

Regeneración de *Celtis tala* y su relación con el pastoreo, la cobertura herbácea y arbórea en el NE de la provincia de Buenos Aires, Argentina

Arturi, Marcelo F.

Laboratorio de Investigaciones de Sistemas Ecológicos y Ambientales, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. UNLP. Diagonal 113 Nro 469 (1900) La Plata, Argentina

Resumen. *Se determinó la densidad de plántulas y renovales en el bosque y en el ecotono bosque pastizal. Se muestrearon tres zonas contiguas de 5 m de ancho desde 5 m por fuera del límite entre el bosque y el pastizal (pastizal) hasta 10 m adentro del bosque (borde e interior del bosque), a 20 km al SE de la localidad de Magdalena. La densidad de renovales fue baja (0.03 ± 0.007 ind/m²) en el borde del bosque y nula en el interior del bosque y en el pastizal. La densidad y altura media de los renovales no difirió por efecto del pastoreo. Se observó una asociación negativa entre la ocurrencia de renovales y la cobertura de la propia especie. El 98% de los individuos se hallaron bajo cobertura de otra especie arbórea (*Scutia buxifolia* Reiss) y presentaron una tendencia poco marcada a ocurrir en sitios con baja cobertura de gramíneas. La densidad de plántulas fue menor bajo *C. tala* (3.0 ± 0.3 ind/m²) que bajo *S. buxifolia* (8.1 ± 1.2 ind/m²). No hubo diferencias significativas entre el interior del bosque el borde y el pastizal. Las diferencias en la densidad de renovales entre sitios fueron debidas a diferencias en la mortalidad de plántulas. Debido a la escasa regeneración en el ecotono, puede considerarse que el límite entre el bosque y el pastizal es estable a escala de tiempo ecológico.*

Abstract. *Seedling and sapling densities were assessed in three, 5-m wide, contiguous areas: forest, forest edge and adjacent grassland, 20 km SE from Magdalena city (35°11 'S, 57°17'W). Sapling density was low at the forest edge (0.03 ± 0.007 plant/m²) and 0 in the forest and the grassland. Grazing had no effect on density and mean height. Sapling occurrence was negatively related to the cover of the same species. 98% of saplings were under other tree species (*Scutia buxifolia* Reiss) and tended to occur at low grass cover. Mean seedling density was lower under *C. tala* 3.0 ± 0.3 plant/m² than under *S. buxifolia* (8.1 ± 1.2 plant/m²) cover. No differences among forest, forest edge, and grassland were found. Seedling density was larger under *S. buxifolia* and was unrelated with herbaceous cover. Differences in sapling density among forest, forest edge, and grassland were due to differences in seedling mortality and could not be explained by differences in seed availability and germination. The results suggest that the forest-grassland limit is stable at ecological time scale.*

Introducción

Celtis tala Gill ex. Planch es la especie arbórea más frecuente en la pampa oriental. Los bosques de esta especie se desarrollan sobre sustratos más sueltos y permeables que los suelos zonales en los que se encuentran los pastizales pampeanos (Parodi 1940, Vervoort 1967). En el partido de Magdalena los bosques están restringidos a las áreas de relieve positivo constituidas por depósitos cuaternarios de valvas de moluscos marinos (conchilla) (Fidalgo et al. 1973). Estos depósitos forman cordones paralelos a la costa y alternan con áreas de relieve negativo, con suelos arcillosos (intercordones), cubiertas por pastizales anegables. El límite entre el bosque y el pastizal coincide con el límite de los cordones indicando una clara asociación entre el tipo de sustrato y el tipo de vegetación. Esa situación podría estar principalmente controlada por las condiciones edáficas ya que los suelos arcillosos y anegables pueden dificultar el desarrollo de las especies arbóreas (Tang y Koslowski 1982, Nambiar y Sands 1992, 1993). Además, la

cobertura herbácea y el pastoreo influyen en la colonización de pastizales por especies leñosas (Parodi 1940, Morello 1970, Facelli y León 1986, De Steven 1991) y podrían contribuir a la determinación del límite del bosque.

Los bosques del área pueden presentar dominancia de *C. tala* o de *Scutia buxifolia* Reiss. Los bosques dominados por *C. tala* se ubican principalmente en cordones alejados de la costa, los dominados por *S. buxifolia* se encuentran en los más cercanos y aquellos con codominancia de ambas especies se ubican en posiciones intermedias (Goya et al. 1992). En todas esas estructuras existe una densidad muy baja de individuos entre 3 y 5 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho) indicando que la regeneración es muy escasa (Goya et al. 1992). Ribichich (1996) halló diferencias texturales y químicas en el horizonte A1 de los cordones más alejados y los más cercanos a la costa. Mostró que el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *C. tala* en invernáculo fueron ligeramente mayores en el suelo proveniente de los cordones más cercanos a la costa, con bosques dominados por *S. buxifolia*. Sin embargo, la regeneración de *C. tala* es muy baja en bosques con dominancia de una u otra especie. Debido a que las condiciones físicas de esos sitios no representaron limitantes para el desarrollo del bosque, es probable que actualmente la regeneración esté principalmente afectada por factores biológicos. La cobertura arbórea de diferentes especies puede determinar la probabilidad de instalación de las plántulas dentro del bosque al modificar las condiciones físicas, así como la composición y la cobertura del estrato herbáceo (Maguire y Forman 1983, Borchert et al. 1989). Las diferencias en la composición del estrato herbáceo podrían representar diferencias en las condiciones del sitio para la regeneración. La cobertura de gramíneas podría constituir una limitante mayor que la de dicotiledóneas para la instalación de las plántulas debido a la explotación más intensiva del agua por parte de las primeras (Bazzaz 1979).

