

Estructura, dinámica y manejo de los talaes del NE de Buenos Aires

Marcelo F. Arturi y Juan F. Goya



Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. E-mail:

talaes@ceres.agro.unlp.edu.ar

Resumen

Los bosques dominados por *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* (talares) constituyen la principal comunidad boscosa de la Provincia de Buenos Aires. Su composición florística es afín a los bosques del Espinal. Los talares se vieron severamente afectados por el avance de las fronteras urbana y agropecuaria. Los del partido de Magdalena fueron incluidos en una Reserva de Biosfera del Programa MAB-UNESCO. Sin embargo la mayor parte de las 26.000 ha de la reserva son propiedades privadas y no existe una regulación estatal de las actividades económicas que garantice su conservación. Las principales actividades económicas del área son la ganadería y la extracción de materiales calcáreos del subsuelo. Los talares tenderán a ser reemplazados si no se integran al esquema productivo de la zona en un plan de uso y conservación del área.

En los talares de Magdalena se realizaron estudios sobre estructura, regeneración, crecimiento, productividad y estructura del paisaje, que constituyen una base para el desarrollo de sistemas de uso de los talares. El manejo forestal y su integración a las actividades productivas permitiría diversificar la producción, mejorar la calidad del recurso forestal y contribuir a la conservación del paisaje y de la biodiversidad.

Introducción

Los pastizales de la pampa oriental limitan al NE con una pequeña superficie de bosques naturales en el área costera de los ríos Paraná y de la Plata. Algunas de esas comunidades están asociadas funcionalmente con el aporte hídrico de los ríos como los bosques ribereños y las selvas marginales (Cabrera, 1976; Cabrera y Zardini, 1978; Cabrera y Willink, 1982; Dascanio *et al.*, 1992). Los bosques xéricos dominados por *Celtis tala* Gill ex Planch (talares) constituyen la principal comunidad boscosa de la región. Los talares se encuentran fuera del área de

inundación de los ríos y se desarrollan sobre suelos más sueltos y permeables que los suelos zonales en los que se encuentran los pastizales pampeanos (Cabrera, 1939; Parodi, 1940; Vervoorst, 1967).

El área de distribución de estos bosques constituye una faja costera desde la ribera del Paraná hasta el N del litoral Atlántico en las cercanías de la localidad de Mar Chiquita.



Figura 1. Vista aérea de los cordones de conchilla con talares.

Los talares han sufrido un proceso de degradación muy importante desde principios de siglo debido a la expansión de las fronteras urbana y agropecuaria y la utilización de su madera como leña (Parodi, 1940). Este proceso fue particularmente intenso en el sector N de su distribución en la provincia de Buenos Aires, y actualmente existen individuos aislados o en pequeños grupos, en los sitios antes ocupados por talares. Aún es posible observar individuos de *C. tala* en espacios verdes urbanos como el Parque Lezama en la ciudad de Buenos Aires y el Paseo del Bosque en La Plata. Parodi (1940) menciona la existencia de talares en distintos puntos de la Provincia y señala que los mejor conservados en ese momento, eran los del Partido de Magdalena.

En el Partido de Magdalena, los talares ocupan las áreas de relieve positivo (Parodi, 1940; Vervoorst, 1967) constituidas por depósitos calcáreos (conchilla) (Fidalgo *et al.*, 1973). Estos depósitos forman cordones paralelos a la costa y alternan con áreas de relieve negativo (intercordones) cubiertas por pastizales anegables (Figs. 1

Editores: Arturi, M.F.; J.L. Frangi. y J.F. Goya

y 2). Las principales actividades económicas desarrolladas en esa región son la ganadería y la explotación de los materiales calcáreos del subsuelo (Fig. 3). En 1984 se declaró Reserva de Biosfera (MAB-UNESCO) a una faja costera de 26.000 ha entre las localidades de Magdalena y Pipinas. La mayor parte de esa superficie corresponde a propiedades privadas y no existe una regulación de las actividades productivas por parte del estado. El funcionamiento del área como reserva sólo sería efectivo si existiese una administración que integrara los intereses económicos y de conservación. La implementación de tal administración requeriría información sobre el funcionamiento de los sistemas naturales, utilizable en la recuperación de áreas deforestadas, el manejo de los talares en sistemas silvopastoriles y la conservación del paisaje.

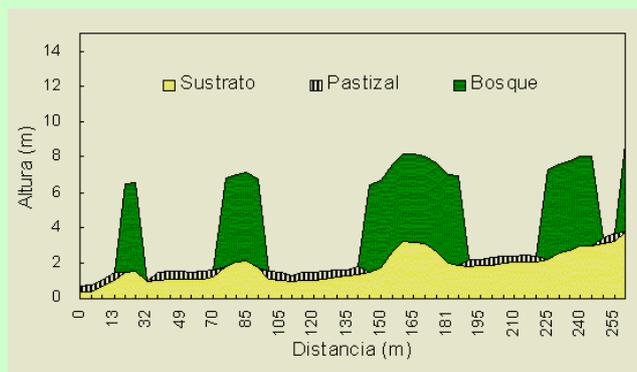


Figura 2. Perfil topográfico y vegetación asociada en una transecta perpendicular a los cordones de conchilla.

Condicionantes físicos de la vegetación

Entre los factores que determinan las características de la vegetación en un área geográfica se encuentran los factores físicos como el clima, el relieve y el suelo. El clima determina aspectos importantes para el crecimiento de los vegetales como son la temperatura y el agua disponible. Diferentes autores propusieron modelos predictivos de la vegetación en función del clima y su aplicación a la vegetación pampeana es discutida por Burgos (1968). Algunos de ellos prevén la existencia de bosques para algunas localidades situadas en áreas de pastizal. Estas desviaciones son interpretadas por Burgos (1968) como una deficiencia en las estimaciones del agua disponible. A su vez las interacciones entre el clima, el relieve y el suelo

pueden determinar diferencias en la disponibilidad de agua previsible en función de las precipitaciones, provocando desviaciones respecto de lo previsto por los modelos climáticos (Holdridge, 1978). Las relaciones clima-suelo-vegetación determinan la existencia de pastizales y bosques bajo un mismo clima pero asociados a distintos suelos en la Pampa Oriental. Esa asociación es muy clara en los talares de Magdalena en los que las diferencias de suelo determinan la existencia de límites netos entre el bosque y el pastizal.



Figura 3. Cantera de extracción de materiales calcáreos del subsuelo.

El clima de la región NE de la Provincia de Buenos Aires fue claramente caracterizado por Burgos (1968). La cercanía del Río de La Plata y el Océano Atlántico confieren características oceánicas al clima de esa región con bajas amplitudes térmicas diarias y estacionales. La circulación de los vientos está regulada por la acción del anticiclón del Atlántico sur y por la del anticiclón del sur del Pacífico. Estos dos centros emisores de vientos determinan que la circulación del aire tenga una dirección predominante NE-SO con vientos cálidos del Atlántico durante el verano y vientos fríos del Pacífico durante el invierno. Los registros climáticos de La Plata y Punta Indio son muy semejantes indicando una homogeneidad climática de la región de los talares de Magdalena. La temperatura media anual se encuentra entre 15 °C y 17 °C. Los valores anuales de precipitación varían entre 850 y 1065 mm con máximos de ocurrencia durante otoño y primavera. La evapotranspiración potencial es de 750 a 800 mm anuales por lo que, en promedio, existe un exceso de agua en el balance anual. Sin embargo, el aumento de la evapotranspiración durante el verano produce una disminución del almacenaje y

pueden existir períodos de déficit ([Burgos](#), 1968; [Vervoort](#), 1969; [Arturi](#), 1997). Existe una alternancia entre períodos húmedos en los que se producen inundaciones y períodos de fuertes sequías ([Sala](#), 1975; [Barbagallo](#), 1983). Estas variaciones se producen periódicamente (entre 4 y 7 años) y repercuten fuertemente en las actividades agropecuarias de la Pampa Deprimida.

Desde el punto de vista geomorfológico el NE de la provincia de Buenos Aires representa un área transicional entre la Pampa Ondulada y la Pampa Deprimida. Esta última se caracteriza por su escasa pendiente y es atravesada por cursos de agua que desembocan en el Río de La Plata, la Bahía Samborombón y en el Océano Atlántico. Durante intrusiones marinas cuternarias se originaron depósitos de valvas de moluscos marinos (cordones de conchilla) que alternan con áreas deprimidas (intercordones) en los que predominan materiales finos en superficie ([Cavallotto](#), 1995). La

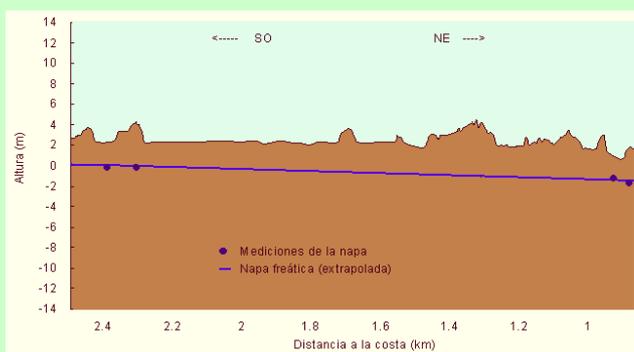


Figura 4. Perfil topográfico y profundidad de la napa freática en una transecta perpendicular a los cordones de conchilla.

deposición tuvo lugar en un ambiente de fuerte oleaje del SE, con un nivel marino en progresivo descenso, entre 8000 y 2000 años AP ([Cavallotto](#), 1995). Los cordones de conchilla se extienden desde la localidad de Los Talas, Partido de La Plata, hasta las cercanías de Mar Chiquita. Los cordones presentan un ancho de entre 15 y 50 m, pueden alcanzar longitudes de hasta 5000 m y su elevación respecto de los intercordones es de 1 a 2 m. El nivel topográfico aumenta suavemente al alejarse de la costa del río por lo que la napa freática se encuentra a menor profundidad en los cordones más cercanos a la costa que en aquellos más alejados (Fig. 4).

