

Patrones morfológicos y florísticos en los bosques andino-patagónicos de Argentina

María A. Damascos

Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, C. C. 1336, 8400 Bariloche, Argentina, e-mail: pradom@cab.cnea.edu.ar

Resumen. *Se analizaron los patrones florísticos y morfológicos de los bosques del Parque Nacional Nahuel Huapi (41°S, Patagonia norte) y se compararon con los de los bosques de la latitud 51°S (Patagonia austral), Argentina. Los bosques caducifolios y perennifolios del norte de la Patagonia, no obstante ser diferentes florísticamente, estuvieron integrados por especies intolerantes a las bajas precipitaciones y mostraron similar morfología comunitaria, probablemente asociada a un mayor aprovechamiento de la luz. Por el contrario, en la latitud 51°S las especies de los bosques caducifolios y perennifolios poseen caracteres morfológicos diferentes, dado que en los bosques caducifolios de esta latitud el conjunto de especies posee mayormente formas típicas de ambientes más xéricos y abiertos, y son principalmente tolerantes a las bajas precipitaciones. Los patrones morfológicos de los bosques caducifolios de ambas latitudes reflejan las diferencias florísticas en especies y familias derivadas de su diferente posición en el gradiente climático y de disturbios regional.*

Abstract. *The morphological patterns of forests of Nahuel Huapi National Park 41 °S (Northern Patagonia) were analyzed and compared with those of the forests at 51°S (Southern Patagonia), Argentina. The deciduous and evergreen forests of Northern Patagonia were heterogeneous in floristic composition but similar in plant morphology. Their component species were mainly intolerant to low rainfall, and their growth forms suggested that competition for light is an important structuring force. At 51 ° South latitude, the species of the deciduous and evergreen forests were morphologically diverse, since the deciduous forests of this latitude are characterized by morphologies typical of more xeric and open environments, and the species are tolerant to low rainfall. The morphological patterns of the deciduous forests at both latitudes show the floristics differences in species and families due to different positions in the regional climatic and disturbance gradient.*

Introducción

La forma de la planta refleja, según Cody (1991), su estrategia particular para el uso de los recursos disponibles (luz, agua, nutrientes). Dado que los grupos de especies que integran los distintos tipos de vegetación están sometidos a un ambiente común, la relación entre la forma de la planta y el ambiente debería establecerse también a nivel comunitario (Cody 1986, Montalvo et al. 1991).

En general el análisis de las comunidades desde el punto de vista de las formas dominantes brinda información sobre las fuerzas que condicionan su estructura y función, pero los conjuntos de especies que están sometidos a un mismo ambiente poseen formas que no sólo dependen de un ajuste al ambiente biótico y abiótico sino también de factores históricos y filogenéticos que influyen sobre la relación de formas en la comunidad. Herrera (1992), a partir del análisis de la morfología de las especies de matorrales, encontró que cuando los géneros eran separados en antiguos y recientes aparecían correlaciones entre los caracteres de los nuevos grupos formados. Según este autor, los conjuntos regionales contemporáneos de especies representan amalgamamientos transitorios de taxas que se originan a diferentes tiempos geológicos y por esto, presumiblemente, en diferentes escenarios ecológicos.

El análisis morfológico de las comunidades es útil como complementario del florístico (Orloci y Stofella 1986, Díaz et al. 1992) y se ha aplicado a los bosques, particularmente tropicales o neotropicales

(Sejzer 1973, Givnish 1978, 1979, 1984, Turner y Tan 1991) y templados del hemisferio Norte (Knigh y Louks 1969). Para los bosques andino-patagónicos se analizaron las características foliares y el hábito de crecimiento de las especies arbóreas (Ramírez et al. 1985, Gómez et al. 1987, Prémoli 1991, Rusch 1993). Sólo algunos caracteres como las formas de vida de las plantas (Ambrosetti y Mendez 1983, Pisano 1985) y los tipos de frutos (Armesto et al. 1987) fueron estudiados a nivel comunitario.