El objetivo de este trabajo fue evaluar la regeneración de *C. tala* en el bosque nativo y en el ecotono bosque-pastizal en relación con la cobertura arbórea, la cobertura herbácea y el pastoreo.

Materiales y Métodos

El trabajo se realizó a 20 km al SE de la localidad de Magdalena (35° 11' S, 57° 17' W). El bosque se desarrolla sobre depósitos marinos (conchilla) que conforman cordones paralelos a la costa de 20 a 50 m de ancho por 50 a 500 m de largo aproximadamente. Las características de los suelos fueron estudiadas por Sánchez et al. (1976). Los cordones son áreas no inundables con suelos bien drenados y aireados. Los pastizales bajos ubicados entre los cordones (intercordones) presentan suelos con altas proporciones de arcilla, superficies de deslizamiento y $\text{pH} > 9$. Estos sitios son anegadizos debido a la permeabilidad lenta y el relieve negativo. El dosel del bosque se extiende desde el cordón hacia el pastizal cubriendo una estrecha franja del intercordón. Este sitio con cobertura arbórea sobre el sustrato del pastizal abarca de 3 a 5 m de ancho y constituye lo que aquí se denomina borde del bosque. Se tomó como límite entre el bosque y el pastizal a la línea de separación entre la superficie con y sin cobertura arbórea. Se consideró ecotono a una faja de 5 m desde el límite hacia el interior del bosque (borde del bosque) y 5 m hacia el pastizal (pastizal).

Renovales

Se muestrearon 22 sitios de bosque abarcando un gradiente de dominancia de *C. tala* entre 800 m y 1700 m respecto de la costa del río. Los diferentes parches de bosque muestreados se distribuyeron en un área de aproximadamente 900 m x 4000 m con el lado mayor paralelo a la costa. Se determinó la densidad de individuos de *C. tala* menores de 3 cm de DAP sin incluir a los recientemente germinados que aún presentaron cotiledones. La especie presenta una gran capacidad de rebrote de cepa (Goya et al. 1992) pero en el muestreo no se incluyeron individuos rebrotados. Dichos individuos pudieron reconocerse porque la base del individuo cortado resultó claramente visible. Se utilizaron series de 10 parcelas de 5x5 m distribuidas de forma contigua a lo largo de una línea paralela al límite entre el bosque y el pastizal. En cada sitio se estableció una serie de parcelas abarcando 5 m desde el límite del bosque hacia el pastizal (pastizal) y otras dos series contiguas hacia el interior del bosque (borde e interior del bosque).

Cinco de los sitios muestreados se ubicaron dentro de una clausura que permaneció libre de ganado por más de doce años en la Reserva Elsa Shaw de Pearson, Ea El Destino. Los restantes mantuvieron un

régimen de pastoreo permanente durante más de 40 años. Ambas situaciones difirieron marcadamente en su aspecto debido a la mayor altura de los pastizales no pastoreados.

Se analizó el patrón de distribución espacial comparando las frecuencias de parcelas con distinto número de individuos con las esperadas para una distribución al azar obtenidas mediante la distribución de Poisson. Las diferencias en la distribución de frecuencias fueron evaluadas mediante la prueba de Chi-cuadrado (Steel y Torrie 1992).

Para cada individuo se registró la altura total (punto más alto de la copa), la distancia al pastizal tomada perpendicularmente al límite del bosque, la especie del dosel ubicada por encima (cobertura arbórea), y el porcentaje de cobertura herbácea en un radio de aproximadamente 20 cm alrededor del individuo muestreado. Se registró separadamente la cobertura de gramíneas y dicotiledóneas utilizando la escala de clases porcentuales de Braun-Blanquet. Se comparó la distribución de frecuencias de renovales para distintas clases de cobertura herbácea y de cobertura arbórea (*C. tala* - *S. buxifolia*) con las registradas para una serie de puntos distribuidos cada 2.5 m a lo largo de la línea media de las parcelas. Esta comparación se efectuó con la finalidad de detectar tendencias en la distribución de los renovales respecto de esas variables. Las frecuencias se compararon a través de la prueba de Chi-cuadrado para los renovales que ocurrieron bajo la cobertura arbórea de *C. tala* y *S. buxifolia* por separado. Para evaluar específicamente, la tendencia respecto de los sitios con máxima cobertura se calculó un coeficiente de asociación Phi (Siegel 1956) comparando en tablas de contingencia de 2x2, las frecuencias de renovales y puntos para dos clases de cobertura herbácea (mayor y menor al 75 %).

