

Fenología de un arbusto del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del Noroeste argentino

Silvia Pacheco¹ y Héctor Ricardo Grau^{1,2}

(1) Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán, CC 34, Yerba Buena (4107), Tucumán, Argentina. E-mail: liey@tucbbs.com.ar. (2) Dept of Geography, University of Colorado, at Boulder, Campus Box 260, 80309, Boulder, Colorado, USA

Resumen. *En comunidades arbóreas, la ornitocoria es un mecanismo importante de dispersión hacia los claros debido a que una mayor oferta de frutos en los claros atrae a los dispersores. Este trabajo se realizó en una selva subtropical de montaña del Noroeste argentino con los objetivos de determinar: 1) si el arbusto del sotobosque, Psychotria carthagenensis, tiene una maduración adelantada de sus frutos en los claros; 2) si hay una mayor captura de aves frugívoras en los claros y 3) si hay una mayor dispersión de semillas ornitocoras a los claros. Se trabajó con cinco parcelas pareadas consistentes en claros y dosel cerrado. En los claros, la maduración de los frutos fue significativamente adelantada. El patrón de distribución de aves frugívoras no fue claro. Sin embargo, la segunda especie más capturada, Thraupis sayaca, mostró tres veces más capturas en claros que en bosque cerrado. La llegada de semillas de Psychotria carthagenensis y de la especie arbórea Myrsine laetevirens fue significativamente mayor en claros. Esto puede ser ecológicamente relevante para M. laetevirens dado que es la única especie arbórea con frutos carnosos en invierno, y que su fructificación se solapa con la de plantas de P. carthagenensis ubicadas en claros. Concluimos que los disturbios, además de generar heterogeneidad espacial, alteran patrones temporales de la comunidad mediante la fenología de las especies del sotobosque. Los claros formados por caída de árboles actúan como parches atractivos para los dispersores durante el invierno cuando es menor el número de especies con frutos carnosos maduros.*

Abstract. *In forest ecosystems, avian seed dispersal into treefall gaps is sometimes enhanced by the increased fruit production in the gaps that may attract dispersers. This work was carried on in the subtropical montane forests of NW Argentina with the objectives of assessing 1) if fruit production of the understory shrub Psychotria carthagenensis occurs earlier in treefall gaps than under unaltered canopy, 2) if mist-net bird capture rate is higher in treefall gaps than under unaltered canopy, and 3) if avian-dispersed seed input is greater in treefall-gaps. We sampled five sets of paired plots (gap and closely-located unaltered forest). Fruit maturation occurred significantly earlier in treefall gaps. Bird captures did not show a clear pattern. However, the second most abundant bird species (Thraupis sayaca) occurred about three times more frequently in treefall gaps than under unaltered canopy. Seed dispersal of Psychotria carthagenensis and the canopy tree Myrsine laetevirens was significantly greater in treefall gaps. This pattern could be ecologically meaningful for M. laetevirens given that it is the only tree species with fleshy fruits during winter (dry season), and that its fruiting phenology overlaps with the plants of P. carthagenensis located in gaps. We conclude that disturbances, in addition to producing spatial heterogeneity, promote temporal patterns in the tree community, mediated by understory phenology. Treefall gaps act as attractive patches for dispersers during winter, when the number of fleshy-fruit species is small.*

Introducción

La heterogeneidad espacial generada por disturbios es reconocida como un elemento esencial en el funcionamiento de las comunidades bióticas (Watt 1947, Connell 1978, Pickett y White 1985). Por

ejemplo, los claros causados por caída de árboles son sitios clave en la dinámica de regeneración de numerosas especies en comunidades dominadas por árboles (Veblen 1992). Se ha demostrado que la regeneración en claros es favorecida por la dispersión ornitócora (Hopees 1988, Schupp et al. 1989, Herrera et al. 1994). Esto podría deberse a una mayor actividad de aves en los claros en relación al dosel cerrado, como consecuencia de una mayor oferta de recursos (Thompson y Willson 1978, Blake y Hoppes 1986, Levey 1988).