En la región patagónica de Argentina a los 41 ° S, se presentan cuatro tipos principales de bosques: 1) bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser, 2) bosques bajos de *Nothofagus antarctica* (Forst. f.) Oerst., 3) bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y 4) bosques de *Austrocedrus chilensis* (Don) Florin et Boutleje. En esta latitud los bosques de *Nothofagus pumilio* se desarrollan por encima de los 1000 m de altitud, son poco accesibles al hombre y a excepción de las consecuencias de algunas actividades turísticas localizadas, son poco alterados. Los bosques de *Nothofagus antarctica* estudiados en el sector norte se encuentran entre 750 y 1200 m de altitud y están sometidos a disturbios principalmente por la acción del ganado. Los bosques perennifolios de *Nothofagus dombeyi* y de *Austrocedrus chilensis* se desarrollan en la parte baja de las laderas y según la región en que se encuentran, muestran grados diferentes de alteración.

A los 51°S en Argentina y Chile, se desarrollan bosques caducifolios dominados por las mismas especies arbóreas que a los 41 °S (*Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica*) y bosques perennifolios de *Nothofagus betuloides* (Mirb.) Oerst. (Roig et al. 1985a, 1985b). Al igual que en el sector norte, los bosques caducifolios australes ocupan los sectores más rigurosos del gradiente ambiental pero por la disminución latitudinal de la temperatura, se extienden a menor altitud que los anteriores, en promedio desde los 100 a 200 m (Roig et al 1985a y 1985b). En zonas más áridas, hacia el Este (Schmaltz 1991), constituyen comunidades transicionales con la estepa y están sometidos a mayor alteración que los bosques de *Nothofagus betuloides* presentes al Oeste (Seibert 1985) y a la invasión de especies desde la estepa xérica (Roig et al. 1985a).

En este trabajo se analizan las características florísticas y morfológicas de los ensambles de especies que integran los bosques caducifolios y perennifolios en dos latitudes dentro de la región patagónica (41 y 51°S) y se realizan comparaciones entre los bosques de ambas latitudes. Se identifican los caracteres más frecuentes entre las especies herbáceas y arbustivas de los distintos bosques y los grupos ecológicos de especies presentes en cada uno. Se consideró: 1) que las diferencias ambientales (clima, accesibilidad y nivel de disturbio) en que se desarrollan los bosques de 'ambas latitudes, particularmente aquellos cuyo dosel está dominado por las mismas especies arbóreas, deberían reflejarse en la representación cuantitativa de los distintos caracteres morfológicos dominantes en la comunidad de especies y 2) que la forma de las plantas que integran una comunidad no sólo puede considerarse como una respuesta adaptativa al ambiente, sino que depende también de factores históricos y filogenéticos (Herrera 1992).

Materiales y Métodos

Area de estudio. Se estudió la vegetación del Parque Nacional Nahuel Huapi, PNNH (40°8' - 41°36'S y 71 °2' - 71 °57V), en Argentina y se realizaron comparaciones con los bosques presentes entre los 51 ° 15' - 51 °44'S y los 71 ° y 75°W en Argentina y Chile.

Información, florística. La información florística correspondiente a los 41°S se obtuvo a partir del muestreo de la vegetación presente en el PNNH. Se realizaron 30 relevamientos florísticos en los bosques utilizando parcelas de 30 x 30 m ubicadas al azar en zonas elegidas preferencialmente. En cada parcela se registró la presencia de las especies de hierbas y arbustos a lo largo de 6 transectas ubicadas en forma sistemática cada 10 m y perpendiculares entre sí (3 x 3 transectas). A fin de determinar la distribución regional de las especies de los bosques, utilizando idéntica metodología, se realizaron también 16 relevamientos en: matorrales secundarios (n=6), matorrales esteparios (n=6) y estepas herbáceas (n=4).

La lista de especies presentes en los bosques desarrollados a los 51 ° S se extrajo de datos bibliográficos: hierbas y arbustos presentes en 85 relevamientos florísticos en los bosques realizados por Roig et al. (1985a, 1985b). Se usó también la información correspondiente a las especies presentes en otros tipos de vegetación desarrollados a igual latitud, entre 68° y 75° W, a partir de los relevamientos realizados por los mismos autores: matorrales (n=56) y asociaciones herbáceas (n=116). La similitud

florística entre los tipos de bosques (C. S.) se calculó con el Coeficiente de similitud de Jaccard (Matteucci y Colma 1982).