Debido a que los puntos del muestreo se distribuyeron sistemáticamente se realizó un análisis de autocorrelación para evaluar la existencia de regularidad en la distribución espacial de la cobertura herbácea (Turner *et al.* 1989). Tal regularidad podría interferir en la utilización de los puntos como una estimación no selectiva de las distribuciones de frecuencias (Turner *et al.* 1989). Con posterioridad a este análisis se compararon las frecuencias obtenidas con todos los puntos con aquellas calculadas únicamente a partir de los puntos que presentaron independencia espacial mediante la prueba de Chi-cuadrado.

Se analizó la relación entre la densidad de renovales y la dominancia de *C. tala* en cada sitio mediante análisis de regresión. La dominancia se estimó como el cociente entre el número de puntos con cobertura arbórea de *C. tala* sobre el total de puntos. Se calculó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Siegel 1956) para evaluar la relación entre la altura de los renovales y la distancia al pastizal. Se comparó la densidad de renovales, su altura media y la cobertura herbácea entre sitios pastoreados y no pastoreados mediante la prueba de Mann-Whitney (Siegel 1956). La comparación se efectuó seleccionando cinco sitios pastoreados con valores de dominancia de *C. tala* semejante a la de los no pastoreados.

Plántulas

Se determinó la densidad de individuos de *C. tala* recientemente germinados, que aún conservaban los cotiledones (plántulas), en 7 sitios de bosque pastoreado con codominancia de *C. tala* y *S. buxifolia*. Se utilizaron parcelas de 2x1 m con el lado mayor paralelo al límite entre el bosque y el pastizal. Las parcelas se dispusieron en series de 7 a lo largo de una línea perpendicular al límite entre el bosque y el pastizal, ubicadas cada 1.5 m comenzando desde 2 m por fuera del límite. bosque-pastizal. En cada sitio se estableció una serie de parcelas bajo *C. tala* y otra bajo *S. buxifolia*. En cada parcela se registró el número de plántulas con cotiledones y el porcentaje de cobertura de gramíneas y dicotiledóneas. Se obtuvo un valor promedio de cobertura herbácea estimado en cuatro subparcelas de 50x100 cm. Este muestreo se realizó durante el mes de febrero de 1993 ya que sobre la base de observaciones previas se determinó que la emergencia de plántulas ocurre durante el verano y las mayores densidades de plántulas se registran entre enero y marzo. Se realizó un análisis de varianza de dos vías para un diseño factorial en bloques con la

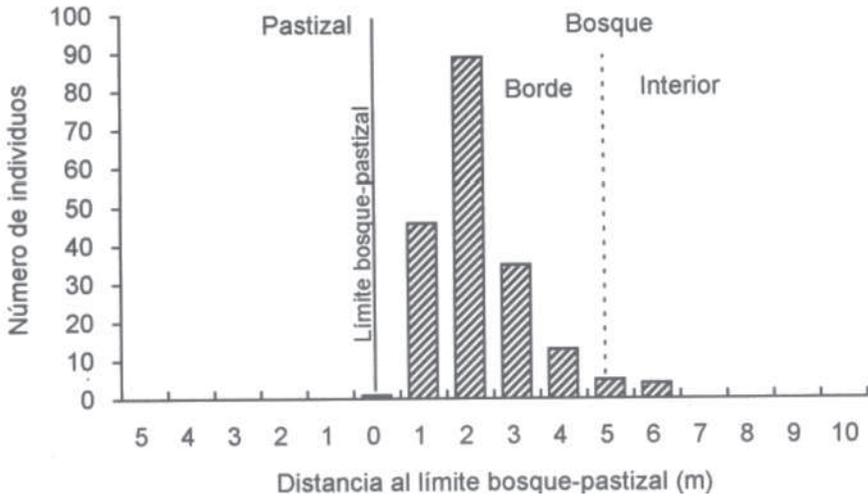


Figura 1. Distribución de los renovales de *C. tala* registrados en los 22 sitios muestreados en función de la distancia al límite bosque-pastizal.

Figure 1. *C. tala* sapling distribution in relation to forest-grassland limit distance for all individuals over 22 sampled sites.

