

---

# ¿FACTORES AMBIENTALES O HERBIVORÍA CONTROLAN LA EMERGENCIA DE PLÁNTULAS EN UN BOSQUE FLUVIAL DEL RÍO PARANÁ?

---

Eliana K. A. Mari y María E. Galassi

## RESUMEN

La etapa de emergencia y establecimiento de plántulas es crítica en la regeneración de un bosque porque las plantas son más sensibles a las condiciones del medio. Se evaluó la influencia de la luz, humedad del suelo, nivel topográfico y el efecto de la herbivoría sobre la emergencia de plántulas en un bosque de la planicie proximal de inundación situado aguas abajo de la confluencia Paraná-Paraguay (27°26'S, 58°51'O) mediante observaciones de campo y ensayos de laboratorio. Hubo diferencias significativas entre el número de plántulas emergidas y

la exposición solar en sitios abiertos y con cobertura vegetal densa, siendo mayor el número de individuos en los sitios más iluminados. No se encontraron diferencias significativas en el número de plántulas emergidas con relación a la humedad del suelo. La emergencia de plántulas fue mayor en la posición topográfica más baja, más inundable. La herbivoría fue intensa durante la primera fase del desarrollo. El establecimiento de las plántulas dependió principalmente de la disponibilidad de luz y de la presión ejercida por los invertebrados herbívoros.

## ARE ENVIRONMENTAL FACTORS OR HERBIVORY CONTROLLING PLANTLET EMERGENCE IN A FLOODPLAIN OF THE PARANA RIVER?

Eliana K. A. Mari and María E. Galassi

## SUMMARY

The germination phase and seedling establishment is critical in forest regeneration because plants are more susceptible to environmental conditions. The influence of light, soil moisture, topographic level and the influence of herbivory on seedling emergence in a forest in the proximal floodplain downstream of the Parana-Paraguay confluence (27°26'S, 58°51'W) was evaluated in field and laboratory approaches. There were significant differences between the number of seedlings that emerged and

sun exposure in sites with dense vegetation cover. There was no significant difference between the number of seedlings that emerged and soil moisture. The emergence of seedlings was higher in the topographically lowest area of the forest. Herbivory was the main factor that controlled seedling development during the initial phases of development. The establishment of seedlings depended largely on light availability and pressure from invertebrate herbivores.

## Introducción

En Sudamérica los bosques fluviales cubren una extensión próxima a 385000km<sup>2</sup> (Hueck, 1972) y en Argentina se encuentran a lo largo del curso de los ríos y en su planicie de inundación. La condición esencial que determina su presencia es que los organismos están adaptados a persistir en ambientes con alternancia de sequías e inundaciones (Neiff, 2005).

Su estructura y dinámica, a diferencia de los bosques de tierra firme, está fuertemente condicionada por flujos hidrosedimentológicos de alta variabilidad temporal (Neiff, 1990; Casco *et al.*, 2010).

El proceso de regeneración natural de las plantas del bosque implica la producción y establecimiento exitoso de propágulos como semillas y plántulas (Wang y Smith, 2002), y requiere que las semillas superen exitosamente

filtros de selección (Herrera *et al.*, 1994; Rey y Alcántara, 2000). La regeneración está limitada principalmente en la etapa de emergencia y establecimiento de plántulas, donde las plantas son más sensibles a las condiciones del medio (Sacchi y Price, 1992).

La disponibilidad de luz y de agua son los principales factores que afectan la distribución y abundancia de los árboles. Actúan en forma

individual o combinada afectando el crecimiento y la supervivencia de las especies y determinando diferencias en la estructura de un bosque. La apertura de claros también influye de diferente manera sobre la germinación y el crecimiento de las plantas (Horvitz y Schemske, 1994; Dalling y Hubbell 2002) y su efecto ha sido muy estudiado en bosques de tierra firme (Denslow, 1980; Dalling y Hubbell, 2002; Romo Reáte-

---

## PALABRAS CLAVE / Bosques Fluviales / Factores Limitantes / Herbivoría / Humedales / Río Paraná / Sitio Ramsar Chaco /

Recibido: 07/04/2010. Modificado: 02/07/2010. Aceptado: 13/07/2010.

**Eliana K. A. Mari.** Becaria doctoral del Concejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL), Argentina.

Docente, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Argentina. Dirección: Ruta 5, km 2.5. Corrientes, Argentina. e-mail: emari\_biol@yahoo.com.ar

**María Eugenia Galassi.** Becaria doctoral, CONICET, CECOAL, Argentina. Docente, UNNE, Argentina. e-mail: megalassi@gmail.com

# FATORES AMBIENTAIS OU HERBIVORÍA CONTROLAM A EMERGÊNCIA DE PLÂNTULAS EM UM BOSQUE FLUVIAL DO RÍO PARANÁ?

Eliana K. A. Mari e María E. Galassi

## RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo avaliar o recrutamento de plântulas de uma mata ciliar em ambientes com diferentes condições de inundação. A fase de emergência e estabelecimento de plântulas é fundamental para regeneração de uma mata pois as plantas são mais sensíveis às condições ambientais. Foram avaliados a influência da luz solar, umidade do solo, nível topográfico e os efeitos da herbivoria na emergência de plântulas numa mata ciliar da planície proximal de inundação situado a jusante da confluência dos rios Paraná e Paraguay (27°26'S, 58°51'O). Houve diferença significativa entre o número de plân-

tulas que emergiram em vegetação aberta em relação aquelas em cobertura densa, sendo que o maior número de plântulas ocorreu no sítio de maior exposição ao sol. Não houve diferença significativa no número de plântulas emergidas em relação a umidade do solo. A emergência de plântulas foi maior na área topograficamente mais baixa e inundável. A herbivoria foi intensa durante a primeira fase do desenvolvimento. O estabelecimento de plântulas esteve diretamente relacionado com a disponibilidade de luz e a pressão exercida por herbívoros invertebrados.

gui, 2005). Sin embargo, la información referida a este tema en forestas inundables sudamericanas es escasa.