Morfología. Utilizando las descripciones taxonómicas de las especies (Correa, 1969-1984), se obtuvo información sobre la morfología de plantas terrestres, nativas, herbáceas y arbustivas (Angiospermae, Gimnospermae y Pteridophytae) presentes en los bosques (120 especies en los bosques del sector norte y 150 especies del sector austral). Se estudiaron 6 caracteres morfológicos externos de las plantas divididos en estados o modalidades morfológicas: 1. dirección del crecimiento (a- *erecto*, b- *céspedes o matas cespitosas*, c- *ascendentes*, d- *postradas y rastreras*); 2. inserción de la hoja (a- *peciolada*, b- *sésil*); 3. margen de la hoja (a- *liso*, b- *no liso*); 4. forma de la hoja (a- *entera ancha* incluyendo las hojas de forma ovada, oblonga, obovada, orbicular, deltoide, cardada, reniforme, b- *entera angosta* incluyendo las hojas de forma lineal, lanceolada, espatulada, falcada y filiforme, c- *hendida* incluyendo las hojas sagitadas, partidas, hastadas o lobadas y d- *compuesta*). Se consideró también el tipo de flores (a- *solitarias*, b- *inflorescencias*) y el tipo de frutos: a- *seco dehiscente* (folículo, silicua, legumbre, lamento), b- *seco indehiscente* (cúpula, aquenio, cariopse) y c- *frutos carnosos* (drupa, baya, semillas con arilos carnosos). Dado que en las descripciones de las especies, comunmente figuran más de un estado posible para un mismo carácter, se adoptó como criterio elegir el mencionado en primer lugar. Se contabilizó el número de especies con cada modalidad morfológica por relevamiento y se transformaron estos valores a porcentaje del número total de especies en el mismo.

Rango de precipitación. Usando los datos de los 46 relevamientos (PNNH) y la información aportada por los 257 relevamientos realizados por Roig et al. (1985a, 1985b) a los 51 ° S, las especies de los bosques de cada una de las dos latitudes comparadas, fueron agrupadas en relación al rango de precipitación abarcado. Se consideraron las siguientes categorías: a) *tolerantes a las bajas precipitaciones*, especies que ingresan en la estepa y se extienden hasta áreas con precipitación menor a 800 mm; b) *intolerantes*, especies sólo presentes en zonas con más de 800 mm de precipitación media anual y c) *indiferentes*, las que ocupan todo el rango de precipitación, estando presentes tanto en la estepa como en los bosques hiperhúmedos de Oeste. Dado que a los 51 ° S, los bosques caducifolios vecinos a la estepa, se desarrollan desde los 375 mm de precipitación media anual, para esta latitud se consideró como tolerantes a aquellas especies presentes en áreas con precipitación media anual menor a 375 mm y hasta 800 mm. Se calculó el porcentaje de especies de cada grupo presente en los distintos bosques.

Resultados y Discusión

Los bosques caducifolios y perennifolios fueron poco similares florísticamente dentro de cada región (C.S. < 40 %), y entre ambas latitudes (C.S. <20%). Entre las especies; de los bosques caducifolios y perennifolios del PNNH (41 °S), los caracteres morfológicos se repartieron en forma semejante siendo dominantes en ambos grupos: el crecimiento erecto, las flores solitarias, las inflorescencias plurifloras y las hojas simples de forma tanto entera como hendida (Tabla 1), a excepción de los bosques de *Austrocedrus chilensis*, en los cuales hay mayor número de especies con hojas enteras anchas (Prueba de Kruskal-Wallis, $p < 0.05$). Los bosques mostraron además proporciones semejantes de especies con los distintos tipos de frutos considerados. Los bosques perennifolios se diferenciaron de los restantes por el mayor porcentaje de especies con hojas de margen no liso mientras que los de *Nothofagus antarctica* por el menor porcentaje de especies con hojas pecioladas (Tabla 1). En los bosques de *Nothofagus dombeyi*, las especies tenían principalmente frutos carnosos y hojas de margen no liso, provistas de pecíolo.

Dado que el crecimiento erecto de la planta mejora la exposición de sus hojas y la captura de luz, mientras que el pecíolo según su longitud, permite una mejor orientación de la lámina e intercepción de la luz (Hom 1971, Parkhurst y Louks 1972), la repartición numérica de los caracteres analizados entre las especies de los bosques estudiados corresponde a ambientes sombreados y húmedos. La variedad de formas foliares y de tipos de frutos indican que los bosques del PNNH presentan una diversidad de estrategias tanto de captura de la luz como de dispersión de propágulos.