En los claros se producen condiciones de humedad edáfica y atmosférica, radiación y régimen térmico diferentes que bajo el dosel inalterado (Brokaw 1985). Dado que estas condiciones afectan la fenología de los vegetales, es esperable encontrar diferencias fenológicas entre claros y bosque inalterado. En términos más generales, a la heterogeneidad espacial ocasionada por los claros, se sumaría una heterogeneidad temporal mediada por la fenología de las especies vegetales afectadas por el claro. Si aceptamos que una de las ventajas ecológicas de la dispersión es la posibilidad de alcanzar sitios favorables (Howe y Smallwood 1982, Willson 1992), esta heterogeneidad en el tiempo podría tener consecuencias importantes para las especies cuya oferta de semillas coincida con los períodos de oferta de recursos en los claros.

Este trabajo se llevó a cabo en las selvas montanas del Noroeste argentino que se caracterizan por una marcada estacionalidad climática a la que se asocian ciclos fenológicos. La mayoría de las especies vegetales con frutos carnosos, fructifican durante el verano (Boletta et al. 1995, Brown 1995). Esto influye en la comunidad de aves frugívoras, ya que en el invierno sus dietas se concentran en un menor número de especies. En el área de estudio, las aves durante el invierno consumen el arbusto más abundante del sotobosque (*Psychotria carthagenensis*) y una especie arbórea (*Myrsine laetevirens*) (Vides-Almonacid 1992). Dos características de *P. carthagenensis*, ser consumida por aves y ser frecuente tanto en claros como en el bosque cerrado, hacen que sea una especie adecuada para poner a prueba la hipótesis de que la alteración de la fenología como consecuencia de las características microambientales de los claros, atrae a las aves y por lo tanto aumenta la llegada de semillas de especies ornitócoras.

Para probar esta hipótesis, los objetivos del trabajo fueron: 1) Determinar si las plantas de *Psychotria carthagenensis* en claros tienen una maduración adelantada de sus frutos; 2) Determinar si hay una mayor captura de aves frugívoras en los claros y 3) Determinar si hay una mayor dispersión de semillas ornitócoras a los claros.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Parque Biológico Sierra de San Javier (aproximadamente 26°47' S, 65°22' W), Tucumán, Argentina, entre los meses de junio y noviembre de 1994. Los sitios se encuentran a 900-1000 msnm. La zona corresponde al piso basal de la selva montana de la provincia fitogeográfica de las Yungas (Cabrera 1976).

La estructura de la selva estudiada está caracterizada por un dosel de más de 20 m de altura dominado por *Blepharocalix salicifolius*, *Cinnamomum porphyria*, *Parapiptadenia excelsa*, *Pisonia ambigua* y *Terminalia triflora*, mientras que el estrato de árboles menores a 10 m de altura está dominado por *Piper tucumanum*, *Eugenia uniflora* y *Allophylus edulis* (Grau y Brown, en prensa). La caída de árboles del dosel típicamente produce claros de entre 150 y 300 m². Los límites entre áreas de claro y dosel continuo son relativamente difusos. Sin embargo, la caída de árboles produce cambios microambientales importantes durante los primeros años, que resultan claramente favorables para la regeneración de algunas especies del bosque como *Solanum riparium* o *Carica quercifolia*.

Myrsine laetevirens, la especie del dosel aquí estudiada, tiene aproximadamente 40 individuos mayores de 10 cm de diámetro a la altura del pecho en las seis hectáreas donde se realizó este trabajo. Esta especie muestra una distribución de diámetros en forma de "J invertida" que sugiere una regeneración continua a escala de varias hectáreas (Grau y Brown, en prensa). Por otra parte, la abundancia de *M. laetevirens* en bosques secundarios de corta edad (Grau et al. 1997) sugiere que esta especie podría favorecerse con situaciones sucesionales tempranas como los claros por caída de árboles.

