcanzar una profundidad de 40-70 cm. con 1 mm. de diámetro. De estas nacen en forma radial y perpendicular a las anteriores numerosísimas raíces secundarias de 1 mm. de diámetro que alcanzan hasta 10-12 cm. de largo, disminuyendo de calibre hacia la parte distal. De estas a su vez brotan numerosísimas raíces filamentosas menores de 0.5 mm. espiraladas sin ramificaciones que también se distribuyen en forma radial. También de color blanco-amarillento, muy persistentes y elásticas, también salen en ángulo recto a partir de las secundarias. Encontramos de estas raíces filiformes, con semejantes características, en mucha densidad saliendo del rizoma.

Dado que las ramificaciones ocurren en ángulo recto y radialmente para

dos ramificaciones sucesivas, las raíces ocupan prácticamente todo el volumen de suelo donde se desarrollan. La densidad de ramificaciones disminuye progresivamente en profundidad.

Bromus unioloides: Raíz fasciculada con numerosas raíces de 1-2 mm. blanquecinas que penetran hasta 60-70 cm. disminuyendo paulatinamente de calibre, de todas ellas brotan raicillas filiformes, blanquecinas onduladas con buena densidad hasta la zona más profunda.

Poa pratensis: Rizomatosa, del rizoma brotan muchísimas raíces de 1 a 3 mm. que penetran hasta 40-70 cm. de profundidad. De todas ellas así como del rizoma, salen numerosísimas raicillas filiformes, blanquecinas, menores de 1 mm. elásticas.

Para ambas gramíneas se realizó solamente un esquema general de arraigamiento, por este motivo no se incluyen entre los diagramas en detalle de la Figura 2.12.

Los sistemas radicales de los árboles fueron estudiados a partir de cortes del camino. Las características más sobresalientes de estas especies es que poseen buen desarrollo lateral en especial el ñire.

Nothofagus antarctica posee una gran densidad de raíces finas en los primeros 20 cm. del tronco salen numerosas ramificaciones secundarias y terciarias con distribución radial, las ramificaciones tienen entre 5 a 13 cm. de diámetro, se horizontalizan entre los 80 y 120 cm. de profundidad. Ejemplares de 5 a 6 metros de altura.

Schinus patagonicus posee raíces que se dividen cerca de su lugar de nacimiento, por debajo de la zona donde se desarrolla el tronco. Penetran en el suelo en forma diagonal, llegando a la horizontalidad a 100-200 cm. de su nacimiento. Presentan ramificaciones secundarias a lo largo de todo el desarrollo de las primarias. Las últimas poseen entre 4 y 8 cm. de diá-

metro y las primeras entre 2 y 6 cm. de grosor. Ambos sostienen raíces finas abundantes, tanto las primarias como las secundarias son de color rojo ladrillo, las raíces finas son verdoso-amarillentas. La descripción se realizó sobre ejemplares de 2,5 m. a 4 metros de altura.

Maytenus boaria: De la zona por debajo del tronco salen raíces secundarias que se dividen cerca de la base del árbol. Se extienden lateralmente horizontalizándose aproximadamente a los 1,50 metros de profundidad. Los ejemplares observados poseían una altura estimada de 7 a 9 metros.

5.2.3. El Nicho Subterráneo

De las descripciones que anteceden vemos que una característica generalizada entre la mayoría de las especies de esta comunidad es: 1) la de poseer estolones que desarrollan raíces adventicias dentro del horizonte superficial; 2) sean estoloníferas o no, tienden a desarrollar una alta densidad de raíces finas en los horizontes más superficiales; y 3) existe poca cantidad de raíces que penetrando a profundidades mayores se dividen y tienen su máxima densidad de raíces finas a una profundidad dada, característica para cada especie y distinta entre ellas.

La única excepción a esta regla general es el caso de Geranium patagonicum donde existe una uniformidad casi absoluta dentro de todo su rango de arraigamiento en cuanto a la densidad de raíces más finas (Figura 5.12.). El patrón general es que ocurra una zona de arraigamiento máxima en los dos primeros horizontes, una zona intermedia con poca densidad de raíces finas, y una zona profunda, variable según la especie, en donde la densidad de raíces finas vuelva a aumentar aún cuando la misma no sea tan importante como la densidad correspondiente a la parte superficial.

Esto se modifica para el caso de herbáceas, aquí no ocurre la tercera

zona de mayor arraigamiento, ocurriendo sólo las dos primeras.

Casi todas las hierbas presentan un máximo de densidad en la capa 1 y una distribución uniforme para profundidades mayores. Geranium patagonicum y Vicia nigricans poseen raíces hasta el horizonte IIA1b inclusive. Bromus unioloides y Osmorrhiza berteroi arraigan hasta el horizonte A-C, y las restantes especies arraigan en los horizontes O1 +.02 y A12.

Entre los arbustos sólo Mutisia retusa llega a producir raíces en el horizonte IIC1, esta es la especie que más profundidad alcanza y sólo Ribes magellanicum llega hasta el horizonte IIA1b, todas las restantes arbustivas llegan sólo hasta el horizonte C. El caso de Berberis buxifolia es extremo ya que la profundidad máxima de arraigamiento llega al nivel del horizonte A-C. De lo expuesto, si se relaciona la altura de la parte aérea con la profundidad de arraigamiento se observa que no existe mayor relación entre ambas.

El cálculo de amplitud de nicho se ha realizado aquí de dos formas distintas, en primer lugar se lo ha hecho considerando como cada estado del recurso la profundidad, medida por rangos de 2 cm. Además se ha medido amplitud de acuerdo a la densidad de raíces que ocurren en cada horizonte del suelo.

Análogamente, se ha medido la superposición de acuerdo a estos dos criterios.

Las medidas de amplitud de nicho se presentan en la Tabla 5.VII. Para el cálculo de $B_{m\acute{a}x}$, se ha supuesto que la profundidad máxima a la que pueden arraigar las plantas es la profundidad, que alcanza la especie más profunda, separando estas observaciones por estrato arbustivo y herbáceo. El rango máximo de profundidad es el que corresponde a Geranium patagonicum entre herbáceas y Mutisia retusa para arbustivas.

TABLA 5.VII.: MEDIDAS DE AMPLITUD DE NICHOS POR CLASES DE 2 cm. DE PROFUNDIDAD (BP) Y POR CADA HORIZONTE DEL SUELO (BH).

| | BP | BH |
|-------------------------------|------|------|
| <u>Maytenus chubutensis</u> | 0.73 | 0.49 |
| <u>Mutisia retusa</u> | 0.88 | 0.64 |
| <u>Mutisia decurrens</u> | 0.78 | 0.62 |
| <u>Berberis buxifolia</u> | 0.46 | 0.41 |
| <u>Berberis darwinii</u> | 0.69 | 0.54 |
| <u>Chusquea culeou</u> | 0.46 | 0.43 |
| <u>Ribes magellanicum</u> | 0.72 | 0.57 |
| <u>Ribes cucullatum</u> | 0.79 | 0.70 |
| <u>Acaena ovalifolia</u> | 0.60 | 0.69 |
| <u>Bromus unioloides</u> | 0.35 | 0.36 |
| <u>Osmorrhiza berteroi</u> | 0.58 | 0.44 |
| <u>Relbunium richardianum</u> | 0.58 | 0.48 |
| <u>Veronica serpyllifolia</u> | 0.04 | 0.08 |
| <u>Geranium patagonicum</u> | 0.45 | 0.56 |
| <u>Rumex acetosella</u> | 0.86 | 0.66 |
| <u>Poa pratensis</u> | 0.45 | 0.46 |
| <u>Vicia nigricans</u> | 0.61 | 0.63 |

Se observa que la mayoría de las especies poseen nichos relativamente amplios, salvo en el caso conspicuo de Veronica serpyllifolia, Relbunium richardianum, Acaena ovalifolia, Berberis buxifolia y gramíneas. Esto se debe fundamentalmente a la forma de medición de amplitud de nicho, allí se combina el rango total de distribución de la especie sobre el gradiente

y la equitabilidad de dicha distribución (Pielou, 1968; 1974).

Aquí se observan en forma cuantitativa los patrones de arraigamiento descriptos. La gran amplitud de la mayoría de los nichos está dada por el arraigamiento profundo de la mayoría de las especies aún cuando la mayor densidad ocurra en los horizontes superficiales.

Existe una buena correlación entre las medidas de amplitud por profundidad y por horizonte.

En la Tabla 5 VIII, se presentan los valores de superposición medidos de ambas maneras. De allí se observa que la superposición calculada tomando cada horizonte como un estado del recurso es ligeramente mayor que la medida en función de la profundidad.

La medida de superposición entre horizontes permite observar la relación de competencia en función de las variables edáficas, agua disponible, cantidad de nutrientes. En cambio la superposición medida directamente por rangos de profundidad indica las relaciones de exclusión total, incluyendo las de tipo puramente espacial. Que la superposición sea menor en este último caso, sugeriría que la interferencia espacial entre raíces es causa de separación, independientemente de los factores físico-químicos del suelo, para los que hay alta superposición. Sería posible concluir que los mismos no actúan como limitantes en la determinación de los nichos de las plantas.

5.2.4. Los Efectos del Pastoreo

Los resultados que hasta aquí se han mencionado corresponden a los realizados dentro de la clausura. La comunidad sometida a pastoreo presenta características similares. Tanto la forma de arraigamiento de las especies como la amplitud y superposición de sus nichos es muy semejante.

TABLA 5.VIII.: SUPERPOSICION ENTRE RAICES MEDIDA POR PROFUNDIDAD DE ARRAIGAMIENTO (TRIANGULO SUPERIOR
 Y POR HORIZONTES DE SUELO (TRIANGULO INFERIOR).

| | MC | MD | MR | BD | BB | CHC | RM | RC | AO | BU | OB | RR | VS | GP | RA | PP | VN |
|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|
| MC | .712 | .220 | .513 | .523 | .564 | .602 | .426 | .256 | .639 | .545 | .105 | .460 | .390 | .517 | .651 | .591 | |
| MD | .841 | .318 | .781 | .602 | .955 | .662 | .607 | .184 | .739 | .670 | .026 | .408 | .614 | .461 | .761 | .872 | |
| MR | .264 | .259 | .238 | .178 | .280 | .220 | .154 | .050 | .208 | .185 | .001 | .099 | .293 | .100 | .213 | .269 | |
| BD | .466 | .732 | .194 | .428 | .155 | .260 | .333 | .169 | .616 | .476 | .021 | .280 | .255 | .336 | .686 | .705 | |
| BB | .663 | .735 | .153 | .465 | .625 | .326 | .645 | .578 | .885 | .185 | .300 | .728 | .130 | .674 | .805 | .648 | |
| CHC | .540 | .904 | .206 | .885 | .656 | .714 | .643 | .289 | .756 | .721 | .082 | .440 | .527 | .439 | .786 | .929 | |
| RM | .765 | .782 | .290 | .468 | .311 | .578 | .395 | .200 | .440 | .417 | .106 | .331 | .633 | .353 | .437 | .407 | |
| RC | .364 | .753 | .156 | .585 | .501 | .819 | .585 | .365 | .639 | .630 | .179 | .599 | .404 | .520 | .597 | .521 | |
| AO | .263 | .670 | .139 | .392 | .959 | .570 | .241 | .448 | .600 | .593 | .867 | .736 | .023 | .575 | .542 | .329 | |
| BU | .671 | .757 | .157 | .472 | .956 | .674 | .312 | .554 | .985 | .892 | .308 | .825 | .157 | .819 | .978 | .810 | |
| OB | .673 | .848 | .178 | .608 | .965 | .809 | .397 | .628 | .920 | .958 | .307 | .786 | .229 | .679 | .838 | .723 | |
| RR | .622 | .591 | .123 | .306 | .916 | .483 | .200 | .330 | .961 | .923 | .854 | .482 | 0 | .369 | .272 | .120 | |
| VS | .572 | .686 | .135 | .442 | .883 | .589 | .279 | .605 | .886 | .891 | .853 | .751 | .049 | .875 | .786 | .481 | |
| GP | .509 | .715 | .343 | .526 | .130 | .579 | .871 | .574 | .067 | .152 | .257 | .031 | .107 | .045 | .189 | .360 | |
| RA | .660 | .749 | .159 | .563 | .971 | .699 | .286 | .525 | .968 | .976 | .964 | .890 | .922 | .135 | .798 | .469 | |
| PP | .686 | .810 | .174 | .570 | .936 | .747 | .363 | .619 | .956 | .988 | .965 | .865 | .909 | .218 | .979 | .851 | |
| VN | .581 | .847 | .220 | .845 | .810 | .913 | .419 | .661 | .737 | .800 | .900 | .634 | .768 | .409 | .868 | .862 | |

El efecto del pastoreo moderado sobre el suelo, es apreciable fundamentalmente sobre el horizonte más superficial y en la forma general de microrelieve. El espesor de la capa de hojarasca superficial fuera de la clausura es, menor que dentro de la misma. El valor promedio de espesor es de 1,5 cm. y 4 cm. respectivamente.

Fuera de la clausura se observa una mayor compactación del suelo, aún fuera de las sendas preferenciales del ganado. Mientras que la microtopografía dentro de la clausura es de tipo poligonal o en caballones (ver Figura 5.1.) producida por la acumulación de hojarasca a medio descomponer (esto incluye corteza y ramas secas) sobre la que es frecuente el ta piz herbáceo, fuera de la clausura el microrelieve es fundamentalmente plano, con surcos y zanjas y en algunos casos agrietado, sin cobertura vegetal tan pronunciada. La característica del relieve convexo (que oc urre dentro de la clausura) es que permite el escurrimiento superficial no encauzado, en forma pareja. El relieve plano o cóncavo, que ocurre fuera de la clausura, implica la profundización y el comienzo de aparición de vías preferenciales de drenaje, las que traerán aparejadas un in cremento de la erosión superficial.

5.3. CONCLUSIONES

La estratificación de raíces está determinada fundamentalmente por la accesibilidad de agua siendo secundaria la importancia de los nutrientes. Estas dos últimas características están condicionadas por la presencia de materia orgánica en suelo como factor principal y por el contenido de frac ciones finas (arcilla y l imo) como factor secundario. De allí que la mayoría de las raíces ocurran en los horizontes superficiales más ricos en

materia orgánica. Esto es posible además porque el suelo se halla casi todo el año por encima de su punto de marchitez permanente. Los arbustos presentan un máximo secundario de arraigamiento a mayores profundidades. Estas son relativamente constantes y características de cada especie, lo cual implicaría que esta separación está condicionada por la exclusión competitiva. La mayoría de las especies son estoloníferas o rizomatosas, poseen un buen desarrollo lateral y se hallan en general muy entremezcladas. Esto permite suponer que no existe interferencia alelopática entre especies.

La amplitud de los nichos, medida en función de la profundidad y de los distintos horizontes es en general grande y por lo tanto la superposición es alta entre todas las especies. La superposición medida por profundidad arroja valores mayores que la medida por horizontes. Esto implicaría que la separación por interferencia espacial es más importante que la explotación diferencial de agua y nutrientes.