Por el contrario los bosques caducifolios y perennifolios de los 51 °S, difirieron morfológicamente entre sí (Tabla 2). Los primeros mostraron un porcentaje similar de especies de forma erecta y ascendente, con hojas principalmente sésiles y de margen liso, hojas simples (le forera entera y hojas compuestas, con

Tabla 1. Porcentaje promedio de especies con los distintos caracteres morfológicos en los bosques del Parque Nacional Nahuel Huapi. n: número de parcelas; promedio \pm desviación standard; diferentes letras indican diferencias significativas entre bosques. Prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$) (Siegel 1956).

Table 1. Species percentage with different morphological traits at the forest of National Nahuel Huapi Park. n: number of plots; average \pm standard deviation; different letters indicate significant differences between forest types, Kruskal-Wallis Test ($P < 0.05$) (Siegel 1956).

Carácter	Modalidad	<i>Nothofagus pumilio</i> n=6	<i>Nothofagus antarctica</i> n=9	<i>Nothofagus dombeyi</i> n=9	<i>Austrocedrus chilensis</i> n=6
Forma de la planta	erecta	74.6 \pm 11.1a	65.1 \pm 14.3	76.0 \pm 12.5a	90.2 \pm 5.5a
	ascendente	-	2.0 \pm 4.3	-	-
	postrada	12.0 \pm 4.0a	14.0 \pm 4.0 a	12.2 \pm 12.0a	8.2 \pm 3.3 a
Tipo de flores	cespitosa	2.0 \pm 4.0a	3.4 \pm 6.6 a	2.2 \pm 4.3a	2.0 \pm 4.0 a
	solitarias	39.1 \pm 18.0a	42.0 \pm 12.0 a	41.0 \pm 12.3a	54.0 \pm 11.0 a
	inflorescencias	45.0 \pm 16.0a	42.0 \pm 11.3 a	36.0 \pm 15.2a	41.4 \pm 8.0 a
Tipo de	carposos	28.1 \pm 9.2a	22.0 \pm 7.0 a	40.0 \pm 13.0b	33.0 \pm 5.3 a
	secos dehiscentes	24.0 \pm 11.2a	24.0 \pm 10.1a	19.0 \pm 12.0b	36.0 \pm 6.1a
	secos indehiscentes	30.3 \pm 12.0a	36.2 \pm 11.0 a	15.3 \pm 13.1b	21.2 \pm 10.0a
Inserción de hoja	peciolada	47.2 \pm 6.1a	30.3 \pm 17.0b	57.1 \pm 13.0a	54.0 \pm 9.6a
	sésil	41.0 \pm 6.0a	53.5 \pm 17.0a	32.5 \pm 19.0b	45.0 \pm 9.2a
Margen de la hoja	no liso	40.2 \pm 13.1a	37.5 \pm 15.0a	57.1 \pm 9.0b	50.0 \pm 9.0b
	liso	48.2 \pm 16.0a	46.2 \pm 12.5a	33.0 \pm 6.0b	49.0 \pm 11.1a
Forma de la hoja	entera ancha	27.0 \pm 11.0a	35.0 \pm 15.0a	33.4 \pm 18.1a	53.0 \pm 5.6b
	entera angosta	17.3 \pm 8.2a	18.0 \pm 12.1a	19.0 \pm 6.0a	23.5 \pm 5.0a
	hendida	21.0 \pm 8.2a	23.0 \pm 13.2a	22.0 \pm 11.4a	14.5 \pm 6.0a
	compuesta	24.0 \pm 6.5a	8.0 \pm 5.3a	16.0 \pm 8.0a	9.0 \pm 2.4a

Tabla 2. Porcentaje promedio de especies con los distintos caracteres morfológicos en los bosques presentes a los 51° S. n: número de parcelas; promedio \pm desviación standard; diferentes letras indican diferencias significativas entre bosques. Prueba de Kruskal-Wallis ($P < 0.05$) (Siegel 1956). S.C.: Santa Cruz, Argentina; U.E.: Ultima Esperanza, Chile; Arch.: Archipiélago, Chile.

