

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**DISPERSIÓN Y REGENERACIÓN DE *Copernicia alba* EN EL
NOROESTE ARGENTINO**

por

Biól. Patricia Beatriz Puechagut

Directora: Dra. Natalia Politi

San Salvador de Jujuy



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina
2016**

COMISIÓN ASESORA

Dra. Natalia Politi, CONICET - Universidad Nacional de Jujuy

Dr. Pedro Blendinger, IER, CONICET - Universidad Nacional de Tucumán

Dr. Daniel Renison, IIBYT, CONICET - Universidad Nacional de Córdoba

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

Agradecimientos

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos en primer lugar a mi directora Natalia que, sobre todo a través del ejemplo, me enseñó a reconocer el valor de la conservación, así como valores en la vida. También a mis co-directores alternativos, Luis y Laura, que me siguieron y corrigieron cada paso de esta tesis. A mi Comisión Asesora, Dr. Blendinger y Dr. Renison, por sus inestimables aportes en el proceso de diseño y ejecución de la tesis y al Dr. Pucheta por sus valiosos aportes al manuscrito final de la tesis.

Además, quiero agradecerle a mi familia por el apoyo incondicional para que siga formándome y aprendiendo, poniéndole siempre todas las fichas a la educación, sin su apoyo nunca habría llegado hasta acá. A mis amigos, los de acá y los de allá, por haberme acompañado (y soportado) durante todo el tiempo que duró la tesis, a los que me acompañaron al campo para hacer los muestreos, me dieron una mano en la escritura, y sobre todo, ¡me hicieron el aguante siempre! Y a Pedro, que desde cerca o desde lejos estuvo presente en todo momento, ayudándome siempre a no bajar los brazos.

Agradezco también al Dr. Di Rienzo por su ayuda en los análisis estadísticos. A Carlos, Miguel y Mario de la empresa Ledesma S.A.A.I. por facilitarme el acceso al palmar de El Talar. A la Secretaría de Ambiente de Salta por otorgarme el permiso para desarrollar parte de la tesis en el Área de Gestión Territorial Integrada los Palmares, particularmente a los Guardaparques Marcelo, Nicéforo y Federico que me acompañaron en los muestreos y compartieron su experiencia en el Chaco conmigo. A la Facultad de Cs. Agrarias de la UNJu, mi lugar de trabajo. Al Prof. Gustavo Guzmán por facilitarme el uso del invernadero. A los voluntarios que me acompañaron al campo, muchas gracias por su gran ayuda.

Agradezco enormemente a la Fundación para la Conservación y Estudio de la Biodiversidad (CEBio) y a todos sus miembros por el apoyo logístico y humano en todo el proceso de la tesis. Y a todas las personas que de una u otra manera ayudaron para que este trabajo llegara a término y puedo olvidarme de nombrar, mi más profundo agradecimiento.

Realicé este trabajo con una beca del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y con subsidios de Idea Wild y Conservation Leadership Programme.

Publicaciones derivadas de la tesis

Puechagut, P. B., Politi, N., Bellis, L. M., & Rivera, L. O. (2013). A disappearing oasis in the semi-arid Chaco: Deficient palm regeneration and establishment. *Journal for Nature Conservation*, 21(1), 31–36.

Puechagut, P. B., Politi, N., Ruiz de los Llanos, E., Lizarraga, L., Bianchi, C. L., Bellis L. M., & Rivera, L. O. Associations among human pressure, livestock loads, and native mammals in a conservation priority area of the Semi-arid Chaco of Argentina. Enviado a *Studies on Neotropical Fauna and Environment* (en revisión).

Índice general

Agradecimientos	3
Publicaciones derivadas de la tesis.....	4
Índice general.....	5
Índice de tablas y figuras	9
Resumen	11
Summary	13
Capítulo I. Introducción general	15
1.1 La familia Arecaceae	15
1.2 Características de las palmeras	16
1.3 La palma blanca (<i>Copernicia alba</i>)	18
1.4 Los palmares en humedales de agua dulce	19
1.5 Los palmares de <i>C. alba</i> en el Chaco Seco.....	20
1.6 Amenazas a los palmares de <i>C. alba</i> en el Noroeste Argentino	21
1.7 Estructura general de la tesis	23
1.8 Objetivo general de la tesis.....	24
1.9 Objetivos específicos de los capítulos	24
Capítulo II. Patrones de floración y fructificación de <i>Copernicia alba</i>	26
2.1 Introducción	26
2.1.1 <i>Objetivos específicos</i>	28
2.2 Métodos	29
2.2.1 <i>Área de estudio</i>	29
2.2.2 <i>Patrón temporal de producción de flores y frutos</i>	30
2.2.3. <i>Patrón de floración y fructificación y su relación con el tamaño, la temperatura y las precipitaciones</i>	31
2.2.4 <i>Determinación de la producción de frutos y su relación con el tamaño, las precipitaciones y la temperatura</i>	32
2.2.5 <i>Comparación de las variables climáticas entre el tiempo de seguimiento y el tiempo histórico</i>	34
2.3 Resultados	34

2.3.1 Comparación entre parcelas de seguimiento.....	34
2.3.2 Patrón temporal de floración.....	35
2.3.3 Patrón temporal de fructificación.....	35
2.3.4 Patrón de floración y fructificación y su relación con el tamaño, la temperatura y las precipitaciones.....	36
2.3.5 Producción de frutos y su relación con el tamaño, las precipitaciones y la temperatura.....	38
2.3.6 Comparación de las variables climáticas entre el tiempo de seguimiento y el tiempo histórico.....	39
2.4 Discusión.....	44
2.4.1. Patrón temporal de floración.....	44
2.4.2 Patrón temporal de fructificación.....	45
2.4.3 Patrón de floración y fructificación por tamaño.....	46
2.4.4 Conclusión del capítulo.....	47
Capítulo III. Dispersión de <i>Copernicia alba</i>	49
3.1 Introducción.....	49
3.1.1 Hipótesis.....	52
3.1.2 Predicciones.....	52
3.1.3 Objetivos específicos.....	53
3.2 Métodos.....	53
3.2.1 Área de estudio.....	53
3.2.2 Características de los frutos.....	56
3.2.3 Especies dispersoras de <u>C. alba</u> y el papel que cumplen en la dispersión y germinación de las semillas.....	57
3.2.3.1 Determinación de las especies dispersoras de <u>C. alba</u>	57
3.2.3.2 Viabilidad de las semillas dispersadas por endozoocoria y colectadas del suelo.....	59
3.2.3.3 Efectividad de los dispersores.....	62
3.2.4 Asociación del ganado y las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de <u>C. alba</u> con cinco tipos de ambiente.....	63
3.3 Resultados.....	64

3.3.1 Especies dispersoras de <u>C. alba</u> y el papel que cumplen en la dispersión y germinación de las semillas	64
3.3.1.1 Especies dispersoras de <u>C. alba</u>	64
3.3.1.2 Viabilidad de las semillas dispersadas por endozoocoria y colectadas del suelo	67
3.3.1.3 Efectividad de los dispersores	68
3.3.2 Asociación del ganado y las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de <u>C. alba</u> con cinco tipos de ambiente	68
3.4 Discusión	69
3.4.1 Especies dispersoras de <u>C. alba</u> y el papel que cumplen en la dispersión y viabilidad de las semillas	69
3.4.1.1 Efectividad de los dispersores nativos	69
3.4.1.2 Efectividad de los dispersores domésticos	71
3.4.2 Asociación del ganado y las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de <u>C. alba</u> con cinco tipos de ambiente	71
3.4.3 Conclusión del capítulo	74
Capítulo IV. El impacto del ganado sobre la estructura poblacional y regeneración de <u>Copernicia alba</u>	75
4.1 Introducción	75
4.1.1 Hipótesis	77
4.1.2 Predicciones	77
4.1.3 Objetivos específicos	77
4.2 Métodos	78
4.2.1 Área de estudio	78
4.2.2 Impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de <u>C. alba</u>	79
4.2.3 Densidad de renovales, disponibilidad de micrositos para la regeneración de <u>C. alba</u> y herbivoría	80
4.2.4. Supervivencia de renovales de <u>C. alba</u> en una parcela de referencia y una parcela con ganado	83
4.2.5 Micrositos donde la fauna deposita las semillas de <u>C. alba</u>	84
4.3 Resultados	86
4.3.1 Impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de <u>C. alba</u>	86

4.3.2 Densidad de renovales, disponibilidad de micrositos para la regeneración de <u>C. alba</u> y herbivoría.....	87
4.3.3 Supervivencia de renovales de <u>C. alba</u> en una parcela de referencia y una parcela con ganado.....	91
4.3.4 Micrositos donde la fauna deposita las semillas de <u>C. alba</u>	93
4.4 Discusión	94
4.4.1 Impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de <u>C. alba</u>	94
4.4.2 Densidad de renovales, disponibilidad de micrositos para la regeneración de <u>C. alba</u> y herbivoría.....	96
4.4.3 Impacto del ganado sobre la supervivencia de los renovales de <u>C. alba</u>	98
4.4.4 Micrositos donde la fauna deposita las semillas de <u>C. alba</u>	99
4.4.5 Conclusión del capítulo.....	99
Capítulo V. Conclusiones	101
Bibliografía	104

Índice de tablas y figuras

Capítulo I. Introducción general

Figura 1.1.....	19
Figura 1.2.....	24

Capítulo II. Patrones de floración y fructificación de *Copernicia alba*

Figura 2.1.....	29
Figura 2.2.....	30
Figura 2.3.....	36
Tabla 2.1.....	37
Figura 2.4.....	37
Figura 2.5.....	38
Figura 2.6.....	39
Figura 2.7.....	40
Figura 2.8.....	41
Figura 2.9.....	43
Figura 2.10.....	43
Figura 2.11.....	44

Capítulo III. Dispersión de *Copernicia alba*

Figura 3.1.....	54
Figura 3.2.....	54
Figura 3.3.....	55
Figura 3.4.....	55
Figura 3.5.....	56
Figura 3.6.....	57
Figura 3.7.....	58
Figura 3.8.....	61
Figura 3.9.....	62
Tabla 3.1.....	65
Figura 3.10.....	65
Figura 3.11.....	66
Figura 3.12.....	66
Figura 3.13.....	67

Figura 3.14.....	68
Figura 3.15.....	69

Capítulo IV. Estructura poblacional y regeneración de *Copernicia alba*

Figura 4.1.....	79
Figura 4.2.....	86
Tabla 4.1.....	87
Figura 4.3.....	88
Tabla 4.2.....	88
Figura 4.4.....	89
Figura 4.5.....	90
Figura 4.6.....	91
Figura 4.7.....	92
Figura 4.8.....	93
Figura 4.9.....	94

Resumen

Copernicia alba es una especie de la familia Arecaceae, que se distribuye en la región chaqueña de Sudamérica. Los frutos de *C. alba* son un recurso alimenticio importante para la fauna, principalmente en la estación seca, cuando escasean frutos de otras plantas. El objetivo general de esta tesis fue analizar el rol de la fauna silvestre y el ganado en la dispersión de semillas de *Copernicia alba* y determinar las variables que influyen en el proceso de regeneración de la especie con el fin de conocer su estado de conservación y, de ser necesario, sugerir medidas de manejo.