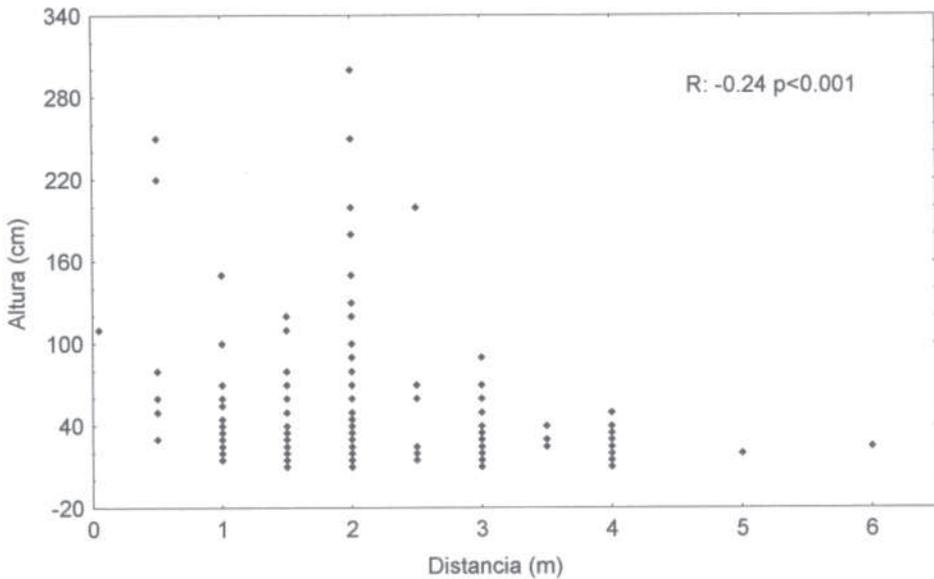


Figura 2. Relación entre la altura de los renovales de *C. tala* y la distancia al limite bosque-pastizal. R: coeficiente de correlación por rangos de Spearman.

Figure 2. *C. tala* sapling height in relation to the distance to the forest-grassland limit. R: Spearman rank correlation coefficient.

finalidad de evaluar el efecto del tipo de cobertura arbórea (*C. tala-S. buxifolia*) y de la posición respecto del límite del bosque sobre la densidad de plántulas. El factor “Posición” tuvo tres tratamientos ya que las parcelas fueron clasificadas como correspondientes al interior del bosque, el borde o el pastizal según su distancia al límite entre el bosque y el pastizal. Las parcelas ubicadas en el pastizal no presentaron

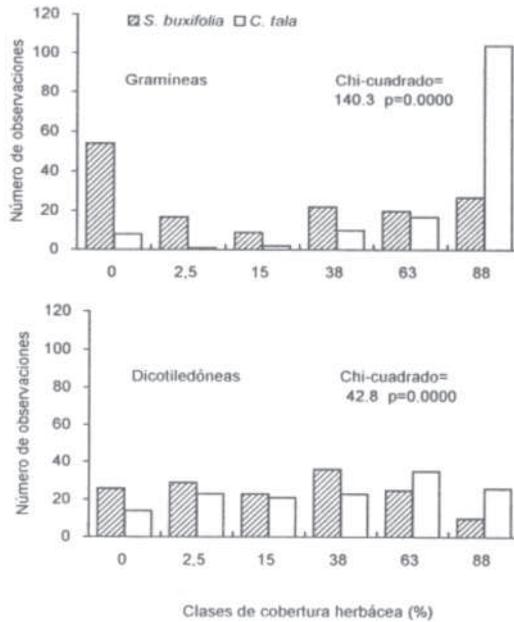


Figura 3. Distribución de frecuencias del muestreo de puntos por clases de cobertura herbácea bajo *C. tala* y *S. buxifolia*. Grados de libertad:5.

Figure 3. Frequency distribution of sampling points for herb cover classes under *C. tala* and *S. buxifolia*. Degrees of freedom: 5.

cobertura arbórea pero fueron adyacentes a la copa de la especie arbórea de la serie correspondiente. En el análisis se les asignó el mismo tratamiento respecto de la cobertura arbórea que a las restantes parcelas de la serie. Se utilizó la transformación raíz cuadrada para aproximar el conjunto de datos a una distribución normal y homogeneizar las varianzas.

Se analizaron las diferencias de cobertura herbácea entre el interior del bosque, el borde y el pastizal mediante un análisis de varianza de de dos vías para un diseño en bloques completos (7 sitios). Los datos se transformaron mediante: $\ln(x + 0.5)$. Se evaluó la relación entre la cobertura herbácea y la densidad de plántulas mediante un análisis de regresión del número de plántulas por parcela sobre el porcentaje de cobertura de gramíneas y dicotiledóneas separadamente. En la nomenclatura botánica se siguió a Cabrera y Zardini (1978).