El pastoreo no modifica estas características tanto del suelo como de las especies pero influye fundamentalmente en la microtopografía. Dentro de la clausura la misma es plano-convexa o convexa con buena presencia de hojarasca que es la que condiciona este tipo de microrelieve. Fuera de la clausura en cambio la hojarasca es menor y el relieve es plano a plano cóncavo con incipiente desarrollo de vías preferenciales de escurrimiento, con incremento de la erosión superficial.

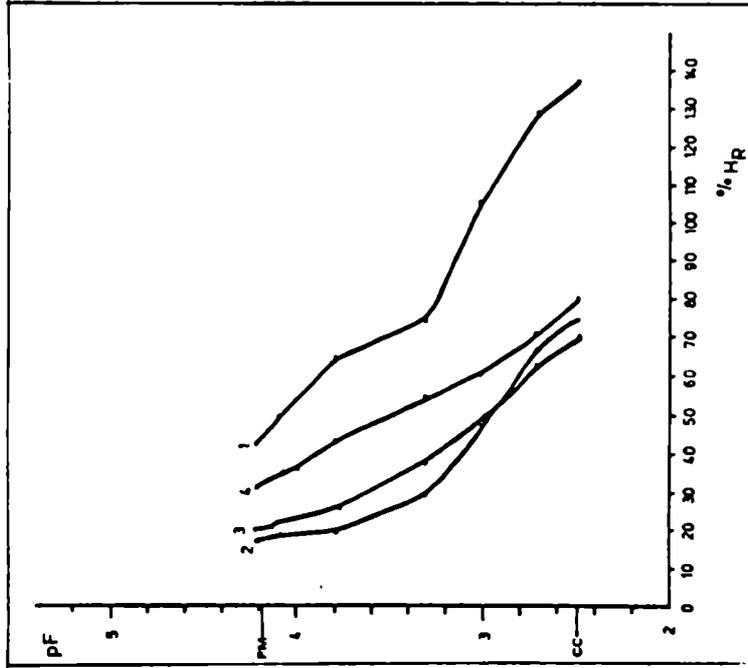


FIGURA 5.2. Variación del pF en función de la humedad retenida, como % de peso seco del suelo, en cada capa. Se indican los puntos de marchitez permanente (PM) y de capacidad de campo (CC).

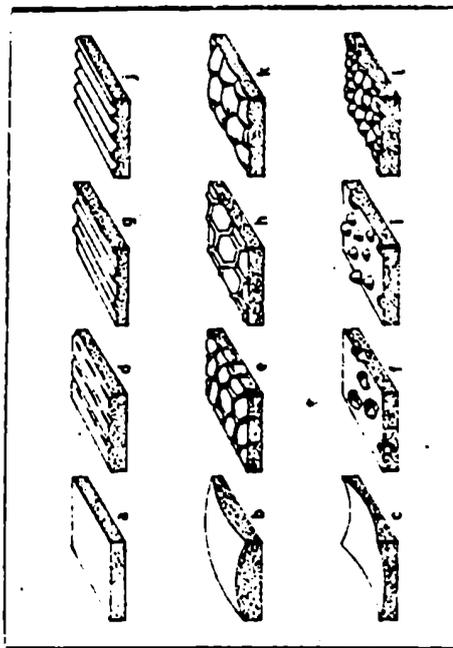


FIGURA 5.1. Tipos de microrrelieve:

- a: plano; b: convexo;
- c: cóncavo; d: en surcos;
- e: agrietado; f: alveolado;
- g: en caballones; h: poligonal;
- i: con protuberancias;
- j: arrugado-ondulado; k y l: mamelonados.

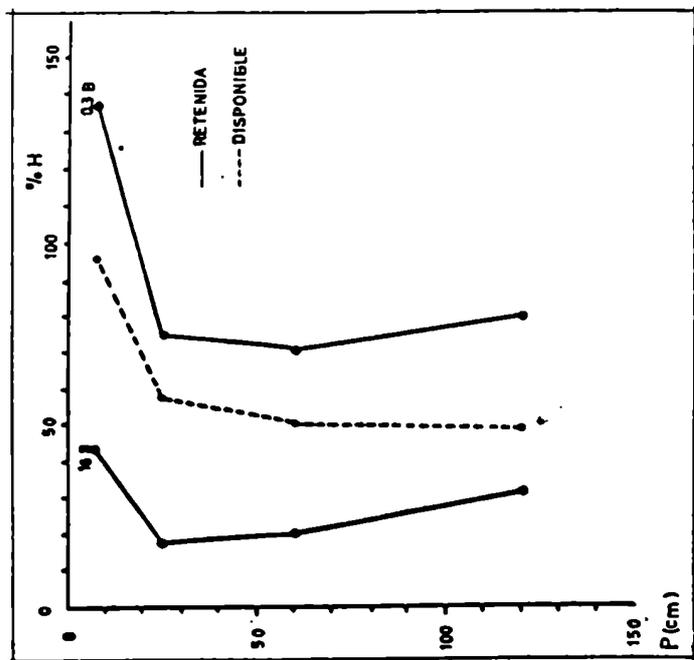


FIGURA 5.3. Cantidad de agua retenida en función de la profundidad a 16 y 0.3 bares de presión. En punteo, rango de humedad en el que hay agua accesible.

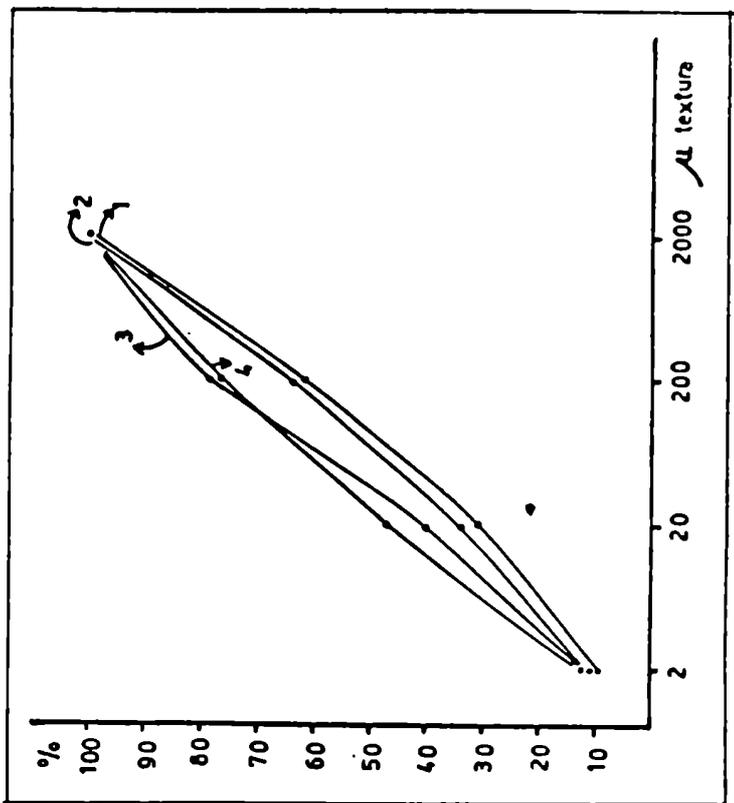


FIGURA 5.4. Curvas de frecuencia acumulada de fracciones texturales para cada capa de suelo.

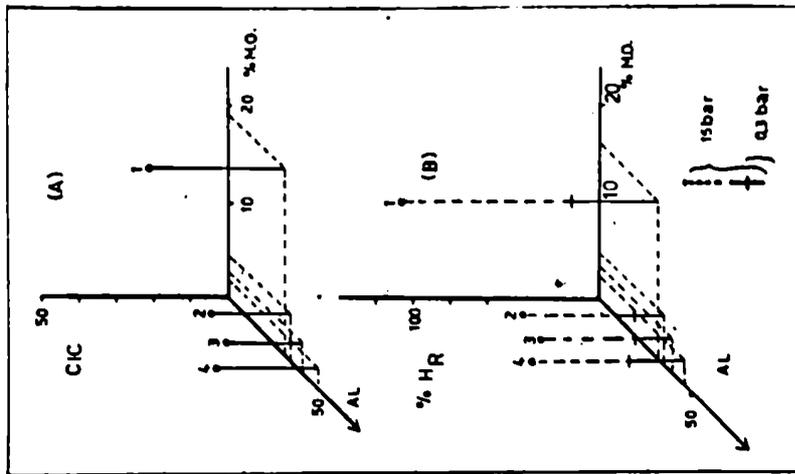


FIGURA 5.5. Para cada capa de suelo:
 Relación entre la proporción de arcillas y limos (AL) y materia orgánica (MO) con: A: capacidad de intercambio catiónico (CIC); B: porcentaje de agua retenida (H_r).

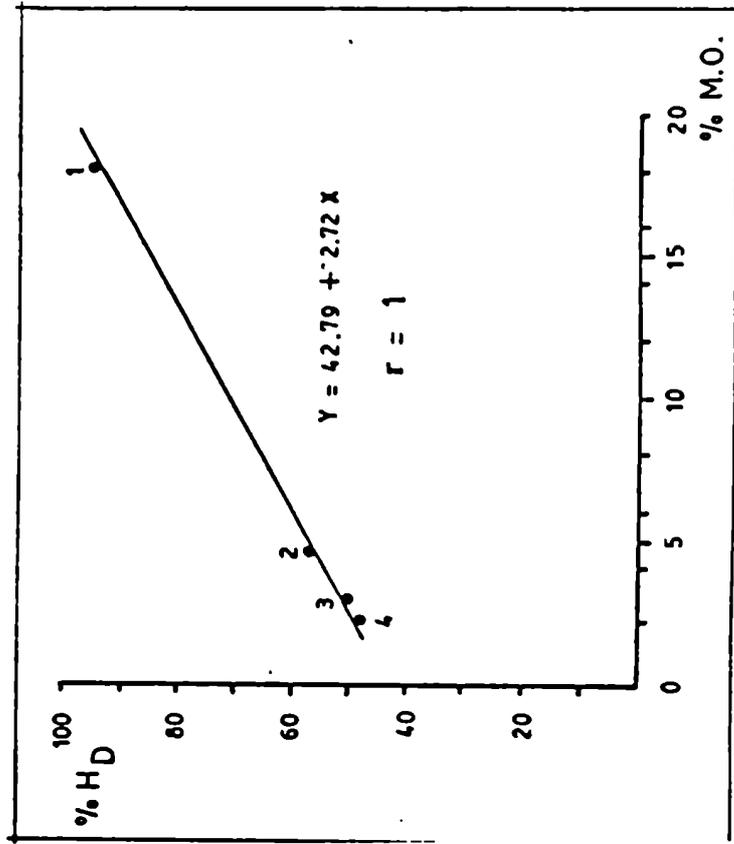


FIGURA 5.6. Regresión entre el rango de humedad disponible y contenido de materia orgánica en cada capa.

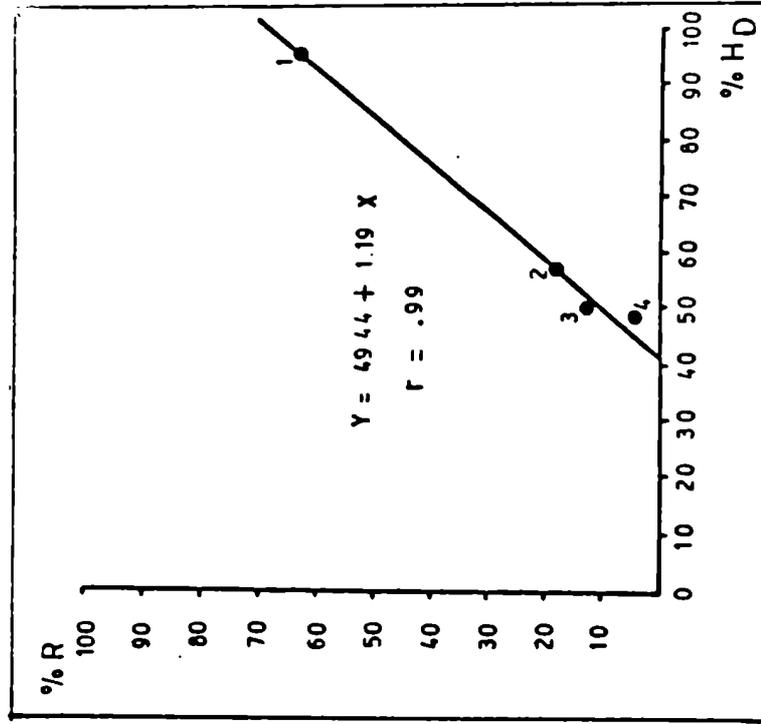


FIGURA 5.8. Porcentaje de raíces finas en función de la humedad disponible.

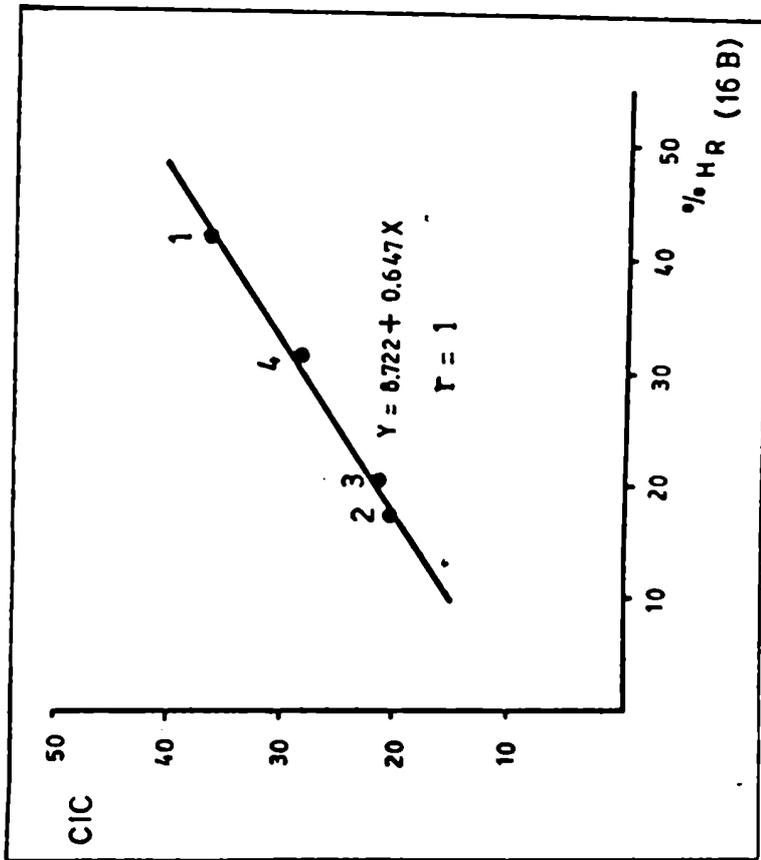


FIGURA 5.7. Regresión entre la capacidad de intercambio catiónico y el porcentaje de agua retenida a 16 bares.