El estudio fue realizado en dos palmares (uno de referencia y otro con ganado) de *C. alba* cercanos a la localidad de El Talar, Provincia de Jujuy, donde se evaluó la densidad de individuos con tronco aparente y de renovales y la supervivencia de renovales. Además, se incluyó al palmar de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares en la Provincia de Salta, otro palmar en el área de amortiguamiento de la Reserva y tres tipos de ambiente (palo santal, quebrachal y bosque inundable) para evaluar la presencia de dispersores y su efectividad en la dispersión de *C. alba*.

Los resultados de este trabajo muestran que en el palmar de referencia comienzan a producir estructuras reproductivas a los 5 m de altura, a diferencia de otros lugares donde *C. alba* se distribuye. Tanto la floración como la fructificación están relacionadas con el tamaño de los individuos y con variables climáticas, principalmente la temperatura, y muestran variaciones temporales respecto a palmares presentes en otros países, indicando una susceptibilidad de la especie a variaciones climáticas. Ya que tanto la temperatura como las precipitaciones difieren entre el tiempo de seguimiento y el tiempo histórico, estos resultados resaltan la importancia de entender la fenología de la especie en un contexto de cambio climático global.

Se registraron 11 especies de potenciales dispersores nativos de *C. alba* y tres dispersores domésticos, pero sólo se encontraron semillas en las heces de zorros (*Cerdocyon thous* + *Lycalopex griseus*), *Ortalis canicollis*, *Rhea americana*, *Bos taurus*, *Equus caballus* y *E. africanus*, siendo *R. americana* el dispersor más efectivo. Las semillas encontradas en las heces de animales, en mayor o menor porcentaje, germinaron a los 60 días de ser sembradas en invernadero. Sin embargo, las semillas colectadas del suelo no

germinaron. Estos resultados muestran que el paso por el tracto digestivo de los dispersores favorecería la germinación de las semillas de *C. alba*.

En el palmar de *C. alba* situado en el área de amortiguamiento de la Reserva Los Palmares se encontró una relación negativa entre la abundancia de dispersores nativos (exceptuando a las dos especies de zorros) y de ganado. El ganado parece impactar negativamente sobre los dispersores nativos probablemente al competir por los recursos o por provocar alteraciones en la vegetación.

En el palmar de referencia de *C. alba* se encontró una alta densidad tanto de renovales como de individuos con tronco aparente, significativamente mayores a las encontradas en el palmar con ganado. La estructura poblacional en el palmar de referencia indica un buen estado de conservación, a diferencia del palmar con ganado que no presentó una proporción mayor de individuos de menor tamaño que garanticen la regeneración natural, indicando un impacto negativo del ganado sobre la viabilidad de la población y la regeneración de *C. alba*.

Para evitar el impacto negativo sobre la regeneración y los dispersores nativos y asegurar la viabilidad de los palmares de *C. alba* a largo plazo, es necesario realizar un manejo adecuado de la actividad ganadera, estableciendo áreas de exclusión temporal y rotación de ganado que garanticen la supervivencia de los renovales, sobre todo teniendo en cuenta que esta actividad se encuentra en aumento en los bosques remanentes de la región chaqueña.

Summary

Copernicia alba is a species of the Arecaceae family, distributed along the Chaco region of South America. *Copernicia alba* fruits are an important food resource for wildlife, particularly in the dry season when other fruits are scarce. The general objective of this thesis was to analyze the role of wildlife and livestock in seed dispersal of *Copernicia alba* and to determine the variables that influence its regeneration. The overall aim to establish the species conservation status and, suggest management recommendations.

The study was carried out in two palm forests of *C. alba* (i.e., reference and another with livestock) near El Talar, Jujuy Province. At each of the palm forests the population and seedling densities and survival were assessed. Additionally, a palm forest inside Los Palmares Provincial Reserve, another palm forest in the buffer area of the reserve, and three habitat types (quebrachal, palo santal and flooded forest) were studied to assess the presence and the effectiveness of *C. alba* seed dispersers.

The results show that in the reference palm forest, palms start producing reproductive structures at a height of 5 m, different of other *C. alba* palm forests. The flowering and fruiting are related to the palm size and to climatic variables, mainly temperature, and show temporal variations respect to palm forests in other countries, indicating a susceptibility of the species to climatic variations. Since temperature and rain are different between historic time and during the monitoring, these results show the importance of understanding the species phenology in a context of global climate change.

Eleven species of native potential seed dispersers and three domestic potential seed dispersers of *C. alba* were recorded, but seeds were found in feces belonging to foxes (*Cerdocyon thous* + *Lycalopex griseus*), *Ortalis canicollis*, *Rhea americana*, *Bos taurus*, *Equus caballus*, and *E. africanus*, being *R. americana* the most effective disperser. Seeds found in animal feces germinated 60 days after sown in a greenhouse. The seeds collected from the ground did not germinate. Therefore, the passage through the gut seems to favor the germination of *C. alba* seeds.

A negative relation between native dispersers' abundance (except for fox species) and livestock abundance was found in the buffer area of Los Palmares Reserve. Livestock

seems to negatively impact on wildlife dispersers by competition for resources or through habitat modifications.

High seedlings and population density were found in the reference palm forest, significantly higher than those found in the palm forest with livestock. The population structure in the reference palm forest indicates that it is in a good conservation status, differently than the palm forest with livestock where the smallest size individuals weren't proportionally more frequent to assure the natural regeneration, indicating a negative impact of livestock on *C. alba* population viability and regeneration.

To avoid the negative impact on regeneration and native dispersers and to assure the viability of *C. alba* palm forests it is necessary to develop an adequate management of livestock ranching, through exclusion and livestock rotation, especially considering that this activity is widespread and increasing in the remnant forests of the Chaco region.

Capítulo I. Introducción general

1.1 La familia Arecaceae

La familia en la que están clasificadas las palmeras, Arecaceae, presenta aproximadamente 2500 especies (Barfod et al., 2011; Tregear et al., 2011), con una gran variación geográfica y en formas de vida (Eiserhardt et al., 2011). Esta familia es característica de regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo, tiene una distribución termocsmopolita, entre los 44°N y 44°S (Dransfield et al., 2008; Pintaud et al., 2008) y es una de las familias de plantas con flores mejor conocidas (Tomlinson, 1990). La falta de mecanismos para evitar o tolerar el congelamiento restringen a esta familia a climas tropicales y subtropicales (Tomlinson, 2006). La mayoría de las especies de palmeras se encuentra en áreas boscosas y hábitats húmedos donde suelen dominar la comunidad tanto en diversidad como en abundancia (Bjorholm et al., 2005; Barfod et al., 2012), pero algunas pueden vivir en sabanas e incluso en zonas desérticas, siempre que el agua subterránea se encuentre cerca de la superficie (Salm et al., 2007). Además de las variables relacionadas con la humedad, las temperaturas extremas regulan la riqueza de especies de palmeras (Eiserhardt et al., 2011). Dentro de la distribución global de palmeras, la mayor diversidad y riqueza de especies se encuentra en Asia y América del Sur (Dransfield et al., 2008; Pintaud et al., 2008; Barfod et al., 2011).

Las palmeras suelen ser un recurso clave y sus frutos constituyen la base alimentaria de una gran diversidad de frugívoros durante las épocas del año donde no existen o son escasos otros frutos (Kahn & Arana, 2008). Además, los polinizadores se alimentan de recursos de las palmeras (Zona & Henderson, 1989; Henderson, 2002), y hay evidencias de que algunos grupos animales han generado dependencia evolutiva (Dominy et al., 2003). Las palmeras son también un recurso clave para los humanos, especialmente en comunidades rurales, ya que proveen material de construcción, combustible, alimento, medicina y se usan como ornamentales (de la Torre et al., 2009; Sosnowska & Balslev, 2009).

La familia Arecaceae puede dividirse en cinco subfamilias monofiléticas: Nypoideae, Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae (Dransfield et al., 2005). Cuatro de las cinco subfamilias de palmeras existen en América del Sur (excepto Nypoideae) y este subcontinente es considerado uno de los mayores centros de riqueza y diversidad de palmeras (Pintaud et al., 2008). En Argentina hay ocho géneros con 11 especies nativas de palmeras, tres pertenecientes a la subfamilia Coryphoideae, caracterizada por poseer hojas palmatisectas, y ocho a la subfamilia Arecoideae, caracterizada por sus hojas pinnatisectas (Cabral & Castro, 2007).

1.2 Características de las palmeras

Los miembros de la familia Arecaceae poseen una fisonomía fácilmente reconocible caracterizada por un estípote que puede estar ausente aunque en general está presente, puede ser de diversas alturas y no presenta ramificaciones, y una corona con hojas palmadas o pinnatisectas (Cabral & Castro, 2007). Asimismo, las palmeras tienen características biológicas únicas como el desarrollar sólo crecimiento primario a través de los meristemas apical y radicular (Tomlinson, 1979). Además de las llamativas características vegetativas de las palmeras, existe una enorme variabilidad y diferencias entre especies en cuanto a características reproductivas, tales como tamaño de las flores y frutos y períodos de floración y fructificación (Tomlinson, 2006).

Durante varias décadas se pensó que la mayoría de las palmeras eran polinizadas únicamente por el viento, luego se determinó que muchos insectos eran responsables de llevar el polen de las anteras al estigma (Barfod et al., 2011). Hay tres principales grupos de insectos que polinizan a las palmeras: escarabajos (cantarofilia), abejas (melitofilia) y moscas (miofilia) (Henderson, 1986). Además, se ha observado que las flores dentro de cada inflorescencia a menudo abren en distintas secuencias, lo cual puede estar relacionado con estos variados mecanismos de polinización (Barfod et al., 2011).