Resultados

Densidad de renovales

No se registraron renovales en el pastizal. En los 22 sitios muestreados se hallaron 189 individuos en las parcelas de borde con una media de 0.035 ± 0.007 ind/m², mientras que en el interior del bosque se hallaron 4 renovales con una media que no difirió de cero ($t=0.29$, $p>0.3$). Más del 85 % de los 193 individuos muestreados se encontraron a menos de tres metros del límite entre el bosque y el pastizal (Fig. 1). La distribución de los renovales difirió significativamente de lo esperado para un arreglo al azar (Chi-cuadrado: 122.3, $p=0.0000$). La frecuencia de parcelas vacías y con más de tres individuos fueron mayores que las esperadas para la distribución de Poisson indicando un patrón de distribución espacial agregado. Se observó una alta concentración de individuos en los tamaños pequeños. Más del 70 % fueron menores de 50 cm de altura y sólo el 10% superó el metro de altura.

Se halló una regresión negativa entre la dominancia de *C. tala* en cada sitio y la densidad de renovales ($r^2=0.42$, $p<0.001$, $n=22$). La altura de los renovales presentó una correlación negativa con la distancia al pastizal (Fig. 2).

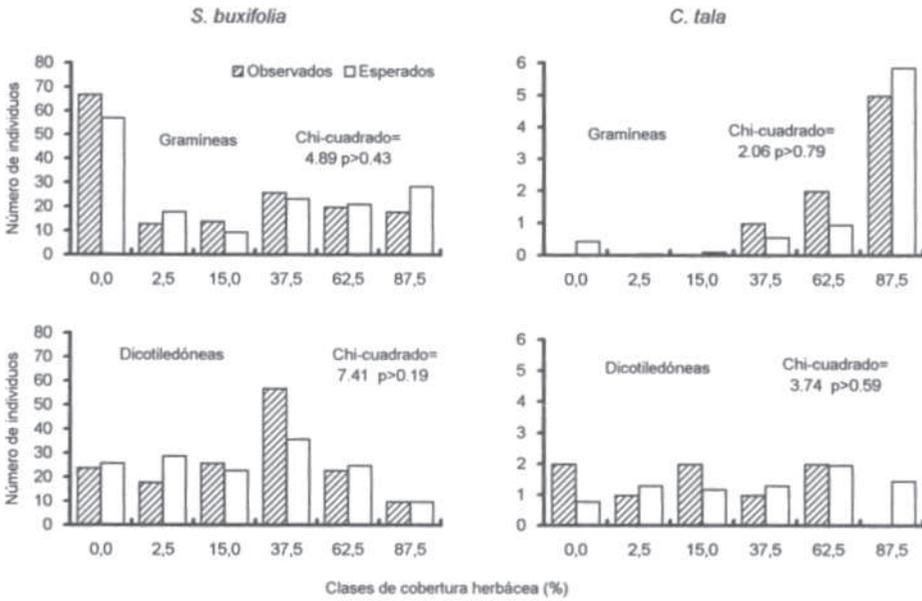


Figura 4. Distribución de frecuencias de los renovales de *C. tala* por clases de cobertura herbácea bajo *C. tala* y *S. buxifolia*. Se indica el número de individuos observados y los esperados sobre la base de las frecuencias del muestreo de puntos. Grados de libertad: 5.

Figure 4. Frequency distribution of *C. tala* saplings for herb cover classes under *C. tala* and *S. buxifolia*. Observados: observed number, Esperados: expected number based on frequencies of the point sampling. Degrees of freedom: 5.

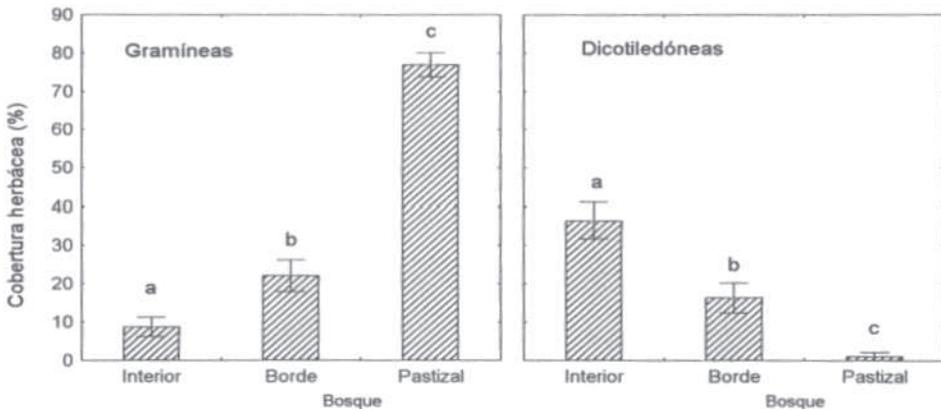


Figura 5. Cobertura herbácea en el bosque y el ecotono. Se indica el valor medio \pm error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas (ANOVA, Tukey, $p < 0.05$).

Figure 5. Grass and dicotyledonous cover in the forest, forest edge and grassland. Mean value \pm standard error is indicated. Different letters indicate significant differences (ANOVA, Tukey, $p < 0.05$).