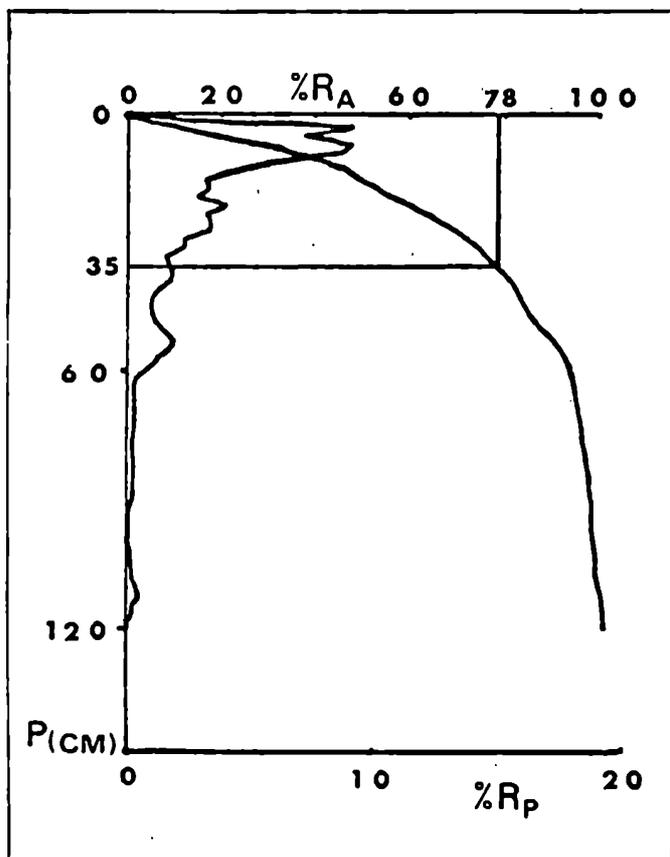


FIGURA 5.9. Curva de porcentaje (R_p) y curva acumulada (R_a) de raíces finas en función de la profundidad.

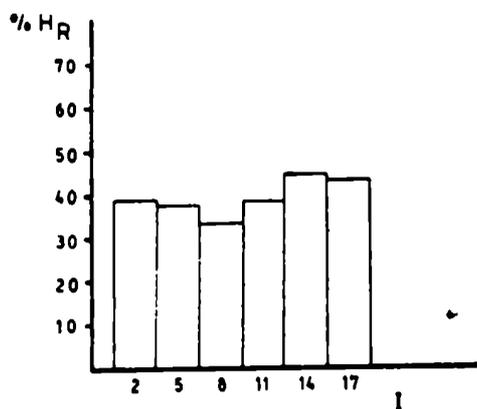


FIGURA 5.10. Porcentaje de agua presente luego de sequía en función de la cantidad de intercepciones vegetales.

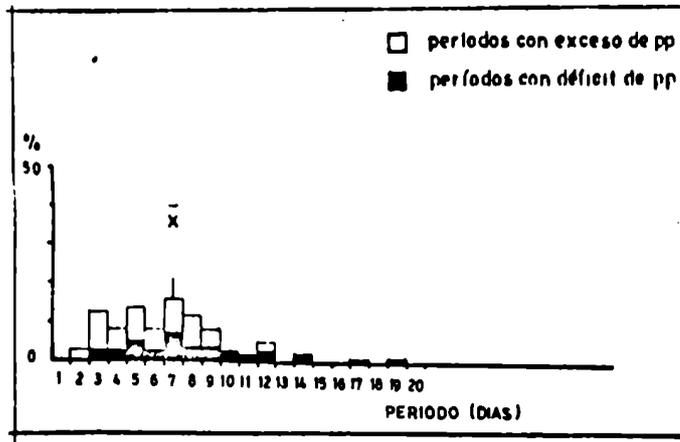


FIGURA 5.11. Porcentajes de días seguidos sin lluvias en función del número de días.

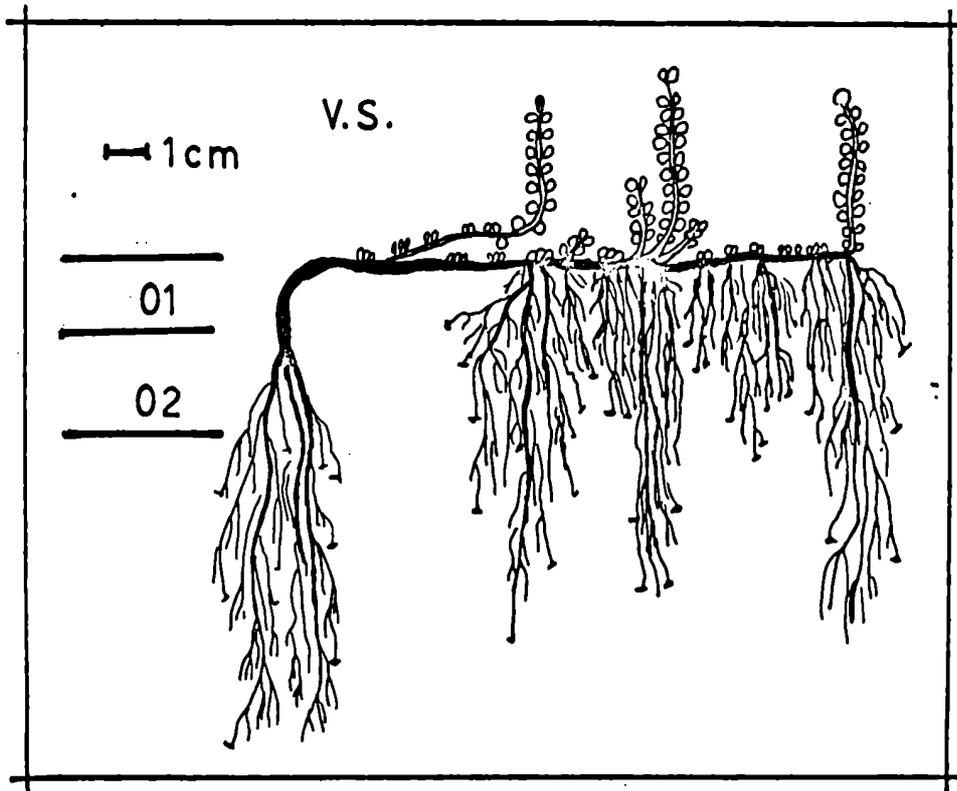


FIGURA 5.12. Esquemas a escala de los sistemas radicales y espesor de los distintos horizontes. Las flechas indican el desarrollo de las partes aéreas y/o subterráneas. V.S. Veronica serpyllifolia.

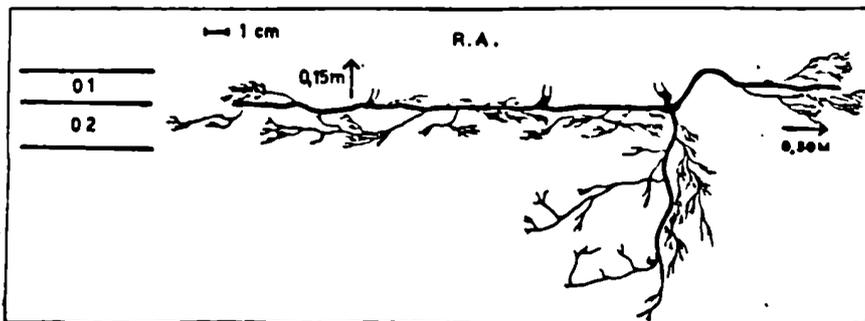
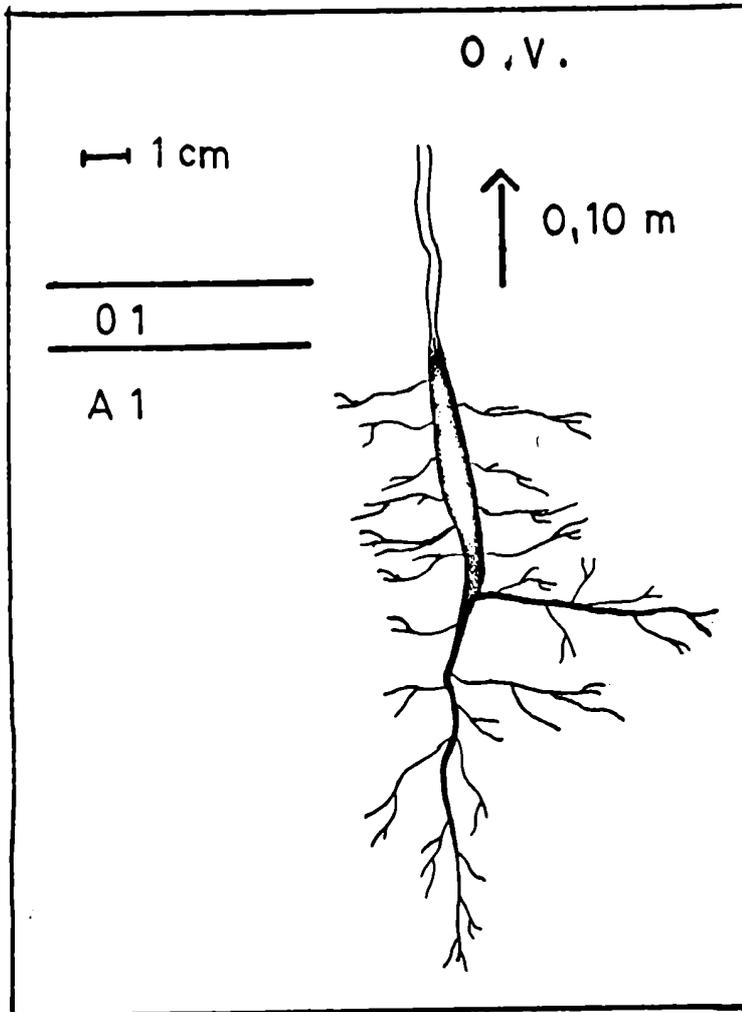


Figura 5.12. (continuación). O.V.: Oxalis valdiviensis, R.A.: Rumex acetosella.

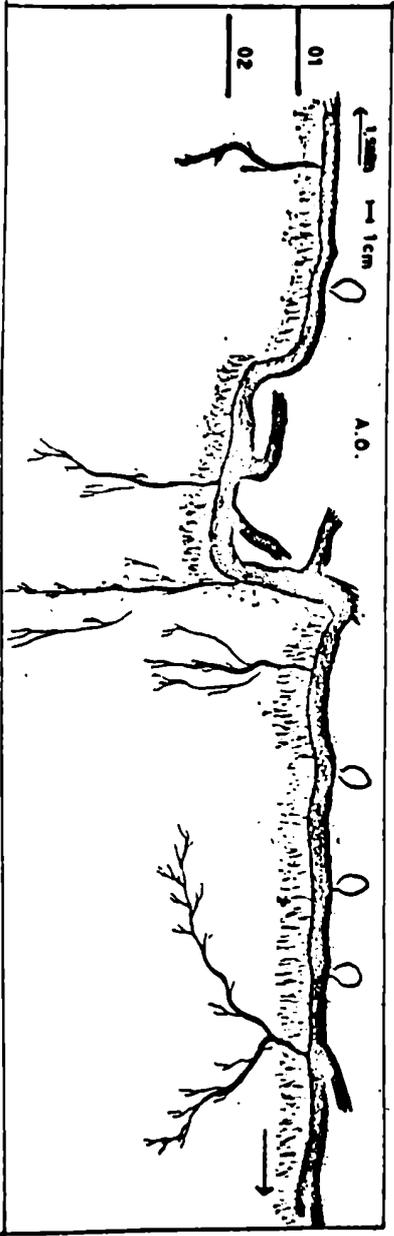
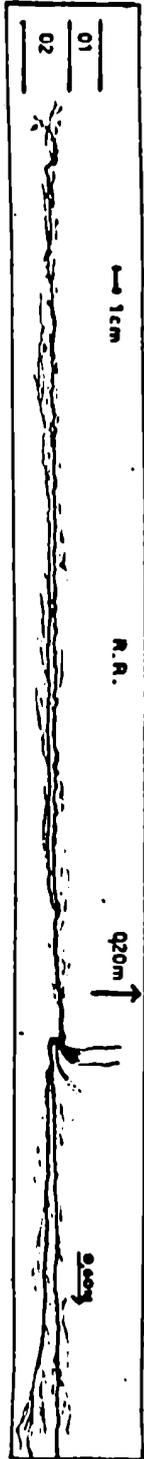


FIGURA 5.12. (continuación). R.R.: Relbunum richardianum, A.O.: Acaena ovalifolia.