El tamaño de las semillas de palmeras varía desde las gigantescas (por ejemplo, cada semilla de *Lodoicea maldivica* pesa más de 20 kg y mide 50 cm de longitud) a las diminutas (por ejemplo, las semillas de *Chamaedorea elegans* miden 5 mm de longitud) pero el tamaño más común es entre 1 y 12 cm (Orozco-Segovia et al., 2003). Algunas

especies como *Attalea phalerata*, producen una única semilla por fruto y otras tienen varias semillas por fruto (Koebernik, 1971; Moore & Uhl, 1982). Las semillas de palmeras suelen no presentar un período de dormición o, en el caso de tenerlo, es muy corto y puede ir de semanas a pocos meses (Orozco-Segovia et al., 2003).

Muchas especies de palmeras dependen de animales para la dispersión de las semillas, por esta razón, en general presentan frutos carnosos de colores llamativos para atraer a los dispersores de semillas (Timyan & Reep, 1994; Orozco-Segovia et al., 2003; Dowe, 2010) y la gran variedad en tamaños y colores resaltan la importancia de la dispersión de semillas por animales en determinar el destino de estas plantas (Howe & Miriti, 2004). Como para otras especies de plantas, los principales factores que favorecen la dispersión de las semillas son los que les permiten evitar enemigos naturales o competencia y la probabilidad de encontrar un lugar físicamente favorable para el establecimiento de los renovales (Willson & Traveset, 2000). En este sentido, la dispersión incrementaría la probabilidad de que al menos algunas semillas alcancen sitios favorables (Comins, et al., 1980; Howe & Miriti, 2004), lo cual es particularmente importante para semillas con escasos o nulos mecanismos de dormición (Reid, 1989), como es el caso de las palmeras. Otro factor que puede influir en la capacidad de germinación de las semillas de plantas dispersadas por vertebrados es el tiempo de retención en el sistema digestivo de los mismos (Willson & Traveset, 2000).

Considerando los múltiples factores que influyen en la dispersión de las plantas, particularmente de las palmeras, para entender el efecto de esta fase del ciclo de vida en la regeneración es fundamental comprender la transición de semilla a renoval, de renoval a juvenil y de juvenil a adulto reproductivo (Wang & Smith, 2002; Howe & Miriti, 2004). Además, la estructura poblacional resultante de este proceso y que representa una población de palmeras estable y con regeneración natural, presentaría mayor proporción de individuos en las menores categorías de tamaño (Molina, 2001; Degen & Negrelle, 2014), por lo que un estudio de la densidad y estructura poblacional también permitiría evaluar si un palmar es autorregenerativo.

1.3 La palma blanca (*Copernicia alba*)

El género *Copernicia* tiene distribución neotropical y está representado por 25 especies, tres de las cuales están restringidas a Sud América (Dahlgren & Glassman, 1963; Dransfield et al., 2008). *Copernicia alba* (Morong.), conocida comúnmente como “palma blanca” o “caranday” (Cabral & Castro, 2007), pertenece a la subfamilia Coryphoideae, tribu Corypheae y subtribu Livistoninae (Moraes, 2006). Esta especie ha sido documentada entre los N 14° a S 27° de latitud y E 56°3' a W 66° de longitud y se presenta tanto en bosques como en pastizales, donde los individuos maduros ocupan el estrato superior (Cisz, 2011). *Copernicia alba* se extiende por el norte de Argentina, este-noreste de Paraguay, oeste de Brasil (Pantanal) y norte y este de Bolivia, ocupando la ecorregión chaqueña en planicies aluviales inundables donde se dan ciclos entre inundaciones y largos períodos de sequía (Moraes, 1991; Naumann, 2006; Negrelle & Degen-Naumann, 2012), resistiendo menos de 300 mm de precipitaciones por año (Moraes, 2001) e incendios frecuentes en la estación seca (Cisz, 2011).

Copernicia alba (Fig. 1.1) es una especie longeva, con madurez tardía entre 21 a 90 años y de germinación lenta, aproximadamente 10 meses (Cabral & Castro, 2007). Luego de los cuatro a seis meses de vida epígea la plántula alcanza 7-12 cm de altura y presenta tres hojas (Moraes, 1991). Los individuos adultos alcanzan una altura de entre 8 a 20 m y 10 a 40 cm de diámetro a la altura del pecho (Moraes, 1991; Poi de Neiff & Casco, 2001). Las inflorescencias son múltiples y hermafroditas, con una reproducción iterópara y los frutos maduros son verdes, de unos 1,3 cm de diámetro, con mesocarpio escaso y carnoso, y endocarpio membranoso-subleñoso, con una semilla de abundante endosperma blanco y ruminado (Moraes, 1991; Cabral & Castro, 2007).

Numerosos estudios establecen la relación entre la producción de estructuras reproductivas de palmeras y las condiciones climáticas como las temperaturas y precipitaciones (Henderson et al., 2000; Cabrera & Wallace, 2007; Barfod et al., 2011). Para *Copernicia alba* se han encontrado algunos trabajos relacionando la fenología de la especie con variables climáticas en diversas áreas de su distribución, como Mereles (2001) en el Chaco boliviano y Salis & Mattos (2009) en el Pantanal brasileño, aunque ninguno de ellos ha sido realizado en el Chaco argentino, por lo que consideramos importante

establecer esa relación en nuestro país. Por otra parte, también es importante conocer la época del año en que las palmeras producen frutos y éstos maduran, ya que debe coincidir con la disponibilidad de agentes para la dispersión de las semillas y con condiciones ambientales que favorezcan la germinación, principalmente cuando las semillas no tienen largos períodos de dormición (Willson & Traveset, 2000).



Figura 1.1. Ejemplar de *Copernicia alba*

1.4 Los palmares en humedales de agua dulce

En humedales de agua dulce, el régimen hídrico, incluyendo la profundidad y fluctuaciones de la lámina de agua, se considera el factor ecológico más importante que controla la distribución y composición de especies vegetales (Gerritsen & Greening, 1989; Finlayson *et al.*, 1990) a través de procesos ecológicos tales como germinación y patrones de reclutamiento desde el banco de semillas (van der Valk & Davis, 1978; Welling *et al.*, 1988). Una estrategia exitosa para la vegetación en humedales inundables consiste en aumentar la probabilidad de dispersión, por ejemplo mediante la flotabilidad de las semillas (van den Broek *et al.*, 2005).

Las inundaciones y el drenaje del suelo son muy importantes en la distribución de palmeras a escala local y de paisaje (Bjorholm *et al.*, 2008; Dransfield *et al.*, 2008; Blach-

Overgaard et al., 2010; Eiserhardt et al., 2011). Se ha encontrado un mayor número de especies de palmeras en regiones húmedas y con estación seca poco marcada o ausente. Esto está probablemente relacionado con el tejido rico en agua de las palmeras y la incapacidad de las semillas de entrar en dormición, aunque también puede estar relacionado con una estructura de la vegetación abierta en áreas inundadas que facilita el acceso de la luz (Tomlinson, 2006; Eiserhardt et al., 2011). Existen especies de palmeras que se desarrollan en humedales, como los palmares de *Butia capitata* en los Bañados del Este en Uruguay (Molina Espinosa, 2001) y *Mauritia flexuosa* en la Amazonía (Kahn & Moussa, 1994; Moraes et al., 1995).

En la actualidad, los humedales y, en consecuencia, los palmares, están amenazados por las alteraciones ocasionadas por el hombre desde desagües, drenaje, retenciones del agua para embalses hasta sumideros de sustancias tóxicas, entre otras (Neiff, 2001a). Estas actividades ponen en peligro la conservación de estos ambientes y la de muchas de las especies que dependen de ellos (Cristóbal, 2006).

1.5 Los palmares de *C. alba* en el Chaco Seco

El Chaco se extiende a lo largo de Argentina, Paraguay y Bolivia, y ocupa un área de aproximadamente 1.000.000 km² (Bravo et al., 2008). La región chaqueña se subdivide en dos ecorregiones principales: el Chaco Seco, hacia el oeste y el Chaco Húmedo hacia el este de la región (Brown et al., 2005). Los palmares de *C. alba* en el Chaco se encuentran en sitios periódicamente inundados (1-3 meses por año) que forman humedales (Moraes, 1991; Adámoli, 2007), aunque pueden presentarse también como elementos menos frecuentes en otros tipos de comunidades vegetales (Moraes, 1991). En el Chaco Seco del Noroeste Argentino, en las provincias de Salta y Jujuy, *C. alba* forma parches aislados (Puechagut, 2011) y se encuentra asociada a vegetación espinosa de arbustos, árboles y otras palmeras características de la región chaqueña como *Trithrinax campestris* y *T. schyzophylla* (Moraes, 1991; Chalukian et al., 2002). Mientras que en el Chaco Húmedo, forma extensos palmares monoespecíficos donde el estrato arbóreo está compuesto exclusivamente por *C. alba* en las provincias de Corrientes, Santa Fe, Formosa y Chaco (Cabral & Dastro, 2007; Mereles & Rodas, 2009; Degen & Negrelle, 2014). Los palmares

son de gran importancia dentro del ecosistema chaqueño, especialmente en regiones como el Chaco Seco, con una marcada estacionalidad (Bucher & Chani, 1998) ya que favorecen la reproducción, alimentación y diversidad de organismos (Moraes, 1991; Neiff, 2001a; Torres et al., 2015).

Los frutos de *C. alba* representan un significativo aporte alimentario para los frugívoros y, a su vez, las palmeras proporcionan sitios de descanso y anidamiento (Moraes, 1991; Beck, 2005; Kahn & Arana, 2008). Además, *C. alba* es utilizada localmente por las personas para construir viviendas, postes para telefonía y electricidad, potreros, artesanías, etc. (Moraes, 1991; Mereles, 2001).

1.6 Amenazas a los palmares de *C. alba* en el Noroeste Argentino

Los palmares de *C. alba* representan una comunidad rara en el Noroeste Argentino y podrían verse amenazados por el uso de su madera sin lineamientos de manejo, los cambios en los regímenes históricos de fuego, la presencia de ganado que afecta la regeneración natural de las palmeras, la invasión de *Prosopis ruscifolia* y el retroceso y cambios en el recorrido de los bañados (Morello & Saravia Toledo, 1959; Chalukian et al., 2002). Otra amenaza para los palmares podría encontrarse en la gran expansión agrícola en el Chaco Seco de América del Sur (pasando de 6,9 a 12,5 millones de hectáreas dedicadas a la agricultura desde 2001 al 2012; Houspanossian et al., 2016). En el Chaco Seco del Noroeste Argentino, las tasas de transformación de las áreas boscosas para uso ganadero y cultivos se han incrementado continuamente en las últimas tres décadas, siendo la región del país que ha sufrido la mayor transformación del paisaje (Vallejos et al., 2014). Particularmente, en las provincias de Salta y Jujuy, donde se desarrolló esta tesis, la superficie de los bosques remanentes es cada vez menor (Vallejos et al., 2014). En este contexto, es alarmante que el 1,6% de las casi 43.000.000 ha del Chaco Seco argentino esté bajo alguna categoría de protección (Brown et al., 2006).