Los suelos del área fueron estudiados por [Sánchez](#)

[et al.](#) (1976) y por [Hurtado y Ferrer](#) (1988). Esos trabajos muestran la existencia características edáficas contrastantes entre los suelos desarrollados sobre los cordones y aquellos de los intercordones. Los primeros fueron clasificados como Rendoles y presentan un perfil A1, AC, C. El horizonte A1 tiene 20 cm de profundidad, es de textura franca y presenta fragmentos gruesos de conchilla en su masa. El AC es de 18 cm de espesor y está conformado principalmente por fragmentos gruesos de conchilla al igual que el C. Los materiales gruesos confieren a estos suelos un buen drenaje y aireación que favorece la actividad biológica y la humificación de la materia orgánica que alcanza al 12 % en el horizonte superficial ([Sánchez et al.](#), 1976). Los suelos de los intercordones están desarrollados sobre materiales finos y presentan drenaje muy lento, frecuente anegamiento y caracteres hidromórficos como la presencia de moteados.

La heterogeneidad ambiental del área determina fuertes variaciones de la vegetación. Las diferentes comunidades fueron descritas por [Vervoort](#) (1967), [Cabrera](#) (1968) y por [León et al.](#) (1979) y se corresponden con diferencias geomorfológicas y edáficas ([Cavallotto](#), 1995). La comunidad de los talares se encuentra sobre los cordones mientras que en los intercordones se desarrollan la pradera salada en suelos con alto contenido de sodio (natracualfes) y la pradera húmeda en suelos hidromórficos no alcalinos (argialboles), ([Vervoort](#), 1967).



Fig. 5. Vista externa de los cordones con bosque en invierno. Las tonalidades grises corresponden a las áreas del dosel cubiertas por *Celtis tala* (caducifolia) y las verdes por *S. buxifolia* (perennifolia).

Estructura y composición

Las especies de los talares están presentes en el

Chaco, las Yungas, la Selva Paranense, el Espinal, y el Monte, alcanzando el NE de la provincia de Buenos Aires como límite austral. Los talares de Buenos Aires fueron considerados parte del Espinal (Cabrera, 1976) o como una comunidad edáfica dentro de la provincia fitogeográfica de la Pampa (Vervoorst, 1967; Cabrera y Willink, 1982). Los bosques pueden estar dominados por *C. tala*, por *Scutia buxifolia* Reiss o presentar codominancia de ambas especies (Goya *et al.*, 1992) (Figs. 5 y 6). Además de las especies dominantes pueden hallarse *Jodina rhombifolia*, *Schinus longifolius*, *Sambucus australis* y *Phytolacca dioica* como especies acompañantes (Figs. 7 y 8). En los talares de la Isla Martín García y de la costa del Río Paraná, en la Provincia de Buenos Aires, se encuentran frecuentemente otras especies típicas de los bosques ribereños subtropicales de Argentina como *Blepharocalyx tweediei* y *Allophylus edulis* (Arturi y Juárez, 1997; Del Valle Ruiz *et al.*, 1999). Su presencia en esos talares se debe a la proximidad de los bosques aluviales con alta proporción de especies paranenses. En los talares de Magdalena las especies dominantes (*C. tala* y *S. buxifolia*) representan más del 90 % de la densidad y el área basal de los bosques.



Figura 6. Interior del bosque de *Celtis tala* (derecha) y *Scutia buxifolia* (izquierda).

Los talares de Magdalena forman manchones de tamaño variable desde menos de 1 y hasta 30 hectáreas formando en conjunto franjas paralelas ó subparalelas a la costa. Su estructura presenta una elevada ramificación basal debido al rebrote de cepa de los árboles cortados o afectados por otras causas de mortalidad (Fig. 9). Los individuos se encuentran distribuidos en forma agregada formando grupos mono ó multiespecíficos de árboles contactados por su base. La altura del dosel es de entre 7 m

y 11 m. La densidad total varía entre 800 ind.ha⁻¹ y 2000 ind.ha⁻¹ y el área basal entre 30 m².ha⁻¹ y 35 m². ha⁻¹ considerando solamente individuos mayores de 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP).



Figura 7. *Phytolacca dioica* (Ombu) en el interior del bosque de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia*.

La escasez de individuos en las clases diamétricas superiores (Fig. 10) se relaciona con la extracción de madera que se realizó con mayor intensidad en las décadas del 40' y 50'. Esta madera era utilizada principalmente como combustible por algunas industrias locales. Existen pequeñas superficies remanentes de bosque que no fueron afectados por las intervenciones y presentan diámetros apreciablemente mayores que en aquellos rodales intervenidos (Fig. 11). Algunos individuos de estos rodales también presentan alta ramificación debido a la caída de troncos viejos y el rebrote desde la base. El rebrote de la cepa constituye un importante mecanismo de persistencia vegetativo y el disturbio que representa la extracción de individuos actúa incrementando una tendencia natural de crecimiento y mantenimiento del bosque (Fig. 12).

Regeneración

El conocimiento de los mecanismos de generación de nuevos individuos permite detectar tendencias de cambio temporal en las comunidades forestales. Esto resulta de

utilidad en el manejo de rodales productores de bienes de diferentes características, restauración de áreas degradadas y adopción de medidas de conservación. Los procesos relacionados con la regeneración arbórea fueron intensamente estudiados en diferentes bosques del mundo y se reconoció la existencia de factores que los regulan como la cobertura arbórea, herbácea, los mecanismos de dispersión de semillas y requerimientos para la germinación.



Figura 8. *Sambucus australis* (Sauco) en el interior del bosque de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia*.

Los talares intervenidos presentan alta densidad de individuos menores de 10 cm de DAP que se originaron por rebrote de cepa pero en ninguna situación se encuentran individuos de *C. tala* pequeños originados por semilla. El proceso de regeneración fue estudiado para *C. tala* (Arturi, 1997 a y b). Los frutos de *C. tala* son consumidos por varias especies de aves que los dispersan hacia diferentes sitios. Dentro del bosque existe una abundante disponibilidad de semillas que caen directamente de los individuos maduros entre febrero y abril. En condiciones experimentales las semillas presentan porcentajes de germinación de entre 40 % y 80 % y no existen diferencias entre las que fueron consumidas por aves y las que no lo fueron. En el bosque la germinación ocurre principalmente durante el verano siguiente a la caída, originando plántulas ampliamente distribuidas que alcanzan densidades de alrededor de 6 ind.m². Ese valor depende de muchos factores, entre ellos la ocurrencia de lluvias. La mayor parte de las plántulas muere antes del invierno y la densidad de individuos que



Figura 9. Bosque con alto nivel de intervención para la extracción de leña. Los individuos presentan múltiples fustes contactados por la base.

superan esa etapa (renovales) es muy baja y se hallan restringidos casi exclusivamente al borde del bosque bajo la cobertura de *S. buxifolia* (Fig. 13). En esta zona el dosel se extiende sobre el intercordón de modo que la mayor parte de los renovales se hallan sobre el sustrato en el que se desarrollan los pastizales. La escasez de la regeneración no puede atribuirse a la presencia del ganado vacuno. Comparando sitios con 12 años de exclusión del ganado y sitios con más de 40 años de pastoreo continuo no se hallan diferencias en la densidad y tamaño de los renovales. En ambos casos los renovales fueron escasos, con distribución espacial agregada y muy concentrados en las clases de tamaño pequeño. Más del 70 % tiene menos de 50 cm de altura.

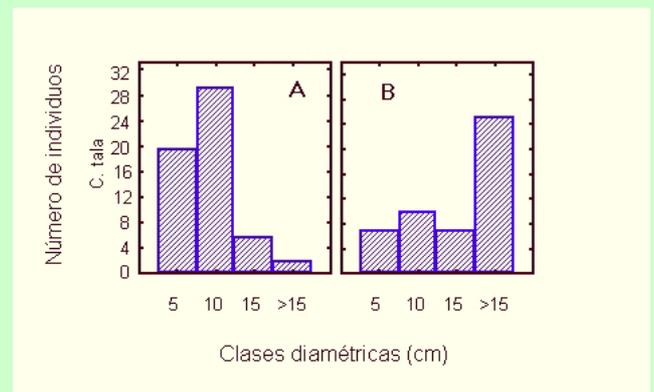


Figura 10. Distribución diamétrica de *Celtis tala* en bosques con alta (A) y baja (B) intervención para la extracción de leña.

En bosques de diferentes latitudes se reconoció la importancia de la formación de claros por caída de árboles en la regeneración de las especies arbóreas (Bray, 1956; Brokaw, 1985; Marquis *et al.*, 1986; Liebermann *et al.*, 1989; Whitmore, 1989; Ellison *et al.*, 1993). Esto se debe a que en muchas situaciones la luz constituye el factor limitante para la germinación o el crecimiento de las

plantas jóvenes y los claros representan ambientes favorables. En los talaes de Magdalena no se observa regeneración de *C. tala* en los claros ni alrededor de los



Figura 11. Ejemplar de *Celtis tala* en un bosque con baja intervención. individuos aislados en los pastizales que se desarrollan sobre cordones desmontados. Por otra parte, la regeneración es abundante en plantaciones forestales de especies exóticas sobre los cordones (*Pinus sp.*, *Eucalyptus sp.* y *Acacia sp.*) así como en banquinas, alambrados sobre pastizales y canteras abandonadas. En estas situaciones los renovales no sólo son más abundantes que en el bosque nativo sino que presentan crecimientos mayores. Los sitios donde se observa regeneración presentan disponibilidad de semillas, baja ocupación del suelo (menor biomasa de raíces arbóreas y herbáceas) y mayor disponibilidad de agua durante el verano. La ocupación del sitio por la vegetación preexistente reduce las probabilidades de colonización por nuevos individuos (Tilman, 1985; Randall *et al.*, 1989; [Mc Connaughay y Bazzaz](#), 1991; [van der Valk](#), 1992; [Tilman](#), 1993) y esto puede deberse a la reducción de los recursos disponibles como el agua. La disponibilidad hídrica condiciona el crecimiento y las probabilidades de supervivencia de las plántulas ([Raynal y Bazzaz](#), 1973; [Kramer](#), 1974; [Streng *et al.*](#), 1989; [Lauenroth *et al.*](#), 1994) y su utilización puede ser más intensiva por parte de las gramíneas que por otros tipos biológicos ([Bazzaz](#), 1979; [Puigdefavregas](#), 1991).

Las aves constituyen un importante agente de

dispersión de semillas hacia los sitios que *C. tala* coloniza. Las plantaciones y los alambrados presentan mayor densidad de semillas en el suelo que las áreas de pastizal debido a que la disponibilidad de sitios utilizados por las aves para posarse (perchas) afecta su frecuencia de visita ([Mc Donnell y Styles](#), 1983). En las canteras, la regeneración se observa principalmente a pocos metros de distancia del bosque remanente indicando que la caída directa de frutos de los mismos podría ser la principal vía de llegada.