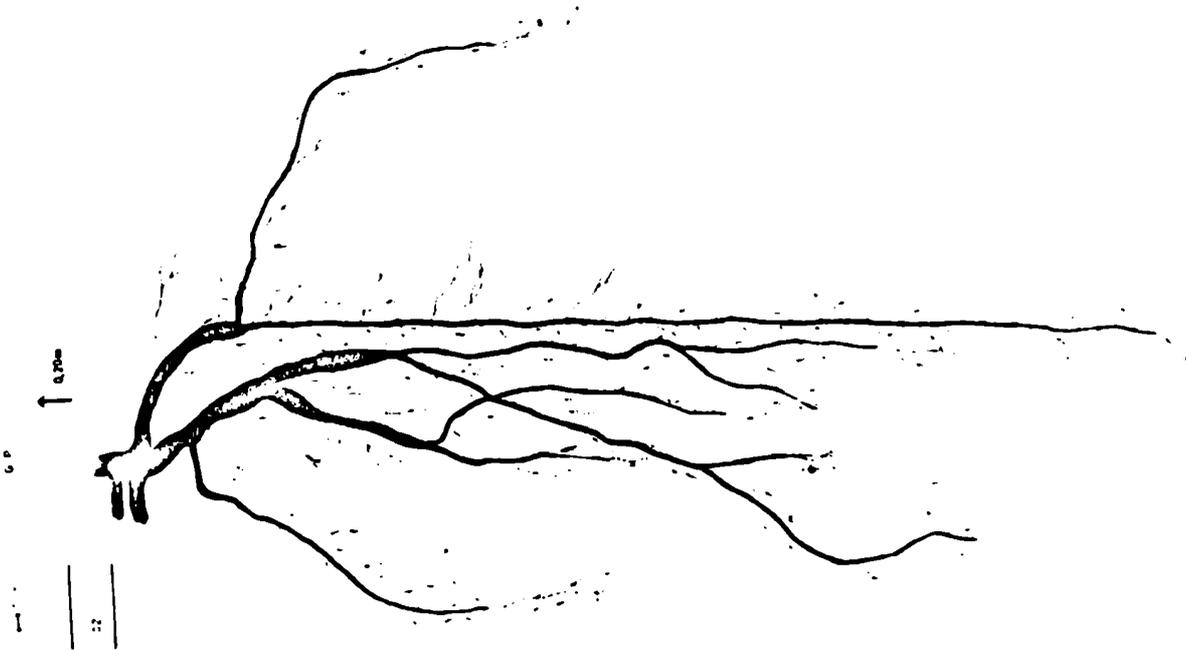
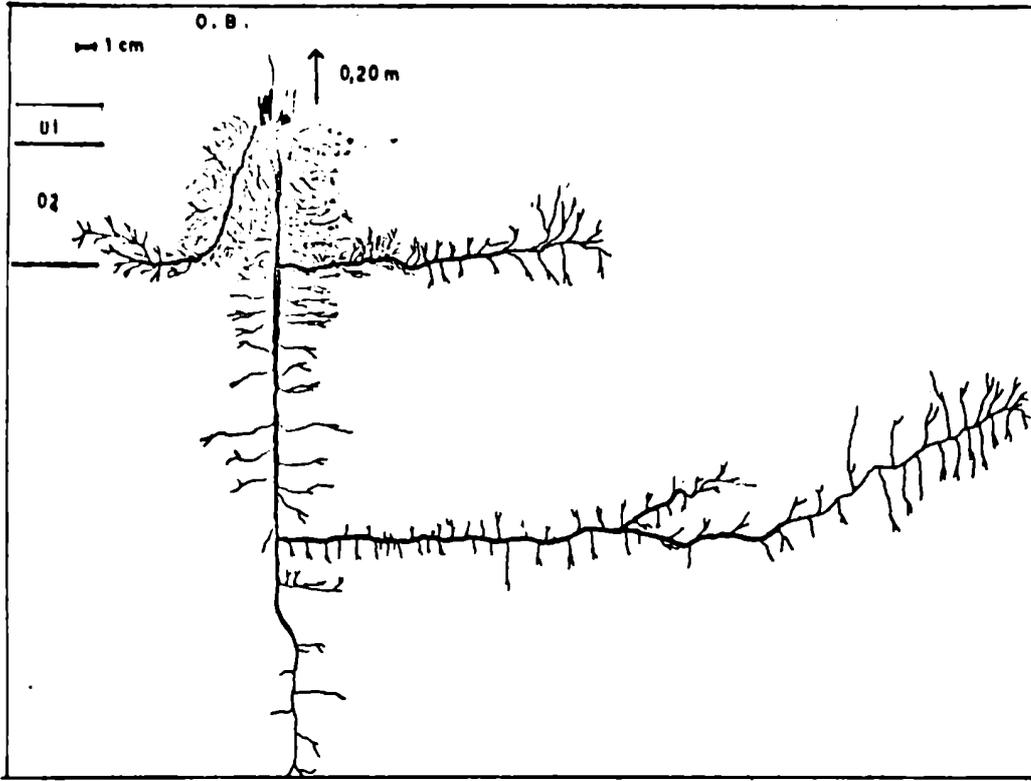


FIGURA 5.12. (continuación). G.P.: Geranium patagonicum, O.B.: Osmorrhiza berteroi.

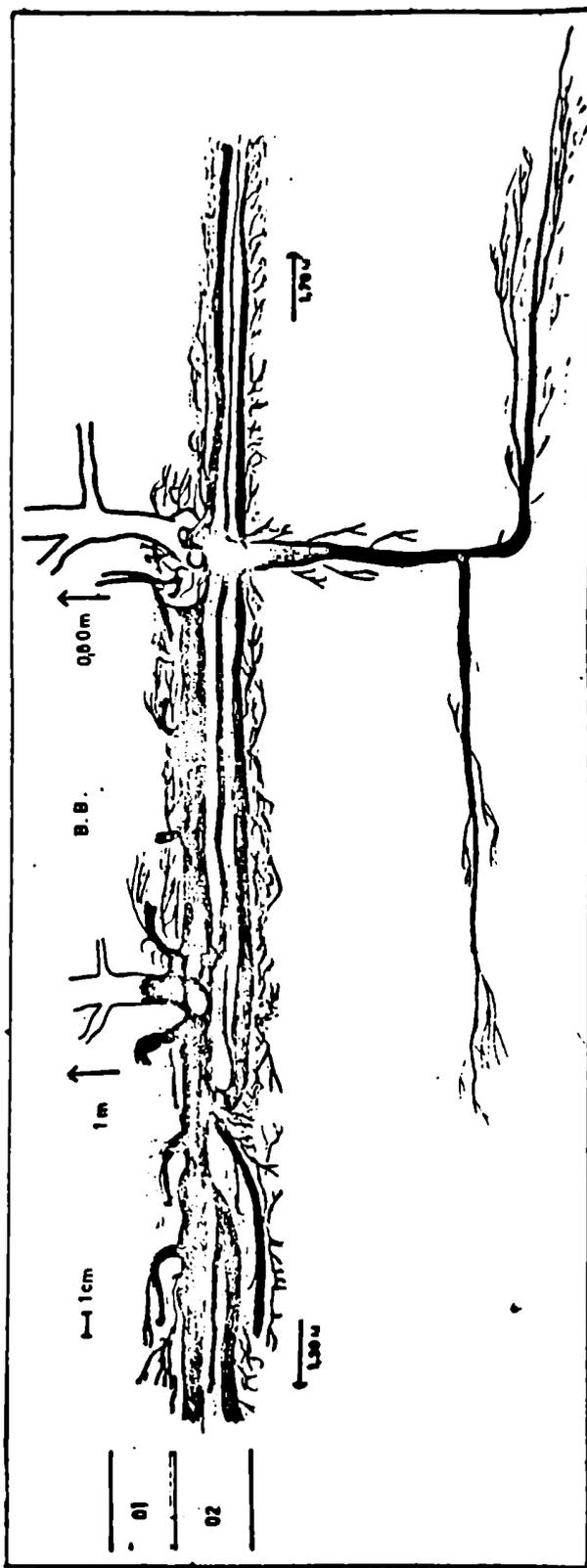


FIGURA 5.12. (continuación). B.B.: Berberis buxifolia.

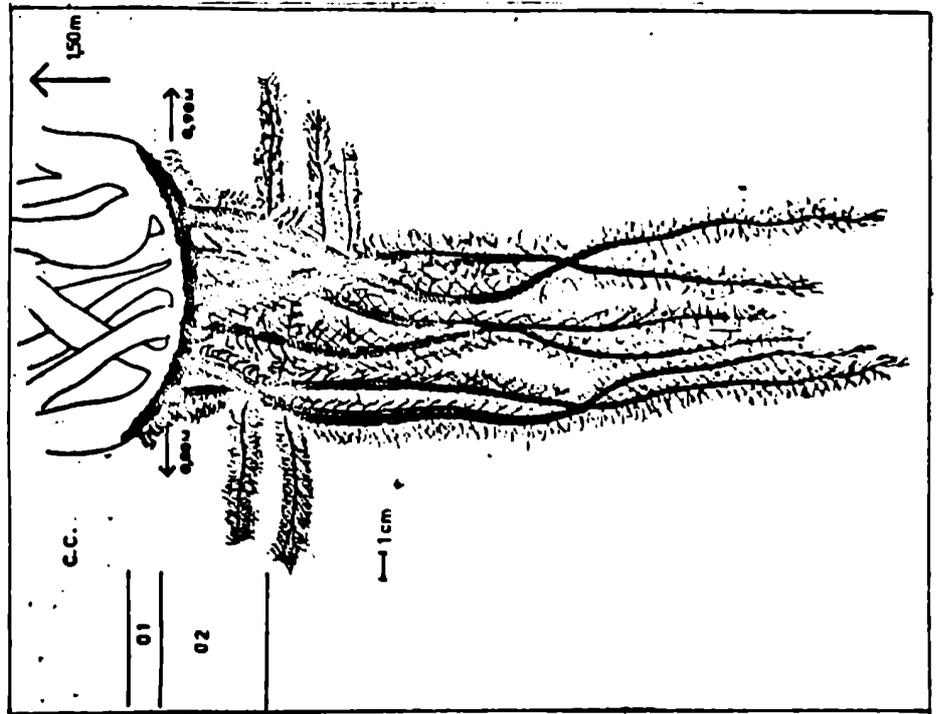
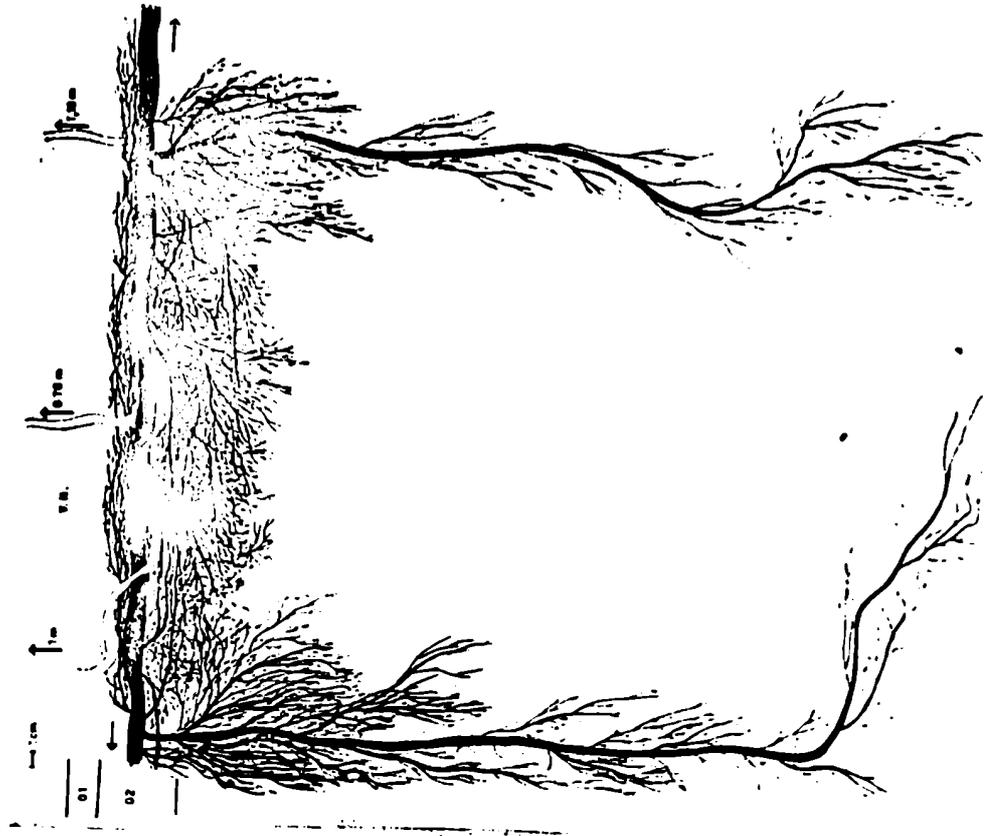


FIGURA 5.12. (continuación). Ch.C.: *Chusquea culeou*, V.N.: *Vicia nigricans*.

13

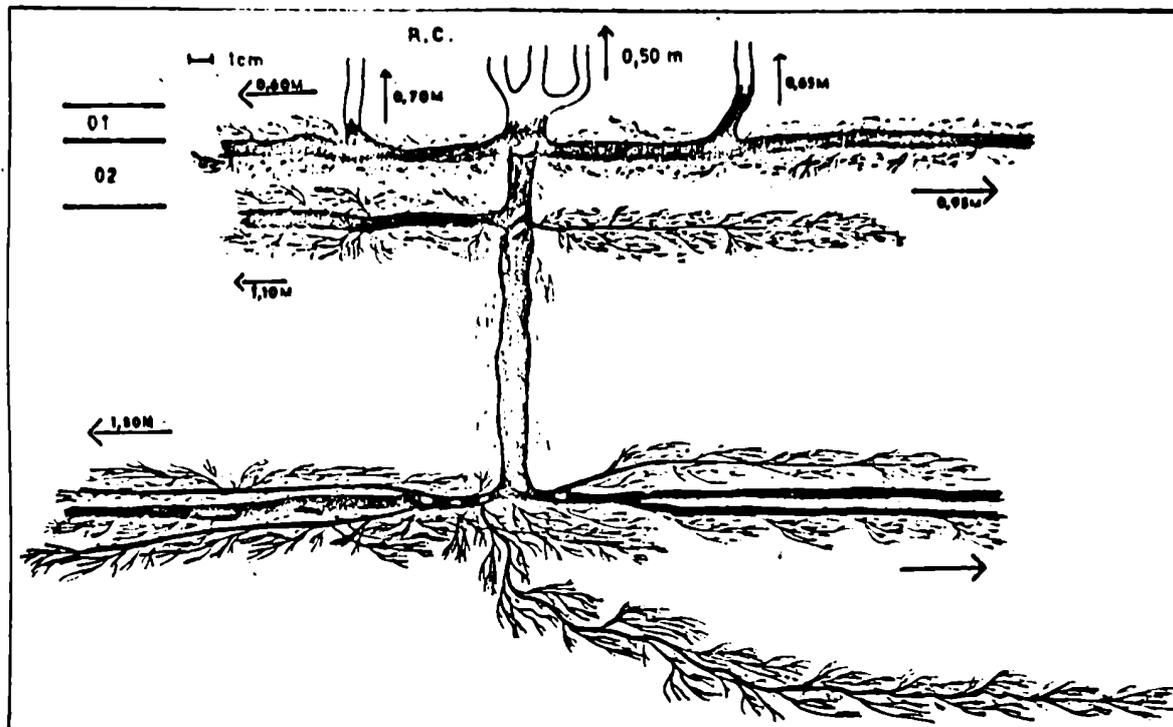


FIGURA 5.12. (continuación). R.C.: *Ribes cucullatum*, B.D.: *Berberis darwinii*.