Probablemente la principal amenaza para los palmares en esta ecorregión sea la ganadería bovina, actividad altamente difundida y que en los últimos años, fue desplazada a esta zona históricamente marginal, incrementando el impacto negativo sobre el ambiente al degradar las zonas boscosas (Soto, 2006). El sobrepastoreo en palmares ha eliminado el

estrato herbáceo original, y permitido el desarrollo del estrato de árboles bajos y arbustos formado por *Prosopis ruscifolia*, *Geoffroea decorticans* y otras (Morello & Saravia Toledo, 1959). De esta manera, si no hay remoción o fuego que reduzcan el estrato arbustivo, los pastizales se convierten en arbustales (Torrella & Adámoli, 2005). Para otras especies de plantas se ha encontrado que una alta carga ganadera puede afectar la regeneración tanto por alteraciones en el suelo y disminución en la viabilidad de las semillas como por ramoneo y pisoteo de los renovales aunque cargas bajas o medias pueden promover la regeneración (García et al., 2000; Renison et al., 2004; Vanderberghe et al., 2006; Soler et al., 2012).

Una última amenaza a los palmares de *C. alba* estaría relacionada con la disminución en los dispersores que son fundamentales para la dispersión de las palmeras. Tanto en el Chaco como en otras regiones boscosas neotropicales, se ha encontrado una fuerte declinación en las poblaciones de vertebrados nativos dispersores de plantas debido a la caza de subsistencia y a la fragmentación de bosques (Howe & Miriti, 2004; Altrichter, 2006; Altrichter et al., 2011; Jorge et al., 2013). Además, la presencia creciente de ganado en el Chaco Seco puede estar relacionada con la disminución en los dispersores nativos por diversas causas como una alteración en la vegetación (Noss & Cuéllar, 1999; Morello et al. 2006; Torrella & Adámoli, 2006; Porenski et al., 2016), competencia por los recursos (Hibert et al., 2010) y persecución por las personas que se dedican a la cría de ganado (Polisar et al. 2003; Loveridge et al. 2010).

Dentro de un contexto de defaunación de bosques (Dirzo et al., 2014), fragmentación y cambios en el uso de la tierra en el Chaco Seco (Vallejos et al., 2014; Houspanossian et al., 2016), surge la necesidad de describir la fenología de *C. alba*, determinar las especies dispersoras y su función en la germinación de las semillas y el efecto del ganado en la regeneración para entender el futuro de los palmares en el Noroeste argentino.

1.7 Estructura general de la tesis

A través de esta tesis pretendo entender algunas etapas del ciclo de la dispersión de *C. alba* basada en el esquema de Wang y Smith (2002) y el impacto del ganado en estas etapas.

En el segundo capítulo describo la producción de estructuras reproductivas, particularmente los períodos de floración y fructificación, la cantidad de frutos producidos y la relación de estas variables con condiciones climáticas (temperatura y precipitaciones). Desarrollo este capítulo en un palmar de referencia cercano a la localidad de El Talar, Jujuy (Fig. 1.2).

En el tercer capítulo analizo la dispersión de semillas de *C. alba* determinando algunas especies de dispersores nativos y domésticos y su efectividad como dispersores, además de examinar la relación entre las especies nativas de dispersores y el ganado. Este capítulo se llevó a cabo en cinco tipos de ambiente en un humedal de la provincia de Salta, incluyendo dos palmares de *C. alba*, uno cercano a la localidad de Manantial y otro dentro de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares (Fig. 1.2).

En el cuarto capítulo estudio el impacto del ganado en la regeneración de *C. alba* a través de diversos análisis: estudio de la densidad y estructura poblacional en un palmar de referencia y en un palmar con ganado, efecto de la herbivoría en la supervivencia de los renovales de *C. alba*, un análisis de la disponibilidad de microsítios para la regeneración en presencia y ausencia de ganado y la comparación de los microsítios donde depositan las semillas los dispersores nativos y domésticos. Parte de este capítulo se desarrolló en el palmar de referencia y en un palmar con ganado cercano a El Talar (Jujuy) y otra parte en un palmar de la Reserva Provincial Los Palmares, en Salta (Fig. 1.2).

En el último capítulo de la tesis presento las conclusiones generales y las recomendaciones de manejo que surgen de los resultados obtenidos.

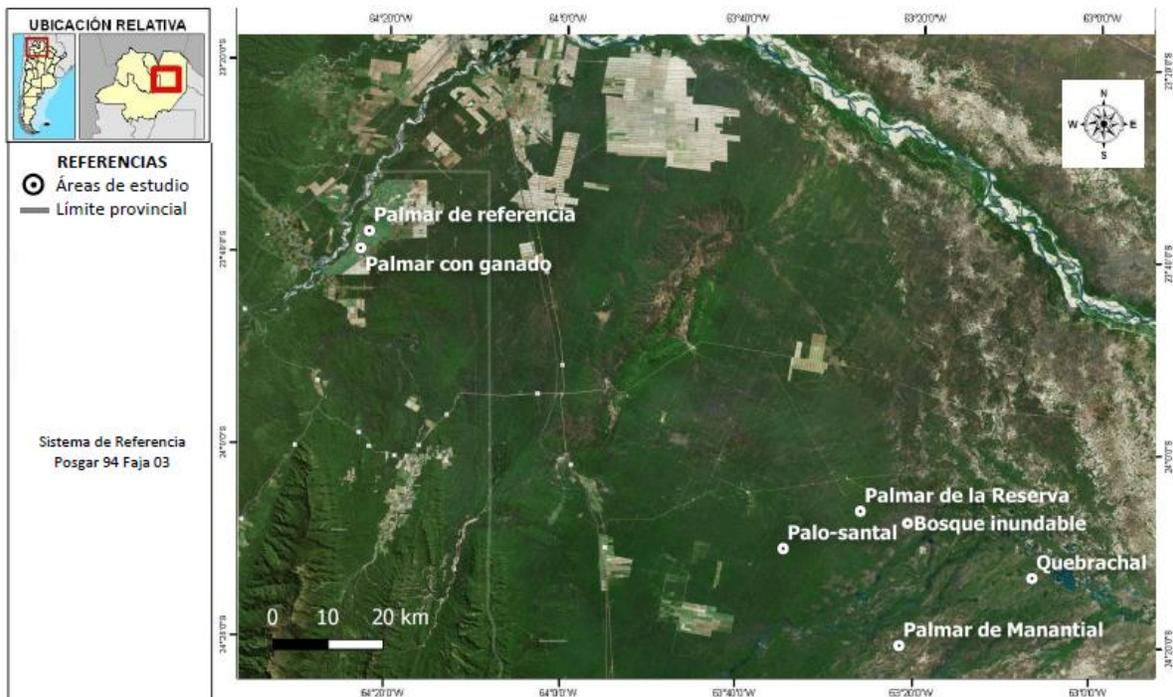


Figura 1.2. Palmar de *Copernicia alba* cercano a El Talar, Provincia de Jujuy, y cinco tipos de ambiente en el Área de Gestión Territorial Integrada Los Palmares, Provincia de Salta, Argentina.

1.8 Objetivo general de la tesis

El objetivo general de esta tesis es analizar el rol de la fauna silvestre y el ganado en la dispersión de semillas de *Copernicia alba* y determinar algunas variables que influyen en el proceso de regeneración de la especie con el fin de conocer su estado de conservación y, de ser necesario, sugerir medidas de manejo.

1.9 Objetivos específicos de los capítulos

Los objetivos del Capítulo II son:

1. Describir el patrón de producción de flores y frutos de *C. alba* y el número de frutos producidos por *C. alba* a lo largo del tiempo y de acuerdo al tamaño de la planta, en el Noroeste Argentino.

2. Determinar la relación entre la producción de estructuras reproductivas de *C. alba*, las precipitaciones y la temperatura en el Noroeste Argentino.

Los objetivos del Capítulo III son:

1. Determinar las especies dispersoras de *C. alba* y el papel que cumplen en la dispersión y germinación de las semillas en el Noroeste Argentino.
2. Evaluar la asociación del ganado con las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de *C. alba* en cinco tipos de hábitat en el Noroeste Argentino.

Los objetivos del Capítulo IV son:

1. Evaluar el impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de *C. alba* en un palmar en la provincia de Jujuy (Noroeste Argentino).
2. Determinar la densidad de renovales y el número de hojas ramoneadas y caracterizar los sitios donde existe regeneración de *C. alba* en presencia y ausencia de ganado.
3. Evaluar el impacto de la presencia de ganado sobre la supervivencia y regeneración de *C. alba*.
4. Comparar los sitios donde la fauna deposita las semillas de *C. alba* con los sitios donde existe regeneración.

Capítulo II. Patrones de floración y fructificación de *Copernicia alba*

2.1 Introducción

Las palmeras tienen algunas características particulares que explican su éxito evolutivo y ecológico pero que implican un desafío para su investigación, como un gran tamaño, crecimiento lento y largo ciclo de vida (Tregear et al., 2011). La producción de estructuras reproductivas (flores y frutos) es una etapa fundamental en el ciclo de vida de las palmeras (Ratsirarson et al., 1996; Quitete Portela et al., 2010; Lopez-Toledo et al., 2011). Entender la floración y fructificación de una especie de planta contribuye a comprender su ciclo de vida, la dispersión de sus semillas, la regeneración, cómo esta regeneración puede ser afectada por diversos factores y las consecuencias sobre la estructura poblacional final (Bruna, 2002; Wang & Smith, 2002).

Se sabe muy poco sobre la polinización de palmeras, a pesar de ser una de las familias de plantas más estudiadas (Barfod et al., 2011). En una revisión (Barfod et al., 2011) sobre más de 60 artículos sobre polinización de palmeras publicados en todo el mundo entre 1986 y 2010, se encontró que para 77 especies hay una gran variedad de polinizadores animales (abejas, escarabajos, moscas, otros insectos y mamíferos), además del viento. Algunos polinizadores, como los gorgojos, son especie-específicos y otros, como abejas y moscas, son generalistas. La polinización de *C. alba* es realizada por abejas (Moraes, 1991; Cisz, 2011) y por el viento (Mereles, 2001).