Figura 12. Rebrote de cepa en *Celtis tala*.

El suelo removido en los sitios modificados por actividades humanas representa un factor muy importante en la regeneración de *C. tala*. La remoción del suelo favorece el desarrollo de raíces en plántulas de diferentes especies arbóreas al aumentar la aireación y la permeabilidad y la disminución de la densidad aparente del suelo ([Beatty](#), 1984; [Schaeztl *et al.*](#), 1989). Los alambrados están generalmente asociados a montículos de suelo ya que se encuentran generalmente junto a canales, caminos y otros sitios afectados por actividades humanas. En los montículos de suelo removido la biomasa de herbáceas es mucho menor que en los pastizales no

disturbados. En las canteras, los renovales se establecen sobre acúmulos de tierra removida con muy baja biomasa de herbáceas. En las plantaciones la biomasa de raíces arbóreas es mucho menor que en el bosque nativo y la biomasa de herbáceas es menor que en los pastizales. En todos estos sitios existe menor ocupación del suelo por herbáceas o raíces arbóreas (Fig. 14) y esto determina una mayor disponibilidad de agua durante el verano facilitándose el establecimiento de las plántulas.



Figura 13. Renovales de *Celtis tala* en el borde de los cordones.

Interacción entre las limitantes de la regeneración

Los diferentes factores que influyen en la regeneración de *C. tala* están interrelacionados y presentan relaciones jerárquicas. El déficit hídrico sería la causa principal de mortalidad de las plántulas y el rápido desarrollo de las mismas puede constituir la vía de escape a ese factor. El desarrollo radicular permite a las plantas explorar un mayor volumen de suelo incrementando la cantidad de agua potencialmente disponible. Durante la estación de crecimiento los momentos de déficit hídrico alternan con otros de disponibilidad de agua. Las plantas que presenten mayor crecimiento, cuando exista agua disponible, estarán en mejores condiciones para tolerar los momentos de sequía. En ese contexto, los factores que reducen el crecimiento de las plántulas estarían aumentando la

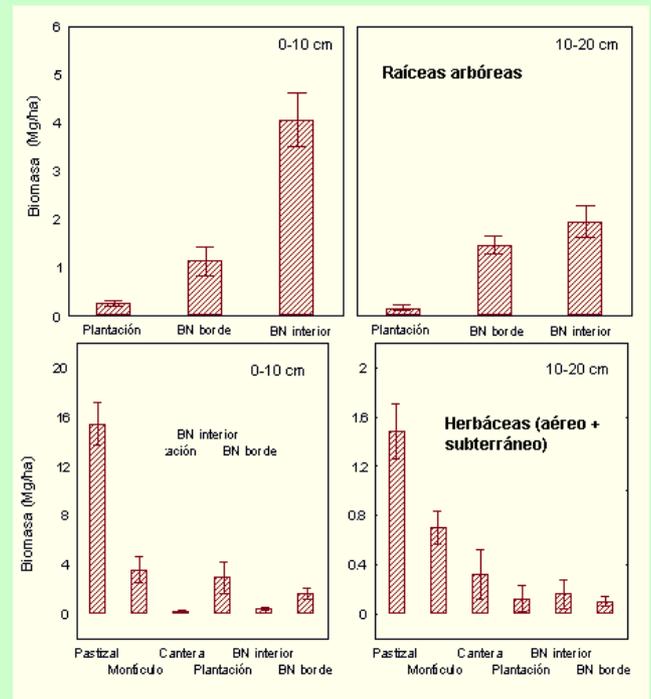


Figura 14. Biomasa de raíces arbóreas y de herbáceas (aéreo + subterráneo) en sitios modificados por actividades humanas y en el bosque nativo (borde e interior). Los pastizales corresponden a cordones de conchilla desmontados. Se indica la media ± error estándar.

mortalidad. En los suelos ocupados por raíces de ejemplares adultos o pastizales, el crecimiento de las plántulas se ve limitado por la escasa disponibilidad de agua y probablemente por la falta de espacio para el desarrollo de las raíces. El contraste ambiental entre sitios con alta o baja ocupación se debe a la ocurrencia conjunta de condiciones adversas en unos y favorables en los otros. En los sitios ocupados hay una mayor probabilidad de ocurrencia de déficit y las plántulas están en malas condiciones para tolerarlos. En los sitios menos ocupados la ocurrencia de déficit es menos frecuente y las plántulas están en mejores condiciones para tolerarlos.

Los pastizales y el bosque nativo representan los sitios con mayores limitaciones para la regeneración por la alta ocupación del suelo (Fig. 15). En el bosque también existen limitaciones de disponibilidad de luz. Sin embargo, el aumento de la radiación aumenta la transpiración disminuyendo la supervivencia de las plántulas en sitios con baja disponibilidad hídrica como los claros en el bosque nativo y los pastizales. En las plantaciones, donde existe una menor biomasa de raíces y mayor disponibilidad de agua en el suelo, la regeneración es claramente estimulada por el aumento en la disponibilidad

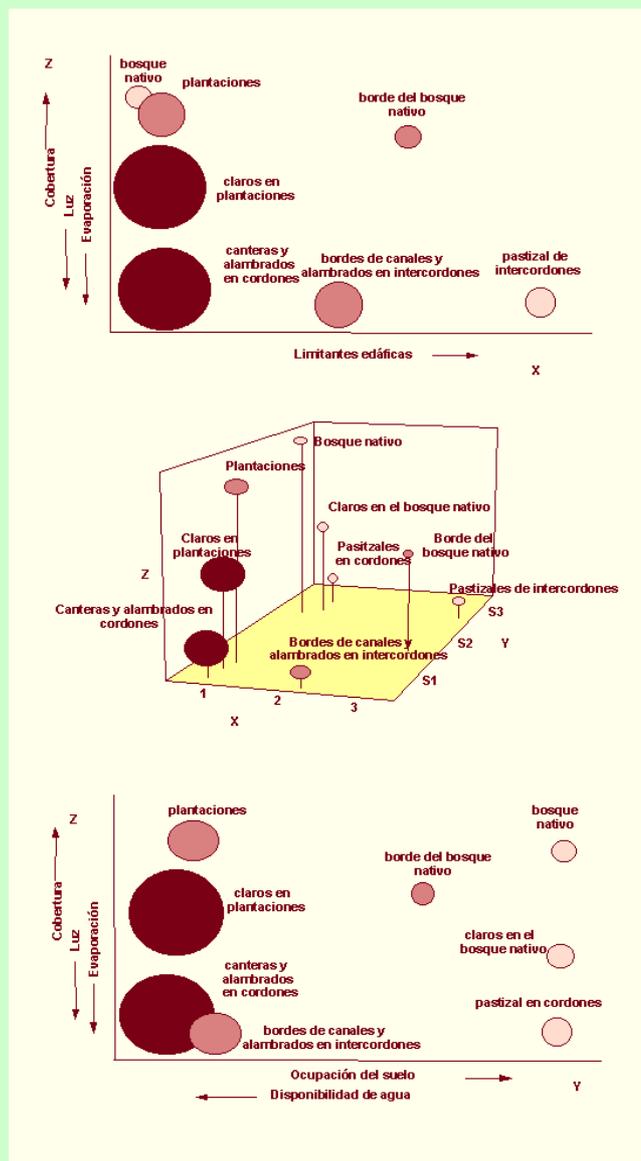


Figura. 15. Modelo gráfico conceptual de la interacción de factores limitantes de la regeneración de *C. tala*. Círculos pequeños y claros: la regeneración no supera el estado de plántula, círculos medianos: la regeneración alcanza el establecimiento de renovales pero existen severas limitantes al crecimiento por baja disponibilidad de luz o malas condiciones edáficas, círculos grandes y oscuros: buenas condiciones para el establecimiento y crecimiento.

de luz. De esta manera la ocupación del suelo, y la consiguiente escasez de agua, constituyen las principales limitantes y la respuesta a la luz queda subordinada a esos factores. La regeneración sólo puede ser estimulada por el aumento en la disponibilidad de luz en sitios con baja ocupación del suelo. Por otra parte, la regeneración observada en montículos bajo alambrados y en bordes de canales muestra que la remoción del suelo, y la reducción de la vegetación preexistente, hacen posible el establecimiento de *C. tala* en áreas de pastizal.

Las características edáficas de los intercordones

determinan la existencia de un límite neto entre el bosque y el pastizal. El anegamiento reduce el desarrollo de las especies arbóreas (Pereira y Kozlowsky, 1977; Tang y Kozlowsky, 1982; Kozlowsky, 1982; Nambiar y Sands, 1992, 1993) ya que produce mortalidad de raíces por anoxia que sobreviene rápidamente en los suelos finos debido a la escasa aireación. El exceso de agua puede producir la mortalidad de las plántulas o reducir su capacidad para resistir los períodos secos. Estas características limitan el desarrollo de los renovales de *C. tala* en el borde de los cordones. En el pastizal del intercordón, además de las limitantes edáficas, existe una alta cobertura de gramíneas que puede reducir colonización por parte de leñosas (Parodi, 1942; Morello, 1970; Facelli y León, 1986; De Steven, 1991). El disturbio producido por las actividades humanas en los intercordones modifica fuertemente las condiciones ambientales. Los montículos de suelo removido bajo alambrados y en bordes de canales, permiten evitar el anegamiento, presentan mayor aireación, mayor permeabilidad y menor ocupación por pastos que el suelo sin disturbio. Todas esas características hacen posible el establecimiento de *C. tala* en los intercordones aunque su desarrollo posterior se ve limitado por el volumen disponible de suelo removido.

Las interacciones descritas determinan una baja renovación por reproducción sexual dentro del bosque y una importante regeneración en sitios disturbados. Cuando las actividades humanas determinan modificaciones importantes de las condiciones ambientales, la regeneración de *C. tala* provoca cambios apreciables en la estructura del paisaje. Este comportamiento refleja un carácter de especie colonizadora de sitios disturbados cuya regeneración cesa por el desarrollo ulterior del pastizal o del bosque. La baja renovación del bosque por reproducción sexual y la alta capacidad de rebrote de cepa, indican que su persistencia depende de la supervivencia de los ejemplares adultos. La supervivencia de los individuos reproductivos permite disponer de semillas que podrían tener éxito si la heterogeneidad espacial y temporal determinan la existencia de un sitio favorable en un

momento determinado.