En bosques inundables, la frecuencia, duración e intensidad de las fases de aguas altas y la humedad del suelo, influyen en la germinación y en el crecimiento inicial de las plantas, de tal modo que inundaciones frecuentes podrían ocasionar que las plantas germinadas, de especies no adaptadas, mueran al quedar completamente sumergidas (Neiff, 1996, 2005). Las sequías prolongadas, a su vez, interferirían en el almacenaje de agua en el suelo, provocando la muerte de las plantas por estrés hídrico, o la falta de condiciones para la germinación.

Otra situación de riesgo durante el establecimiento de las plántulas es la herbivoría, la cual es particularmente perjudicial cuando otros factores limitantes como la falta de agua o la limitación de nutrientes reducen la capacidad de compensación de las pérdidas (Louda *et al.*, 1990; Dunne y Parker, 1999), influenciando de manera directa o indirecta el reclutamiento.

Varios estudios sobre el establecimiento de plantas y adaptaciones de los árboles a períodos de aguas altas en forestas inundables han sido llevados a cabo (Worbes, 1997; Kozłowski,

2002; Haase *et al.*, 2003; Parolin *et al.*, 2004) pero no hay registros de estudios en comunidades de plántulas de bosques fluviales de la llanura de inundación del Río Paraná, ni información disponible respecto de los principales factores que afectan la regeneración de estos bosques, siendo todavía escaso el conocimiento de humedales ribereños tropicales (Wantzen *et al.*, 2008) y subtropicales.

Los objetivos de este estudio fueron 1) cuantificar el número de plántulas emergidas in situ, en distintas condiciones de luz y humedad y diferenciarlas según categorías de tamaño; 2) evaluar el efecto de la posición topográfica sobre el número de plántulas emergidas, por

representar diferentes condiciones de inundación; y 3) estimar el daño causado por invertebrados herbívoros en hojas y cotiledones de plántulas emergidas.

Se plantearon tres hipótesis: 1) el número de plántulas que emergen en los sitios abiertos (zonas de claros) y en los sitios con cobertura vegetal densa es significativamente diferente; 2) los sitios con mejores condiciones de humedad (con riego adicional, o localizados en sectores más bajos del gradiente) tendrán mayor proporción de emergencia de plántulas; 3) la herbivoría causada por invertebrados es decisiva en la primera fase de desarrollo del bosque fluvial estudiado.

Para lograr este propósito se llevaron a cabo experi-

mentos in situ en parcelas con diferentes condiciones de luz y riego artificial, en dos posiciones topográficas distintas, considerando que el número de plántulas emergidas será diferente según el tratamiento aplicado. También se realizó la exclusión de invertebrados herbívoros en jaulas de experimentación, bajo condiciones semicontroladas, para evaluar y comparar el efecto provocado por los mismos sobre plántulas de diferentes tamaños.

## Materiales y Métodos

### Sitio de estudio

Se eligió un bosque pluri-específico de la planicie de inundación del Río Paraná (Figura 1), situado a

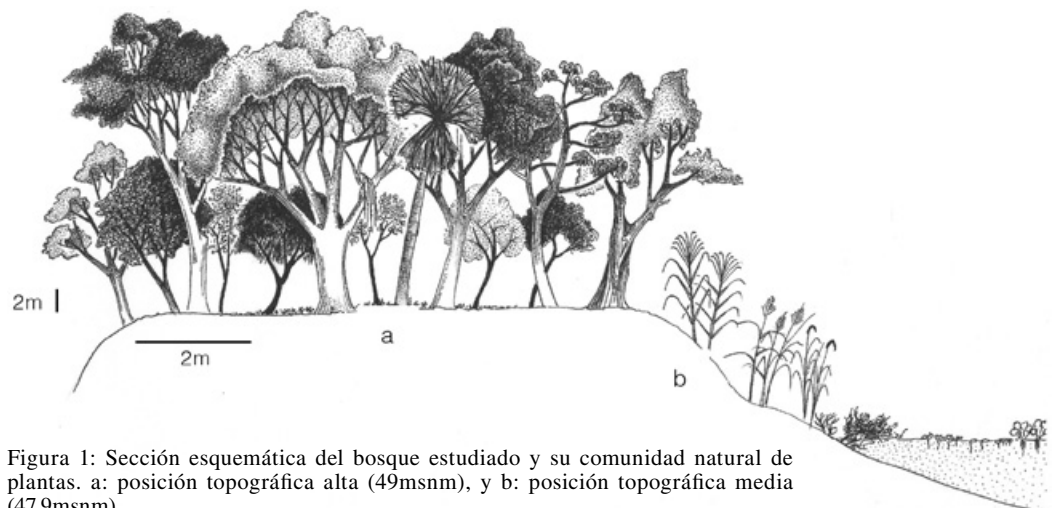


Figura 1: Sección esquemática del bosque estudiado y su comunidad natural de plantas. a: posición topográfica alta (49msnm), y b: posición topográfica media (47,9msnm).



Figura 2: Ubicación del área de estudio, dentro del Sitio Ramsar Chaco.

1300m del curso principal (27°26'S, 58°51'O), dentro del Sitio Ramsar Chaco (Figura 2). Este sitio, corresponde a la margen oeste del Río Paraná, a 30km por debajo de su confluencia con el Río Paraguay. En esta margen, la planicie de inundación tiene 8km de ancho, con varios tipos de humedales que presentan diferente régimen de inundación, de acuerdo a la localización en el gradiente geomorfológico (Neiff, 2001).

Los albardones constituyen las zonas topográficamente más elevadas y se extienden como estrechas fajas de terreno a lo largo de las márgenes de los cursos de agua. Sobre ellos se asientan los bosques ribereños. Son separados por extensos bañados, en planos levemente deprimidos, inundados temporalmente y por lagunas, que ocupan las áreas más deprimidas del paisaje y se hallan permanentemente cubiertas por agua. Las diferencias entre las posiciones topográficas de los ambientes determinan que distintos sectores del paisaje presenten diferentes niveles de desborde.

El bosque está conectado con el río Paraná dos o tres veces por año cuando el nivel de éste supera los 6m en el Puerto de Corrientes, por períodos que varían entre 2 semanas y 3 meses.

La experiencia se desarrolló durante 121 días, en una fase de aguas bajas del río, considerando el final de la estación lluviosa y el prin-

cipio de la estación seca (febrero-junio 2006), por ser la etapa en la que se genera el reclutamiento.