Por otra parte, el período de fructificación y el número de frutos producidos por *C. alba* constituyen una información fundamental para entender el ciclo de vida de la especie. La dispersión de frutos de *C. alba* es realizada por dos principales vectores: los animales y el agua. La cantidad de frutos dispersados depende de la estación del año en que se dé la fructificación y la temporada de lluvia y dinámica hidrológica (van den Broek et al., 2005; Schupp et al., 2010).

Muchas especies de palmeras se encuentran en ambientes de humedales, con una distribución estrechamente relacionada con el régimen de precipitaciones (Bjorholm et al.,

2005; Dransfield et al., 2008). En estos ambientes de humedales las palmeras forman paisajes característicos y tienen adaptaciones que garantizan el éxito reproductivo. Entre estas adaptaciones, las palmeras tienen la capacidad de germinar en agua con una mínima cantidad de oxígeno (Pacheco, 2001; Gomes et al., 2006) y los renovales y adultos consiguen sobrevivir en ambientes inundados (Svenning, 2001). Por otra parte, como otras especies de plantas de climas estacionales, las palmeras tienen la floración durante la estación húmeda, en sincronía con una mayor abundancia de polinizadores (Henderson et al., 2000; Sampaio & Scariot, 2008). Además, las palmeras tienen una fructificación extendida con un pico en la estación seca, incrementando la disponibilidad de frutos para los frugívoros en una época en que las otras especies de plantas no suelen fructificar (Ragusa-Netto & Fecchio, 2006; Keuroghlian & Eaton, 2008).

Para varias especies de palmeras se ha encontrado una variación en el patrón temporal de producción de flores y frutos a lo largo de la vida. Con un periodo al final del ciclo de vida, la senescencia, caracterizada por la reducción de la actividad vegetativa y/o reproductiva (Sampaio & Scariot, 2008). Se conocen tres tipos de senescencia: (1) cuando la reducción de la actividad reproductiva y/o vegetativa comienza luego de que la palmera alcanza la madurez reproductiva y dura gran parte del ciclo de vida (Barot & Gignoux, 1999), (2) cuando los individuos más viejos experimentan una rápida senescencia al final del ciclo de vida (Chazdon, 1992; Souza et al., 2003), y (3) cuando la actividad reproductiva y el crecimiento aumentan durante todo el ciclo de vida, no existiendo un período de senescencia, que es el caso de la mayoría de las palmeras (Oyama, 1990; Enright, 1992; Mendoza & Franco, 1998; Svenning, 2001; Berry & Gorchoy, 2004). Es importante considerar que podría existir una reducción en la actividad reproductiva de palmeras cuando se realiza un estudio sobre fenología para poder describir los patrones de floración y fructificación de manera más exacta y explicar posibles variaciones en los mismos.

Para *C. alba*, la información respecto a la floración y fructificación es variable. En los diferentes países donde la especie se encuentra distribuida se han descripto períodos de floración y fructificación diferentes con respecto a la duración y los meses en los que ocurre (Moraes, 1991; Mereles, 2001; Ragusa-Netto & Fecchio, 2006). En general, en Paraguay, Bolivia y Brasil, la floración de *C. alba* se da entre la primavera y el verano con

el inicio de la estación lluviosa y cálida entre agosto y noviembre, y la fructificación se da al final de la estación lluviosa y cálida y durante la estación seca, con un pico variable entre octubre y agosto (Moraes, 1991; Mereles, 2001; Ragusa Netto & Fecchio, 2006; Cisz, 2011). Se ha registrado una falta de sincronía en la producción de flores y frutos entre los distintos individuos en el mismo palmar (Mereles, 1999). Sin embargo, para Argentina no se ha realizado ningún estudio describiendo el patrón fenológico temporal de *C. alba* hasta el momento.

Debido al potencial uso de los frutos de *C. alba* como forraje para ganado (Castellani et al., 2014) y para extracción de cera (Degen & Negrelle, 2014) como se plantea en Paraguay, y ya que en Argentina la especie se distribuye en áreas donde es común la actividad ganadera, considero importante el estudio de la reproducción de la especie para tener información de base previa en caso de que se inicie en nuestro país la explotación de la palma blanca. Por otra parte, en un marco de cambio climático global, teniendo en cuenta que la distribución de las palmeras es afectada por variables climáticas (Walther et al., 2007; Eiserhardt et al., 2011) y que el cambio climático puede impactar también sobre los dispersores y polinizadores de *C. alba* (Dirzo et al., 2014), es necesario analizar el efecto de variables como las precipitaciones y la temperatura en la producción de estructuras reproductivas de *C. alba* para conocer las posibles consecuencias del cambio climático sobre esta especie.

2.1.1 *Objetivos específicos*

1. Describir el patrón de producción de flores y frutos de *C. alba* y el número de frutos producidos por *C. alba* a lo largo del tiempo y de acuerdo al tamaño de la planta, en el Noroeste Argentino.
2. Determinar la relación entre la producción de estructuras reproductivas de *C. alba*, las precipitaciones y la temperatura en el Noroeste Argentino.

2.2 Métodos

2.2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en un palmar cercano a la localidad de El Talar, Provincia de Jujuy (Fig. 2.1 y 1.2; coordenadas: S 23° 39,107', W 64° 20,522'). Este palmar ocupa 656 has (Puechagut et al., 2012) y pertenece a la empresa Ledesma S.A.A.I., y no ha tenido fuegos frecuentes.



Figura 2.1. Palmar de *Copernicia alba* cercano a El Talar, Provincia de Jujuy, Argentina.

Según la clasificación de zonas agrosocioeconómicas homogéneas del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), este palmar corresponde a la zona “Pedemonte con cultivos subtropicales y de primicia” (Piccolo et al., 2008), pero dado que se encuentra en una superficie inundable es poco probable que se den cultivos sobre él. Sin embargo, la expansión de la superficie cultivada hacia los bordes del palmar puede contribuir con su aislamiento. Las precipitaciones anuales en esta zona varían entre los 650 y 750 mm (Bravo et al., 1999), concentradas entre los meses de noviembre y abril (Fig. 2.2). Tiene suelo de incipiente desarrollo, con contenido de materia orgánica alto y pendiente del 1 al 2% (Nadir & Chafatinos, 1990).

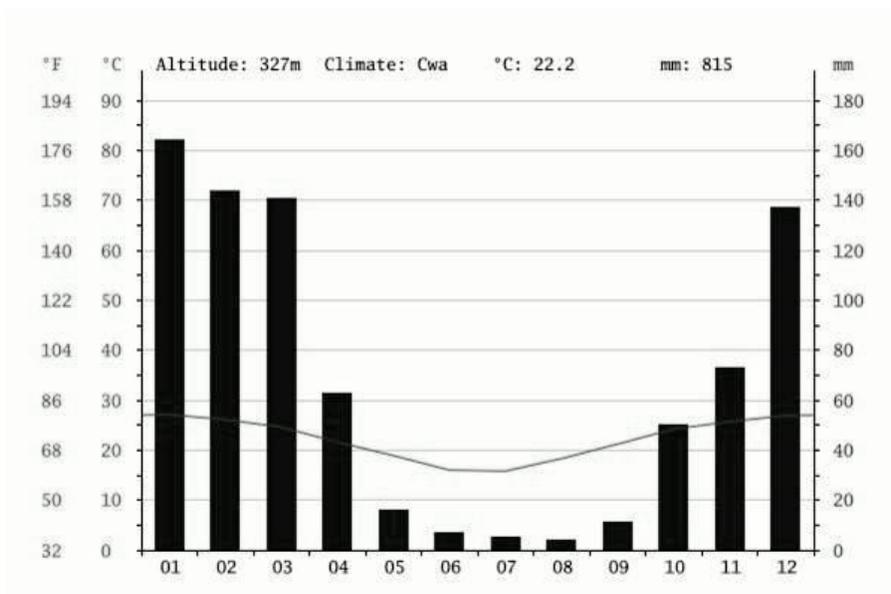


Figura 2.2. Climograma de la localidad de El Talar, Provincia de Salta, precipitaciones medias (barras) y temperaturas medias (línea) mensuales, período 1982-2012. (Fuente: es.climate-data.org, 2015).

Las especies vegetales predominantes en el palmar, además de *C. alba*, son *Geoffroea decorticans*, *Prosopis ruscifolia* y *Tabebuia nodosa*. Respecto a la fauna es notable la presencia de *Rhea americana*, *Tapirus terrestris*, *Tayassu pecari* y *Tayassu tajacu* (Chalukian et al., 2002).

2.2.2 Patrón temporal de producción de flores y frutos

Para describir el patrón temporal de floración y fructificación, determiné durante 19 meses (entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013) el estado fenológico de 50 palmeras de tamaño > 3 m, en el cual comenzarían a producir estructuras reproductivas de acuerdo con la bibliografía (Moraes, 1991). Las palmeras fueron marcadas con placas de aluminio, en dos parcelas de 25 palmeras cada una, separadas por una distancia de aproximadamente 6 km. Determiné visualmente, con ayuda de binoculares, si las palmeras marcadas mostraban inflorescencias y/o infrutescencias. En enero de 2012 y 2013 no registré datos ya que durante ese mes el acceso a las parcelas fue imposible debido a las lluvias e inundaciones en el área de estudio.

Para realizar el análisis del estado fenológico de las palmeras, comparé la proporción mensual de individuos con inflorescencias/infrutescencias entre las dos parcelas para determinar si se trataban como parcelas separadas o podían analizarse los datos de las 50 palmeras juntas. Para ello, utilicé la plataforma de modelos lineales generales y mixtos de Infostat (Di Rienzo et al., 2011; 2012), con la proporción de individuos con inflorescencias/infrutescencias (variables dependientes), con la fecha (mes/año; variable predictora) en que los seguimientos se realizaron como factor fijo con 19 niveles (19 meses), y el test *a posteriori* de Di Rienzo, Guzmán y Casanoves (DGC), que es más robusto que el test LSD de Fisher para detectar diferencias entre medias (Balzarini et al., 2008). Ya que se trata de medidas repetidas en el tiempo sobre los mismos individuos consideré los números identificadores de cada palmera como variable aleatoria (Di Rienzo et al., 2011).