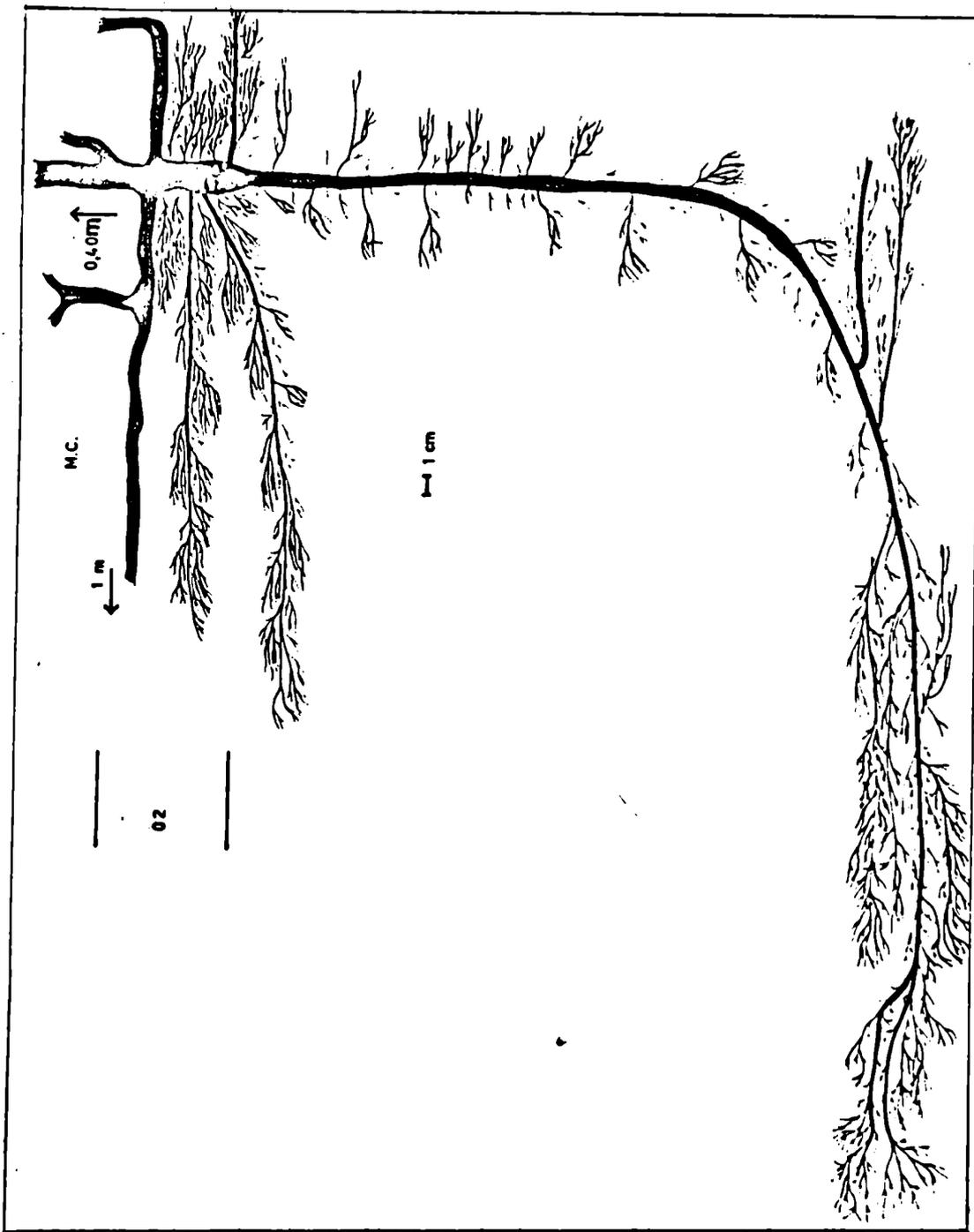


FIGURA 5.12. (continuación). M.C.: Maytenus chubutensis l.s.

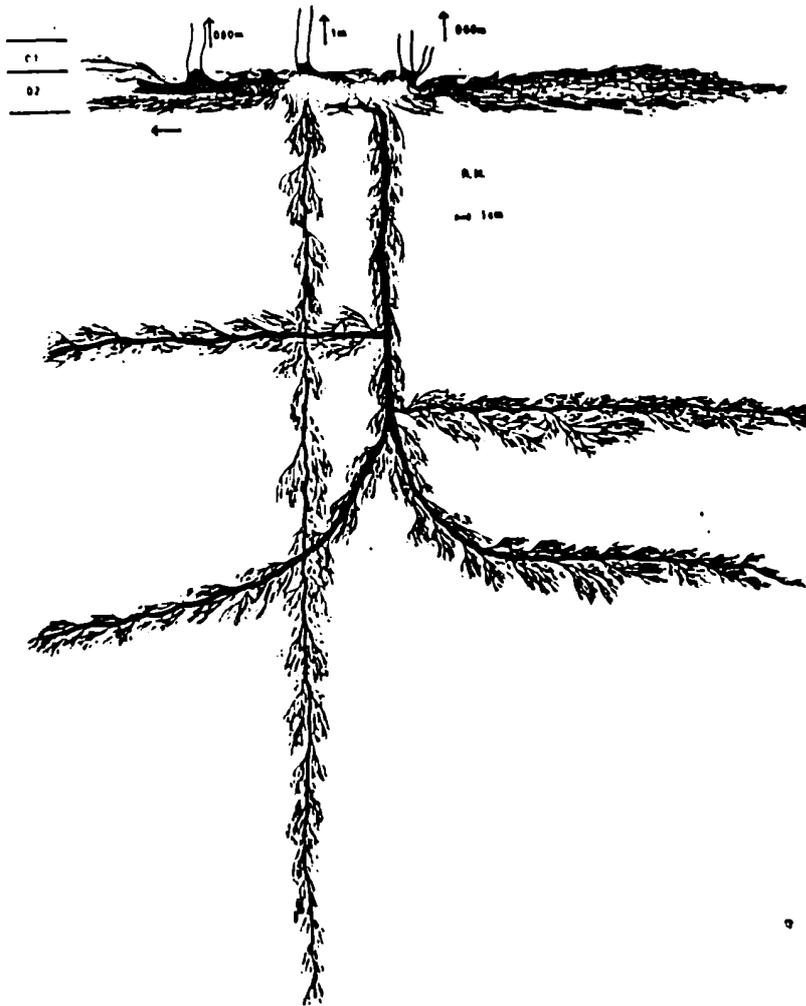


FIGURA 5.12. (continuación). R.M.: Ribes magellanicum.

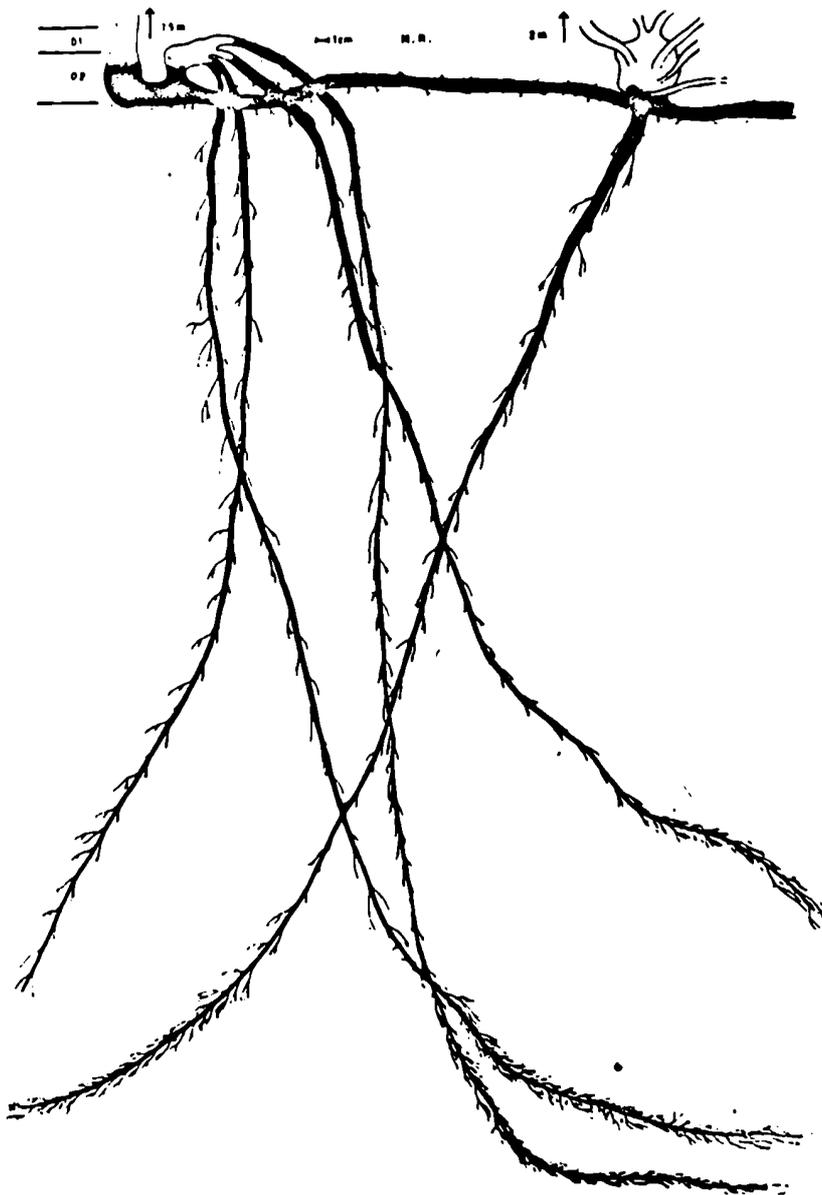


FIGURA 5.12. (continuación). M.R.: Mutisia retusa.

A

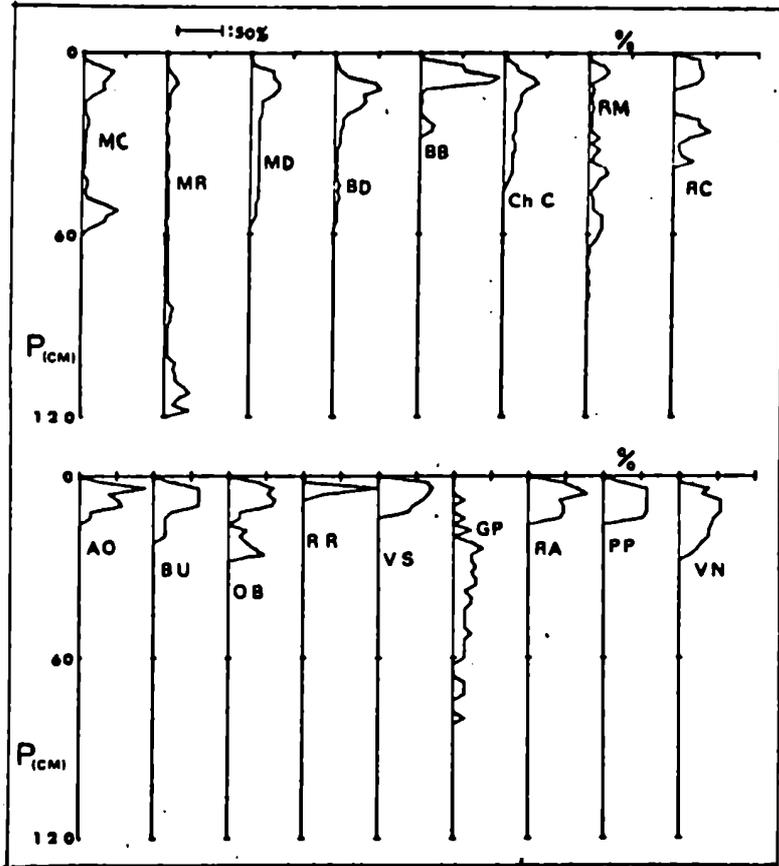


FIGURA 5.13. Frecuencia de raíces finas de cada especie en función de la profundidad.

6. DISCUSION. EL COLUMBARIUM.

Se verá aquí los alcances de la definición formal de nicho (Hutchinson, 1957) en cuanto a su aplicación a las especies del Matorral Mixto. Además, se analizarán en forma conjunta los aspectos parciales de los nichos estudiados en las partes precedentes. Las variables que en las Partes 1, 3, 4 y 5 se han definido como determinantes del nicho son: la intensidad de luz, la profundidad de arraigamiento, los períodos de desarrollo vegetativo y reproductivo.

Se ha visto que la ubicación sobre el gradiente lumínico es característico de cada especie. La luz es el factor principal de separación de nichos en esta comunidad. Se han presentado además, elementos de juicio que permiten inferir la existencia de relaciones de exclusión competitiva entre las especies. Entre las herbáceas la forma de los nichos y la relación entre sus límites sugiere la competencia por la luz. Entre arbustivas, la separación de nichos lumínicos entre especies de mismos géneros es mayor que la separación entre éstas y los demás arbustos de la comunidad. En el primer caso se infiere la competencia como un proceso actual, en desarrollo y que probablemente modificará las relaciones de competencia entre herbáceas. El caso de los nichos lumínicos de Acaena ovalifolia, Osmorrhiza berteroi, y Rumex acetosella es un ejemplo particularmente evidente. Entre arbustivas, la separación de nichos dentro de cada género, Mutisia y Berberis probablemente ha ocurrido como una respuesta evolutiva de ambas durante el período en que desarrollaron juntas en un mismo ambiente.

Que las mencionadas hierbas sean caracterizadas como adventicias (Dimitri, 1962) mientras que los arbustos son considerados típicos de esta comunidad parecería confirmar esta hipótesis.

El factor que sigue en importancia en la separación de nichos es la estratificación de raíces. Se ha visto que el patrón general de arraigamiento presenta características comunes a todas las especies. Por regla general, poseen estolones o rizomas con abundancia de raíces adventicias superficiales o subsuperficiales. El arraigamiento superficial es una característica común a todas. Ocurre una zona de menor densidad de arraigamiento a profundidades "intermedias" respecto del rango total, y poseen un máximo secundario de arraigamiento, propio de cada especie, evidente principalmente en arbustos. Este máximo secundario es el que determina la separación de nichos en cuanto a la obtención de agua y nutrientes. Aparentemente no existe interferencia alelopática entre especies.

Se ha demostrado también que el período de desarrollo vegetativo, y, en menor medida pero igualmente importante, el período reproductivo de todas las especies es notablemente sincrónico. El factor climático es el determinante fundamental de este fenómeno. Con todo, existen diferencias sutiles entre estos patrones de desarrollo que determinan separación de nichos temporales, sobre todo entre especies asociadas espacialmente. Estas diferencias están relacionadas con el grado de variación que en cuanto a desarrollo temporal posee la especie arbórea característica de la asociación.

De allí que sea posible inferir que las diferencias en el desarrollo de las especies de cada subasociación dentro de la comunidad es la respuesta evolutiva para la disminución de competencia.

Dado que el nicho de cada especie está condicionado por más de un factor y que las distribuciones de ajustamiento sobre cada gradiente son en general asimétricas, y en muchos casos bimodales o casi totalmente uniformes, no es posible aplicar para este análisis los distintos modelos teóricos que intentan interpretar las relaciones de nicho (véase Parte I).

En la figura 6.1 se muestran los centroides de cada nicho, medidos como el valor promedio de la distribución de ajustamiento de cada especie sobre cada variable. Las tres variables de nicho consideradas permiten una separación de los valores medios de tal manera que cada nicho ocupa una parte distinta y característica del "nicho total" o columbarium (Colwell y Fuentes, 1975) de la comunidad.

Si se considera todo el volumen ocupado por cada nicho y no sólo sus centroides se observa que la mayor parte del columbarium está ocupada.

Esto implicaría que una especie cuyos requerimientos se superpusieran con los de estas especies, para incorporarse a la comunidad debería ser un competidor más eficiente que las que ya ocurren o bien poseer requisitos ambientales diferentes.

De allí que si ocurre una especie se incorpore a esta comunidad ello ocurrirá a través de la diferenciación de los nichos, lo cual a su vez implicaría incorporar otras variables no consideradas hasta ese momento.