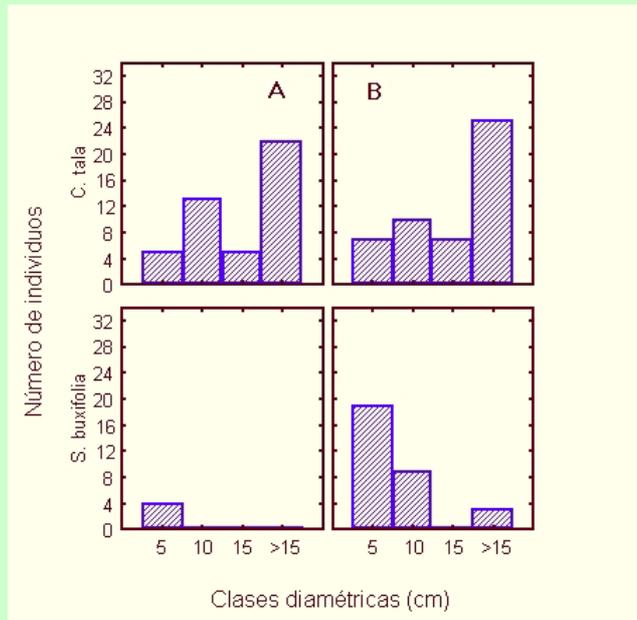


Figura 16. Distribución diamétrica de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* en dos bosques (A y B) alejados de la costa del Río de la Plata y dominados por *Celtis tala*.

Cambios estructurales en el tiempo y el espacio

Existe una variación espacial muy definida de la composición de los bosques en sentido transversal a la costa del Río de la Plata (Goya *et al.*, 1992; Ribichich, 1996). *C. tala* presenta una clara dominancia en los cordones alejados del río y *S. buxifolia* tiende a ser más abundante en los cordones más cercanos. Esa distribución podría reflejar diferencias en los requerimientos ambientales de las especies que determinan su segregación a lo largo de un gradiente ambiental. Ambas especies podrían coexistir ocupando los sitios ambientalmente más favorables para cada una de ellas, estableciendo un gradiente de composición estable. Las especies con diferentes requerimientos para la regeneración pueden coexistir debido a que no compiten por la ocupación de nuevos sitios (Grubb, 1977; Aarsen, 1983). Los cordones más cercanos al río son más bajos por lo que la napa freática se encuentra unos 80 cm más próxima a la superficie. La mayor superficialidad de la napa en las cercanías de la costa podría constituir una limitante para *C. tala* pero posiblemente no para *S. buxifolia*. Existen trabajos que indican diferencias en la distribución de estas especies respecto de un gradiente topográfico en bosques

ribereños de la Isla Martín García y del río Uruguay (Arturi y Juárez, 1997). *C. tala* ocupa sólo las situaciones más altas, con menor probabilidad de inundación y *S. buxifolia* se encuentra a lo largo de todo el gradiente aún en los sitios más bajos, con mayor frecuencia de inundación. Además *S. buxifolia* está presente en otros bosques inundables de la ribera platense como la selva ribereña de la localidad de Punta Lara (Dascanio y Ricci, 1988; Dascanio *et al.*, 1994).



Figura 17. Bosque alejado de la costa del Río de la Plata dominado por *Celtis tala* con regeneración de *Scutia buxifolia*.

Desde otra perspectiva podría plantearse que las variaciones en la composición se deben a la existencia de relaciones interespecíficas. Este tipo de relaciones pueden conducir al reemplazo de especies (Connell y Slatyer, 1977) o permitir la coexistencia mediante reemplazo recíproco (Wood, 1979). Connell y Slatyer (1977) describieron modelos de interacción entre especies que pueden determinar procesos endógenos de cambio en las comunidades forestales. Según dichos autores las especies pioneras pueden inhibir su propia regeneración y favorecer la instalación de especies propias de las etapas tardías de la sucesión (facilitación). Estos procesos se relacionan con el cambio en las condiciones ambientales como disminución de la radiación solar y aumento de la humedad del aire que resultan favorables para el desarrollo de algunas especies e inhibitorias para otras. La combinación de estos dos

efectos resulta en una tendencia de cambio a lo largo del tiempo. Las especies cuya regeneración es facilitada por las pioneras se mantienen bajo el dosel y tienden a reemplazarlas. Estas especies son más tolerantes a la sombra que las pioneras (Whitmore, 1989) y pueden sobrevivir y crecer con baja disponibilidad de recursos.

Por otra parte, existen relaciones interespecíficas que resultan en el mantenimiento de la codominancia de dos especies e implica que cada una de ellas tienda a regenerar bajo la otra. Este proceso fue descrito por Wood (1979) en bosques de *Fagus sp.* y *Acer sp.* en América del Norte.

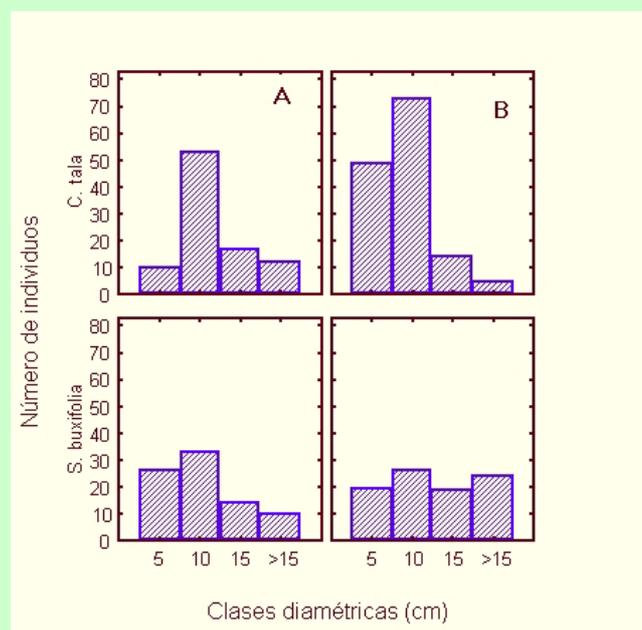


Figura 18. Distribución diamétrica de *Celtis tala* y *Scutia buxifolia* en dos bosques (A y B) alejados de la costa del Río de la Plata y dominados por *Scutia buxifolia*.

La regeneración de *C. tala* y *S. buxifolia* presentan tendencias opuestas a lo largo del gradiente de dominancia. Los renovales de *C. tala* se encuentran claramente asociados a los bosques codominantes o con dominancia de *S. buxifolia*, y se ubican en el borde de los cordones. *S. buxifolia* regenera principalmente en bosques con dominancia de *C. tala*, alejados de la costa, tanto en el borde como en el interior de los cordones (Figs. 16 y 17). El efecto de la regeneración de estas especies sobre la estructura del bosque resulta muy diferente. A pesar de la tendencia de los renovales de *C. tala*, la densidad de individuos mayores de 1 cm de DAP no varía en relación

con la distancia al borde del bosque indicando que no existen tendencias de cambio de la estructura por la incorporación de nuevos individuos. La regeneración de *C. tala* bajo *S. buxifolia* representa un mecanismo de interacción entre especies sin consecuencias apreciables para la estructura de la comunidad.

La regeneración de *S. buxifolia* sobre los cordones dominados por *C. tala* refleja una marcada diferencia entre estas especies. En esos sitios la regeneración de *C. tala* es inhibida por la cobertura del dosel y la alta biomasa subterránea pero no ocurre lo mismo con *S. buxifolia*. Esto podría determinar una tendencia de cambio hacia la dominancia de *S. buxifolia*. El aumento de la abundancia de *S. buxifolia* podría estar vinculado a la extracción de madera de *C. tala*. La eliminación de los ejemplares de *C. tala* de mayor diámetro permitiría el desarrollo de los individuos más pequeños de *S. buxifolia* e incluso aumentar el establecimiento de nuevos individuos (Fig. 18). Ese proceso favorecería la existencia de algunos bosques con dominancia de *S. buxifolia* alejados del río. Estos sitios presentan alta densidad de troncos de *C. tala* menores de 10 cm de DAP originados por rebrote de los individuos cortados. Las características de especie tolerante de *S. buxifolia* le permiten colonizar los bosques dominados por *C. tala*, y su establecimiento como especie dominante o codominante, podría verse facilitado por la existencia de factores que reducen la capacidad competitiva de *C. tala*. La extracción de madera y el posible efecto limitante de la napa superficial actuarían reduciendo la dominancia de *C. tala* y favoreciendo la de *S. buxifolia*.

Los Talares y la vegetación Pampeana

Parodi (1940) indicó que el estudio de la regeneración de *C. tala* en la provincia de Buenos Aires podría contribuir a la comprensión de la escasez de árboles en la pampa de modo que intentaremos asumir esa responsabilidad histórica. Diversos autores atribuyeron la ausencia de bosques naturales en la llanura pampeana a las características edáficas, la ocurrencia de déficit hídrico y la competencia con las gramíneas por el agua (Parodi, 1939;

1940; 1942; [Vervoort](#), 1967; [Burgos](#), 1968; Walter, 1969; [Facelli y León](#), 1986). La importancia del suelo es evidente ya que los bosques de esa región se desarrollan sobre sitios con características edáficas diferentes de los suelos zonales pero bajo el mismo clima que los pastizales. Los suelos de los bosques son típicamente más sueltos y permeables y esas características permiten un mayor crecimiento del sistema radicular facilitando la instalación de las plántulas y el desarrollo del bosque ([Parodi](#), 1939; 1940; [Vervoort](#), 1967; [Facelli y León](#), 1986). Esas afirmaciones coinciden con lo hallado para *C. tala* respecto de la remoción del suelo. El alto contraste de las características físicas de los cordones conchiles y los intercordones permite apreciar, en un caso extremo, el efecto del suelo sobre la vegetación bajo un mismo clima. En los intercordones ocurren períodos secos severos y anegamiento en momentos de altas precipitaciones. De esa manera el exceso de agua puede producir la mortalidad de las plántulas o reducir su capacidad para resistir los períodos secos. Por el contrario, en los suelos más permeables, los años con exceso hídrico podrían favorecer el crecimiento y la supervivencia. Los períodos húmedos podrían representar una época favorable en suelos permeables y desfavorable en suelos anegadizos.