El estrato arbustivo está claramente dominado por *Psychotria carthagenensis*. Esta especie muestra densidades similares en áreas de dosel continuo y en claros (Rougès, manuscrito en consideración) por lo

que puede considerarse relativamente indiferente a los claros o tolerante a la sombra para su regeneración. El clima del área es de tipo monzónico. La precipitación media anual es de 1200-1500 mm, de los cuales aproximadamente el 80% ocurren en el verano (Bianchi 1981). La temperatura media anual es del orden de los 18°C y típicamente ocurren heladas entre junio y agosto (Torres Bruchman 1977).

La fenología de las especies con frutos carnosos guarda estrecha relación con la estacionalidad climática (Boletta et al. 1995, Brown 1995) ya que la mayoría fructifican en el verano. Sólo unas pocas especies arbóreas, como *Myrsine laetevirens*, o arbustivas, como *Psychotria carthagenensis*, fructifican durante la estación seca. En el invierno, son probablemente las dos principales productoras de frutos carnosos aunque en fases diferentes de su curva fenológica. En julio, por ejemplo, *M. laetevirens* está terminando su producción de frutos iniciada al foral del verano, mientras que la producción de frutos de *P. carthagenensis* está creciendo para llegar a su pico a principios de primavera. A partir de mediados de agosto se suman los frutos de otras especies abundantes como *Cinnamomum porphyria* y *Cupania vernalis* (Vides-Almonacid 1992).

Métodos

En un área de aproximadamente 6 ha se distribuyeron cinco pares de parcelas. Cada par consistió en un claro formado por la caída de un árbol con un área proyectada mayor a 150 m² y un sector de dosel de bosque inalterado, distante entre 15 y 30 m del claro. Los claros elegidos fueron recientemente formados (no anteriores al verano de 1993) por la caída de un árbol del dosel. Es decir que los tratamientos deben considerarse como asociados a factores microambientales estáticos en el tiempo, sin que se hayan analizado los procesos dinámicos asociados a la sucesión post-disturbio.

Para identificar diferencias en la maduración de frutos de plantas de *Psychotria carthagenensis* ubicadas en claros e interior de bosque, en cada parcela se eligieron al azar cinco infrutescencias en dos plantas (totalizando 10 infrutescencias por parcela y 50 infrutescencias por tratamiento). Para evitar la remoción por aves, las infrutescencias fueron embolsadas con tul. Se realizaron 12 muestreos quincenales y en cada uno se registró el número total de frutos maduros por parcela. Se compararon las curvas de maduración de frutos en los dos ambientes por medio del test descrito por Estabrook et al. (1982). Este test supone como hipótesis nula que la probabilidad de maduración de un fruto en un momento dado es igual para los dos tratamientos. Primero se calculan las frecuencias acumuladas de frutos maduros en los dos ambientes y luego se obtienen las fracciones para cada fecha de muestreo en relación al número total de frutos. Para concluir que dos tratamientos difieren en los tiempos fenológicos se considera que cada observación (cada fruto en este caso) representa una muestra unitaria de una distribución de probabilidades que asigna a cada fecha la probabilidad de que un fruto madurará ese día. Se asume que todos los frutos del mismo tratamiento están gobernados por la misma distribución de probabilidades. Finalmente se compara la máxima diferencia entre número de frutos, con un valor umbral para $p=0.05$ o $p=0.01$. Para determinar estos valores se usa la distribución de Smimov (1939) citada en Estabrook (1982).

Para comparar las especies de aves que frecuentan los claros y el bosque cerrado, se colocaron ocho redes de niebla (12 x 2.5m, malla 36mm) en cuatro pares de parcelas. Las redes se abrieron dos días por mes desde el amanecer durante 7 hs totalizando 560 hs. red entre los cinco muestreos realizados. Debido al bajo número de capturas de las otras especies, sólo se compararon estadísticamente por medio de la prueba de chi cuadrado (un grado de libertad), las frecuencias de capturas de las dos especies más abundantes, *Turdus rufiventris* y *Thraupis sayaca*.