El área de estudio tiene veranos calurosos e inviernos moderados. En el período de la experiencia la temperatura máxima fue

de 40,6°C y se registró en febrero. La mínima fue de 2,6°C, en mayo. Las precipitaciones mensuales variaron entre 205 y 157,3mm en marzo y abril y entre 47 y 95mm en mayo y junio, respectivamente. El suelo es predominantemente arenoso a areno-limoso, con arenas de texturas finas a muy finas. Los materiales son depositados durante sucesivas inundaciones del Río Paraná y están escasamente edafizados (Neiff *et al.*, 2005).

El suelo está cubierto por un mantillo discontinuo de 1-2cm de espesor, formado por restos vegetales. La vegetación está asentada en un albardón de 1,5-2m de alto y ancho de ~20m. Está integrada por más de 15 especies de árboles (Tabla I), que forman el dosel continuo a 10-15m de alto, en dos estratos poco definidos. Hay un estrato arbustivo y un estrato herbáceo laxo. La continuidad y desarrollo de estos estratos está fuertemente condicionada

TABLA I  
CENSO DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS EN EL SITIO ESTUDIADO DURANTE EL ENSAYO

Familia	Especie	Hábito	Posición topográfica
Amaranthaceae	<i>Pfaffia glomerata</i> (Spreng.) Pedersen	Hierba perenne	Media
Arecaceae	<i>Copernicia alba</i> Morong	Palmera	Alta
Asteraceae	<i>Aspilia silphiooides</i> (Hook. & Arn.) Benth. & Hook. f.	Hierba perenne	Alta
Begoniaceae	<i>Coniza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Hierba anual	Media
Boraginaceae	<i>Begonia cucullata</i> Willd.	Hierba perenne	Media
Bromeliaceae	<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	Hierba perenne	Media
Cecropiaceae	<i>Bromelia serra</i> Griseb.	Hierba perenne	Alta
Commelinaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Árbol	Alta
Convolvulaceae	<i>Commelina erecta</i> L.	Hierba perenne	Alta
Cucurbitaceae	<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	Enredadera	Media
Cyperaceae	<i>Cayaponia podantha</i> Cogn.	Enredadera	Alta
	<i>Cyperus giganteus</i> Vahl.	Hierba perenne	Media
	<i>Oxycarium cubense</i> (Poepp. & Kunth) Palla f. cubense	Hierba perenne	Media
Euphorbiaceae	<i>Croton urucuranus</i> Baill.	Árbol	Alta
	<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	Árbol	Alta
Fabaceae	<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby & J.W.Grimes	Árbol	Alta
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Árbol	Alta
	<i>Geoffraea spinosa</i> Jacq.	Árbol	Alta
	<i>Inga uraguensis</i> Hook & Arn.	Árbol	Alta
	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Árbol	Alta
Lamiaceae	Indeterminada	Hierba	Alta
Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrad.) Nees & Mart. ex Nees	Árbol	Alta
	<i>Ocotea acutifolia</i> (Nees) Mez	Árbol	Alta
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Árbol	Alta
Malvaceae	<i>Pavonia patuliloba</i> Chodat & Hassl.	Arbusto	Alta
	<i>Sida rhombifolia</i> L.	Hierba anual o perenne	Alta
Myrsinaceae	<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Árbol	Alta
Myrtaceae	<i>Eugenia uniflora</i> L.	Arbusto o árbol pequeño	Alta
Onagraceae	<i>Ludwigia longifolia</i> (DC.) H. Hara	Hierba anual	Media
Orchidaceae	<i>Oeceoclades maculata</i> (Lindl.) Lindl.	Hierba perenne	Alta
Plantaginaceae	<i>Plantago myosuroides</i> Lam.	Hierba anual	Media
Poaceae	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv.	Hierba perenne	Alta
	<i>Guadua trinii</i> (Nees) Nees ex Rupr.	Hierba subleñosa perenne	Media
	<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees	Hierba perenne	Media
	<i>Panicum elephantipes</i> Nees ex Trin.	Hierba perenne	Media
	<i>Poa</i> sp.	Hierba perenne	Media
	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguelen	Hierba perenne	Media
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Árbol	Alta
	<i>Polygonum punctatum</i> Elliott	Hierba anual o bianual	Media
Salicaceae	<i>Banara arguta</i> Briq.	Árbol	Alta
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Arbusto o árbol	Alta
Solanaceae	<i>Brunfelsia australis</i> Benth.	Arbusto o árbol pequeño	Alta
	<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.	Hierba perenne	Media
	<i>Nicotiana longiflora</i> Cav.	Hierba perenne	Media
	<i>Solanum nigrescens</i> M.Martens & Galeotti	Hierba perenne o subarbusto	Media
Urticaceae	<i>Urera aurantiaca</i> Wedd.	Arbusto	Alta
Verbenaceae	<i>Glandularia pulchella</i> (Sweet) Tronc.	Hierba perenne	Media
	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E. Br.	Arbusto	Media

por la frecuencia, duración e intensidad de las inundaciones (Neiff, 1986, 2005). Las especies arbóreas dominantes son *Nectandra angustifolia* (Schrad.) Nees et Mart. ex Nees, *Peltophorum dubium* (Spreng) Taub. y *Banara arguta* Briq.

#### Ubicación de las parcelas

Se definieron dos transectos de 150m, ubicadas en dos posiciones topográficas: 49msnm (posición alta) y 47,96msnm (posición media). Para la elección de las parcelas se tuvo en cuenta la cobertura vegetal arbórea a lo largo de las transecciones. En total se delimitaron 24 parcelas de 3060cm<sup>2</sup> en sitios que poseían marcadas diferencias en las condiciones de luz incidente. Se eliminó el mantillo depositado sobre el suelo (hojarasca) y se extrajeron manualmente las plantas encontradas en el sitio.

Para comprobar los efectos de distintas condiciones de luz y humedad del suelo, se realizaron dos tratamientos experimentales:

**Tratamiento A.** Se definieron dos condiciones predominantes: 1) cobertura vegetal (arbórea-arbustiva) densa y 2) zonas de claros. Éstas se definieron en base al criterio de Runkle, 1982: superficie de tierra ubicada directamente bajo una apertura del dosel, >5m<sup>2</sup> y con vegetación adyacente que no supere los 10m de altura. Se delimitaron 12 parcelas en lugares con cobertura vegetal densa y 12 en lugares abiertos.