Posteriormente, considerando a las 50 palmeras marcadas juntas, comparé la proporción de individuos que florecieron/fructificaron (variables dependientes) entre meses a lo largo de todo el seguimiento (mes contra mes, variable predictora como factor fijo de 19 niveles), entre los dos años de muestreo: Año 1 (septiembre de 2011 – agosto de 2012) y Año 2 (septiembre de 2012 – agosto de 2013), utilizando el año como factor fijo con dos niveles (año 1 y año 2), y entre los dos años de seguimiento dentro de cada mes considerando únicamente los 7 meses en los que tomé datos en los dos años. Para ello, utilicé la plataforma de modelos lineales generales y mixtos de Infostat (Di Rienzo et al., 2011; 2012), siempre considerando los números identificadores de cada palmera como variable aleatoria.

2.2.3. Patrón de floración y fructificación y su relación con el tamaño, la temperatura y las precipitaciones

Determiné la altura hasta la base de la copa de las 50 palmeras marcadas en cada parcela utilizando un tubo telescópico graduado. Sólo medí la altura una vez, al inicio del seguimiento, porque cuando *C. alba* supera los 3 m de altura comienza un período de elongación muy lento (Moraes, 1991), por lo que no habría ocurrido un cambio importante de los tamaños medidos durante el tiempo de seguimiento.

Los datos de precipitaciones y temperatura fueron obtenidos de una estación meteorológica localizada en el área de estudio, a pocos metros de una de las parcelas y a 6 km de la otra parcela de seguimiento de palmeras adultas. La empresa Ledesma S.A.A.I proveyó la información sobre las precipitaciones registradas diariamente entre enero de 1978 y diciembre de 2014, un total de 432 meses (12 meses x 36 años), y sobre las temperaturas máxima y mínima diarias registradas desde enero de 2000 hasta diciembre de 2014, un total de 180 meses (12 meses por 15 años). Con estos datos calculé las variables climáticas para cada mes en el tiempo histórico (las precipitaciones medias para cada mes de cada año entre 1978 y 2014 y las temperaturas medias para cada mes de cada año entre 2001 y 2014, obteniendo un valor de precipitaciones y uno de temperatura media para cada mes) y durante el tiempo de seguimiento (precipitaciones mensuales y temperaturas medias mensuales desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013).

Para evaluar la relación entre la probabilidad de producir inflorescencias/infrutescencias, el tamaño de los individuos marcados y seguidos y las variables climáticas (durante el tiempo de seguimiento y en el tiempo histórico), ajusté un modelo de regresión logístico utilizando la plataforma de modelos lineales generalizados mixtos de Infostat (Di Rienzo et al., 2012; 2014) para una variable con distribución binaria y función de enlace logit (presencia o ausencia de inflorescencias/infrutescencias). El tamaño de los individuos, las precipitaciones mensuales, la temperatura media mensual y la amplitud térmica media mensual son las covariables (efectos fijos del modelo) y los efectos aleatorios en el modelo son los efectos de la identificación de cada individuo, el año y el mes de seguimiento anidado dentro del año ya que las observaciones se realizaron sobre los mismos 50 individuos. Con los valores ajustados al modelo grafiqué la probabilidad de floración/fructificación en relación a las variables encontradas como explicativas.

2.2.4 Determinación de la producción de frutos y su relación con el tamaño, las precipitaciones y la temperatura

Para contar el número de frutos producidos por individuo, tomé durante los 19 meses de seguimiento, una fotografía de cada palmera marcada, siempre ubicándome a la misma distancia de los frutos, observando que la luz solar no interfiriera en la resolución e

incluyendo a todas las infrutescencias en el marco de la foto. Posteriormente, superponiendo una grilla de 2500 subdivisiones sobre las fotografías utilizando el software Adobe Photoshop CS5 (Seimert, 2010), en gabinete conté los frutos maduros marcando cada subdivisión que presentara frutos para evitar contar dos veces los mismos frutos. Realicé este procedimiento para las 23 palmeras que fructificaron en el período de seguimiento (no consideré las 27 que no fructificaron) y corroboré la técnica con el número de frutos contados en el campo. Es importante destacar que el número de frutos reportado no es la cantidad producida por mes sino la cantidad cuantificada cada mes, los mismos frutos en la misma palmera pueden haber sido contados en meses sucesivos.

Con el fin de determinar si existen diferencias entre meses dentro de cada año de seguimiento (factor fijo con 19 niveles) comparé el promedio del número de frutos contados por mes (variable dependiente) utilizando modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC, incluyendo únicamente a todas las palmeras que produjeron frutos (n= 23 palmeras) y al número identificador de cada palmera como factor aleatorio, ya que el conteo de individuos se realizó mensualmente en los mismos individuos (Di Rienzo et al., 2012; 2014).

Para evaluar la relación entre la cantidad de frutos producidos, el tamaño de los individuos marcados y seguidos y las variables climáticas (en el tiempo de seguimiento y el tiempo histórico) ajusté un modelo de regresión Poisson con función de enlace log (el número de frutos es un conteo) utilizando la plataforma de modelos lineales generalizados y mixtos de Infostat (Di Rienzo et al., 2012; 2014). El tamaño de los individuos, las precipitaciones mensuales, la temperatura media mensual y la amplitud térmica media mensual son las covariables (efectos fijos del modelo) y los efectos aleatorios en el modelo son los efectos de la identificación de cada individuo, el año y el mes de seguimiento anidado dentro del año ya que las observaciones se realizaron sobre los mismos individuos. Con los valores ajustados al modelo grafiqué la probabilidad de floración/fructificación en relación a las variables encontradas como explicativas.

2.2.5 Comparación de las variables climáticas entre el tiempo de seguimiento y el tiempo histórico

Para evaluar cuánto se desviaron los patrones temporales observados en las precipitaciones mensuales (n=432 meses), en las temperaturas medias y en las amplitudes térmicas (n= 180 meses) en relación a los patrones históricos mensuales comparé entre meses (n= 25 meses) utilizando modelos lineales generales y mixtos (Di Rienzo et al., 2011; 2012) con los meses como factor fijo con 12 niveles y las precipitaciones mensuales como variable de respuesta.

Además, para evaluar si hubo diferencias en las precipitaciones mensuales entre la estación seca y estación húmeda a lo largo del tiempo, comparé los promedios de los registros históricos con los registros durante el tiempo de seguimiento (n= 216 meses/estación en el tiempo histórico, 6 meses/estación en cada año de seguimiento) utilizando modelos lineales generales y mixtos y realicé el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012). Para este análisis consideré el tiempo como factor fijo con tres niveles (histórico, Año 1 y Año 2 de seguimiento) y las precipitaciones mensuales como variable de respuesta.

2.3 Resultados

2.3.1 Comparación entre parcelas de seguimiento

No encontré diferencias significativas en la proporción mensual de palmeras marcadas con frutos ($0,22 \pm 0,02$ vs. $0,20 \pm 0,02$; $F= 0,06$; $p= 0,80$) o flores ($0,14 \pm 0,02$ vs. $0,10 \pm 0,02$; $F= 2,38$; $p= 0,12$) entre las parcelas. Dado que no encontré diferencias significativas entre las dos parcelas donde se llevó a cabo el seguimiento de palmeras marcadas, realicé los análisis de este capítulo considerando las 50 palmeras marcadas en las dos parcelas.

2.3.2 Patrón temporal de floración

En el primer año florecieron 30/50 palmeras marcadas y seguidas y en el segundo año florecieron 33/50, 26 de las cuales (52% del total de palmeras marcadas) florecieron los dos años. Sin embargo, 15 palmeras (30%) no florecieron en ninguno de los dos años. No encontré diferencias significativas entre el primer y segundo año de muestreo en la proporción total de palmeras que florecieron (Año 1: $0,11 \pm 0,02$ y Año 2: $0,14 \pm 0,02$; $F=1,76$; $p=0,18$). Encontré mayor proporción de palmeras con inflorescencias en el mes de septiembre en el segundo año ($0,12 \pm 0,03$) que en el primero ($0,00 \pm 0,00$; $F=6,68$; $p<0,05$), y en el mes de diciembre en el segundo año ($0,54 \pm 0,06$) que en el primero ($0,06 \pm 0,06$; $F=37,04$; $p<0,05$). En los meses de mayo, junio, julio y agosto no encontré palmeras con flores en ninguno de los dos años. Registré significativamente mayor proporción de individuos con flores en octubre y noviembre del primer año de seguimiento y en noviembre y diciembre del segundo año que en el resto de los meses de seguimiento ($F=26,59$; $p<0,05$; Fig. 2.3).

2.3.3 Patrón temporal de fructificación

En el primer año fructificaron 16/50 palmeras, en el segundo año fructificaron 18/50 palmeras, 11 de las cuales (22% de las 50 marcadas) fructificaron los dos años. Sin embargo, 27 palmeras (54% del total) no fructificaron en ninguno de los dos años. Considerando a las 30 palmeras que florecieron en el primer año, 22 de ellas llegaron a producir frutos en alguno de los dos años de seguimiento. No encontré diferencias significativas entre el primer y segundo año de seguimiento en la proporción total de palmeras que fructificaron (Año 1: $0,19 \pm 0,02$ y Año 2: $0,22 \pm 0,02$; $F=0,82$; $p=0,36$). En julio y agosto del segundo año encontré mayor proporción de palmeras con infrutescencias (julio: $0,32 \pm 0,06$; agosto: $0,32 \pm 0,05$) que en el primero (julio: $0,10 \pm 0,05$; agosto: $0,06 \pm 0,05$; julio: $F=8,11$; agosto: $F=12,09$ $p<0,05$). En septiembre, noviembre y diciembre del primer año registré más individuos con infrutescencias (septiembre: $0,26 \pm 0,05$; noviembre: $0,26 \pm 0,04$; diciembre: $0,22 \pm 0,04$) que en el segundo (septiembre: $0,02 \pm 0,05$; noviembre y diciembre: $0,00 \pm 0,00$ septiembre: $F=14,10$; noviembre: $F=17,71$; diciembre:

F= 13,82; p<0,05). Detecté una proporción significativamente menor de individuos que fructificaron en julio y agosto del primer año y septiembre a diciembre del segundo año que en el resto de los meses de seguimiento (F= 4,56; p<0,05; Fig. 2.3).