Cobertura herbácea y arbórea

La cobertura herbácea no presentó autocorrelación significativa para la mayoría de los sitios en tanto que para algunos se hallaron valores significativos pero sólo entre puntos ubicados a 2.5 m de distancia ($P < 0.05$). Esto indica que para esos sitios la cobertura herbácea puede ser similar entre puntos a 2.5 m pero los puntos distanciados por 5 m o más pueden considerarse medidas espacialmente independientes.

Tabla 1. Comparación de las características de la regeneración de *C. tala* (Renovales) y la cobertura herbácea estimada por el muestreo de puntos (Puntos), entre sitios pastoreados y no pastoreados del NE de la provincia de Buenos Aires, Argentina. n: número de observaciones, \pm : error estándar, p: nivel de probabilidad (Mann-Whitney “U”).

Table 1. Comparison of *C. tala* regeneration and herb cover for grazed and ungrazed sites in NE Buenos Aires province, Argentina. n: observation number, \pm : mean standard error, p: probability level (Mann-Whitney “U”).

	n	Densidad (ind/m ²)	Altura (cm)	Distancia (m)	Gramíneas (%)	Dicotiledóneas (%)
Renovales						
Pastoreado	65	0.05 \pm 0.01	33.5 \pm 5.8	2.8 \pm 0.6	34.1 \pm 3.5	31.8 \pm 2.7
No pastoreado	62	0.05 \pm 0.01	35.7 \pm 5.6	2.0 \pm 0.2	31.5 \pm 4.8	31.9 \pm 3.9
		P>0.8	P>0.6	P>0.2	P>0.7	P>0.8
Puntos						
Pastoreado	105				41.6 \pm 3.5	30.0 \pm 2.5
No pastoreado	105				39.6 \pm 3.3	30.9 \pm 2.8
					P>0.6	P>0.9

Para la mayoría de los sitios la independencia se verificó a 2.5 m. La cobertura arbórea presentó autocorrelación significativa entre puntos a 2.5 m más frecuentemente que la cobertura herbácea. En cuatro sitios, con alta dominancia de *C. tala*, la correlación fue significativa aún con un espaciamiento de 5 m. Se encontró una gran homogeneidad en las distribuciones de frecuencias calculadas con espaciamientos de 5 m y 2.5 m (cobertura herbácea Chi-cuadrado: 0.72, $p > 0.8$, cobertura arbórea: Chi-cuadrado: 0.21 $p > 0.9$). Por este motivo se utilizaron todos los puntos para la comparación con los renovales.

La ocurrencia de renovales bajo cobertura de *S. buxifolia* fue más frecuente que la esperada sobre la base del muestreo de puntos y menos frecuente bajo cobertura de *C. tala* (Chi-cuadrado: 128.2 G.L.:1, $p=0.0000$). Más del 95 % de los renovales se encontraron bajo cobertura de *S. buxifolia* mientras que el valor esperado fue de 51 %. La cobertura de gramíneas y dicotiledóneas varió entre 0 % y más del 75 tanto bajo *C. tala* como bajo *S. buxifolia*. Las clases de alta cobertura fueron más frecuentes bajo *C. tala* que bajo *S. buxifolia*, mientras que las clases de baja cobertura mostraron una tendencia inversa (Fig. 3). Las diferencias de cobertura herbácea entre ambos tipos de cobertura arbórea fueron más evidentes en las gramíneas que en las dicotiledóneas.

Los renovales observados bajo cobertura de *S. buxifolia* presentaron una frecuencia menor que la esperada para la clase de mayor cobertura de gramíneas y mayor que la esperada para las clases de menor cobertura. Esas diferencias no fueron significativas (Fig. 4). Respecto de las dicotiledóneas no se observaron tendencias claras y tampoco se halló una asociación significativa. Cuando las comparaciones se realizaron con sólo dos clases de cobertura (mayor al 75 % y menor al 75 %) sólo se halló una asociación negativa con la cobertura de gramíneas (Phi: -0.16, $p < 0.01$). El número de renovales observados bajo cobertura de *C. tala* fue reducido limitando los alcances del análisis, pero su distribución respecto de la cobertura herbácea no reflejó una relación negativa en ninguna de las comparaciones.

Pastoreo

La densidad de renovales en sitios pastoreados fue muy semejante a la de aquellos sin pastoreo (Tabla 1). Los renovales de ambos sitios tampoco difirieron en su altura media y en los dos casos se ubicaron en las cercanías del límite entre el bosque y el pastizal. El porcentaje promedio de cobertura herbácea de los micrositios en los que se ubicaron los renovales fue muy semejante en sitios pastoreados y no pastoreados (Tabla 1). Igualmente homogéneos fueron los porcentajes estimados mediante el muestreo de puntos en

ambas situaciones.