**Tratamiento B.** Consistió en el aporte suplementario de agua a seis parcelas situadas en los claros y seis de los lugares sombreados. Se suministraron 2 litros de agua destilada por parcela, cada quince días, en forma de lluvia tenue.

#### Condiciones ambientales

Las mediciones diarias de la temperatura máxima, media y mínima del aire, la humedad relativa del am-

biente, el fotoperiodo y precipitación fueron proporcionadas por la estación experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria de Colonia Benítez.

Para conocer la variabilidad hidrológica a la que estuvo sometido el sitio en el período de estudio, se analizó la fluctuación del nivel del agua (régimen de pulsos), empleando el software PULSO (Neiff y Neiff, 2004). Se utilizó la serie de tiempo 2005-2007 para la estación hidrológica más próxima, situada en la ciudad de Corrientes, a 14km del sitio de estudio. Para contextualizar las diferencias entre ambas zonas topográficas en una escala de tiempo mayor, se realizó el mismo análisis para la serie 1981-2006.

Para la determinación de humedad relativa del suelo, se tomaron muestras por triplicado de los primeros 5cm de suelo desnudo (horizonte A) tanto en la posición alta como en la posición media del albardón. Las muestras se colocaron en tubos herméticos de plástico que fueron transportados a laboratorio y procesados dentro de las 48h de su extracción. Las muestras se pesaron en balanza Mettler H54 de 0,01mg de precisión, obteniéndose el peso húmedo. Posteriormente se llevaron a estufa a 60°C, por lapso de 48h hasta peso seco constante. La humedad relativa del suelo se obtuvo por diferencia entre el peso inicial y el peso final.

#### Cuantificación del daño provocado a las plántulas

Se evaluó la folivoría de plántulas en todas las parcelas cuantificando el porcentaje del área foliar consumida. Se marcó y asignó a cada hoja/cotiledón a una las siguientes categorías de daño establecidas por Dirzo y Domínguez (1995): 0 (0%), 1 (1-5%), 2 (6-12%), 3 (13-25%), 4 (26-50%) y 5 (51-100%)

Se aplicó el índice de Herborivía IH (Dirzo y Domínguez, 1995), definido como

$$IH = \frac{\sum_{i=0}^5 X_i \eta_i}{N}$$

donde X<sub>i</sub>: categoría de daño, η<sub>i</sub>: número de hojas que presenta una de las categorías de daño, y N: número total de hojas analizadas.

La asignación visual permite procesar en campo un gran número de hojas, sin ser necesaria la extracción de la planta. Esta evaluación es valiosa para la estimación de la herbivoría en plántulas ya que éstas presentan pocas hojas y su remoción puede causarles la muerte, más aún si se trata de los cotiledones (Rodríguez Auad y Simonetti, 2001).

#### Exclusión de herbívoros bajo condiciones controladas

Para medir la capacidad potencial del suelo del bosque de generar nuevas plántulas y seguir su crecimiento para su posterior determinación, al inicio de la experiencia se tomaron 12 muestras de suelo de 3550cm<sup>3</sup> cada una, seis en la posición alta y seis en la posición media del albardón. Las mismas fueron colocadas en bandejas plásticas cerradas herméticamente y llevadas a una jaula de exclusión en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral, distante a 21km del sitio de estudio. Las bandejas se mantuvieron bajo condiciones de luz semejantes a las de campo y se regaron con agua destilada, de manera tal de mantener valores de humedad constante. La tierra de las bandejas no fue removida ni fue agregado ningún otro elemento adicional. Las plántulas emergidas se contaron e identificaron semanalmente. Las plántulas no identificadas se transplantaron a recipientes separados y se identificaron con la aparición de caracteres fenológicos de las plantas adultas. Las jaulas de exclusión no fueron

colocadas *in situ* ya que en el bosque ocurre vandalismo.

#### Determinación de plántulas emergidas

Se registró quincenalmente el número de plántulas emergidas en cada parcela y se clasificaron en cinco categorías de tamaño, por su altura en cm: 1 (0,1-3cm); 2 (3,1-6); 3 (6,1-9); 4 (9,1-12); y 5 (>12cm).

#### Identificación de invertebrados herbívoros en campo

En cada salida, dos observadores registraron la visita/presencia de potenciales herbívoros en las parcelas marcadas. Las observaciones se realizaron siempre en horas de la mañana (entre 9:00 y 12:00). Los individuos recolectados fueron colocados en frascos con alcohol 70% y posteriormente identificados a nivel taxonómico de orden.

#### Tratamiento estadístico

Para los resultados obtenidos en los distintos tratamientos de las diferentes parcelas experimentales se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) entre el número de plántulas emergidas y los efectos de los tratamientos aplicados. Para realizar los análisis se utilizó el software INFOSTAT Versión 1.1 (Di Rienzo *et al.*, 2002).

## Resultados

El estudio corresponde a un período extremadamente seco. No se registró inundación del suelo durante 2006 en ambas posiciones topográficas (Figura 3). Según el lapso analizado, entre enero 2005 y mayo 2007, la zona más inundable (zona media) permaneció 772 días con suelo seco y 67 días con suelo inundado, pero fuera del período del estudio (14 días en 2005 y 53 días durante 2007), mientras que la zona alta, permaneció la totalidad del período (881

días) con suelo seco. El análisis de la serie 1981-2006, mostró que sobre un total de 9496 días analizados, la zona media permaneció 1447 días con suelo inundado y la zona topográficamente más elevada, 526 días.

**Emergencia de plántulas in situ bajo diferentes condiciones de cobertura vegetal, humedad y en distintas posiciones topográficas.** En ambas posiciones topográficas, el número promedio de plántulas varió en función de los distintos tratamientos, siendo el tratamiento A el que mostró mayores diferencias. Las parcelas ubicadas en lugares con cobertura vegetal densa tuvieron, en promedio, menor número de plántulas emergidas que las que se encontraban en zonas de claros, independientemente del tratamiento B (Figura 4). El análisis de la varianza muestra que la variación en el número promedio de plántulas emergidas ( $R^2Aj=0,86$ ) se explica por la fecha de muestreo ( $p=0,0212$ ) y el efecto del tratamiento A ( $p=0,0001$ ). No se obtuvo una relación significativa entre el número de plántulas emergidas y la humedad del suelo. Tampoco se comprobó relación significativa con la temperatura media diaria ni con la precipitación.