La llegada de semillas se midió en cada parcela por medio de cuatro trampas de caída (0.25 m² cada una) ubicadas debajo de la copa de plantas de *P. carthagenensis*. Se realizaron 19 muestreos semanales en los que se registró la llegada de semilla de *P. carthagenensis* y de *Myrsine laetevirens*. Se consideraron dispersadas por aves las semillas totalmente limpias, sin resto de pulpa. La tasa diaria de llegada de semillas dispersadas entre claros y bosque inalterado (n=5) se comparó para las dos especies mediante la

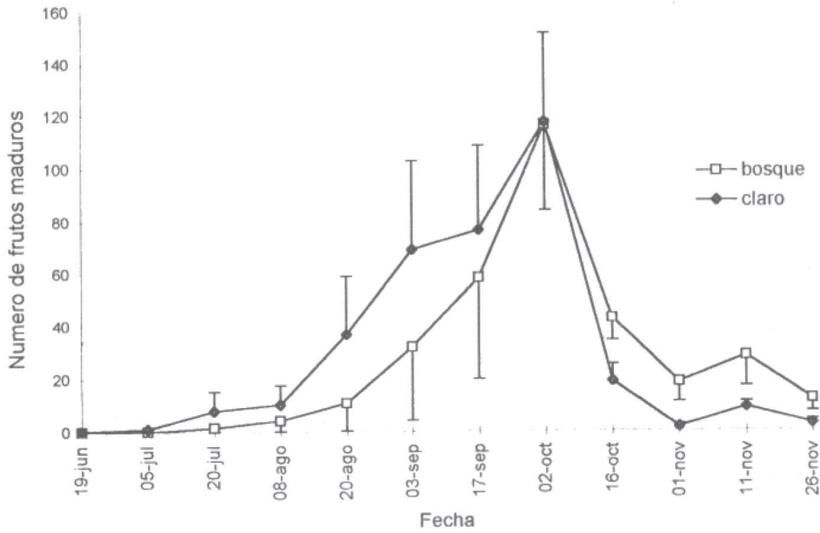


Figura 1. Promedio de aparición de frutos maduros de *Psychotria carthagenensis* (calculado para 10 infrutescencias) para cada una de las fechas de muestreo en claros y bosque inalterado. Las barras verticales indican el error estandar.

Figure 1. Average number of fruits of *Psychotria carthagenensis* reaching maturity (calculated for 10 infrutescences) for each date in treefall gaps and unaltered forest. Vertical bars indicate standard error.

prueba no paramétrica de Wilcoxon en cada una de las fechas de muestreo.

Resultados

El período de fructificación de *P. carthagenensis* se extendió de julio a noviembre tanto para las plantas de claros como las del interior del bosque (Fig. 1). Sin embargo, se observó un desfase entre las dos curvas fenológicas ya que los claros mostraron una maduración de frutos adelantada. En el test de significancia para las curvas fenológicas (Estabrook et al. 1982) el índice de la máxima diferencia entre el número de frutos en los dos tratamientos (0.24) fue superior al valor umbral (0.056) para $p > 0.01$ implicando alta significancia estadística. El momento de mayor número de frutos coincidió en el mes de octubre para los dos ambientes, pero durante julio y agosto los valores de los claros fueron más del doble que en el bosque. Esta relación se invirtió después del pico de octubre.

En los muestreos con redes de niebla se totalizaron 154 capturas que incluyeron 19 especies. Mas de la mitad de las capturas correspondieron a las dos especies mas abundantes. Se capturaron más individuos de aves en los claros en comparación con el dosel inalterado (Tabla 1). El número de capturas de la especie más capturada, *Turdus rufiventris*, fue similar entre los dos tratamientos (22 vs 28 en tabla 1). Por el contrario, de la segunda especie con más capturas, *Thraupis sayaca*, se capturaron aproximadamente tres veces más individuos en los claros que bajo el dosel inalterado ($X^2=3.13$, $P=0.07$).