Table 2. Species percentage with different morphological traits at the 51° S forests. n: plots number; average \pm standard deviation; different letters between forests indicates significant differences, Kruskal-Wallis Test ($P < 0.05$) (Siegel 1956). S.C.: Santa Cruz, Argentina; U. E.: Ultima Esperanza, Chile; Arch.: Chilean Archipiélago.

Caracter	Modalidad	<i>Nothofagus pumilio</i> S.C. n=7	<i>Nothofagus pumilio</i> U.E. n=7	<i>Nothofagus antarctica</i> S.C. n=15	<i>Nothofagus antarctica</i> U.E. n=13	<i>Nothofagus betuloides</i> U.E. n=18	<i>Nothofagus betuloides</i> Arch. n=25
Forma de la planta	erecta	50.4 \pm 12.4a	42.1 \pm 6.3a	39.4 \pm 13.1a	43.0 \pm 19.2a	69.7 \pm 19.1b	79.4 \pm 13.5b
	ascendente	19.6 \pm 11.0a	45.4 \pm 13.9a	36.1 \pm 13.6a	21.4 \pm 19.0a	7.4 \pm 9.8b	-
	postrada	16.5 \pm 9.4a	9.0 \pm 10.0a	8.0 \pm 9.3a	19.0 \pm 17.1a	22.3 \pm 20.0a	13.1 \pm 13.4a
	cespitosa	9.3 \pm 7.0a	4.0 \pm 5.1b	11.9 \pm 7.2a	11.2 \pm 11.6a	0.7 \pm 2.3b	3.6 \pm 7.4b
Tipo de flores	solitarias	17.0 \pm 25.0a	17.0 \pm 23.6a	-	16.5 \pm 20.0a	26.0 \pm 19.0b	45.0 \pm 27.5c
	inflorescencias	83.3 \pm 26.0a	83.3 \pm 23.6a	100.0a	83.5 \pm 19.8a	74.0 \pm 18.7a	47.5 \pm 25.0b
Tipo de fruto	carposos	8.3 \pm 20.4	-	-	13.6 \pm 19.4	39.1 \pm 20.0	30.5 \pm 18.4
	secos dehiscent.	17.0 \pm 25.0a	17.0 \pm 23.56a	-	12.4 \pm 14.7a	22.5 \pm 18.0a	37.6 \pm 29.1b
	secos indehiscent.	75.0 \pm 27.3a	67.0 \pm 31.2a	86.4 \pm 23.4a	55.5 \pm 24.0a	38.4 \pm 20.0b	19.0 \pm 13.0c
Inserción de la hoja	peciolada	31.2 \pm 12.1a	37.2 \pm 9.9a	36.1 \pm 18.0a	50.30 \pm 8.2a	63.5 \pm 19.0b	62.8 \pm 13.0b
	sésil	57.0 \pm 12.2	58.1 \pm 12.2a	51.4 \pm 13.5a	40.00 \pm 9.7a	25.0 \pm 21.3b	22.3 \pm 12.2b
Margen de la hoja	no liso	23.0 \pm 12.9a	23.2 \pm 12.6a	24.3 \pm 11.5a	42.9 \pm 16.0b	55.2 \pm 23.0b	42.3 \pm 14.8b
	liso	64.5 \pm 19.2a	68.6 \pm 11.0a	64.8 \pm 14.2a	38.3 \pm 16.5b	25.2 \pm 21.2b	35.0 \pm 17.1b
Forma de la hoja	entera ancha	21.7 \pm 17.1c	46.0 \pm 19.0a	28.2 \pm 17.0c	34.0 \pm 19.00a	32.0 \pm 23.0a	11.6 \pm 13.5b
	entera angosta	50.0 \pm 19.0a	22.1 \pm 16.2c	41.5 \pm 13.1b	34.4 \pm 13.0b	48.0 \pm 29.0a	34.0 \pm 14.0b
	hendida	3.6 \pm 9.5a	6.3 \pm 7.1a	1.9 \pm 4.8a	5.0 \pm 8.4a	18.1 \pm 14.3b	40.0 \pm 12.0c
	compuesta	23.5 \pm 15.4a	26.0 \pm 15.4a	22.6 \pm 13.0a	21.1 \pm 12.0a	1.2 \pm 5.2b	14.3 \pm 17.9c

Tabla 3. Porcentaje de especies en las familias más numerosas. Datos de los bosques a los 51°S calculados a partir de Roig et al. (1985 a y b). PNNH: Parque Nacional Nahuel Huapi. See Table 2.