Se registraron 1330 plántulas emergidas en la posición alta y 1575 plántulas en la posición

Figura 4. Número promedio de plántulas emergidas según el tratamiento aplicado. S-R: sol y riego; SO-R: sombra y riego; S-NR: sol sin riego y SO-NR: sombra sin riego.

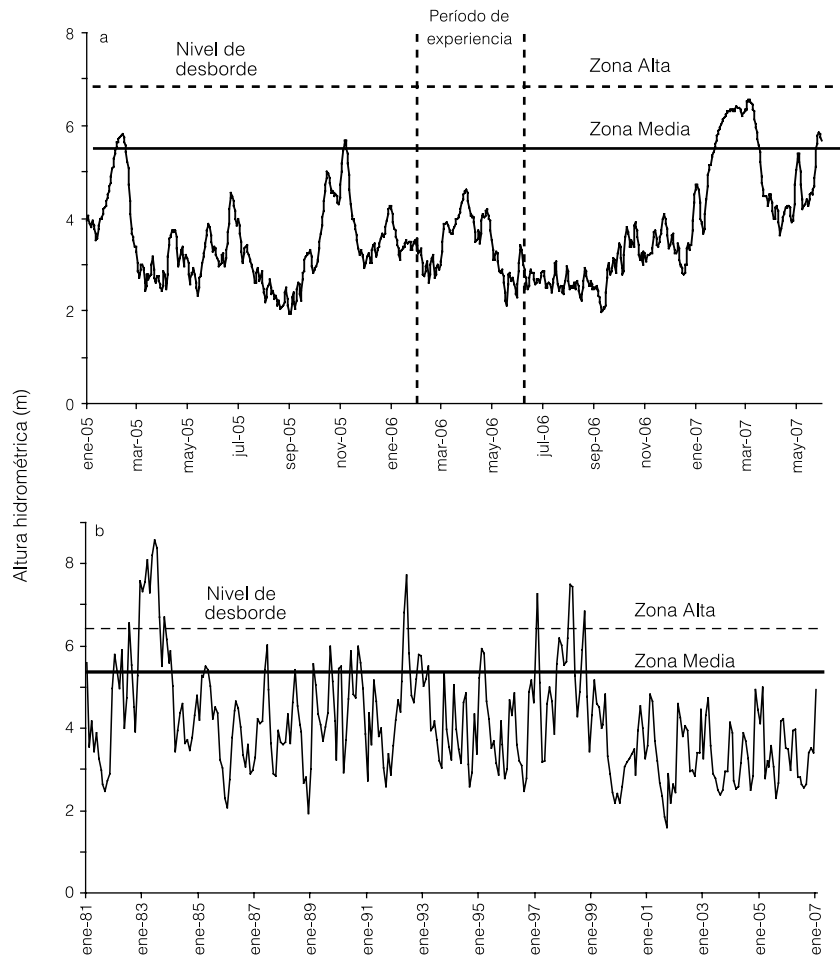
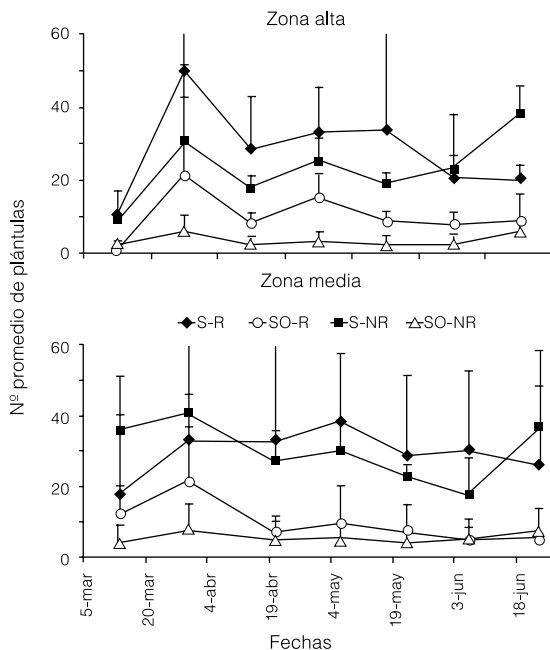


Figura 3. Fluctuación del nivel de agua del Río Paraná a la altura del Puerto de Corrientes. Los sitios se hallan conectados con el Paraná por encima del nivel indicado por las líneas horizontales. a: serie correspondiente al período 2005-2007, y b: serie 1981-2006.

TABLA II  
NÚMERO TOTAL DE PLÁNTULAS EMERGIDAS EN LAS DISTINTAS POSICIONES TOPOGRÁFICAS DEL BOSQUE, SEGÚN EL TRATAMIENTO APLICADO

Tratamiento	Número total de plántulas emergidas	
	Posición topográfica alta	Posición topográfica media
S-R	585	627
S-NR	491	635
SO-R	173	199
SO-NR	81	115
Total	1330	1575

S-R: sol-riego, S-NR: sol- no riego, SO-R: sombra-riego, SO-NR: sombra-no riego.

media del albardón (Tabla II). Considerando el nivel topográfico, el número de plántulas emergidas fue levemente superior en la zona más baja

del bosque, para todos los tratamientos, pero la diferencia no fue significativa ( $p=0,5023$ ).

En todas las parcelas, a excepción de la N°1, se observó que el número de plántulas con tamaño entre 0,1 y 3cm fue ampliamente superior (Tabla III), seguidas por la segunda categoría (3-6cm). Las categorías superiores fueron alcanzadas por un número menor de plantas. La clase 3 (6-9cm) estuvo mucho mejor representada en el nivel topográfico inferior del bosque (60 individuos en total a lo largo de toda la experiencia), en relación a la zona alta (25 individuos en total). Las clases 4 y 5 fueron menos frecuentes. Solo 21 plántulas fueron clasificadas en la clase 5 para ambos niveles topográficos, y solo 16 individuos en la clase 4 (Figura 5). En esta última clase se registraron plántulas de *Geoffraea spinosa* Jacq, las cuales desarrollaron en un corto período un hipocótilo de ~10cm de longitud.