La llegada de semillas fue mayor en los claros tanto para *P. carthagenensis* como para *M. laetevirens* (Fig. 2). Aunque las curvas fueron fluctuantes, puede verse que las diferencias entre los dos tratamientos disminuyeron a partir del mes de octubre. Entre junio y septiembre, en coincidencia con la fructificación

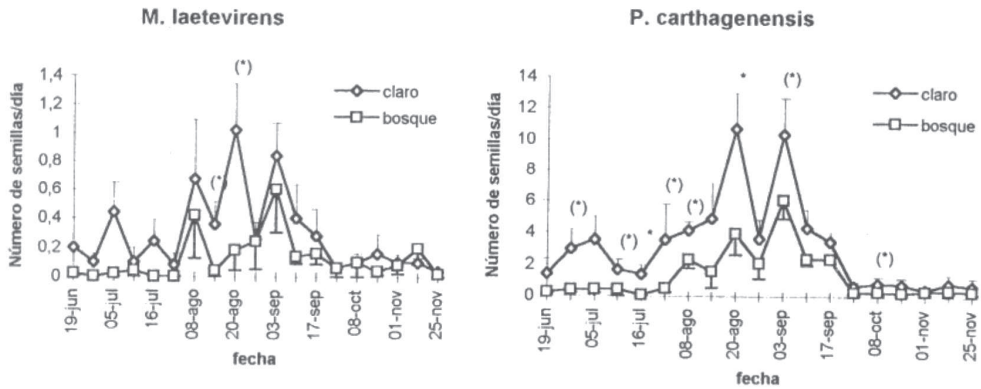


Figura 2. Promedio de la tasa diaria de llegada de semillas de *Myrsine laetevirens* y *Psychotria carthagenensis* a claros y bosque cerrado. Las barras verticales indican el error estandar. * indica $p < 0.05$, y (*) indica $p=0.06$ en el test de Wilcoxon.

Figure 2. Average daily rate of arrival of seeds of *Myrsine laetevirens* and *Psychotria carthagenensis* in treefall gaps and unaltered forest. Vertical bars indicate standard error. * indicates $p < 0.05$, and (*) indicates $p=0.06$ in the Wilcoxon test.

Tabla 1. Número de capturas de las distintas especies de aves en claros y en bosque cerrado.

Table 1. Bird captures in treefall gaps and unaltered forest.

Especies	Claros	Bosque	Especies	Claros	Bosque
<i>Arremon flavirostris</i>	3	4	<i>Philydor rufosuperciliata</i>	6	3
<i>Atlapetes citrinellus</i>	2	1	<i>Phylloscartes ventralis</i>	2	1
<i>Basileuterus culicivorus</i>	4	7	<i>Poospiza erythrophrys</i>	1	2
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	3	3	<i>Synallaxis frontalis</i>	0	1
<i>Elaenia obscura</i>	1	0	<i>S. superciliosa</i>	1	0
<i>Knipolegus cabanisi</i>	1	0	<i>Thraupis sayaca</i>	24	7
<i>Leptotila megalura</i>	1	0	<i>Troglodytes solstitialis</i>	1	0
<i>Mecocerculus leucophrys</i>	2	0	<i>Turdus nigriceps</i>	8	8
<i>Myioborus brunneiceps</i>	3	2	<i>Turdus rufiventris</i>	22	28
Total de especies	17	13	Total de individuos	86	68

adelantada de *P. carthagenensis* en los claros, los valores de llegada de semillas de *M. laetevirens* a los claros fueron superiores al doble de los del interior del bosque. Para *P. carthagenensis* se observó el mismo patrón. Pese al poco poder de la prueba utilizada debida al tamaño muestral, en la mayoría de las fechas, estas diferencias fueron estadísticamente significativas para *P. carthagenensis*, al nivel de probabilidad oscilantes entre 0.05 y 0.06. Las diferencias más marcadas, ocurridas en agosto, también fueron significativas al nivel de $P=0.06$ para *M. laetevirens*. Al final del muestreo, la llegada total de semillas de *M. laetevirens* a claros fue casi el doble que a sitios bajo el dosel, y la de *P. carthagenensis* fue aproximadamente cinco veces mayor. El pico de llegada de semillas a los claros se mostró adelantado aproximadamente dos semanas con respecto al pico de llegada de semillas a sitios bajo dosel, y aproximadamente 40 días con respecto al pico de maduración de *P. carthagenensis* (Figs 1 y 2).