El horizonte arcilloso (B2t) de los suelos pampeanos constituye una limitante al drenaje y favorece el anegamiento durante lluvias intensas. Una gran proporción de la Pampa Deprimida se ve afectada por la acumulación de agua en superficie durante períodos húmedos que alternan con otros de sequía ([Sala](#), 1975; [Barbagallo](#), 1983). Esta alternancia limitaría el establecimiento y el desarrollo de las especies arbóreas como ocurre en los intercordones. En síntesis, la ocurrencia alternada de períodos secos y húmedos, las limitaciones al drenaje y relieve plano serían las causas de la amplia predominancia de los pastizales en la Pampa. La existencia de bosques en los cordones de conchilla y otras situaciones que difieren de las características zonales de suelo y relieve concuerdan con esa regla general. La heterogeneidad espacial y temporal podría determinar la ocurrencia de condiciones favorables para el

establecimiento de especies arbóreas. Los procesos de dispersión podrían haber jugado un papel importante en la historia de la colonización de sitios escasos, esparcidos en una amplia región, donde existen condiciones adversas recurrentes. Existen dos sitios importantes en la Región Pampeana que presentan condiciones edáficas y de relieve contrastantes con las zonales. Estos son los sistemas serranos de Ventania y Tandilia, donde debido a las características del suelo y a las pendientes, no ocurren períodos de anegamiento. En consecuencia, podrían constituir ambientes más adecuados que el resto de la pampa para el desarrollo de especies arbóreas tal como ocurre con los cordones de conchilla. En concordancia con esas características, en ambos sitios ocurren actualmente procesos de colonización espontánea por parte de especies arbóreas exóticas. Podría esperarse en los sistemas serranos bonaerenses la presencia de bosques, tal vez conformados por especies de *Prosopis* como los caldenares. Sin embargo, la representación de las especies arbóreas en las comunidades nativas de esos sitios es casi nula. Teniendo en cuenta que los caldenares se desarrollaron en condiciones de similar latitud pero bajo un clima más continental y más seco, no parece probable que en las áreas pedemontanas de Ventania y Tandilia, hayan existido limitantes climáticas para el establecimiento de bosques. La ausencia de bosques en esas sierras podría estar al menos parcialmente relacionada con un fenómeno de barrera biogeográfica. Es posible que ambos sistemas serranos hayan permanecido aislados por los pastizales pampeanos que habrían evitado la colonización por parte de especies arbóreas.

Aspectos funcionales del bosque

Fenología

Los procesos de formación de hojas flores y frutos presentan en general una distribución temporal acorde con cambios estacionales de las condiciones ambientales. En climas templados los procesos metabólicos suelen ajustarse a la duración del fotoperíodo

de modo que la formación de hojas ocurre a comienzos de la época favorable al crecimiento. En climas con fuerte estación seca o inviernos rigurosos se ven favorecidas las especies caducifolias que pierden sus hojas en los momentos de menor disponibilidad hídrica o temperaturas muy bajas (Chabot y Hicks, 1982). El ajuste de la fenología a las condiciones climáticas locales resulta en general en una distribución más eficiente de la energía invertida por las plantas. Otros factores diferentes de los climáticos pueden actuar como presión de selección sobre los ritmos fenológicos como la incidencia de los consumidores de hojas o la disponibilidad de polinizadores y dispersores de semillas. Algunos trabajos sugirieron que la competencia por los polinizadores podría favorecer la coexistencia de especies cuyos períodos de floración se encuentren desfasados (Feisinger, 1987; Smith Ramírez y Armesto, 1994). Algo semejante se indicó para los procesos de fructificación en especies dispersadas por aves (Snowe, 1965; Howe y Smallwood, 1982). El ajuste entre la fenología de una especie y el clima así como el desfase de la floración y la fructificación entre especies, sólo pueden entenderse como resultado de un proceso adaptativo si hubo tiempo suficiente para la ocurrencia de procesos de selección. Esto hace poco probable que el comportamiento fenológico sea el resultado de esos procesos cuando se trata de especies en áreas marginales de su distribución y asociaciones recientes de especies.

En los talares de Magdalena se estudió la fenología de las 6 especies arbóreas más frecuentes (Murriello *et al.*, 1993). Los momentos más favorables para el crecimiento son la primavera, el verano y el otoño. Existen cuatro especies arbóreas con follaje persistente (*J. rhombifolia*, *S. buxifolia*, *S. longifolius* y *S. australis*) y dos son caducifolias (*C. tala* y *P.dioica*). La foliación es principalmente primaveral con una marcada estacionalidad en las especies caducifolias y mayor variabilidad en las perennifolias. Estas últimas estarían en condiciones de aprovechar momentos de temperatura y disponibilidad hídrica apropiados que pueden ocurrir en cualquier momento del año debido a que, en promedio, no existen inviernos rigurosos ni sequías prolongadas en verano.

A fines de la primavera coincide la floración de cinco especies (*C. tala*, *P. dioica*, *S. longifolius*, *S. buxifolia* y *S. australis*), mientras que *J. rhombifolia* es la única especie de floración exclusivamente invernal.

La fructificación se presenta durante gran parte del año considerando a las seis especies en conjunto. Fines del invierno y principios del verano constituyen los períodos de mayor depresión para esta fenofase.

La floración muestra una coincidencia temporal con la producción foliar en *C. tala*, *P. dioica* y *S. buxifolia* y un desfase en *J. rhombifolia*. La producción de frutos maduros presenta una exclusión temporal en *C. tala*, *P.dioica* y *S. buxifolia* respecto de la foliación y una coincidencia en *J. rhombifolia*. Las especies caducifolias renuevan anualmente todo su follaje y tienden a desfasar procesos de alto costo energético como son la formación de hojas y frutos. Algunas perennifolias renuevan más lentamente su follaje y no presentan un desfase de esos procesos (*S. buxifolia* y *J. rhombifolia*). En dos años consecutivos de registros fenológicos se observó una correlación negativa entre la duración de la expansión foliar y la de los órganos reproductivos en *S. longifolius*. Esta especie, si bien es perennifolia, presenta una alta tasa de renovación del follaje y la formación de hojas y frutos parecen concentrarse en años diferentes. La regulación de las inversiones energéticas a nivel del organismo y su ajuste a las condiciones ambientales podrían constituir los principales condicionantes del comportamiento fenológico de las especies estudiadas.

Biomasa y crecimiento

La determinación de la biomasa y el crecimiento de los bosques permite conocer valores de acumulación de carbono y nutrientes así como sus tasas de incremento. Estos datos son aplicables al manejo, brindan información sobre la tasa de recuperación después de un disturbio y permiten determinar la importancia de los bosques como sumideros de carbono. Este punto presenta un interés creciente debido a su relación con los fenómenos de cambio climático global.

En los talaes la biomasa se determinó mediante la utilización de funciones que permiten predecir el peso de un individuo en función de su diámetro. Las funciones se construyeron mediante la medición, el apeo y el pesado de individuos de *C. tala* y *S. buxifolia*. Mediante estas funciones se calculó la biomasa para bosques con distintas proporciones *C. tala* y *S. buxifolia* así como la distribución por clases de tamaños.

El crecimiento se estimó mediante el análisis de los anillos de crecimiento en muestras de barreno. Esta metodología sólo fue posible en *C. tala* ya que en *S. buxifolia* no se lograron diferenciar anillos de crecimiento anual. El crecimiento en diámetro puede variar entre 0,2 y 0,5 cm dependiendo de la edad de la planta y otros factores. Estos incrementos dimétricos se utilizaron para determinar tasas de aumento de la biomasa del bosque de *C. tala* que fue de $8,2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Considerando solamente la especie *C. tala* en bosques con dominancia de *S. buxifolia* y codominancia de ambas especies, el crecimiento fue de 3,1 y $2,1 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ respectivamente.

La determinación del crecimiento individual de los árboles y los factores que inciden en él son fundamentales para ordenar espacial y temporalmente la producción (Assman, 1970). Diversos trabajos establecieron que el crecimiento de un individuo disminuye cuando aumenta el número o el área basal de los individuos que lo rodean. Además, el efecto competitivo es mayor, o existe solamente, si el individuo cercano es de mayor diámetro o mayor altura. Esta relación competitiva puede llegar ser completamente asimétrica si un individuo ve fuertemente reducido su crecimiento (oprimido) cuando está sombreado por otro, mientras que el individuo que lo sombrea (dominante) no sufre ningún efecto (Bonan, 1988, Biondi *et al.*, 1992; Begon *et al.*, 1996; Ung *et al.*, 1997).

El patrón de distribución espacial puede afectar las relaciones de competencia, ya que de él dependen las relaciones de distancia entre los individuos. Para una misma densidad de árboles, el efecto de la competencia puede ser menor en una distribución regular que en una

distribución al azar o agregada (Bonan, 1988; Begon *et al.*, 1996). Esto se debe a que en la distribución regular, la distancia promedio entre individuos, es mayor que en las restantes. Las relaciones competitivas y espaciales pueden incidir fuertemente sobre las distribuciones de tamaños en una población. La reducción del crecimiento por competencia puede conducir a una distribución asimétrica positiva, con alta proporción de individuos pequeños y baja proporción de individuos grandes (Weiner, 1985; Bonan, 1988). Estos efectos se consideran de gran importancia ecológica y evolutiva (Weiner, 1985; Bonan, 1988) y su comprensión puede resultar muy útil para el manejo a nivel de rodal. Es muy probable que las tasas de incremento en diámetro y biomasa de los talaes puedan homogeneizarse y quizás incrementarse si se desarrollan técnicas silviculturales basadas en el efecto de la competencia y el arreglo espacial sobre el crecimiento y la distribución de tamaños. Debido a la extracción de madera de *C. tala* para leña en el pasado, la distribución espacial de tallos es fuertemente agrupada como consecuencia del proceso de rebrote de las cepas (Horlent y Arturi datos no publicados). La competencia reduce el crecimiento de *C. tala* (Horlent *et al.* (2003) y en consecuencia el crecimiento podría aumentarse mediante modificaciones de la estructura. Ensayos de raleo llevados a cabo en los talaes indicaron que el incremento diamétrico de un árbol promedio puede variar de aproximadamente $0,13 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ a aproximadamente $0,50 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ (Arturi *et al.* datos no publicados).