**Emergencia de plántulas bajo condiciones controladas y exclusión de herbívoros.** El ensayo con protección contra la herbivoría y con riego en condiciones controladas favoreció el desarrollo de las plántulas cuyas partes herbáceas llegaron a completar su ciclo de vida. En es-

tas condiciones se registraron 17 géneros, 14 en muestras provenientes de la posición media (*Albizia*, *Aspilia*, *Canna*, *Cecropia*, *Commelina*, *Ipomoea*, *Lu-*

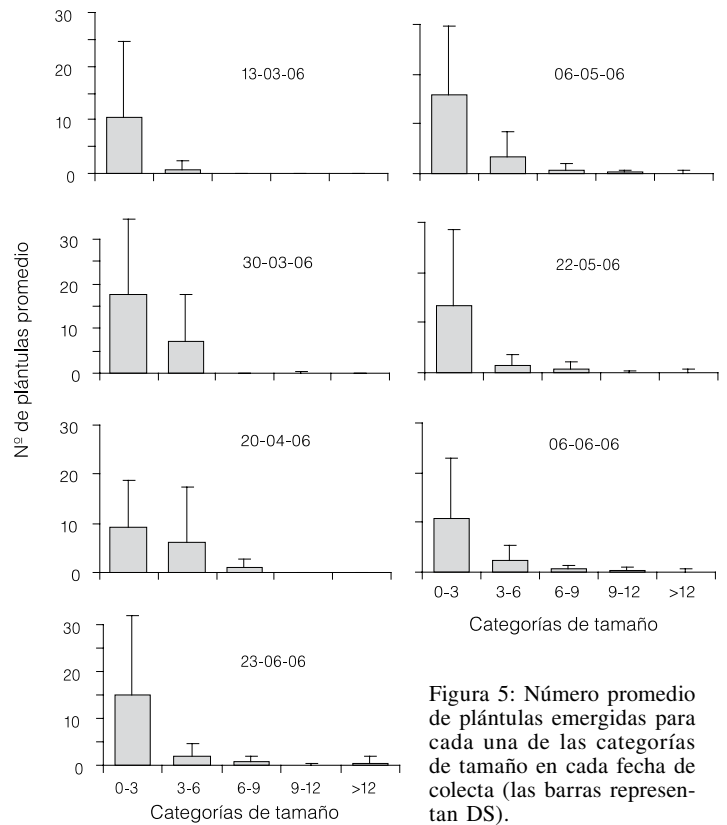
TABLA III  
NÚMERO TOTAL DE PLÁNTULAS REGISTRADAS EN CADA PARCELA, SEGÚN CATEGORÍAS DE TAMAÑO

Parcela	N° de plántulas según categorías de tamaño					Total
	0-3cm	3-6cm	6-9cm	9-12cm	>12cm	
1	111	111	20	0	0	242
2	210	45	5	0	0	260
3	103	12	8	1	1	125
Posición topográfica media	4	125	49	7	0	181
5	164	54	7	5	12	242
6	207	4	0	0	0	211
7	32	19	2	0	0	53
8	55	14	1	1	0	71
9	59	3	5	2	6	75
10	6	2	1	0	0	9
11	44	8	3	0	0	55
12	46	3	1	1	0	51
<hr/>						
13	201	21	0	0	0	222
14	181	74	0	0	0	255
15	73	30	5	0	0	108
Posición topográfica alta	16	156	16	2	0	174
17	103	15	12	1	0	131
18	139	43	1	3	0	186
19	47	7	1	1	0	56
20	48	11	0	0	2	61
21	52	1	2	1	0	56
22	26	0	0	0	0	26
23	15	2	2	0	0	19
24	20	16	0	0	0	36

*dwigia*, *Oplismenus*, *Oxycarium*, *Poa*, *Polygonum*, *Solanum*, *Urera* y *Vigna*) y solo ocho taxones en la posición alta (*Adiantopsis*, *Albizia*, *Canna*, *Cyperus*, *Enterolobium*, *Ludwigia*, *Polygonum* y *Urera*). Predominaron las hierbas y los géneros más frecuentes fueron *Oplismenus* (Poaceae), *Aspilia* (Asteraceae) y *Solanum* (Solanaceae). En esta contribución solo se dan a conocer los taxones a nivel de género, pero en casi el 20% de los casos, cada uno de ellos estuvo constituido por más de una especie. En el campo no fue posible la identificación taxonómica de las plántulas debido a que, en la mayoría de los casos, perecieron antes de diferenciar las primeras hojas.

*Evaluación del daño ocasionado por herbívoros a las plántulas en condiciones de campo.* El índice de herbivoría (IH) fue estimado para 6116 hojas y cotiledones correspondientes a 2905 plántulas

(Tabla IV). El valor de IH obtenido para el total de plántulas emergidas durante toda la experiencia fue de 4,11. Los eventos de herbivoría fueron frecuentes en todos los tratamientos. Los porcentajes de daño fueron importantes en ambas posiciones topográficas (Tabla IV), pero no existieron diferencias significativas entre las tasas de herbivoría de ambas posiciones ( $p>0,05$ ). La presión de los herbívoros fue diferente a lo largo de la experiencia, resultando más marcada al principio de la misma, en el verano en este estudio. La disminución de la presión de los herbívoros coincidió con el descenso de la temperatura y de las horas de luz, resultando poco importante en la última fecha de colecta.



Se identificaron cinco órdenes de invertebrados herbívoros en las parcelas estudiadas: Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Orthoptera. La frecuencia fue similar en casi todos los grupos, a excepción de Orthoptera, que tuvo baja ocurrencia. A partir de la segunda mitad del estudio se redujeron los registros de todos los grupos, con ausencia de Lepidoptera y Orthoptera el 22/05/06, y de ese último grupo el 23/06/06.

## Discusión

Los resultados indican el efecto de varios factores sobre la emergencia y establecimiento de plántulas del bosque estudiado.