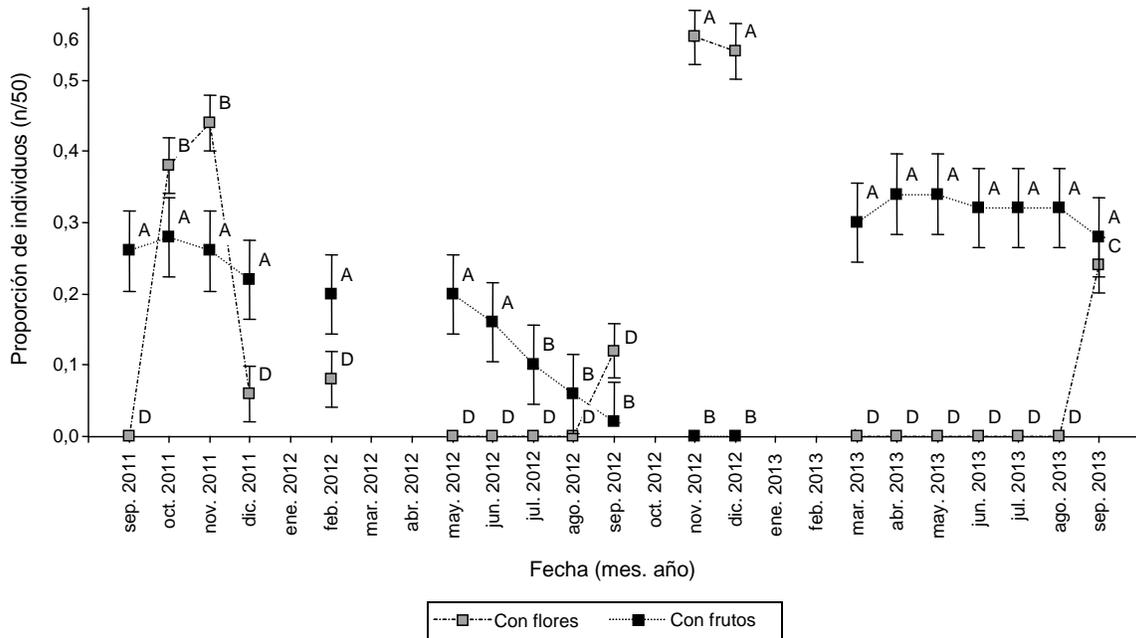


Figura 2.3. Proporción de individuos con flores o frutos en 50 palmeras marcadas y seguidas desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy. Los resultados se expresan como media \pm E.E. Letras distintas indican diferencias significativas entre meses (p<0,05).

2.3.4 Patrón de floración y fructificación y su relación con el tamaño, la temperatura y las precipitaciones

Ninguno de los 11 individuos marcados menores a 5 m de tamaño floreció o fructificó durante los dos años del seguimiento. La probabilidad de que las palmeras produzcan estructuras reproductivas está directamente relacionada con el tamaño (Tabla 2.1). La producción de flores está directamente relacionada con la temperatura media y la producción de frutos está inversamente relacionada con la temperatura media, aunque el efecto de las variables climáticas es substancialmente menor que el del tamaño. No se registró floración por debajo de la temperatura mediana de 22,57°C (percentil 50; Fig. 2.4 y Tabla 2.1). Las precipitaciones históricas mostraron un efecto negativo sobre la

probabilidad de floración de *C. alba*, pero positivo de la temperatura media histórica y la amplitud térmica histórica (Tabla 2.1). La amplitud térmica histórica presentó un efecto negativo en la probabilidad de fructificación (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Efecto del tamaño y variables climáticas registradas durante el periodo de seguimiento e históricas sobre la probabilidad de floración y fructificación de 50 palmeras marcadas y seguidas desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy. En negrita se muestran los resultados significativos.

Variable (en el tiempo de seguimiento)	Floración		Fructificación	
	z	p	z	p
Tamaño (m)	4,26	<0,0001	4,71	<0,0001
Precipitaciones (mm)	0,56	0,5788	-1,74	0,0821
Temperatura media (°C)	2,82	0,0048	-2,50	0,0125
Precipitaciones*Temperatura media	-0,58	0,5643	1,75	0,0799
Amplitud térmica (°C)	1,43	0,1516	-1,76	0,0776
Variable (tiempo histórico)	z	p	z	p
Precipitaciones (mm)	-4,5	<0,0001	0,06	0,9624
Temperatura media (°C)	5,41	<0,0001	-1,63	0,1054
Precipitaciones*Temperatura media	-0,42	0,67	-0,73	0,46
Amplitud térmica (°C)	2,88	0,0037	-2,14	0,0321

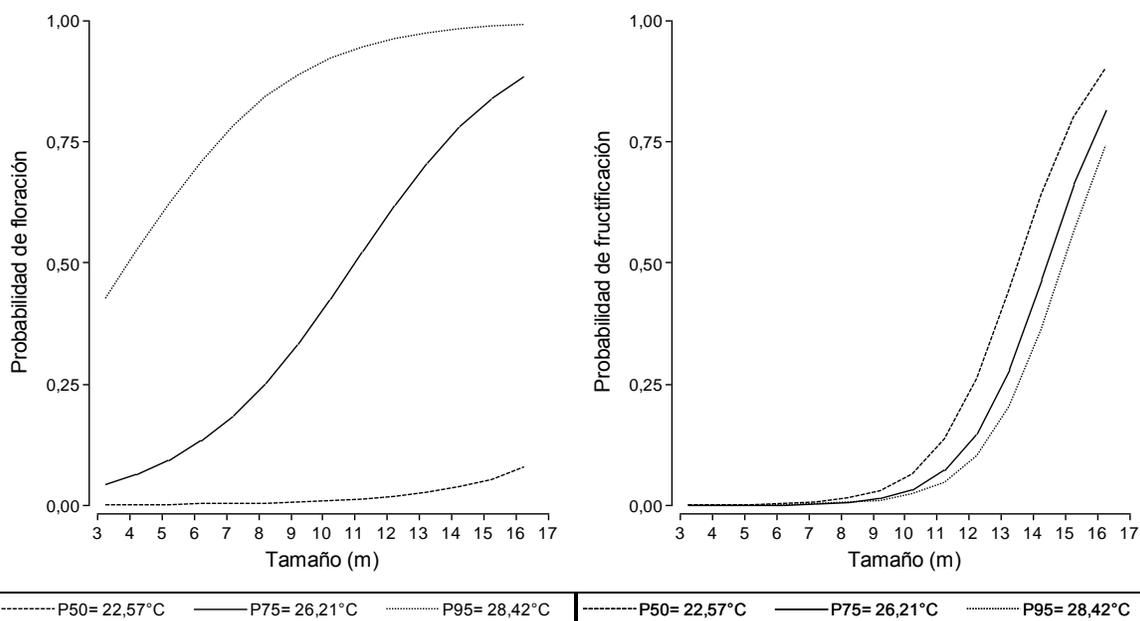


Figura 2.4. Probabilidad de floración (izq.) y de fructificación (der.) en relación al tamaño de 50 palmeras marcadas y seguidas desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy. Cada curva representa una temperatura, para los percentiles 50, 75 y 95 de la distribución de temperaturas.

2.3.5 Producción de frutos y su relación con el tamaño, las precipitaciones y la temperatura

En el primer año de seguimiento encontré significativamente mayor promedio del número de frutos por palmera en septiembre y octubre que en el resto de los meses del seguimiento ($F= 7,30,82$; $p<0,05$) y en el segundo año encontré menor promedio del número de frutos en septiembre, noviembre y diciembre que en el resto de los meses de seguimiento ($F= 2,25$; $p<0,05$; Fig. 2.5).

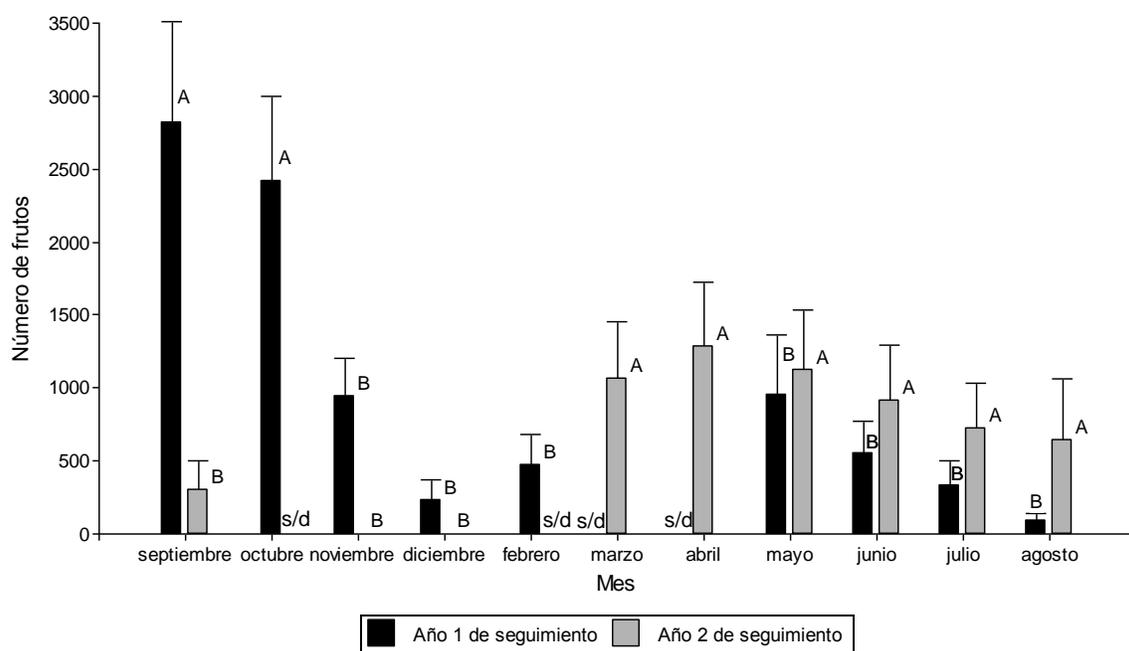


Figura 2.5. Promedio del número de frutos contados por mes en 23 palmeras desde septiembre de 2011 a agosto de 2012 (Año 1) y desde septiembre de 2012 a septiembre de 2013 (Año 2) en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy. Los resultados se muestran como media \pm E.E. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0,05$). s/d= sin datos.