Discusión

Nuestros resultados muestran que la heterogeneidad espacial debida a claros formados por caída de árboles influye sobre la fenología del sotobosque. Estudios previos han demostrado una mayor producción de frutos en claros para bosques tropicales y templados (Blake y Hoppes 1986, Thompson y Willson 1978, Levey 1988). En este trabajo no se evaluó directamente la producción de frutos, pero si documentamos un adelanto en la maduración de los frutos de plantas de *Psychotria carthagenensis* ubicadas en claros en comparación con plantas del interior del bosque. Es decir, que además de los cambios cuantitativos documentados por los mencionados estudios, nuestros resultados muestran un efecto cualitativo en el tiempo.

No observamos un patrón claro de la influencia del cambio fenológico en el comportamiento de la comunidad de aves frugívoras. Sin embargo, consideramos relevante el hecho que *Thraupis sayaca*, una especie abundante cuya dieta está compuesta principalmente por frutos (Giannini, con. pers.), mostró una tasa significativamente mayor de capturas en los claros. Por otra parte, aunque los resultados sobre comportamiento de las aves tienen un valor relativo probablemente asociado al limitado tamaño muestral, su principal consecuencia evaluada en este trabajo (la dispersión de semillas), si presentó un patrón claro.

Tanto *P. carthagenensis* como *M. laetevirens* mostraron una llegada de semillas mayor a claros que al bosque inalterado. Quizás para la primera especie no sea un mecanismo de colonización importante, ya que es una especie del sotobosque y crece hasta la madurez bajo el dosel cerrado (Rougés, manuscrito en consideración). En cambio, para *M. laetevirens*, la llegada a un claro es probablemente una ventaja dado que esta especie muestra buena regeneración en sitios disturbados (Grau et al. 1997).

La oferta de frutos de *M. laetevirens* va decreciendo durante los meses de invierno (Brown 1995), de modo que el adelanto en la fructificación de *P. carthagenensis* en los claros durante estos meses aumenta el grado de solapamiento entre estas dos especies. Esto estaría aumentando la probabilidad de semillas de *M. laetevirens* de alcanzar claros. El pico de llegada de semillas de *M. laetevirens* a claros en agosto se explicaría por una maximización del producto entre la oferta de frutos y atractividad de los parches. Antes de agosto los claros serían poco atractivos por la baja oferta de frutos de *P. carthagenensis*, mientras que posteriormente al pico, aunque los parches resultan atractivos, la limitante sería la baja oferta de frutos de *M. laetevirens*. La oferta de frutos alternativos de otras especies como *Cupania vernalis* o *Cinnamomum porphyria* a partir de setiembre (Vides-Almonacid 1992) también podría explicar la caída en la llegada de semillas tanto de *M. laetevirens* como de *P. carthagenensis* antes de la ocurrencia del máximo de oferta de frutos maduros de esta última.

Nuestros resultados permiten generalizar que los claros no son sólo parches espaciales sino también parches temporales. Esto es particularmente importante en ambientes estacionales, donde la fructificación de las especies con frutos carnosos se concentra en un período del año, que en el caso de las selvas montanas del Noroeste argentino, corresponde al verano (Boletta et al. 1995, Brown 1995). Aunque no se tienen datos para el verano comparables con los de este trabajo, es probable que en esta época los claros no se distinguen del resto del sotobosque como parches de recursos. Durante el verano no hay una especie abundante en claros cuyos frutos sean consumidos por las aves, como sucede en el invierno con *P. carthagenensis*. Por lo tanto, considerando sólo la dispersión ornitocora, no todas las especies tendrían la misma posibilidad de aprovechar la heterogeneidad producida por los claros, sino sólo aquellas que fructifican en el invierno ya que es el período en el que los claros representan parches atractivos para los dispersores.