Al analizar los numerosos ejemplos de diversificación de nichos en la naturaleza vemos que en general esta diferenciación no puede ser estudiada exponiendo a priori los posibles usos del ambiente. Usualmente, un nicho ecológico no puede ser identificado antes de que el mismo sea ocupado por una especie (Pielou, 1974). Por lo tanto es imposible establecer una hipótesis de ocupación y futura diferenciación de nichos con posibilidades de validarla inmediatamente en la naturaleza. Es un caso análogo a la identificación y separación de especies.

Un problema que subsiste en la definición formal de nicho además del número infinito de variables cuya existencia presupone, es que las

mismas deben ser linealmente ordenables. Muchas de las características consideradas para la separación de nicho son por el contrario no lineales en cuanto a la respuesta de cada especie, o cualitativas (Pielou, 1974; Colwell y Fuentes, 1975).

Implícitamente se ha considerado una variable cualitativa, el hábito, al separar por estratos las especies de la comunidad. Asimismo, se han observado distintos fenómenos de carácter cualitativo no usados para separación de nichos, que sugieren interrogantes tales como por ejemplo: ¿Cuál es la significación de tener todas o algunas de las raíces finas adheridas a trozos de hojarasca, como en Acaena ovalifolia y Verónica serpyllifolia respectivamente? ¿Es significativo que Mutisia retusa desarrolle hojas sólo a partir de tallos secos mientras que Mutisia decurrens lo haga desde el suelo, siendo ambas estoloníferas? Se analizó estas cuestiones en forma general.

Al describir las formas de vida se ha visto que todas las especies son distintas entre sí. Dado que las características a partir de las cuales se realiza esta clasificación son indicadoras del uso diferencial del ambiente (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974), la misma es en realidad la caracterización cualitativa de cada nicho aún cuando se conozcan en forma parcial, o no se conozcan en absoluto, los mecanismos que relacionan ambos fenómenos.

Un aspecto más específico de la significación de cada variable para la determinación de nichos es la no linealidad de la respuesta biológica. Se ha supuesto que la respuesta de las especies a cada variable ambiental cuantificada es lineal. Subsiste el problema de que esto efectivamente no sea así. Lo que se ha medido como "estados del recurso" distintos pueden ser desde el punto de vista de cada especie en realidad un mismo ambiente, o en forma general, un ambiente distinto para cada una de ellas. No existe al presente una manera de determinar la existen-

cia real de esta no linealidad. Los intentos que se han hecho para solucionar este problema (Colwell y Futuyma, 1971) implican que la respuesta de todas las especies a una misma variable es idéntica, sin proporcionar una forma adecuada de medir esta respuesta.

Por todos estos elementos, se concluye que la teoría del nicho tal como fue presentada en la Parte I permite identificar las variables ambientales más importantes para la diferenciación de nichos en el matorral mixto. De éstas, la obtención de energía en la comunidad no sometida a pastoreo es la condicionante de las relaciones de exclusión competitiva. Se ha analizado además cuales son las estrategias adaptativas principales que caracterizan esta separación. Esto a su vez permite inferir que mecanismos de competencia ocurren dentro de la comunidad, los que serán vistos a continuación.

Dado que la variable fundamental de separación de nichos es la utilización de la luz, según lo expuesto en la Parte I, la competencia por interferencia estará determinada por el ensombrecimiento de una especie sobre otra. La competencia por explotación del recurso estará signada en cambio por una mayor eficiencia fotosintética.

Se ha dicho ya que un competidor interferente tiende a ocupar porciones más ricas del gradiente ambiental, aquí mayores intensidades de luz. Un competidor por explotación en cambio, ocupará regiones más pobres. Esto implica además que la capacidad de desplazamiento del nicho de este último será mayor.

Se ha demostrado (Case y Gilpin, 1974) que la eliminación de un competidor por interferencia de una comunidad implicará un aumento en las relaciones de competencia entre las restantes especies.

En nuestra comunidad la fuerte disminución por pastoreo de Chusquea culeou, Bromus unioloides y Vicia nigricans entre otras, condiciona una

redistribución del nicho total entre las especies no ramoneadas. Esto implicaría que la competencia entre especies no ramoneadas aumenta bajo pastoreo. Las especies ramoneadas ocupan en condiciones de protección las porciones más iluminadas de la comunidad. A su vez en estas zonas, los claros en el matorral, las especies que los ocupan dejan pasar proporcionalmente menos luz que las especies de zonas umbrosas (Parte 3).

Por último, cuanto mayor es el desplazamiento de los nichos de las especies no ramoneadas bajo pastoreo, más pobre en luz es la porción del gradiente hacia el que se mueven, indicando una relación directa entre la versatilidad de cada especie y su eficiencia para mantenerse en ambientes con baja provisión de luz.

De todo ello es posible inferir que las especies más ramoneadas son las que en condiciones de no pastoreo compiten por interferencia mientras que las especies de zonas más umbrosas poseen una mayor eficiencia en el uso del ambiente, fundamentalmente la luz. Un elemento adicional de prueba es que ha sido demostrado que las especies que viven en sombra poseen una mayor eficiencia en cuanto a la síntesis y acumulación de polisacáridos (Grime, 1966), lo que indicaría que se trata de especies aquí llamadas competidoras por explotación del recurso.

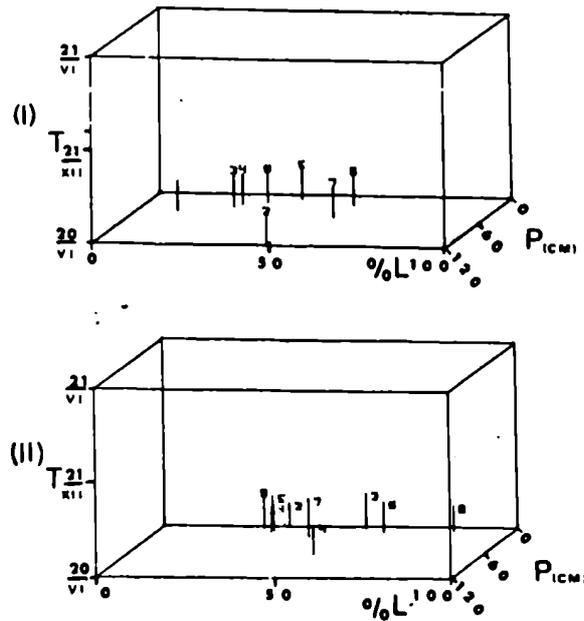


FIGURA 6.1. Puntos correspondientes a las máximas adaptabilidades por especie en función de: intensidad de luz (L), profundidad de arraigamiento (P), y período de desarrollo (T). (I): arbustos, (II): hierbas. 1: Maytenus chubutensis, 2: Mutisia retusa, 3: Mutisia decurrens, 4: Berberis darwinii, 5: Berberis buxifolia, 6: Chusquea culeou, 7: Ribes magellanicum, 8: Ribes cuculatum, 9: Acaena ovalifolia, 10: Bromus unioloides, 11: Osmorrhiza berteroi, 12: Relbunium richardianum, 13: Veronica serpyllifolia, 14: Geranium patagonicum, 15: Rumex acetosella, 16: Poa pratensis, 17: Vicia nigricans.

7. CONCLUSIONES.

7.1. LA COMUNIDAD NO COACCIONADA.

El Matorral Míxto es una comunidad relativamente homogénea con buena representación tanto dentro de la cuenca del Río Manso Superior, donde se desarrolla con exposición norte inmediatamente por encima del fondo del valle, como regionalmente. Se caracteriza fundamentalmente en base a las asociaciones de arbustos como Berberis buxifolia, Berberis darwinii, Mutisia retusa, Mutisia decurrens, Chusquea culeou, Maytenus chubutensis, Ribes magellanicum, Ribes cucculatum con Nothofagus antarctica y Schinus patagonicus, los dos últimos con portes arbóreos, lo que brinda unidad fisonómica y florística a esta comunidad. El estrato herbáceo caracteriza sólo secundariamente a esta comunidad, estando muy influida por los efectos de la coacción del ganado y en general por efectos antrópicos. Pueden aparecer en esta comunidad otras especies arbóreas, siempre de hojas perennes. En la zona de estudio el maitén, Maytenus boaria, forma parte del estrato arbóreo, siendo la especie de mayor porte.

En la comunidad no pastoreada las relaciones espaciales están condicionadas por cada especie de árbol, existiendo por lo tanto tres subasociaciones.

Tres especies muestran clara respuesta al gradiente topográfico, Berberis darwinii que ocupa las partes más bajas de la comunidad y Mutisia retusa y Berberis buxifolia que se ubican preferencialmente en las porciones superiores. Aparentemente la distribución de todas las especies es en general amanchonada, condicionando un patrón irregular.

Sin embargo, especies como Chusquea culeou, Poa pratensis, Geranium patagonicum, Cirsium vulgare y Cortaderia araucana, todas ellas escasamente representadas en las transectas, se relacionarían con depresiones del terreno.

Las relaciones de abundancia - dominancia muestran un grupo de especies dominante, formado por los árboles, un grupo de especies de importancia intermedia que se desarrolla fundamentalmente durante el verano y un grupo de importancia menor. Estos dos últimos grupos están formados por especies arbustivas y herbáceas.

La estructura vertical de la comunidad está determinada fundamentalmente por dos estratos, el superior, arbóreo, y el inferior que se distribuye en forma continua hasta el suelo, formado por hierbas y arbustos.

Estos dos últimos grupos se diferencian en base a las alturas máximas que alcanzan y de acuerdo a su hábito.

El análisis cualitativo de los nichos en base a la descripción de las formas biológicas indica que todas las especies se diferencian entre sí en cuanto a la forma de aprovechamiento del ambiente.

De todos los factores ambientales analizados específicamente, la intensidad de luz demuestra ser la variable crítica que define las relaciones de competencia dentro de la comunidad.

El gradiente de intensidades lumínicas se halla totalmente saturado de especies entre el 20% y 100% de intensidad luminosa. Los árboles dejan pasar entre un 24% y un 54% de luz. En los claros de la comunidad habitan especies como Bromus unioloides y Chusquea culeou que obtienen así más luz que la que dejan pasar los árboles. El rango de intensidad lumínica en el que se ubican las especies de estratos inferiores varía entre un 20% y un 70% aproximadamente.

Le sigue en importancia a la luz como factor de nicho la densidad de arraigamiento. Esto es grande en los horizontes superficiales para todas las especies. Ocurre también arraigamiento a profundidades mayores, la cual es característica de cada especie. El hecho de que el 78% de todas

las raíces de la comunidad se ubiquen en los primeros 35 cm del suelo se debe a que la accesibilidad de agua es muy alta en esa porción. El punto de marchitez permanente, medido aquí como la humedad de suelo a quince bares es muy alto (42%) para esta parte de suelo. Esto se compensa por el hecho de que el 98% de los períodos de sequía son más cortos de lo necesario como para que el contenido de humedad de las dos primeras capas esté por debajo del punto de marchitez.

La mayoría de las especies son estoloníferas o rizomatosas, los sistemas radicales se distribuyen ampliamente por todo el suelo entremezclándose los de distintas especies.

El desarrollo vegetativo y reproductivo es notablemente sincrónico entre todas las especies, aún cuando existen diferencias dentro de cada subasociación espacial. Esta sincronicidad indicaría que el control de estos procesos es debido a variables climáticas.

La ubicación sobre el gradiente luminoso, la profundidad de arraigamiento y el período de desarrollo vegetativo y reproductivo en forma conjunta permiten identificar porciones del nicho total propias de cada especie. Asimismo, este nicho total se halla saturado de especies entre los límites en que es factible esperar la ocurrencia de éstas.

El alto porcentaje de hemícriptófitas, característico de las comunidades boscosas de montaña junto con la existencia de sistemas radicales comunes a muchos "individuos" explicaría la penetrabilidad de la misma y posterior mantenimiento en ambientes de perturbación ambiental, en especial después de la eliminación del bosque de coihue y lenga por el fuego o efectos antrópicos. Asimismo, la presencia de rizomas explica la poca relación entre la distribución de las partes aéreas y el gradiente microtopográfico.

7.2. LA COMUNIDAD BAJO PASTOREO.

El ramoneo, y la coacción en general, es en la zona de estudio moderado si se lo compara con lo que ocurre en las zonas de Pampa Linda y la desembocadura del Río Manso en el Lago Mascardí. De allí que no se haya registrado la presencia de retamo, Diostea juncea, más que en las adyacencias del camino. Asimismo muchas de las especies adventicias que ocurren en las zonas antes mencionadas tienen aquí muy baja representación. Sin embargo, el pastoreo tiene múltiples efectos sobre la comunidad.

A pesar de que los índices de diversidad y uniformidad calculados no presentan diferencias substanciales con los calculados dentro de la clausura, la cobertura y relaciones de abundancia son menores bajo ramoneo. Las especies ramoneadas especialmente son: Bromus unioloides, Vicia nigricans, Chusquea culeou y Poa pratensis. La disminución de la abundancia de éstas es substancialmente mayor que para las demás especies.

El pastoreo modifica las relaciones de asociación espacial. Determina la existencia de sólo dos subasociaciones caracterizadas por el ñire y maitén respectivamente. A diferencia con lo que ocurre sin ramoneo, las especies comidas se asocian entre sí y con un mayor grupo de arbustos, en la asociación correspondiente al maitén. Esto les permite escapar a la depredación debido a que obtienen protección por recubrimiento ubicándose así en ambientes más umbrosos. El ramoneo disminuye además las alturas que podrían alcanzar todas las especies de herbáceas y arbustivas aún cuando no sean ramoneadas, debido probablemente al pisoteo y a las modificaciones del suelo provocadas por el pisoteo. Una excepción a esto lo constituyen las especies que por su hábito trepador persisten sólo en las alturas en las cuales no son afectadas por los herbívoros, ya sea por ramoneo o pisoteo. Este es el caso de Vicia nigricans, Latyrus mage-

llanicum, Mutisia retusa y Mutisia decurrens.

El pastoreo modifica además las relaciones de dominancia. Disminuye la importancia del grupo de especies de abundancia intermedia, que incluye todas las ramoneadas.

Comparativamente, se observan muy pocas renovables de Nothofagus antarctica y Maytenus boaria en la parte bajo pastoreo. No se ha podido determinar si ello se debe al efecto directo del ramoneo o a la modificación de la microtopografía por pisoteo. Este último provoca una reducción de la capa superficial de hojarasca. Esta capa es la que condiciona la instalación del tapiz herbáceo casi continuo característico de la comunidad sin coacción (Parte 5).

Además de provocar la apertura de canales por las sendas que sigue el ganado, el pisoteo condiciona un microrelieve general plano a cóncavo, desarrollándose vías preferenciales de drenaje, relacionadas en forma directa con la erosión superficial.

En la comunidad bajo pastoreo los nichos están condicionados más por el ramoneo que por las variables ambientales.