Densidad de plántulas

La densidad de plántulas fue mayor bajo *S. buxifolia* (8.1 ± 1.2 ind/m²) que bajo *C. tala* (3.0 ± 0.35 ind/m²), ($P < 0.0003$). Las densidades no difirieron entre el interior del bosque, el borde y el pastizal ($P > 0.72$). Se hallaron diferencias significativas en la cobertura herbácea entre el interior del bosque, el borde y el pastizal tanto para las gramíneas ($F_{2,33} : 173.21$, $p=0.0000$) como para las dicotiledóneas ($F_{2,33} : 47.66$, $p=0.0000$). La mayor cobertura de gramíneas se observó en el pastizal y disminuyó hacia el interior del bosque (Fig. 5) mientras que las dicotiledóneas presentaron una tendencia inversa. No se encontró una relación significativa entre la densidad de plántulas y la cobertura de gramíneas ($R^2: 0.002$, $n: 98$, $p > 0.91$) ni de dicotiledóneas ($R^2: 0.016$, $n:98$, $p > 0.87$).

Discusión

Los renovales en el bosque nativo se localizan casi exclusivamente en el borde a menos de cinco metros del límite con el pastizal. El patrón de distribución es agregado reflejando la coocurrencia de los renovales en sitios favorables escasos. Los renovales presentan una alta concentración en los tamaños pequeños y existe una densidad muy baja de individuos mayores de 1 m de altura (20 ind/ha) indicando una baja probabilidad de alcanzar el tamaño adulto. La densidad de plántulas no difirió entre el interior del bosque, el borde y el pastizal indicando que las diferencias en la densidad de renovales entre esos sitios no pueden explicarse por diferencias de disponibilidad de semillas y germinación. La relación densidad de plántulas/densidad de renovales permite inferir que la mortalidad en los primeros estadios es muy alta en todos los sitios pero menor en el borde del bosque.

Los grandes herbívoros pueden influir sobre el crecimiento y la supervivencia de las plántulas (De Steven 1991) y la colonización de leñosas en pastizales (Morello 1970). En la situación estudiada, se observó una gran homogeneidad en la densidad y tamaño medio de los renovales entre sitios pastoreados y no pastoreados. Si bien los sitios comparados fueron semejantes respecto de la distancia a la costa y el grado de dominancia de *C. tala*, es posible que hayan existido otras diferencias entre ellos además del pastoreo. A pesar de esas limitaciones es posible concluir que no existe un efecto del pastoreo sobre la regeneración debido a la gran semejanza en las variables estudiadas. El pastoreo no podría considerarse como un factor explicatorio de la baja regeneración en el bosque y en el ecotono. La mortalidad de las plántulas y el bajo desarrollo de los renovales podrían deberse a interacciones entre especies vegetales y a limitantes edáficas en el ecotono.

La existencia de una relación negativa entre la cobertura de gramíneas y la ocurrencia de los renovales pero no de las plántulas, indica que no hay incidencia en la germinación pero que la supervivencia de plántulas sería menor en los sitios con cobertura herbácea más alta. Este efecto fue registrado en un pastizal pampeano para plántulas de *Ulmus sp.* por Facelli y León (1986). En el interior del bosque hubo menor cobertura de gramíneas y mayor mortalidad de plántulas que en el ecotono indicando que esta variable, no podría explicar las diferencias de regeneración entre esos sitios.

Los bosques dominados por *C. tala* presentan menor densidad de renovales que los dominados por *S. buxifolia* en coincidencia con lo esperado sobre la base de las diferencias edáficas halladas por Ribichich (1996). Según ese trabajo, los cordones más cercanos a la costa y con bosques dominados por *S. buxifolia*, presentan condiciones edáficas más apropiadas para el desarrollo de las plántulas de *C. tala*. Sin embargo, los renovales se ubican en el borde del bosque donde las condiciones edáficas son diferentes de las de los cordones. Por este motivo, la relación negativa entre la dominancia de *C. tala* y la densidad de renovales, no podría vincularse con las comparaciones realizadas por Ribichich (1996). Por otra parte, la relación negativa entre la densidad de plántulas y la cobertura de *C. tala* se observó aún para un mismo sitio, en bosques con codominancia. Esa relación no puede explicarse por diferencias edáficas.

La cobertura arbórea puede condicionar la cobertura herbácea y de ese modo incidir sobre la instalación de las especies arbóreas (Maguire y Forman 1983). La incidencia de la cobertura herbácea sobre la frecuencia de renovales hallada en este trabajo, fue muy baja como para explicar por sí sola la fuerte relación entre la cobertura arbórea y la regeneración. *S. buxifolia* presenta mayor biomasa foliar

(Goya com. pers.) y probablemente mayor interceptación de luz que *C. tala*. El follaje más denso podría constituir una protección contra la desecación ya que la emergencia de plántulas se produce durante el verano. El efecto protector de la cobertura puede aumentar la supervivencia de plántulas en sitios con deficiencias hídricas (Borchert *et al.* 1989).