Agradecimientos. Este trabajo se realizó como parte del programa PECARIES del LIEY. El diseño inicial se enriqueció con los aportes de Guillermo Placci y Mercedes Rougés. Sucesivos borradores de este trabajo se beneficiaron con los comentarios de John Blake, Alejandro Brown, Sandra Caziani, Norberto Giannini, Juan M. Morales, Thomas Veblen y dos revisores anónimos.

Bibliografía

- Bianchi, A.R. 1981. Las precipitaciones del NO Argentino. INTA, Salta. Pp 388.
- Blake, J.G. y W.G. Hoppes. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk* 103:328-340.
- Boletta, P.E., R. Vides-Almonacid, R. Figueroa y M.T. Fernández. 1995. Cambios fenológicos de la selva basal de Yungas en Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) y su relación con la organización estacional de las comunidades de aves. In: *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*, Brown, A.D. y H.R. Grau (Eds). Pp: 103-114. LIEY-GTZ, Tucumán.
- Brokaw, N.L.V. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest. in: *The Ecology of natural disturbances and patch dynamics*, Pickett, S.T.A. y P.S. White (Eds). Pp 53-69. Academic Press, New York.
- Brown, A.D. 1995. Fenología y caída de hojarasca en las selvas montanas del Parque Nacional El Rey, Argentina. In: *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*, Brown, A.D. y H.R. Grau (Eds). Pp: 93-102. LIEY-GTZ, Tucumán.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2a edición. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería 2*: 1-85. Acme, Buenos Aires.
- Connel, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Estabrook, G.F., J.A. Winsor, A.G. Stephenson y H.F. Howe. 1982. When are two phenological patterns different? *Bot. Gaz.* 143:374-378.
- Grau, H.R., M.F. Arturi, A.D. Brown y P.G. Aceñolaza. 1997. Structural and floristic changes along a chronosequence of secondary forest succession in subtropical montane forests of NW Argentina. *Forest Ecology and Management* (en prensa).
- Grau, H.R. y A.D. Brown. En prensa. Structure, composition and inferred dynamics of a subtropical montane forest of Northwest Argentina. In: *Forest Diversity Measuring and Monitoring*, Dallmeier F, (Ed). Parthenon publishers, Londres.
- Herrera, C.M., P. Jordano, L. López-Soria y J.A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monog.* 64:315-344.
- Hoppes, W.G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69:320-329.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Eco l. Syst.* 13:201-228.
- Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69:1076-1089.
- Pickett, S.T.A. y P.S. White (Eds). 1985. *The ecology on natural disturbances end patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger y D.J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70:562-564.
- Thompson, J.N. y M.F. Willson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200:1161-1163.
- Torres-Bruchman, E. 1977. *Atlas Agroclimático y Bioclimático de Tucumán*. Facultad de Agronomía y Zootecnia, Universidad Nacional de Tucumán. Pp 13.
- Veblen, T.T. 1992. Regeneration Dynamics. In: *Plant Sucesion. Theory and Prediction*, Glenn-Lewin D.C., R.K. Peet y T.T. Veblen (Eds.) Pp 152-187. Chapman and Hall, London.
- Vides-Almonacid, R. 1992. Estudio comparativo de la taxocenosis de aves de los bosques montanos de la Sierra de San Javier, Tucumán: Bases para su manejo y conservación. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán. Pp 347.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal. In: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, Fenner M. (Ed.). CAB International, Wallingford. Pp 61-85.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol* 35:1-22.

Recibido: Diciembre 19, 1996

Aceptado: Agosto 9, 1997