La única modificación registrada ocurre sobre los nichos lumínicos. Se presenta un reemplazo casi total de especies sobre este gradiente. Se observa un desplazamiento de los nichos así como modificaciones de su amplitud. Estas dos variaciones están relacionadas en forma inversa. Las especies ramoneadas amplían sus nichos debido a que se ubican tanto en ambientes umbríos como expuestos, esto como respuesta al pastoreo. Entre las especies no ramoneadas se modifican las relaciones de competencia que determinan la nueva distribución de nichos por la ocupación del gradiente liberado. En general la superposición de nichos lumínicos es mayor. Esto se interpreta como consecuencia del ramoneo, no siendo ya crítica la luz en el condicionamiento de la competencia, aún cuando

siga siendo el factor principal.

La comparación de ambas situaciones, con y sin ramoneo, sugiere que ocurren mecanismos de competencia por interferencia y por explotación del recurso entre especies, ambos referidos a la obtención de la luz. La teoría del nicho (Hutchinson, 1957) permite identificar las variables que condicionan la distribución del ambiente entre las distintas especies, jerarquizarlas en cuanto a su importancia en las relaciones de competencia, y describir las distintas estrategias que siguen las especies en la utilización de los distintos recursos.


Aldo Ansardo Brandani


Dr. Gilberto C. Gallopín

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez, H.; Ludwig, J.A. y Harper, K.T.: 1974. Factors Influencing Plant Colonization of Mine Dumps at Park City, Utah. *The Amer. Midl. Nat.* 92 (1): 1-11.
- Anderson, R.C.; Loucks, O.L. y Swain, A.M.: 1969. Herbaceous response to canopy cover, light intensity and throughfall precipitation in coniferous forest. *Ecology* 50:255-263.
- Atsatt, P.R.: 1971. Botanical enigmas. *Science* 168: 1081-1082.
- Auer, C.: 1958. The Pleistocene of Fuego-Patagonia. Part II: The History of the flora and vegetation. *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A* 50: 1-239.
- Axelrod, D.I.: 1966. Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution* 20: 1-15.
- Ayala, F.J.: 1969. Principle of competitive exclusion: experimental invalidation. *Nature* 224: 1076-1078.
- Beals, E.W.: 1969. Vegetational change along altitudinal gradients. *Science* 165: 981-985.
- Beaver, H.: 1959. *Soil Physics*. J. Wiley and Sons, New York, 489 pp.
- Beckett, P. H. T. y Webster, R.: 1971. Soil variability: a review. *Soils and Fertilizers* 34: 1-15.
- Birch, L.: 1957. The meanings of competition. *Amer. Nat.* 91:5-18.
- Black, C.C.: 1971. Ecological implications of dividing plants into groups distinct photosynthetic production capacities. *Advances in Ecological Research*, vol. 7, pp. 87-114. J.B. Cragg (ed.) Academic Press.
- Bliss, L.C.: 1971. Arctic and Alpine Plant Life Cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2:405-438.
- Boelcke, O.: 1957. Comunidades herbáceas del norte de Patagonia y sus relaciones con la ganadería. *RIA* 11(1): 5-98.
- Brassard, G.R.: 1973. Arctic adaptations in Plants. *The Can. Field Nat.* 87(2): 193.

- Brassard, J.R.; Correia, M.J. y Landolt, J.P.: 1975. A computer program for the graphical and iterative fitting of probability density functions to biological data. *Computer Programs in Biomedicine* 5:11-38.
- Bratton, S.P.: 1976. Resource division in an understory herb community: responses to temporal and microtopographic gradients. *Amer. Nat.* 110(974): 679-693.
- Braun-Blanquet, J.: 1945. *Sociología Vegetal. Estudio de las comunidades vegetales. Traducción castellana*, Ed. ACME Ag., Buenos Aires, 444 pp.
- Cabrera, A.L.: 1932. La incompatibilidad ecológica. Una ley biológica interesante. *An. Soc. Cient. Arg.* CXIV: 20 pp.
- Cabrera, A.L.: 1970. Flora de la provincia de Buenos Aires. Parte II. Gramíneas. INTA. Colección Científica. Tomo IV, 624 pp.
- Cabrera, A.L.: 1971. Flora patagónica. Parte VII. Comp. INTA. Colección Científica, Tomo VIII.
- Cabrera, A.L.: 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 14(1-2): 1-42.
- Cabrera, A.L. y Willink, A.: 1973. Biogeografía de América Latina. OEA, Monografía N° 13. Serie Biología, 120 pp.
- Case, T.J. y Gilpin, M.E.: 1974. Interference, competition and niche theory. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71(8): 3073-3077.
- Caswell, H.; Reed, F.; Stephenson, S.N. y Werner, P.A.: 1973. Photosynthetic pathways and selective herbivory: A hypothesis. *Amer. Nat.* 107(956): 465-480.
- Cody, M.L.: 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *Amer. Nat.* 102: 107-147.
- Cohen, J.E.: 1968. Alternative Derivations of a Species Abundance Relation. *Amer. Nat.* 102: 165-172.
- Cole, H.E. y Holch, A.E.: 1941. The root habits of certain weeds of south-eastern Kansas. *Ecology*, 22: 141-147.
- Cole, L.C.: 1960. Competitive exclusion. *Science* 132: 348-349.
- Colwell, J.E.: 1974. Vegetation canopy reflectance. *Remote Sensing of Environment* 3: 175-183.

- Colwell, R.K. y Futuyama, O.J.: 1971. On the measurement of niche breath and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- Colwell, R.K. y Fuentes, E.R.: 1975. Experimental studies of the niche. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 289-310.
- Connell, J.H.: 1972. Community interaction on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169-192.
- Correa, M.N. et al.: 1969. Flora Patagónica. Parte II Typhaceae a Orchidaceae (excepto Gramíneae). INTA. Colección Científica, Tomo VIII.
- Correa Luna, H.: 1969. Cuenca del Río Manso Superior, Parque Nacional Nahuel Huapi. Servicio Nacional de Parques Nacionales. Informe Inédito.
- Correa Luna, H. y Dimitri, M.J.: 1969. Las comunidades florísticas de la Cuenca del Río Manso Superior (Parque Nacional Nahuel Huapi). Servicio Nacional de Parques Nacionales. Informe Inédito.
- Culver, D.: 1970. Analysis of simple cave communities: niche separation and species packing. *Ecology* 51: 949-958.
- Chilvers, G.A.: 1972. Tree root pattern in a mixed Eucalypt forest. *Aust. J. Bot.* 20: 229-234.
- Daciuk, J.: 1973. Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia. VII. Estudio de la coacción del ganado en la Cuenca del Río Manso Superior (Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Negro, Argentina). *Physis Sec. C* 32(85): 383-402.
- Daubenmire, R.F.: 1959. Plants and environment. A textbook of Plant Autoecology. J. Wiley and Sons, New York, 422 pp.
- Darwin, C.: 1859. El Origen de las Especies. Ed. Albatros, 1974, Bs.As.
- De Benedictis, P.A.: 1973. On the correlations between certain diversity indices. *Amer. Nat.* 107(954): 295-302.
- Del Moral, R. y Cates, R.G.: 1971. Allelopathic potential of the dominant vegetation of western Washington. *Ecology* 52: 1030-1037.
- Dimitri, M.J.: 1960. Flora de los Parques Nacionales. Dirección General de Parques Nacionales 1-22.
- Dimitri, M.J.: 1962. La Flora Andino Patagónica. *Anales de Parques Nacionales* 9: 1-115.

- Dimitri, M.J.: 1964. Los procesos de Sucesión y Zonación vegetal en los Bosques de Montaña. Anales de Parques Nacionales 10: 3-60.
- Emlen, J.M.: 1975. Niches and genes: some further thoughts. Amer. Nat. 109(968): 472-476.
- Eskuche, U.: 1968. Fisionomía y sociología de los bosques de Nothofagus dombeyi en la región de Nahuel Huapi. Vegetation 16: 192-204.
- Eskuche, U.: 1973. Estudios fitosociológicos en el norte de Patagonia. Investigación de algunos factores de ambiente en comunidades del bosque y chaparral. Phytocoenología 1(1):64-113.
- F.A.O.: 1970. Physical and Chemical Methods of Soil Water Analysis. Soil Bulletin N° 10.
- Fraenkel, G.S.: 1959. The raison d'etre of secondary plant substances. Science 129: 1466-1470.
- Frangi, J.L.: 1973. Nota sobre el sistema radical de algunas plantas puneñas. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XV(1): 35-50.
- Frangi, J.L.: 1976. Descripción florístico-estructural de un "stand" de bosque de Nothofagus dombeyi en Lago Gutierrez (provincia de Río Negro), Darwiniana 20: 577-585.
- Frankland, J.D.; Ovington, D.D. y Macrae, C.M.: 1963. Spatial and seasonal variations in soil, litter and ground vegetation in some Lake District Woodlands. J. Ecol. 51: 97-112.
- Freeland, W.J. y Janzen, D.H.: 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. Amer. Nat. 108 (961): 269-289.
- Gadgil M, y Solbrig, O.T.: 1972. The concept of r and k selection: Evidence from wild flowers and some theoretical consideration. 106(947): 14-31.
- Gaffney, P.M.: 1975. Roots of the niche concept. Amer. Nat. 109 (968): 490.
- Gallopin, G.C.: 1977. Estudio ecológico integrado de la Cuenca del Río Manso Superior (Río Negro, Argentina). I. Descripción general de la Cuenca. Anales de Parques Nacionales, en prensa.

- Godron, M.: Daget, P.; Long, G.; Sauvage, C.; Emberger, L.; Le Floch, E.; Poissonet, J. y Wacquant, J.: 1968. Le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Dentre d'études phytosociologiques et écologiques. Montpellier, 292 pp. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique.
- Goff, F.G. y Selder, P.H.: 1968: Structural gradient analysis of Upland Forests in the Western Great Lakes Area. Ecol. Monogr. 38: 65-86.
- Goldstein, R.A. y Grigal, D.F.: 1972. Computer programs for the ordination and classification of ecosystems. ORNL IBP 71-10, Oak Ridge Nat. Lab., Oak Ridge, Ten.
- Goodall, D.W.: 1970. Statistical Plant Ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 99-124.
- Green, R.H.: 1971. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: Bivalve molluscs of Central Canada. Ecology 52: 543-556.
- Grime, J.P. y Jeffrey, D.W.: 1965. Seedlings establishment in vertical gradients of sunlight. J. Ecol. 53: 621-642.
- Grime, J.P.: 1966. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants, en Light as an Ecological Factor (ed. Balnbridge, R.; Evans, C.A. y Rackham, O.) pp. 187-208.
- Grime, J.P.: 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature, Vol. 250 (5461): 26-31.
- Grime, J.P. y Hunt, R.: 1975. Relative growth-rate: Its range and adaptive significance in a local flora. J. Ecol. 63: 393-422.
- Grinnel, J.: 1917. Field tests of theories concerning distributional control. Amer. Nat. 51: 115-118.
- Grinnel, J.: 1917. The niche-relationships of the California thrasher. Auk 34: 427-433.
- Grinnel, J.: 1924. Geography and evolution. Ecology 5: 225-229.
- Grinnel, J.: 1928. Presence and absence of animals. Univ. of California. Chron. 30: 429-450.
- Grondona, M.F.: 1970. Fitogeografía del Parque Nacional Nahuel Huapi. Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos XIV: 71-88.
- Gunckel, L.H.: 1948. La floración de la quila y del colihue en la Araucanía. Ciencia e Investigación 4: 91-95.

- Hairston, N.G.; Smith, F.E. y Slobodkin, L.B.: 1960. Community structure, population control and competition. Amer. Nat. 94: 421-425, in Hazen: Readings in Population and Community Ecology, 1970 W.B. Saunders Co.
- Hardin, G.: 1961. The competitive exclusion principle. Science 121: 1292-1297.
- Harper, J.L. y Chancellor, A.P.: 1959. The comparative biology of closely related species living in the same area. IV Rumex: Interference between individuals in populations of one and two species. J. Ecol. 47: 679-695.
- Harper, J.L.; Clatworthy, J.N.; McNaughton, I.H. y Sagar, G.R.: 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution 15: 209-227.
- Harper, J.L.: 1961. Approaches to the study of the plant competition 1-39. F. Milthorpe (ed.) Mechanism of Biological Competition Symp., Fifteenth, Soc. Exp. Biol. Cambridge Univ. Press, London.
- Harper, J.L.: 1964. The individual in the population. J. Ecol. 52: 149-158.
- Harper, J.L.: 1968. The regulation of numbers and mass in plant populations. en: Population Biology and Evolution (ed. R.C. Lewontin). Syracuse University Press, New York pp: 139-158.
- Harper, J.L.: 1969. The role of predation in vegetational diversity. Brookhaven Symposia in Biology N° 22: 48-62.
- Harper, J.L. y White, J.: 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-464.
- Harris, G.A.: 1967. Some competitive relationships between Agropyron spicatum and Bromus tectorum. Ecol. Monog. 37: 89-111.
- Hauman, L.: 1926. Etude phytogéographique de la Patagonie. Bull. Soc. Roy Bot. Belg. 58(2): 105-178.
- Heady, H.F.: 1958. Vegetational changes in the California annual type. Ecology 39(3): 402-416.
- Help, C. y Engels, C.: 1974. Comparing Species Diversity and Evenness Indices. J. Mar. Biol. Ass. UK. 54: 559-563.

- Born, H.S.: 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *Amer. Nat.* 100:419-420.
- Horn, H.S.: 1974. The Ecology of Secondary Succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-38.
- Hurlbert, S.H.: 1971. The concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52: 577-586.
- Hutchinson, G.E. : 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. XXII. Population Studies. Animal Ecology and Demography pp. 415-427.
- Hutchinson, G.E.: 1959. Homage to Santa Rosalía, or why are there so many kind of animals? *Amer. Nat.* 93: 145-159.
- Hutchinson, G.E. 1959. Il concetto moderno di nicchia ecologica. *Mem. Istituto Ital. Idriobiologia* 11: 9-22.
- Jordan, C.F.; Kline, J.R. y Sasscer, D.S.: 1972. Relative stability of mineral cycles in forest ecosystems. *Amer. Nat.* 106(948): 237-253.
- Jordan, C.F. y Kline, J.R.: 1972. Mineral cycling: some basic concepts and their application in a tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3:33-50.
- Klopfer, P.H. y Mac Arthur, R.H.: 1960: Niche size and faunal diversity. *Amer.Nat.* 94: 293-300.
- Klopfer, P.H. y Mac Arthur, R.H.: 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Amer. Nat.* 95: 223-226.
- Kochenderfer, J.N.: 1973. Root distribution under some forest types native to West Virginia. *Ecology* 54 (2): 445-448.
- Kohnke, H. 1968: Soil Physics. McGraw Hill Books Co., New York, 224 pp.
- Kozlowski, T.T.: 1949. Light and water in relation to growth of Piedmont forest tree species. *Ecol. Monogr.* 19: 207-231.
- Kulesza, G.: 1975. Comment on "Niche, habitat and ecotope". *Amer. Nat.* 109(968): 476-479.
- Lag, J.: 1974. The influence of soils conditions on the distribution of plant species and plant communities. *Acta Agriculturae Scandinavica* 24:13-16.