Table 3. Species percentage in the more frequent family. The 51 °S are calculated from Roig et al. (1985 a y b). PNNH: Nahuel Huapi National Park. See Table 2.

Familia	Bosques 41°S (PNNH)				Bosques 51°S					
	Caducifolios		Perennifolios		Caducifolios				Perennifolios	
	<i>N. p.</i>	<i>N. a.</i>	<i>N. d.</i>	<i>A. ch.</i>	<i>N. p.</i>	<i>N. p.</i>	<i>N. a.</i>	<i>N. a.</i>	<i>N. b.</i>	<i>N. b.</i>
Berberidaceae	13	7	7	2	S.C.	U.E.	S.C.	U.E.	Arch	U.E.
Celastraceae	3	4	5	4		3		4	3	3
Compositae	11	19	12	4	11	12	22	24	8	16
Cruciferae		1			11	12	8	6		
Graminae	3	10	1	7	22	15	28	18	10	6
Ranunculaceae	5	4	1	9	5		6	4	3	3
Rosaceae	11	7	1	9	8	9	10	6		3
Violaceae	8	1	1	2	3	6	2	2		

N.d.: *Nothofagus dombeyi*; *N.p.*: *N. pumilio*; *N.a.*: *N. Antartica*; *N.b.*: *N. betuloides*; *A.ch.*: *Austrocedrus chilensis*

Tabla 4. Grupos ecológicos presentes en los distintos bosques. (ppma: precipitación media anual). PNNH: Parque Nacional Nahuel Huapi; S.C.: Santa Cruz, Argentina; U.E.: Ultima Esperanza, Chile; Arch.: Archipiélago, Chile.

Table 4. Ecological groups present at the different forests. (ppma: annual mean precipitation).

ppma	n	Ubicación y características Tipo de vegetación/localidad	% de especies		
			T	I	In
1200-2000	6	bosque caducifolio (<i>N. pumilio</i>)/ PNNH	18	53	29
1200-2800	9	bosque caducifolio (<i>N. antarctica</i>)/ PNNH	28	44	28
1600-3000	9	bosque caducifolio (<i>N. pumilio</i>)/ PNNH	2	72	26
1200-1600	6	bosque perennifolio (<i>A. chilensis</i>) /PNNH	3	38	59
370-400	7	bosque caducifolio (<i>N. pumilio</i>)/ S.C.	50	-	47
400-800	7	bosque caducifolio (<i>N. pumilio</i>)/ U.E.	50	3	34
350-400	15	bosque caducifolio (<i>N. antarctica</i>)/ S.C.	61	-	39
400-1000	13	bosque caducifolio (<i>N. antarctica</i>)/ S.C.-U.E.	55	12	25
2200	18	bosque perennifolio (<i>N. betuloides</i>)/ U.E.	-	58	42
3000	25	bosque perennifolio (<i>N. betuloides</i>)/ Arch.	-	76	23

T: ppma < 800 mm; I: ppma > 800 mm; In: Indiferente

flores en inflorescencias y frutos secos indehiscentes. Este conjunto de caracteres es generalmente asociado a las plantas que crecen en ambientes abiertos o xéricos (Givnish 1978 y 1979, Fenner 1985, Waller 1988). Según estos mismos autores, caracteres tales como los dominantes en los bosques de *Nothofagus betuloides* (formas principalmente erectas, hojas pecioladas, de margen tanto liso como no liso, la importante proporción de especies con hojas de forma hendida, con flores tanto solitarias como en inflorescencias e igual proporción de especies con los distintos tipos de frutos), corresponden en general a ambientes cerrados y sombríos.

En los bosques perennifolios de ambas latitudes y en los caducifolios del sector norte la competencia por la luz es una importante fuerza estructurante de la morfología del conjunto de especies sometidas a un ambiente común. Los bosques caducifolios del PNNH están en zonas más húmedas que los australes y al desarrollarse por encima de los 1000 m, son poco propicios para la actividad humana y están poco alterados.