La falta de regeneración en el interior del bosque podría deberse a la liberación de inhibidores del crecimiento por parte de los individuos adultos o a las condiciones adversas derivadas de la ocupación del sitio (competencia por la luz, el agua y los nutrientes). Los resultados obtenidos en ensayos preliminares permiten suponer que no existe liberación de inhibidores del crecimiento (Arturi, datos no publicados). La densidad de troncos en el interior del bosque es al menos 2.5 veces mayor que en el borde (Arturi, datos no publicados). Una mayor densidad podría significar mayor cobertura del dosel y mayor biomasa de raíces disminuyendo la disponibilidad de recursos y dificultando el desarrollo de las plántulas. La utilización de recursos por parte de las raíces de especies arbóreas puede inhibir el crecimiento de las especies herbáceas (Belsky 1994) y probablemente de las plántulas. En el borde se observa que los renovales más altos están en las cercanías del límite del bosque. Esto puede constituir una respuesta a la mayor disponibilidad de luz debida a la incidencia lateral indicando su carácter limitante. En claros producidos por la caída de árboles o por intervención humana no se observa una mayor regeneración (Arturi obs. pers.). El incremento de la desecación producido por la remoción del dosel podría inhibir el efecto positivo de la mayor disponibilidad de luz en claros grandes.

Las condiciones edáficas en el borde del bosque pueden limitar el desarrollo de los renovales hasta el tamaño adulto. Las características de los suelos de textura fina, como el escaso drenaje y la anegabilidad, representan limitantes para el desarrollo de las especies arbóreas (Nambiar y Sands 1992, 1993) y han sido referidas como determinantes de la escasez de árboles en la región pampeana (Parodi 1942, Facelli y León 1986). En el pastizal adyacente, no sólo existen limitantes edáficas, sino que la cobertura de gramíneas es mucho mayor que dentro del bosque, lo que podría causar la alta mortalidad de las plántulas allí instaladas. La combinación de ambos factores estarían determinando la existencia de un límite neto entre el bosque y el pastizal.

En síntesis, existe una baja regeneración dentro del bosque y en el pastizal adyacente que no puede explicarse por falta de germinación y emergencia de plántulas sino por la alta mortalidad en los primeros estadios. La mortalidad puede deberse a las condiciones de alta ocupación del sitio por parte de los árboles adultos en el interior del bosque, mientras que en el pastizal podría existir un efecto combinado de las condiciones edáficas y la ocupación por parte de las gramíneas. El borde del bosque constituye el sitio con menor ocupación por parte de especies arbóreas y herbáceas y allí es donde la supervivencia es mayor. El escaso desarrollo de los renovales hace que ese sitio permanezca con baja ocupación y esto podría atribuirse a las condiciones edáficas. La regeneración de *C. tala* no refleja tendencias de cambio en la estructura del bosque ni del ecotono. El límite entre el bosque y el pastizal puede considerarse estable a escala de tiempo ecológico.

Agradecimientos. Para la realización de este trabajo se contó con una beca de perfeccionamiento de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires. Deseo agradecer a Jorge Frangi, Alejandro Brown, Juan Goya y Marcelo Barrera por la discusión de ideas y a los propietarios de la Ea San Isidro por las facilidades dispensadas.

Bibliografía

- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.
- Belsky A.J. 1994. Influence of trees on savanna productivity: test of shade nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Borchert, M.L., F.W. Davis, J. Michaelis y L. D. Oyler. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of Blue Oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70: 389-404.
- Cabrera, A.L. y E. Zardini. 1978. Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires. ACME, Buenos Aires 715 pp.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- León, R., S. Burkart y C. Movía. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del Norte de la Depresión del

- Salado. INTA, Serie Fitogeográfica 17:1-88.
- Facelli, J.M. y R.J.C. León. 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa, un enfoque experimental. *Phytocoenología* 14: 263-274.
- Fidalgo, F., O. Colado y F.O. De Francesco. 1973. Sobre intrusiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (Provincia de Buenos Aires). *Act. V Cong. Geol. Arg.* III:227-247.
- Goya, J., L. Placci, M. Arturi y A. 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.
- Maguire, D.A. y R.T. Forman. 1983. Herb cover effects on tree seedling pattern in a mature Hemlock-Hardwood forest. *Ecology* 64:1367-1380.
- 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 bonaerense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva? *Rev. Cent. Est. Agronomía* 30: 387-390.
- Ribichich, A.M. 1996. *Celtis tala* Planchon (Ulmaceae s. 1.) seedling establishment on contrasting soils and microdisturbances: A greenhouse trial concerning adults' field distribution pattern. *Flora* 191: 321-327.
- 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
- Siegel, S. 1956. *Non parametric statistic for behavioral sciences*. Mc Graw-Hill, New York, 312 pp.
- Tang, Z.C. y T.T. Kozłowski. 1982. Some physiological and morphological responses of *Quercus macrocarpa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 12: 196-202.
- 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.

Recibido: 21/11/96

Aceptado: 12/7/97