- Landsberg, J.J. y Jarvis, P.G.: 1973. A numerical investigation of the momentum. Balance of a Spruce Forest. Jour. of Appl. Ecol. 10: 645-655.
- Laya, H.A.: 1971. Cartografía expeditiva de los suelos del valle del Río Manso Superior, Río Negro. RIA 5.3.8(4): 171-183.
- Laya, H.A. y Pazos, M.A.: 1976. Contribución a la cartografía de los suelos de la República Argentina. Relevamiento semidetallado de la Cuenca del Río Manso Superior (Departamento de Bariloche, provincia de Río Negro). Fundación Bariloche. Informe preliminar.
- Leonard, E.R.: 1962. Inter-relations of vegetation and reproductive growth, with special reference to indeterminate plants. Bot. Rev. 28(2):253-410.
- Levin, S.A. y Paine, R.T.: 1974. Disturbance, path formation and community structure. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 71(7): 2744-2747.
- Levin, D.A.: 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. Ann. Rev. Ecol. Syst. 7:121-160.
- Linné, K.: 1775. History of Plants. En: Readings in Ecology pp: 4-7, E. J. Kormondy (ed.). Prentice-Hall Inc., New Jersey, 1965.
- Mac Arthur, R.: 1960. On the relative abundance of species. Amer. Nat. 94: 25-36.
- Mac Arthur, R.H.; Mac Arthur, J.W. y Preer, J.: 1963. On bird species diversity II Prediction of bird census from habitat measurements. Amer. Nat. 96: 167-174.
- Mac Arthur, R.H.: 1965. Patterns of Species Diversity. Biol. Rev. 40: 510-533.
- Mac Arthur, R. y Levins, R.: 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Amer. Nat. 101:377-385.
- Mac Arthur, R.H.: 1968. The theory of niche, pp: 159-176 en R.C. Lewontin (ed.) Population Biology and Evolution. Syracuse Univ. Press, Syracuse, N.Y.
- Mac Arthur, R.H.: 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. Theoret. Pop. Biol. 1:1-11.
- Mac Arthur, R.H.: 1971. Patterns of terrestrial bird communities. En: Avian Biology, pp:189-221, D.S. Farner y J.R. King (eds.), Academic Press, New York,

- Mac Arthur, 1972. Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. Harper and Row, publ. New York, 269 pp.
- Maguire, B. Jr.: 1967. A partial analysis of the niche. Amer. Nat. 101: 515-523.
- Mason, H.L.: 1946. The edaphic factor in narrow endemism: I. The nature of environmental influences. Madroño 8: 209-226.
- Mason, H.L.: 1946. The edaphic factor in narrow endemism: II. The geographic occurrence of plants of highly restricted patterns of distribution. Madroño 8: 241-257.
- May, R.M. y Mac Arthur, R.H.: 1972. Niche overlap as a function of environmental variability, Nat. Acad. Sci. Proc. 69: 1109-1113.
- May, R.M.: 1974. On the theory of niche overlap. Theor. Pop. Biol. 5(3): 297-332.
- Menge, B.A. y Sutherland, J.P.: 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. Amer. Nat. 110(973): 351-369.
- Miller, R.S.: 1967. Pattern and process in competition. Adv. in Ecol. Res. 4: 1-74.
- Miller, R.S.: 1969. Competition and species diversity. Brookhaven Symposia in Biology N° 22: 63-70.
- Monk, C.: 1966. Ecological importance of root/shoot ratios. Bulletin of the Torrey Botanical Club 93(6): 402-406.
- Monsi, M.; Uchijima, R. y Oikawa, T.: 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 301-328.
- Moore, C.W.E.: 1959. Interaction of species and soil in relation to the distribution of eucalyptus. Ecology 40: 734-735.
- Morse, D.H.: 1974. Niche breath as a function of social dominance. Amer. Nat. 108(964): 818-830.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H.: 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. J. Wiley and Sons, New York, 547 pp.
- Neill, W.E.: 1974. The community matrix and interdependence of the competition coefficients. Amer. Nat. 108(962):399-408.

- Neill, W.E.: 1975. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology* 56 (4):809-826.
- Nelson, W.L.: Mehlich, A. y Winters, E.: 1953. The development, evaluation and use of soil tests for phosphorus availability. *Agron.* 4: 153:188.
- Newman, E.I. y Grime, J.P.: 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244. Letters to the Editors.
- Nichiporovich, A.A.: 1961. Properties of plants crops as an optical system. *Soviet Plant Physiology* 8(5): 428-435. (*Fiziologiya Rastanii* 8 (5): 536-546.
- Noy-Meir, I.: 1973. Desert ecosystems. Environment and producers. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-52.
- Ogawa, H. et al.: 1965. Comparative ecological study of three main types of forest vegetation in Thailand. I. Structure and Floristic Composition. *Nature and Life in South East Asia IV*: 13-48.
- Orians, G.H. y Sibrig, O.T.: A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semi-arid areas. (Manuscrito).
- Orians, G.H.: 1962. Natural selection and ecological theory. *Amer. Nat.* 96: 257-263.
- Orians, G.H.: 1970. Una disquisición de los nichos de plantas. Conferencia IBP.
- Orlaci, L.: 1967. An agglomerative method for the classification of plant communities. *J. Ecol.* 5-5: 193-206.
- Orlaci, L.: 1969. Information analysis of structure in biological collections. *Nature* 223: 483-484.
- Orshan, G.: 1964. Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean Chamaephytes and its significance as a factor in their water economy. The water relations of plants: 206-222. Blackwell Sci. Pub.
- Park, G.N.: 1973. Point height Intercept analysis. A refinement of point analysis for structural quantification of low arboreal vegetation. *New Zeal. J. Bot.* 11(1): 103-114.
- Parrish, J.A.D. y Bazzaz, F.A.: 1976. Underground niche separation in successional plants. *Ecology* 57(6): 1281-1288.

- Parsons, R.F. y Cameron, D.G.: 1974. Maximum plant species diversity in terrestrial communities. *Biotropica* 6 (3): 202-203.
- Pauca-Comanescu, M.: 1975. Phenologic differences of some grassy species in alpine and mountain districts of the Bucegi Mountain. *Stud. Cercet. Biol.* 27(1): 29-34.
- Perez-Moreau, R.A.: 1945. Reseña botánica sobre los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Los Alerces y Lanín. *Anal. Mus. Patag.* 1: 253-276.
- Peters, R.H.: 1976. Tautology in evolution and ecology. *Amer. Nat.* 110 (971): 1-12.
- Pianka, E.R.: 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Nat.* 100: 33-46.
- Pianka, E.R.: 1970. On r and k selection. *Amer. Nat.* 104: 592-597.
- Pianka, E.R.: 1972. R and k selection or b and d selection? *Amer. Nat.* 106(951): 581-588.
- Pianka, E.R.: 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 71(5): 2141-2145.
- Pickett, S.T.A.: 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Amer. Nat.* 110(971): 107-119.
- Pielou, E.C.: 1972. Niche with and niche overlap: a method of measuring them. *Ecology* 53: 687-692.
- Pisano, V.E. y Dimitri, M.J.: 1973. Estudio Ecológico de la región continental sur del area Andino Patagónica. I. Contribución a la fitosociología de comunidades arbóreas, arbustivas y herbáceas al sur-este del Ventisquero Moreno, Parque Nacional "Los Glaciares", Santa Cruz, Argentina. *Anal. Inst. Patag.* 4(1-3): 207-271.
- Plotnikou, V.V.: 1971. Possible method of formalising the concepts of vertical structures of the tree layer in forest communities. *Soviet Journal of Ecology* 2(6): 495-499.
- Pomeroy, L.R.: 1970. The strategy of mineral cycling. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 171-190.
- Preston, F.W.: 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29: 254-283.
- Preston, F.W.: 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: Parts I and II. *Ecology* 43: 185-215, 410-432.

- Preston, E.M.: 1973. A computer simulation of competition among five sympatric congeneric species of canthid crabs. *Ecology* 54: 469-483.
- Price, P.W.: 1971. Niche breadth and dominance of parasitoid insect sharing the same host species. *Ecology* 52: 587-596.
- Putwain, P.D. y Harper, J.L.: 1970. Studies in the dynamics of plant population III. The influence of associated species on populations of Rumex acetosa L. and Rumex acetosella L. in grasslands. *J. Ecol.* 58: 251-264.
- Rabassa, J.: 1977. Geomorfología cuantitativa de la Cuenca del Río Manso Superior, Río Negro, Argentina. Enviado a la Rev. Asoc. Geol. Arg.
- Ragonese, A.E.: 1936. Límites de los bosques Andino-Patagónicos. *Physis* 12: 97-101.
- Richards, L.A.: 1954. Pressure membrane technique of determining 15-atmosphere percentage. USDA Hand Book N° 60.
- Ricklefs, R.E.: 1972. Dominance and the niche in bird communities. *Amer. Nat.* 106(950): 538-545.
- Ritter, J. y Mathieu, D.: 1972. Remarques sur la dynamique interne des associations vegetales: les relations entre la repartition spatiale des especies et la geomorphologie. *Annales Scientifiques, Univ. de Besancon, Botanique* 3(13): 317-335.
- Rodríguez-García, D.; Sourrouille, A.; Gallopín, G.C. y Montaña, C. 1977. Estudio ecológico integrado de la Cuenca del Río Manso Superior (Río Negro, Argentina). II. Tipos de vegetación. *Anales de Parques Nacionales*. En prensa.
- Root, R.B.: 1968. The niche exploitation pattern of the bluegray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- Sabath, M.D. y Jones, M.: 1973. Measurement of Niche Breadth and Overlap: The Colwell-Futuyama Method. *Ecology* 54(5): 1143-1147.
- Savage, J.M.: 1958. The Concept of ecologic niche, with reference to the theory of natural coexistence. *Evolution* 12: 111-112.
- Schoener, T.W.: 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

- Scurman, J.J. y Goedewaagen, M.A.J.: 1971. Methods for the examination of root systems and roots. Centre of Agricultural Publishing Documentation. Washington, 86 pp.
- Shelford, V.E.: 1911. Physiological animal geography. *J. Morphol.* 22: 551-618. en: Readings in Ecology pp: 17-20, E.J. Kormondy (ed), Prentice-Hall Inc., New Jersey, 1965.
- Slatkin, M.: 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* 55(1): 128-134.
- Slobodkin, L.B.: 1965. On the present incompleteness of mathematical ecology. *Amer. Sci.* 53: 347-357.
- Slobodkin, L.B. y Sanders, H.L.: 1969. On the contribution of the environmental predictability to species diversity. Brookhaven symposia in Biology N° 22: 82-95.
- Stanhill, G.; Hofstede, G.H. y Kalma, J.D.: 1965. Radiation balance of natural and agricultural vegetation. *Cont. Nat. and Univ. Inst. of Agriculture. Israel Series* 831 E: 128-240.
- Sutcliffe, J.F.: 1957. The selective uptake of alkali cations by Red Beet root tissue. *J. Exp. Bot.* 9(22): 36-49.
- Sutherland, J.P.: 1964. Multiple stable points in natural communities. *Amer. Nat.* 108(964): 859-873.
- Tansley, A.: 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- Teofrasto: c. 300 aC. Enquiry Into plants. En: Readings in Ecology, pp: 2-4, E.J. Kormondy (ed.), Prentice-Hall Inc., New Jersey, 1965.
- Terborgh, J.: 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Amer. Nat.* 107(956): 481-501.
- Terborgh, J.: 1974. Preservation of natural diversity: The problem of extinction of species. *Biosci.* 24 (12): 715-722.
- Tinnin, R.O.: 1972. Interference or Competition? *Amer. Nat.* 106-(951): 672-675.
- Thorntwaite, C.W.: 1948. An approach towards a rational classification of climate. *Geog. Rev.* 38(1): 55-94.
- Trvog, E.: 1930. The Determination of the Readily Available Phosphorous of Soils. *J. Am. Soc. Agron.* 22: 874-882.

- Udvardy, M.F.D.: 1959. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche. Ecology 40: 725-728.
- USDA : 1954, Handbook N° 60.
- Vandermeer, J.H. y Mac Arthur, R.H.: 1966. A reformulation of alternative (b) of the broken stick model of species abundance. Ecology 47(1): 139-140.
- Vandermeer, J.H.: 1969. The competitive structure of communities: An experimental approach with protozoa. Ecology 50(3): 362-371.
- Vandermeer, J.H.: 1972. Niche theory. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3: 107-132.
- Van Valden, L, y Pitelka, F.: 1974. Intellectual censorship in ecology. Ecology 55: 925-926.
- Vežina, P.E. y Grandter, M.M.: 1965. Phenological observation of spring geophytes in Quebec. Ecology 46: 869-872.
- Waldon, M.G.: 1975. Competition models. Amer. Nat. 109(968): 479-482.
- Walkley, A. y Black, I.A.: 1934. An examination of the Segtjererff Method for determining soil organic matter and a proposed modification of the cronic acid titration method. Soil Sci. 37: 29-38.
- Weaver, J.E. y Darland, R.W.: 1949. Quantitative of root systems in different soil types. Science 110: 164-165.
- Weaver, J.E. y Darland, R.W.: 1949. Soil-root relationships of certain native grasses in various soil types. Ecol. Monogr. 19: 303-338.
- Weaver, J.E.: 1958. Summary and interpretation of underground development in natural grassland communities. Ecol. Monogr. 28: 55-78.
- Weaver, J.E.: 1958. Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance. Ecology 39(3): 393-401.
- Webb, L.J.: 1959. A physiognomic classification of Australian rain forest. J. Ecol. 47: 551-570.
- Wells, P.F.: 1962. Vegetation in relation to geological substratum and fire in the San Luis quadrangle, California. Ecol. Monogr. 32(1): 79-103.

- Whittaker, R.H.: 1962. Classification of natural communities. Bot. Rev. 28: 1-239.
- Whittaker, R.H.: 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science 147: 250-260.
- Whittaker, R.H.: 1967. Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev. 42: 207-264.
- Whittaker, R.H.: 1969. Evolution of diversity in plant communities. Brookhaven Symposia in Biology N° 22.
- Whittaker, R.H.: 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213-251.
- Whittaker, R.H.; Levin, S.A. y Root, R.B.: 1973. Niche, habitat and ecotope. Amer. Nat. 107(955): 321-338.
- Whittaker, R.H. et al.: 1975. On the reasons for distinguishing 'Niche, habitat and ecotope'. Amer. Nat. 109(968): 479-482.
- Wieland, N.K. y Bazzaz, F.A.: 1975. Physiological ecology of three co-dominant successional annuals. Ecology 56: 681-688.
- Willis, B.: 1914. Northern Patagonia. Seribner Press, New York.
- Witkamp, M.: 1971. Soils as components of Ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 85-110.
- Wuenschel, J.E.: 1969. Niche specification and competition modeling, J. of Theoret. Biol. 25: 436-443.
- Wycherly, P.R.: 1973. The Phenology of Plants in the Humid Tropics. Micronesica 9(1): 75-96.