La morfología característica de ambientes abiertos y áridos presente entre las especies de los bosques caducifolios del sector austral sería consecuencia de la interacción entre su posición en la parte intermedia del gradiente de precipitación (370 - 800 mm) y el efecto de los disturbios, dado que a esta latitud su límite altitudinal inferior corresponde a los 50-100 m y son más accesibles al hombre. Estos factores determinarían una mayor proporción en ellos de especies con características xeromórficas que influyen

sobre el patrón morfológico comunitario. La invasión de este tipo de especies como consecuencia de los disturbios fue también observada en hábitats degradados de la región mediterránea de Chile por Armesto y Martínez (1978).

La importancia de las especies xeromórficas en la composición de los bosques caducifolios australes y su influencia sobre el patrón morfológico comunitario se evidencia a partir de: a) las familias con mayor número de representantes en los bosques de cada una de las latitudes comparadas y b) los grupos ecológicos más frecuentes en los mismos. Los bosques caducifolios presentes a los 51 ° S mostraron mayor porcentaje de especies de Gramíneae y Cruciferae que los bosques caducifolios del PNNH (Tabla 3). Estas familias son numerosas en especies en las comunidades xéricas del Este (Roig et al. 1985a, 1985b) y están integradas principalmente por bioformas herbáceas. Las características morfológicas de las familias influyen sobre el patrón morfológico de las comunidades, dado que éstas son grupos monofiléticos y tienen una base genética por la cual determinados caracteres se perpetúan en ellas independientemente del ambiente. Por ejemplo las especies pertenecientes a las Gramíneas, poseen hojas lanceoladas y angostas en cualquier ambiente. Simpson y Todzia (1990) analizaron los tipos de propágulos de dispersión en la flora del páramo, la puna y la vegetación austral alpina y encontraron una alta relación entre los grupos de plantas (familias) y los modos de dispersión existentes.

Los grupos ecológicos presentes en los bosques de ambas latitudes fueron también diferentes (Tabla 4). Aunque los bosques de *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus pumilio* del norte de la Patagonia contaron con especies tolerantes a las bajas precipitaciones, en éstos (y en los perennifolios de dicha región), las especies de zonas con mayor precipitación fueron más frecuentes. En el bosque de *Austrocedrus chilensis* hay mayor proporción de especies indiferentes. Por el contrario, los bosques caducifolios de la latitud 51 ° S estuvieron integrados principalmente por especies tolerantes e indiferentes a la escasez de precipitaciones y los de *Nothofagus betuloides* por especies intolerantes.

Por lo anterior, la morfología dominante entre las plantas de los bosques andino-patagónicos, no puede ser sólo interpretada como una respuesta del conjunto de especies al clima regional. Las formas dominantes en la comunidad derivan también de las diferencias en la composición específica debida a la posición de la comunidad en el gradiente climático y de disturbios regional. La degradación de los bosques y la ingesión de especies provenientes de otras comunidades cambian la relación de formas dominantes en la comunidad. El análisis morfológico del conjunto de especies que la integran puede aportar información sobre los cambios motivados por los disturbios en la estructura del bosque, dado que el aumento de las condiciones xéricas por la mayor apertura del dosel e insolación, se reflejaría en las bioformas dominantes.

Agradecimientos. A Eduardo Rapoport y Jorge Frangi por su orientación y a Cecilia Brion por su colaboración en la determinación de las especies. A Cecilia Ezcurra, a los revisores anónimos y al editor de la revista, Martín Oesterheld, por sus valiosos comentarios y correcciones.