Caída y masa de hojarasca

La caída de órganos caducos como hojas, ramas finas, flores y frutos, representa una vía de retorno de carbono y nutrientes al suelo y la atmósfera (CO_2). El estudio de estos procesos requiere conocer cuánto cae anualmente, cuánto se acumula en el suelo y cuánto se descompone. Por otra parte, los valores de caída se utilizan como una estimación de la productividad total en bosques maduros en los que la biomasa se considera constante. Eso se debe a que en individuos viejos el crecimiento se reduce

y, en el conjunto del bosque, el incremento de biomasa es compensado por la mortalidad. Este supuesto puede ser aproximadamente aceptable en superficies suficientes como para que esa compensación ocurra. Bajo ese supuesto todos los tejidos producidos por los árboles pasan a formar parte de la caída y ésta, una estimación de la productividad. Estos valores se han utilizado para comparar la productividad en distintos bosques del mundo. Algunos trabajos señalaron la existencia de una relación entre los valores de caída de hojarasca y las condiciones climáticas (temperatura y la precipitación) bajo las que se desarrolla el bosque. Existen otros factores que influyen sobre la producción como la naturaleza del suelo, el grado de madurez del sistema y las características biológicas de las especies que lo componen (Holdridge, 1978; [Brown y Lugo, 1991](#)).

La caída de hojarasca fina (hojas, ramas menores de 1cm de diámetro y órganos reproductivos) en un bosque con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia* es de $6,1 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. Los compartimientos que más aportan al total son las hojas y las ramas con un 59 % y 20 % respectivamente. Las estructuras reproductivas (flores + frutos) representan el 7-8 % del total.

Los máximos de caída total ocurren durante la primavera y el otoño. Dichos máximos coinciden con la caída de hojas de *C. tala*, principalmente otoñal, y *S. buxifolia*, principalmente primaveral, y también de leño (ramas y corteza), primaveral y otoñal.

La caída y masa de mantillo resultaron inferiores a los valores hallados para un bosque aluvial en el Río de La Plata ubicado a unos 60 km al NO del sitio estudiado ([Dascanio et al., 1994](#)). Estas diferencias pueden relacionarse con el suministro adicional de agua con que cuentan los bosques aluviales. El cociente caída/masa (kl) es una estimación de la tasa de renovación de la hojarasca en el mantillo. Si la caída es grande y la masa es pequeña indica que el material caído se descompone rápidamente y existe poca acumulación. El valor hallado en los talares es semejante al de otros bosques templados con similares valores de caída ([Proctor et al., 1983](#)) pero es inferior al de bosques tropicales aún en aquellos con valores cercanos de

caída debido a la mayor descomposición en estos últimos.

Un modelo de [Brown y Lugo \(1982\)](#) utiliza la relación precipitación/temperatura, en valores medios anuales, como variable predictora de la caída de hojarasca para bosques tropicales y subtropicales. En base a dicho modelo se calcula para el área estudiada un valor de $9,2 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$. El valor observado, si bien es inferior al predicho, se encuentra dentro del rango de variación de los sitios indicados por dichos autores. El modelo de [Gómez y Gallopín \(1991\)](#) utiliza la evapotranspiración real y predice un valor más cercano al hallado en los talares ($8,01 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). En ambos casos el valor hallado para los talares resulta inferior al esperado a partir de las condiciones climáticas. Esta desviación puede tener múltiples causas debido a que los valores de caída no sólo dependen de las condiciones climáticas. También influyen las características estructurales del bosque, el estado sucesional y las condiciones edáficas ([Lugo y Brown, 1992](#)), además de aspectos metodológicos como las variaciones de tamaño del material leñoso incluido en los estudios. De entre esas posibles causas puede resaltarse la referida a las condiciones del suelo que en el caso de los talares podrían limitar la disponibilidad de agua debido a la permeabilidad del sustrato de conchilla.

Consumo foliar

El área foliar consumida por insectos representa entre el 5% y el 30 % de la producción anual en distintos tipos de bosques del mundo ([Mattson y Addy, 1975](#); [Coley et al., 1985](#); [Schowalter et al., 1986](#)) y entre el 6% y el 12% en bosques templados de latifoliadas en Estados Unidos ([Bray, 1964](#); [Reichle et al., 1973](#); [Dudt y Shure, 1994](#)) y de Australia ([Lowman, 1992](#)). Las características físicas y químicas de las hojas se han utilizado para explicar las diferencias de consumo foliar entre especies ([Feeny, 1970](#); [Chapin, 1980](#); [Coley, 1980, 1983](#); [Coley et al., 1985](#)). Las hojas de sol y sombra de las especies arbóreas pueden diferir en su dureza y contenido de agua ([Dudt y Shure, 1994](#)) y estas características podrían determinar diferentes tasas de consumo.

Diversos trabajos han propuesto que las especies de lento crecimiento, o reducida tasa de renovación, presentan una mayor inversión en defensas antiherbívoros. Esta relación se vincula en algunos casos con la mayor probabilidad de encuentro por parte de los consumidores que presentan las hojas más longevas (Coley, 1980; Chabot y Hicks, 1982; Chew y Courtney, 1990). En otros casos se ha explicado como una mayor tendencia a la conservación de recursos propia de las especies de bajo crecimiento (Chapin, 1980; Coley, 1983; Coley *et al.*, 1985).

Las especies estudiadas en los talares presentan diferencias en sus características físicas así como en su fenología. *C. tala* es caducifolia mientras que *S. buxifolia*, *J. Rhombifolia* y *S. longifolius* presentan hojas persistentes de diferentes tasas de renovación (Murriello *et al.*, 1993).

La mayor parte de las diferencias de consumo entre especies y entre hojas de sol y sombra coinciden con lo esperado a partir de la dureza y el contenido de agua (Arturi *et al.* en prensa). Las hojas de sol son más duras y presentan menor contenido de agua y menor consumo que las de sombra. Estas características se presentan según lo esperado a partir de la tasa de renovación del follaje. Las especies con menor tasa de renovación (*J. rhombifolia* y *S. buxifolia*) presentan hojas más duras, menor contenido de agua y menor consumo que la especie caducifolia. Sin embargo, los bajos valores de área perdida encontrados en las especies dominantes, sugieren que el consumo foliar podría tener una baja incidencia sobre la dinámica poblacional de todas las especies estudiadas. Algunos autores señalaron que la pérdida de área foliar podría reducir las reservas disponibles por la planta para la formación de órganos reproductivos (Caviness y Thomas, 1980; Coley *et al.*, 1985) de modo que la folivoría podría constituir un factor de selección importante. Sin embargo la especie más consumida en los talares (*C. tala*) no sólo es una de las más abundantes sino la que presenta mayor producción de frutos por unidad de superficie (Arturi *et al.*, 1996).

Manejo y conservación de los talares

El manejo de los bosques naturales en la Argentina se encuentra en sus primeras etapas de desarrollo y aún existe una importante carencia de información sobre la respuesta de los rodales a distintos tratamientos silviculturales y las variaciones funcionales asociadas. Los talares de Magdalena en la actualidad no representan un recurso económico importante y muchas veces el bosque es considerado un impedimento para el desarrollo de otras actividades. Los bosques son cortados con la finalidad de comercializar la madera como leña, abrir áreas de pastoreo, implantar bosques exóticos o extraer conchilla. La conservación de los bosques no se encuentra garantizada por la declaración del área como Reserva de Biosfera ya que no existe una regulación de las actividades económicas que en ella se desarrollan. En ese contexto la conservación de los talares sólo parece posible si su manejo se integra a las actividades productivas, ya que tenderán a ser reemplazados si no representan una fuente de recursos.

Silvicultura

La determinación de los tratamientos silviculturales a aplicar depende del tipo de producto que se desea obtener y de la respuesta del bosque a los mismos. Cuando se extraen individuos se incrementa el crecimiento de los remanentes debido a la reducción de la competencia. Si embargo la reacción de los individuos que quedan depende además de otros factores como su tamaño, su tasa de crecimiento anterior, su posición sociológica, etc. El crecimiento del bosque después de la aplicación de una corta va a depender de qué individuos se extrajeron, qué individuos quedaron y cuáles son sus relaciones de competencia. Este tipo de información está siendo actualmente analizada a través de ensayos cuyos resultados so aún parciales. El planteo silvicultural que se presenta aquí es sólo una aproximación al problema sobre la base de las estructuras analizadas y los valores de crecimiento observados hasta el momento.

Teniendo en cuenta las características

estructurales y demográficas de los talares resulta factible la aplicación de un Sistema Silvicultural de Monte bajo de Selección (Hawley y Smith, 1982). Con este tratamiento se extrae entre el 20 % y 40 % de los tallos. Para la corta se seleccionan los tallos mayores dejando una mayor proporción de ramas de menores diámetros. La cantidad, tamaño y ubicación de los individuos a extraer debería realizarse de tal manera que se maximice el crecimiento de los individuos remanentes. El tiempo necesario para volver a intervenir un rodal dado (ciclo de corta) puede determinarse en función del "tiempo de paso" que es lo que tarda un individuo en pasar a una clase diamétrica superior. Si se consideran clases de 5 cm, el tiempo de paso en los talares es de aproximadamente 15-20 años y resulta razonable establecer este tiempo como ciclo de corta. En este sistema se interviene un rodal diferente cada año, volviendo al primero 15-20 años después. Se mantiene una cobertura permanente de rodales con distintos grados de recuperación y se obtiene, desde el primer ciclo de corta (15 primeros años), un rendimiento de madera aproximadamente constante.

Además de definir la duración del ciclo de corta es necesario establecer qué proporción de la biomasa puede extraerse de cada rodal para que pueda volver a ser intervenido al cabo del ciclo. Una posibilidad conservativa sería utilizar una tasa de extracción anual equivalente al incremento medio anual de la masa. En el caso de los bosques con dominancia de *C. tala*, el incremento medio anual fue estimado en $8 \text{ Mg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$. La superficie que se interviene cada año es igual a la superficie total bajo manejo dividido por la duración del ciclo (20 años) y la cantidad de madera que se extrae es igual a 8 Mg



Figura. 19. Renovales de *Celtis tala* entre 50 cm y 2 m de altura en una plantación de pinos.

multiplicado por la superficie total bajo manejo. De esta forma se extrae, anualmente, una cantidad de madera equivalente a la producción de toda el área pero concentrada en una superficie menor. En caso particular la tasa de remoción representa aproximadamente el 60 % de la biomasa del rodal intervenido. Al cabo del ciclo, la biomasa removida del primer rodal, se encontraría recuperada a su valor original. Con esta extracción se puede obtener un rendimiento económico y homogeneizar las condiciones de crecimiento de los rodales intervenidos de manera que su capacidad productiva mejoraría con el manejo. Según resultados preliminares de los ensayos de raleo, la duración del ciclo podría reducirse a 8 - 13 años debido al aumento del crecimiento diamétrico por reducción de la competencia (Arturi, datos no publicados). El rendimiento económico del manejo planteado depende del tipo de producto obtenido y éste depende de las características físico-mecánicas de la madera, del valor agregado por su manufactura y de las restricciones impuestas por el mercado. Dependiendo de todas esas variables el rendimiento económico puede presentar variaciones apreciables.