En un claro hay mayor cantidad de radiación fotosintéticamente activa, lo que tiene importancia vital en el desenvolvimiento de las plantas. En este estudio, en condiciones naturales, la emergencia de plántulas estuvo estimulada por las condiciones de radiación predominantes. La emergencia fue menor en las parcelas que se encontraban en sitios con cobertura vegetal densa, lo que corrobora la información de otros autores (Ferraz Marques Válio y Scarpa, 2001). Según Beckage y Clark (2003) la supervivencia puede ser mayor en las zonas de claros, demostrando que la mayoría de las es-

TABLA IV  
NÚMERO DE HOJAS Y COTILEDONES REGISTRADOS POR CADA CATEGORÍA DE DAÑO, EN DISTINTAS POSICIONES TOPOGRÁFICAS

Categoría de daño	Posición topográfica alta	Posición topográfica media	N° de hojas y cotiledones por categoría
0 (0%)	117	111	228
1 (1-5%)	209	192	401
2 (6-12%)	59	109	168
3 (13-25%)	107	148	255
4 (26-50%)	718	890	1608
5 (51-100)	1655	1801	3456
Total	2865	3251	6116

pecies dependen de la presencia de claros, o al menos se benefician de ellos para el establecimiento exitoso, como señalan también Denslow (1980) y Svenning (2000). Tal como lo indican los presentes resultados, la cobertura vegetal es un factor determinante para la emergencia de las plántulas en este sitio.

La disponibilidad de agua también puede influir en la emergencia y el establecimiento de plántulas. Los patrones de precipitación local pueden afectar las posibilidades de germinación y permanencia de las plántulas. De acuerdo a la hipótesis N°2 se esperaba que el aporte de agua suplementaria provocara un incremento en la germinación de semillas y tuviera un efecto positivo sobre la supervivencia. Sin embargo, los resultados indican que el reclutamiento de plántulas no estuvo limitado por la disponibilidad del agua en las condiciones de este estudio. Esto probablemente se deba a que los valores de humedad del suelo no fueron tan bajos como para ser limitantes. También podría deberse a que el riego suplementario fue insuficiente en cantidad y frecuencia como para provocar diferencias significativas entre ambos tratamientos. Estos resultados difieren de los de Ibáñez y Schupp (2001) y Romo Reátegui (2005), donde el reclutamiento/crecimiento de plántulas sí estuvo limitado por la disponibilidad hídrica.

El efecto de la hojarasca sobre la humedad del suelo también puede ser crucial para ciertas especies. La acumulación de materia orgánica puede modificar las condiciones de luz y humedad, y la posibilidad de que la raíz llegue al suelo mineral, por lo que puede influir sobre la germinación de semillas y la supervivencia de plántulas (Facelli, 1994). Sin embargo, puede favorecer la germinación de algunas semillas al actuar como moderador de

la temperatura y humedad del suelo.

El daño observado en las plántulas fue alto en todos los tratamientos y parcelas. Resultados semejantes fueron encontrados por King (2003). En la mayor parte de los casos fueron afectadas las plántulas más pequeñas (0,1-3cm), posiblemente porque las plántulas presentes al inicio de la colonización son más palatables para los herbívoros (Peñaloza y Fargi Brenner, 2003).

El valor del IH calculado fue superior al encontrado por Rodríguez Auad y Simonetti (2001) para tres especies arbóreas de un bosque rodeado por humedales y sabanas de los Llanos Mojeños, en Bolivia, lo que indica que existen diferencias importantes en los bosques inundables de Sudamérica. El predominio de emergencia de formas herbáceas podría deberse a que las especies leñosas puedan presentar dormancia de semillas. Ésta podría ser una manera de distribuir la germinación en el tiempo y el espacio, y beneficiar la misma en el momento en que se den las condiciones apropiadas para la supervivencia de las plántulas. La inhibición de la germinación puede deberse a la acción de varios factores (interferencia de absorción de agua y/o intercambio de gases por parte de envoltorios seminales, inhibidores químicos u otros), o puede ser favorecida por la exposición a fuego, el paso por el tracto digestivo de animales, u otro factor que estimule la germinación (Pérez, 2004).

Las plantas deben alcanzar cierta altura para superar el nivel hidrométrico crítico y desarrollar estructuras y mecanismos fisiológicos-metabólicos que le permitan tolerar la inmersión prolongada. Esto significa que, a la complejidad de factores que intervienen en la germinación y supervivencia de las plántulas, debe agregarse en los bosques fluviales, la influencia de los flujos

horizontales de agua (desde el curso del río hacia el bosque y viceversa). Estos flujos no solo influyen en la diseminación y distribución de propágulos (dependiendo esencialmente de la intensidad y duración de las fases), sino también en el afianzamiento de las plantas de mayor tamaño. Neiff *et al.* (1985) registraron una disminución drástica de la capacidad de renovación de estos bosques por eliminación total o elevada de los renovales y brinzales de especies de estratos superiores, causadas por inundaciones extremas. Por lo expuesto se explica que el reclutamiento de determinada población dentro del bosque requiera ser analizado en una serie temporal larga, en la que se registre el espectro de condiciones que determinó la selección de una especie en este ambiente (Neiff, 2005).

Los resultados obtenidos ratifican que la mayoría de las especies arbóreas de estos bosques fluviales son heliófilas. Los bosques de *Salix humboldtiana* y *Tessaria integrifolia* se encuentran conformados por plantas coetáneas, con muy bajo reclutamiento posterior de plántulas (Reboratti y Neiff, 1987; Casco *et al.*, 2010). En sequías muy prolongadas las plantas no tienen condiciones mínimas para germinar, igual a lo que ocurre en los bosques de tierra firme. Pero cuando el suelo se encuentra inundado, también la germinación se ve inhibida (Parolin *et al.*, 2004; Neiff, 2005). De tal manera, la posición topográfica puede ser un factor determinante en inundaciones o en sequías extremas, al considerar una serie larga de tiempo.

Este estudio aporta información acerca de algunos factores que afectan la primera etapa del establecimiento de plántulas en un bosque inundable, mostrando que la herbivoría ejerce una fuerte presión durante esta fase y puede facilitar el empleo de futuras pautas de

manejo y/o recuperación de sitios afines. Esto permitirá establecer pautas de manejo para la recuperación de sitios degradados del Sitio Ramsar Chaco, y posiblemente en sistemas análogos.

#### AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria de Colonia Benítez (Chaco) por la provisión de los Boletines Agrometeorológicos. Este trabajo fue financiado por el PICT N° 07-12755 - CONICET, Argentina.