Bibliografía

- Ambrosetti, J. y E. Mendez. 1983. Los tipos biológicos de Raunkiaer en las comunidades vegetales de Rio Turbio, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Deserta* 7:12-39.
- Armesto, J. y J. Martínez. 1978. Relations between vegetation structure and aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66:881-889.
- Annesto, J., R. Rozzi, P. Miranda y C. Sabag. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:321-336.
- Cody, M. (1986) Structural niches in plant communities:381-405. En: Diamond J. y T. Case (Eds.) *Community ecology*. Harper y Row, San Francisco, Pp. 381-405.
- Cody, M. (1991) Niche teory and plant growth form. *Vegetatio* 97:39-55.
- Correa, M. (Ed.), 1969-1984 . *Flora Patagónica*. Tomos 2,3,4,5 y 7. Colección Científica del INTA VIII, Argentina.
- Díaz, S., A. Costa y M. Cabido. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3:689-696.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall, London. 151 Pp.
- Givnish, T. 1978. On adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. En: Tomlinson, P. y M. Zimmerman, (Eds.), *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press,

- Cambridge, U.K., Pp. 351-380.
- Givnish, T. 1979. On the adaptive significance of leaf form. En: Solbrig, O., S. Jain, G. Johnson y P. Raven (Eds.), Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York, Pp. 375-407.
- Givnish, T. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forest. En: Medina, E., H. Mooney y C. Vazquez-Yañez (Eds.), Physiological ecology of plants in the wet tropics. Dr. W. Junk Publishers, The Hague. pp. 51-84.
- Gómez, I., G. Gallopín y M. Gross. 1987. Predicciones del peso seco y arca foliar en tres especies del género *Nothofagus*. *Ecología* 8:69-80.
- Herrera, C. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140:421-446.
- Horn, H. 1971. The adaptive geometry of trees. Princeton University Press, Princeton, 144 pags.
- Knigh, D. y O. Louks. 1969. A quantitative analysis of Wisconsin forest vegetation on the basis of plant function and gross morphology. *Ecology* 50:219-223.
- Montalvo, J., M. Casado, C. Levasor y F. Pineda. 1991. Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and morphological and functional traits. *Journal of Vegetation Science* 2:655-666.
- Orloci, L. y S. Stofella. 1986. A taxon-free numerical approach to the study of plant communities. *Annals of Arid Zone* 25:111-131.
- Parkhurst, D. y O. Louks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60:503-537.
- Pisano, E. 1985. Tipos de vegetación y fitoclimas en la transecta botánica de la Patagonia austral. En: Boelcke, O., D. Moore y F. Roig (Eds.), *Transecta Botánica de la Patagonia austral*. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra. Pp. 541-556.
- Prémoli, A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* Foster Oerst. del noreste andino-patagónico. *Bosque* 12:53-59.
- Ramírez, C., M. Correa, H. Figueroa, y J. San Martín. 1985. Variación del hábito y habitat de *Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. *Bosque* 6:55-73.
- Roig, F., J. Anchorena, O. Dollenz, A. Faggi, y E. Méndez. 1985a. Las comunidades vegetales de la transecta patagónica austral. Primera parte. En: Boelcke, O., D. Moore y F. Roig (Eds.), *Transecta Botánica de la Patagonia austral*. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra, Pp. 350-456.
- Roig, F., O. Dollenz, y E. Méndez. 1985b. La vegetación en los canales. En: Boelcke, O., D. Moore y F. Roig (Eds.), *Transecta Botánica de la Patagonia austral*. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra, Pp. 520-539.
- Rusch, V. 1993. Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:131-141.
- Schmaltz, J. 1991. Deciduous Forest of Southern South America. En: Rohrig, E. y D. Ulrich (Eds.), *Ecosystems of the world 7. Temperate deciduous forest*. Elsevier, Tokio, Pp. 557-578.
- Seibert, P. 1985. Ordenamiento fitogeográfico y evaluación territorial. En: Boelcke, O., D. Moore, y F. Roig (Eds.), *Transecta Botánica de la Patagonia austral*. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra, Pp. 520—539.
- Sejzer, D. 1973. Variación de caracteres estructurales y funcionales en comunidades vegetales chaqueñas. *Ecología* 1:25-28.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric statistics for behavioral sciences*. Mac Graw-Hill Book Co., Inc., USA, Pp. 312.
- Simpson, B. y C. Todzia (1990) Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany* 77:1419-1432.
- Turner, L. y H. Tan. 1991. Habitat-related variation in tree leaf form in four tropical forest types on Pulau Ubin, Singapore. *Journal of Vegetation Science* 2:691-698.
- Waller, D. 1988. Plant morphology and reproduction. En: Lovett Doust, J. y L. Lovett Doust (Eds.), *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. Oxford University Press.

Recibido: Junio 30, 1995

Aceptado: Noviembre 7, 1996