Otra variable importante a determinar es el número de ciclos que puede repetirse el manejo del rebrote en un mismo rodal sin que pierda su potencialidad productiva. Es necesario analizar las alternativas de renovación de los individuos ya sea por regeneración natural o por plantación.

Renovación del bosque y restauración de áreas degradadas

La renovación del bosque en el manejo propuesto para los talares, está basado en la capacidad de rebrote de cepa de *C. tala*. La sustentabilidad de dicho manejo requeriría de la renovación de los individuos debido a que la capacidad de rebrote puede disminuir en individuos seniles. El reclutamiento de nuevos individuos puede producirse mediante la reducción de la cobertura del dosel y la remoción del suelo (Arturi, 1997). Sería posible aplicar esa técnica al manejo de los bosques mediante la

abertura de claros en combinación con labores del suelo. Esas técnicas requieren una adaptación a problemas prácticos de manera que resulten económicos y de fácil aplicación. En tal sentido podría sugerirse la eliminación de individuos en fajas a lo largo de los cordones para facilitar las labores de remoción del suelo. Es posible que el ancho de las fajas sea una variable importante para optimizar la aplicación del tratamiento. En fajas muy anchas podría desarrollarse una cobertura herbácea que interfiera con la regeneración. La remoción del suelo también podría ser utilizada para facilitar la regeneración en torno a individuos aislados en cordones desmontados. En este último caso también sería posible recurrir a las plantaciones con especies exóticas dado que *C. tala* regenera exitosamente en ellas (Fig. 19). La regeneración de especies nativas en plantaciones de exóticas fue observada en otros bosques del mundo donde se sugiere su utilización como técnica de restauración (Lugo, 1997; Parrotta, 1997).

La extracción de material calcáreo constituye actualmente una de las actividades más conflictivas para una administración tendiente al uso sustentable de los recursos del área. La explotación de esos materiales requiere de la eliminación del bosque. La regeneración en esos sitios está restringida a la periferia, sobre los acúmulos de material superficial. La excavación queda con un desnivel de aproximadamente 5 m respecto de la superficie y en ella se acumula agua durante los períodos húmedos. Estos cambios representan una modificación irreversible que impide la restauración del bosque. El desarrollo de la explotación del subsuelo debería ser limitado tendiendo a su reemplazo por otras actividades económicas. Por otra parte, dado que *C. tala* regenera en la periferia de las canteras (Fig. 20), deberían adecuarse las actividades para facilitar la restauración del bosque alrededor los sitios abandonados. Para ello habría que tener en cuenta la forma en que se dispone el material residual y la permanencia de ejemplares adultos en las cercanías como fuente de semillas.



Figura. 20. Regeneración de *Celtis tala* en la periferia de una cantera de extracción de calcáreo.

El manejo de los talares y la biodiversidad

La estructura actual de los talares es el resultado de modificaciones por actividades humanas que afectaron a la mayor parte del área. Actualmente la superficie de bosques no intervenidos es extremadamente reducida. Tales cambios en la estructura de los bosques y del paisaje pueden haber afectado la biodiversidad del área como también podrían afectarla las intervenciones realizadas en el marco de un manejo planificado. La distribución del bosque en parches de diferente tamaño es una característica natural del paisaje y pudo haber condicionado la colonización y establecimiento de poblaciones animales y vegetales. La heterogeneidad espacial del paisaje depende de la variedad de ambientes presentes, de la superficie ocupada por cada uno, cómo se distribuyen en el espacio y qué forma tienen (Li y Reynolds, 1994). A su vez, estos patrones afectan procesos como dispersión de plantas y desplazamiento de animales incidiendo en la estabilidad de las poblaciones (Turner, 1989; Gardner y O'Neill, 1991; Dale *et al.*, 1994). La incidencia del manejo sobre las poblaciones animales y vegetales de los talares dependerá del grado en que la estructura de los parches de bosque y la heterogeneidad del paisaje se vean afectadas y de la susceptibilidad de las especies involucradas. Dada la complejidad de la distribución espacial y de tamaños de los parches de bosque, no resulta sencillo especular sobre los efectos del manejo sobre la diversidad animal y vegetal. Dos trabajos realizados con aves en los talares mostraron que la

composición de la avifauna cambia en respuesta a los cambios de estructura de los bosques y del paisaje. [Cueto y López de Casenave](#) (2000) mostraron que en un parche de bosque intervenido para la extracción de leña la composición difiere con respecto a la de un parche de bosque no intervenido. [Horlent et al.](#) (2003) encontraron que la diversidad de aves no cambia con la superficie de bosque disponible pero sí lo hace la composición. Dichos autores establecieron que en los talares existen especies de aves características de los bosques densos y otras de bosques abiertos donde se combinan la cobertura arbórea y la de pastizales. Sobre la base de estos hallazgos [Stupino et al.](#) (2003) evaluaron áreas prioritarias de conservación de los talares a partir de un análisis de la estructura del paisaje. Las áreas más apropiadas incluyen parches de diferentes ambientes para maximizar el número de especies protegidas.

Conclusiones

La conservación de los talares enfrenta problemas que son comunes a todas las áreas naturales y que derivan de la creciente necesidad de utilizar los recursos. Algunas actividades económicas implican un alto grado de transformación como ocurre en muchas regiones del país donde grandes superficies de bosques fueron convertidos a monocultivos. Una forma de evitar esas transformaciones es desarrollar estrategias de uso de los sistemas naturales que sean rentables y eviten su reemplazo.

En los talares, la actividad ganadera podría ser integrada con el aprovechamiento de los bosques a través del manejo de sistemas silvopastoriles. En ese esquema el bosque podría complementar y beneficiar a la actividad ganadera. Complementarla, porque se podrían obtener productos madereros que constituyan una fuente extra de ingresos. Mejorarla, porque bajo la cobertura arbórea pueden desarrollarse especies herbáceas de alto valor forrajero cuya disponibilidad es alta en épocas invernales, cuando los pastizales se encuentran en valores muy bajos de biomasa ([Pérez et al.](#) datos no publicados). Además, el bosque constituye un refugio para el ganado contra temperaturas bajas en invierno y altas en verano con lo que

podría disminuir la tasa demortalidad de terneros y el rendimiento en carne.

Tanto la utilización de los talares como fuente de madera, como el manejo de la cobertura arbórea en la producción forrajera, requieren información que aún no está disponible. En primer lugar es necesario definir qué tipo de productos pueden obtenerse o elaborarse con la madera de tala, cómo varía el crecimiento de los individuos remanentes cuando el bosque es intervenido silviculturalmente, qué individuos deben extraerse para que la estructura mejore en términos comerciales, cuál es la densidad que debe tener el bosque para optimizar la producción de madera y de forraje, cómo se combina toda esa información para ordenar la producción espacial y temporalmente. La respuesta a esas preguntas tiene que ver con temas tan diferentes como tecnología de la madera, comercialización, crecimiento a nivel individual y del rodal, silvicultura, composición y productividad del estrato herbáceo y administración.

El manejo forestal y su integración a las actividades productivas actuales podría constituir una alternativa a la tendencia actual de reducción progresiva de la superficie de bosque. Esa propuesta permitiría diversificar la producción, mejorar la calidad del recurso forestal y contribuir a la conservación del paisaje y de la biodiversidad.

Agradecimientos

Este trabajo contó con el financiamiento de la Universidad Nacional de La Plata, la International Foundation for Science y la Comisión de Investigaciones Científicas del Provincia de Buenos Aires. Deseamos agradecer la colaboración de las personas que facilitaron nuestras tareas de campo en especial a Rosalía y Douglas Ernshaw y a Carlos Louzan. A María Luisa Shaw de Piqué y la Fundación Elsa Shaw de Pearson por el valioso apoyo a nuestros trabajos de investigación. A todos los estudiantes de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales y de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo que colaboraron con este trabajo.

Bibliografía

- ARSEN, L.W., 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutive theory of coexistence in systems of competition. *American Naturalist* 122: 707-731.
- ARTURI, M.F., 1997a. Regeneración de *Celtis tala Gill* ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
- ARTURI, M.F., 1997b. Regeneración de *Celtis tala Gill* ex Planch en el NE de la Provincia de Buenos Aires en relación al pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea. *Ecología Austral* 7: 3-12.
- ARTURI, M.F.; M.D. BARRERA Y A.D. BROWN., 1997. Caída y masa de hojarasca en los bosques xéricos del NE de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 101: 151-158.
- ARTURI, M., A. RELVA, Y A. BROWN. 1999. Consumo foliar en las especies arbóreas de los Talaes del Este de la Provincia de Buenos Aires. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 63-71.
- ARTURI M.F. Y M.C. JUÁREZ. 1997. Composición de las comunidades arbóreas de la Isla Martín García en relación a un gradiente ambiental. *Ecología Austral* 7: 65-72.
- ASSMANN, E., 1970. Principles of forest yield study, studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands. Pergamon Press Ltd.: 506 p.
- AUGSPURGER, C. K., 1984. Seedling survival of tropical trees species. Interactions of dispersal distances. Light-Gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712
- BARBAGALLO, F.J., 1983. Las áreas anegables de la Pampa Deprimida. En Fuschini Mejía, M.C. (De.) Hidrología de las grandes llanuras. Actas del coloquio de Olavarría. UNESCO, Argentina.
- BAZZAZ, F.A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- BEATTY, S. W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology* 65: 1406-1419.
- BORCHERT, M. I.; F. W. DAVIS MICHAELIS Y L. D. OYLER., 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of Blue Oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70: 389-404.
- BRAY R.J., 1964. Primary consumption in three forest canopies. *Ecology* 65: 165-167.
- BRAY, J.R., 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology* 37:598-600.
- BROKAW, N.B.L., 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. En Pickett S.T.A. y P.S. White (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp. 53-69.
- BURGOS, J.J., 1968. El clima de la Provincia de Buenos Aires. En A.L. Cabrera A.L. (Ed.) *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. pp. 33-101.
- CABRERA, A.L., 1968. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires. pp. 33-101.
- CABRERA, A.L., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1). ACME, Buenos Aires.
- CABRERA, A.L. Y E. ZARDINI., 1978. *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME, Buenos Aires 715 pp.
- CATES, R.G. Y G.H. ORIANIS .1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- CAVALLOTTO, J.L. , 1995. Evolución geomorfológica de la costa del Río de la Plata. Tesis doctoral, Fac. Cs. Nat. y Museo. UNLP.
- CAVINESS, C.E. Y J.D. THOMAS., 1980. Yield reduction from defoliation of irrigated and non irrigated soybeans. *Agronomy Journal* 72: 977-980.
- COLEY, P.D., 1980. Effect of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284:545-546.
- COLEY, P.D.; J.P. BRYANT Y F.S. CHAPIN.1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