#### REFERENCIAS

- Beckage B, Clark JS (2003) Seedling survival and growth of three southern Appalachian forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Casco SL, Neiff JJ, Poi de Neiff ASG (2010) Ecological responses of two pioneer species to a hydrological connectivity gradient in riparian forests of the lower Parana River. *Plant Ecol.* 209: 167-177.
- Dalling JW, Hubbell SP (2002) Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* 90: 557-568.
- Denslow JS (1980) Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12: 47-55.
- Di Rienzo JA, Balzarini M, Casanoves F, González L, Tablada M, Robledo CW (2002) IN-FOSTAT Profesional, Versión 1.1. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dirzo R, Domínguez CA (1995) Plant herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En Bullock SH, Medina E, Mooney HA (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, RU. pp 304-325.
- Dunne JA, Parker VT (1999) Species mediated soil moisture and patchy establishment of *Pseudosuga menziessi* in chaparral. *Oecologia* 119: 36-45.
- Facelli JM (1994) Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* 75: 1727-1735.

- Ferraz Marques Válio I, Scarpa FM (2001) Germination of seeds of tropical pioneer species under controlled and natural conditions. *Rev. Bras. Bot.* 24: 79-84.
- Haase K, De Simone O, Junk WJ, Schmidt W (2003) Internal oxygen transport in cuttings from flood-adapted várzea tree species. *Tree Physiol.* 23: 1069-1076.
- Herrera CM, Jordano P, López Soria L, Amat JA (1994) Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monogr.* 64: 315-344.
- Horvitz CC, Schemske DW (1994) Effects of dispersers, gaps and predators on dormancy and seedling emergence in a tropical herb. *Ecology* 75: 1949-1958.
- Hueck K (1972) *As Florestas da América do Sul: Ecologia, Composição e Importância Econômica*. Polígono. San Pablo, Brasil. 466 pp.
- Ibáñez I, Schupp EW (2001) Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival. *Oecologia* 129: 543-550.
- King R (2003) Succession and micro-elevation effects on seedling establishment of *Calophyllum brasiliense* Camb. (Clusiaceae) in an amazonian river meander forest. *Biotropica* 35: 462-471.
- Kozlowski TT (2002) Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* 22: 550-561.
- Louda SM, Keeler KH, Holt RD (1990) Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. En Grace JB, Tilman D (Eds.) *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press. San Diego, CA, EEUU. pp. 414-444.
- Neiff JJ (1986) Aquatic macrophytes of Paraná River. En Davies BR, Walker KF (Eds.) *The Ecology of River Systems*. Junk. La Haya, Holanda. pp. 557-571.
- Neiff JJ (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia.* 15:424-441.
- Neiff JJ (1996) Large rivers of South America: toward the new approach. *Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 26: 167-181.
- Neiff JJ (2001) Diversity in some tropical wetland systems of South America. En Gopal W, Junk J, Davis JA (Eds.) *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation*. Backhuys. Leiden, Holanda. pp 1-60.
- Neiff JJ (2005) Bosques fluviales de la cuenca del Paraná. En Arturi MF, Frangi JL, Goya JF (Eds.) *Ecología y Manejo de los Bosques de Argentina*. Multimedia. La Plata, Argentina. pp 1-26.
- Neiff JJ, Neiff M. (2004) PULSO versión 1.05, software para el análisis de fenómenos recurrentes. N° 236164. Dirección Nacional de Derecho de Autor. Buenos Aires, Argentina. Disponible en [www.neiff.com.ar](http://www.neiff.com.ar)
- Neiff JJ, Reboratti HJ, Gorlero MC, Basualdo M (1985) Impacto de las Crecientes extraordinarias sobre los bosques fluviales del Bajo Paraguay. *Bol. Com. Esp. Río Bermejo* 4: 13-30.
- Neiff JJ, Casco SL, Orfeo O (2005) Método para la medición de la conectividad entre procesos hidrológicos y geomorfológicos en ríos entrelazados. *Rev. Bras. Geomorfol. Geomorfol. Fluv.* 6: 75-83.
- Parolin P, De Simeone O, Haase K, Waldhoff D, Rottemberger S, Kuhn U, Kesselmeier J, Kleiss B, Schmidt W, Piedade MTF, Junk W (2004) Central amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Bot. Rev.* 70: 357-380.
- Peñaloza C, Farji Brener AG (2003) The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *J. Trop. Ecol.* 19: 603-605.
- Pérez SCJGA (2004) Envoltórios. En Gui Ferreira A, Borghetti F (Orgs.) *Germinação: Do Básico ao Aplicado*. Artmed. Porto Alegre, Brasil. Pp. 125-134.
- Reboratti HJ, Neiff JJ (1987) Distribución de los alisales de *Tessaria integrifolia* (Compositae) en los grandes ríos de la Cuenca del Plata. *Rev. Soc. Arg. Bot.* 25: 25-42.
- Rey PJ, Alcántara JM (2000) Recruitment dynamics of a fleshy fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *J. Ecol.* 88: 622-633.
- Rodríguez-Auad K, Simonetti J (2001) Evaluación de la folivoría: una comparación de dos métodos. *Ecol. Bol.* 36: 65-69.
- Romo Reátegui M (2005) Efecto de la luz en el crecimiento de plántulas de *Dypteryx micrantha* Harms. "shihua-huaco" transplantadas a soto-bosque, claros y plantaciones. *Ecol. Aplic.* 4: 1-8.
- Runkle JR (1982) Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern of North America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- Sacchi CF, Price PW (1992) The relative roles of abiotic and biotic factors in seedling demography of arroyo willow (*Salix lasiolepis*: Salicaceae). *Am. J. Bot.* 79: 395-405.
- Svenning JC (2000) Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understorey. *Biotropica* 32: 252-261.
- Wang BC, Smith TB (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends Ecol. Evol.* 17: 379-385.
- Wantzen KM, Yule CM, Tockner K, Junk WJ (2008) Riparian wetlands of tropical streams. En Dudgeon D (Ed.). *Tropical Stream Ecology*. Academic Press. San Diego, CA, EEUU. pp 199-217.
- Worbes M (1997). The forest ecosystem of the floodplains. En Junk WJ (Ed.) *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Ecological Studies 126. Springer. Heidelberg, Alemania. pp 223-266.