- COLEY, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- CONNELL, J.H. Y R.O. SLATYER., 1979. Mechanisms of sucesion in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- CUETO, V.R. y J. LÓPEZ DE CASENAVE. 2000. Bird assemblages of protected and exploited coastal woodlands in east-central Argentina. *Wilson Bulletin* 112:395-402.
- CHABOT Y HICKS .1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- CHAPIN III, F.S., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- CHEW, F.S. Y S.P. COURTNEY .1991. Plant apparency and evolutionary escape from herbivory. *American Naturalist* 138: 729-750.
- DALE, V.H., S.M. PEARSON, H. OFFERMAN Y R.V. O'NEILL., 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the Central Amazone. *Conservation Biology* 8: 1027-1036.
- DASCANIO, L.M. Y S.E. RICCI., 1988. Descripción florístico estructural de las fisonomías dominadas por árboles en la Reserva Integral de Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo de La Plata (N.S.), Botánica* 14:, 191-206.
- DASCANIO, L.M., M.D. BARRERA Y J.L. FRANGLI., 1994. Biomass, structure and dry matter dynamics of subtropical alluvial and exotic *Ligustrum* forests at the Río de La Plata, Argentina. *Vegetatio* 115: 61-76.
- DE STEVEN, D., 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field sucesio: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- DIRZO, R., 1985. Metabolitos secundarios en las plantas: ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo? *Ciencia* 36: 137-145.
- DOMINGO, F., J. PUIGDEFVREGAS; S.C. CLARK; L. INCOLL Y J.G. LOCKWOOD., 1991. Plant physiological behavior in relation to water in a semiarid environment in southeast Spain. *Hydrological interactions atmosphere, soil and vegetation. Proceedings of the Vienna Symposium, August, 1991. IAHS Publ.* 204: 335-343.
- DUDT, J.F. Y D.J. SHURE .1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75: 86-98.
- ELLISON A.M., J.S. DENSLOW, B.A. LOISELLE Y D. BRENÉS., 1993. Seed and seedling ecology of neotropical melastomataceae. *Ecology* 74: 1733-1749.
- FACELLI, J.M. Y R.J.C. LEÓN., 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa, un enfoque exoerimental. *Phytocoenología* 14:263-274.
- FEENY, P., 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- FEISINGER, P., 1987. Effects of plant species on each other: is community structure influenced. *Trends in Ecology and Evolution* 2: 123-126.
- FIDALGO, F.; COLADO, O. Y F.O. DE FRANCESCO., 1973. Sobre ingresiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). *Act. V Cong. Geol. Arg.* III:227-247.
- GARDNER, R.H. Y R. V. O'NEILL., 1991. Pattern, process, and predictability: the use of neutral models for landscape analysis. En (M.G. TURNER ed.) *Quantitative methods in landscape ecology*. Springer verlag, New York.
- GOYA, J.F.; L.G. PLACI; M.F. ARTURI Y A.D. BROWN., 1992. Distribución y características estructurales de los talares de la Reserva de Biosfera "Parque Costero del Sur". *Revista de la Facultad de Agronomía La Plata* 68: 53-64
- GRUBB, P.J., 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Ecology* 64: 1367-1380.
- HORLENT M, M ARTURI, JM CELLINI, D PÉREZ CASAL Y J BUUS. 2003. Análisis de medidas repetidas mediante técnicas no paramétricas aplicado al

- crecimiento de *Celtis tala* en el NE de la Provincia de Buenos Aires. *Agriscientia*, 20: 79-84.
- HORLENT N., M. JUAREZ Y M. ARTURI. 2003. Composición de las comunidades de aves en relación con la estructura del paisaje en los talares de Buenos Aires. *Ecología Austral*, 13: 173-182.
- HURTADO, M. Y J.A. FERRER., 1988. Segundas Jornadas de suelos de la Región Pampeana. La Plata, 83 pp.
- KOCHMER, J.P. Y S.N. HANDEL., 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monograph* 56: 303-325.
- KOZLOWSKY, T.T., 1982. Water supply and tree growth. *Forestry Abstracts* 43: 57-161.
- KRAMER, P.J., 1974. Fifty years of progress in water relation research. *Plant Physiol.* 54: 463-471.
- LAUENROTH, W.K.; O.E. SALA; D.P. COFFIN Y T.B. KIRCHNER., 1994. The importance of soil water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecological Applications* 4: 741-749.
- LEÓN, J.C.R., BURKART; S. E. Y C. P. MOVIA., 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del norte de la depresión del Salado. Serie fitogeográfica La vegetación de la República Argentina. SEAGN-INTA Bs. As. 78pp.
- LI, H. Y J.F. REYNOLDS., 1994. A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* 75: 2446-2455.
- LOWMAN, M.D., 1992. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. *Journal of Ecology* 80: 433-447.
- LUGO, A.E., 1992. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecological Monographs* 1-41.
- MARQUIS, R.J., H.J. YOUNG Y H.E. BRAKER., 1986. The influence of understory vegetation cover on germination and seedling establishment in a tropical lowland wet forest. *Biotropica* 18: 273-278.
- MATTSON, W.J. Y N.D. ADDY .1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science*, 190: 515-521.
- MC DONNELL, M.J. Y E.W. STILES., 1983. The structural complexity of oldfield vegetation and the recruitment of bird dispersed plants species. *Oecologia* 56:109-116.
- MOEUR, M., 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *For. Scie.* 39: 756-775.
- MORELLO, J., 1970. Modelo de relaciones entre pastizales y leñosas colonizadoras del Chaco Argentino. *IDIA* 237: 31-52.
- NAMBIAR, E. K. Y SANDS R., 1992. Effects of compaction and simulated root channels in the subsoil on root development, water uptake and growth of radiata pine. *Tree Physiol.* 10: 297-306.
- NAMBIAR, E. K. Y SANDS R., 1993. Competition for water and nutrients. *Can. J. For. Res.* 23:, 1955-1968.
- PARODI, L., 1940. Distribución geográfica de los talares de la Pcia. de Buenos Aires. *Darwiniana* 4:33-56.
- PARODI, L., 1942. ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonariense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva. *Revista del Centro de Estudiantes de Agronomía* 30: 387-390.
- PARROTTA, J.A., 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agric. Ecosystems. Environ.* 41: 115-133.
- PEREIRA, J.S. Y T.T. KOZLOWSKY., 1977. Variations among woody angiosperms in response to flooding. *Physiol. Pln.* 41: 184-192.
- RAYNAL, D.J. Y F. A. BAZZAZ., 1973. Establishment of successional plant populations on forest and prairie soil. *Ecology* 54: 1335-1341
- REICHLE, D.E.; R.A. GOLDSTEIN, R.I. VAN HOOK Jr Y G. J. DODSON .1973. Analysis of insect consumption in a forest canopy. *Ecology* 54: 1077-1084.
- RIBICHICH, A.M., 1996. *Celtis tala* Planchon (Ulmaceae s. l.) seedling establishment on contrasting soils and microdisturbances: A greenhouse trial concerning adults' field distribution pattern. *Flora*, 191: 321-327.
- SALA, J.M., 1975. Recursos hídricos. *Relatorio VI Cong. Geol. Arg.*
- SÁNCHEZ, R.O., J.A. FERRER, O.A. DUYMOVICH Y M.A. HURTADO (1976) Estudio pedológico integral de

- los Partidos de Magdalena y Brandsen (Provincia de Buenos Aires). *Anales del LEMIT Serie II* N° 310, 1
- SCHAETZL, R.J., S.F. BURNS, D.L. JHONSON Y T.W. SMALL., 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* 79: 165-176.
- SCHOWALTER, T.D.; W.W. HARGROVE Y D.A. CROSSLEY. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology* 31: 177-196.
- SORK V.L., 1988. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- STRENG, D.R., J.S. GLITZTENSTEIN Y P.A. HARCUMBE, 1989. Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs* 59: 177-204.
- TANG, Z.C. Y T.T. KOZLOWSKI., 1982. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 12:, 196-202.
- THOMSON, J.D., 1980. Skewed flowering distribution and pollinator attraction. *Ecology* 61: 572-579.
- TILMAN, D., 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-853.
- TILMAN, D., 1993. Species richness of experimental productivity gradient: how important is colonization limitation. *Ecology* 74: 2179-2191.
- TUOMI, J. 1992. Toward an integration of plant defence theories. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 365-367.
- TURNER, M., 1989. Landscape ecology: effects of pattern on process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 71-197.
- VAN DER VALK, A. G., 1992. Establishment, colonization and persistence. En Glenn-Lewin D.; R. Peet y T. Veblen (eds.), *Plant sucesion. Theory and prediction*. Chapman & Hall. London, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras: 60-92.
- VERVOORST, F., 1967. Las comunidades vegetales de la depresión del salado. Serie fitogeográfica 7. La vegetación de la República Argentina. SEAGN-INTA Bs As 259 pp.
- WARNER, R.R. Y P.L. CHEESON., 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *America Naturalist* 25: 769-787.
- WHITMORE, T. C., 1982. On the pattern and process in forest. In Newman (ed.) *The plant community as a working mechanism*:45-56
- WITHMORE, T.C., 1989. Canopy and the two major tree forests groups. *Ecology* 70: 536-538.
- WOOD, K., 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. *Oikos* 33: 31-39.