Encontré una relación positiva significativa entre el número de frutos producidos por palmera por mes y el tamaño de cada palmera ($z= 3,53$; $p<0,05$) y a medida que disminuye la temperatura media mensual es mayor el número de frutos producidos por palmera ($z= -2,86$; $p<0,05$; Fig. 2.6). No encontré una relación entre el número de frutos por palmera y las precipitaciones mensuales durante el tiempo de seguimiento ($z= -0,78$; $p= 0,43$), ni con la amplitud térmica ($z= -1,53$; $p= 0,12$). Tampoco hubo interacción entre las precipitaciones

mensuales y la temperatura media ($z= 0,75$; $p= 0,45$). Por otra parte, encontré que en el tiempo histórico hay una relación negativa entre el número de frutos y la temperatura media histórica ($z= -2,5$; $p<0,05$) pero ni la amplitud térmica histórica ($z= -0,73$; $p= 0,46$) ni las precipitaciones históricas ($z= 1,26$; $p= 0,20$) en cada mes afectan el número de frutos producidos. Tampoco hubo interacción entre las precipitaciones mensuales y la temperatura media en el tiempo histórico ($z= -1,20$; $p= 0,22$).

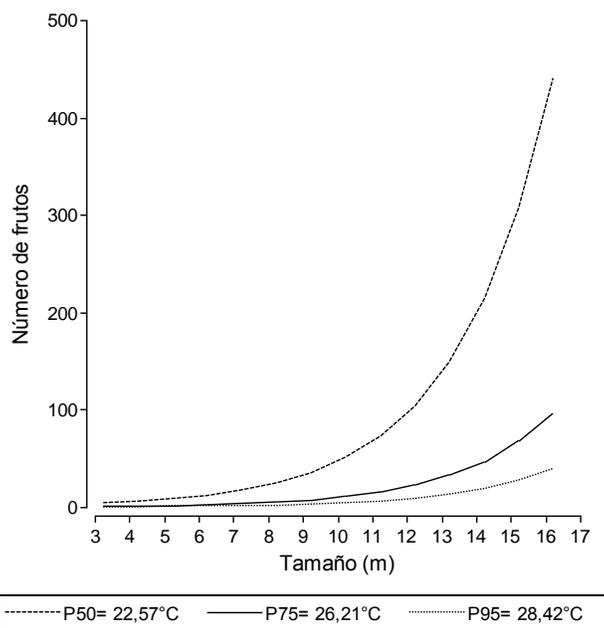


Figura 2.6. Número de frutos contados por mes en relación al tamaño de 23 palmeras marcadas y seguidas desde septiembre de 2011 a septiembre de 2013 en un palmar de *Copernicia alba* cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy. Cada curva representa una temperatura, para los percentiles 50, 75 y 95 de la distribución de temperaturas.

2.3.6 Comparación de las variables climáticas entre el tiempo de seguimiento y el tiempo histórico

Considerando las precipitaciones mensuales promedio durante el tiempo de seguimiento de 50 palmeras adultas, encontré que existe un período con significativamente mayores precipitaciones que va de noviembre a abril y un período con menos precipitaciones desde mayo a octubre ($F= 2,55$; $p<0,05$; Fig. 2.7). Además, para el tiempo histórico se marca un período de cinco meses con significativamente menos precipitaciones

(de mayo a octubre) que los otros meses, dos meses con mayores precipitaciones (enero y marzo), y el resto con precipitaciones intermedias ($F= 49,40$; $p<0,05$; Fig. 2.7).

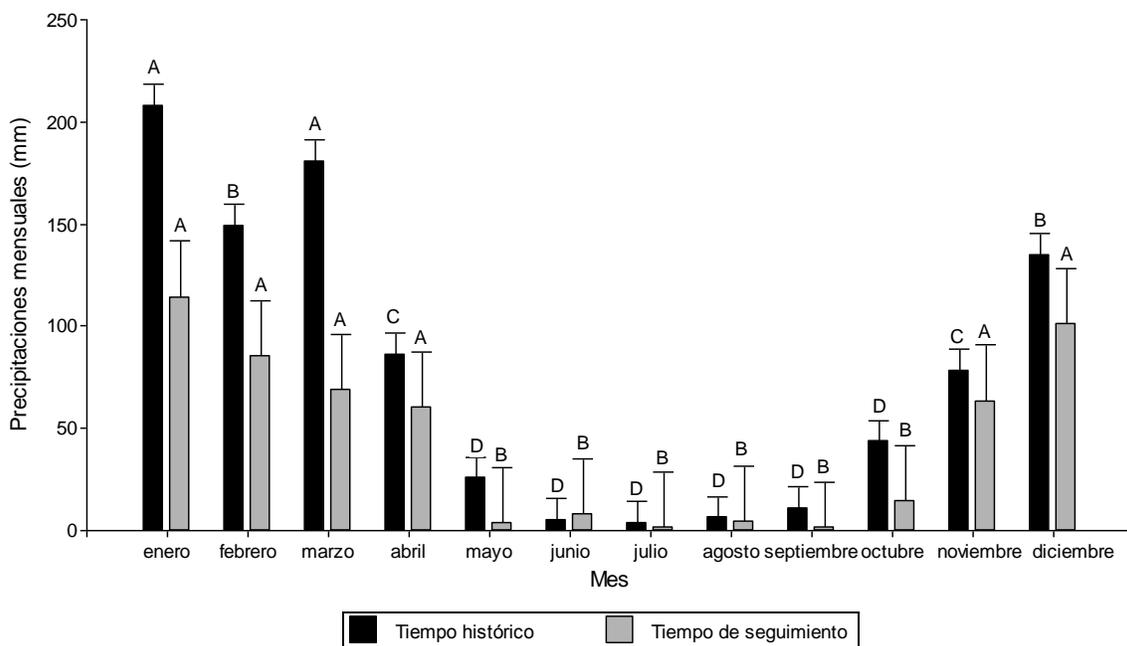


Figura 2.7. Promedio de las precipitaciones mensuales entre enero de 1978 y diciembre de 2014 (tiempo histórico) y entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 (tiempo de seguimiento) en un palmar cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy ($n= 432$ y 25 meses, respectivamente). Los datos fueron provistos por la empresa Ledesma S.A.A.I. Los resultados se muestran como media \pm E.E. Letras diferentes indican diferencias significativas entre meses dentro de cada tiempo ($p<0,05$).

Las precipitaciones mensuales promedio durante el tiempo de seguimiento de 50 palmeras adultas durante la estación húmeda (noviembre a abril) fueron de $109,42 \pm 39,85$ mm/mes en el primer año y de $54,58 \pm 39,85$ mm en el segundo, y en el tiempo histórico se registró un promedio de $137,48 \pm 4,43$ mm/mes. Las precipitaciones en el tiempo histórico fueron similares al primer año de seguimiento durante la estación húmeda y significativamente mayores a las registradas en el segundo año de seguimiento ($F= 3,20$; $p<0,05$; Fig. 2.8). No encontré diferencias significativas en las precipitaciones registradas en la estación seca (mayo a octubre) entre el tiempo histórico y los dos años de seguimiento ($F= 1,02$; $p>0,05$).

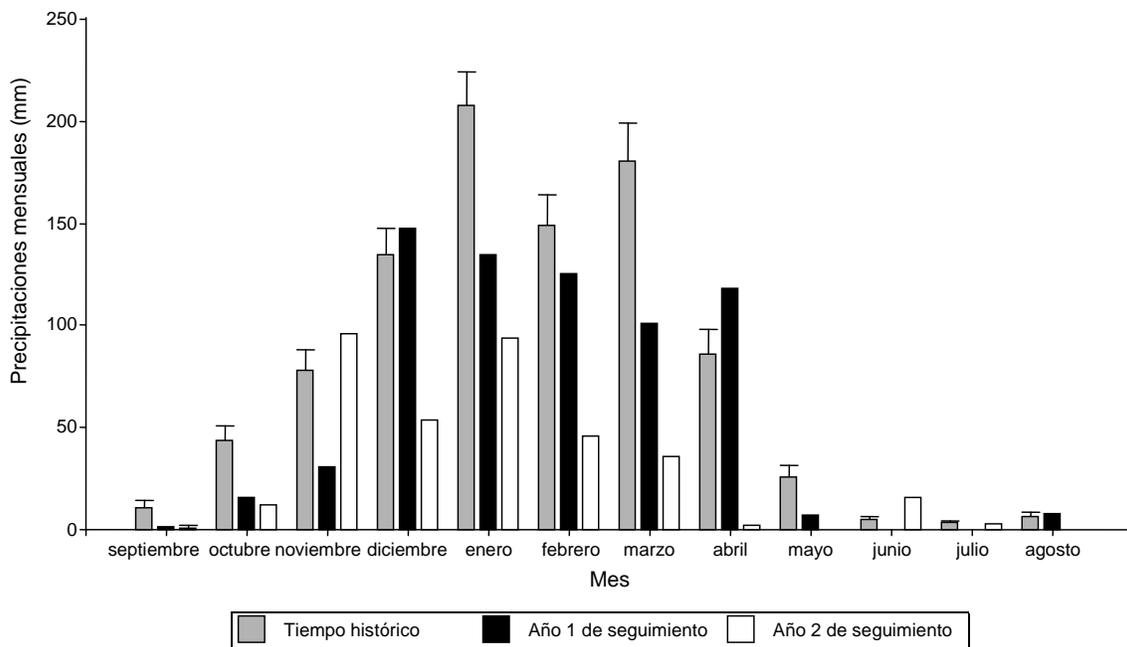


Figura 2.8. Promedio de las precipitaciones mensuales entre enero de 1978 y diciembre de 2014 (tiempo histórico), y precipitaciones mensuales desde septiembre de 2011 a agosto de 2012 (Año 1 de seguimiento) y desde septiembre de 2012 a agosto de 2013 (Año 2 de seguimiento) en un palmar cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy (n= 432, 12 y 12 meses, respectivamente). Los datos fueron provistos por la empresa Ledesma S.A.A.I.

La temperatura media anual durante el tiempo de seguimiento de 50 palmeras adultas fue de $22,73 \pm 0,21^{\circ}\text{C}$, significativamente mayor a los $22,31 \pm 0,08^{\circ}\text{C}$ de promedio en el tiempo histórico ($F= 3,70$; $p < 0,05$). Además, puede observarse que, aunque existen diferencias significativas entre casi todos los meses durante el tiempo de seguimiento ($F= 87,84$; $p < 0,05$; Fig. 2.9), podría distinguirse un período en que las temperaturas medias son significativamente mayores, y va desde octubre a marzo, coincidiendo con la estación húmeda. Para el tiempo histórico la situación es similar, apareciendo un período de seis meses más fríos (de abril a septiembre) y seis meses con mayor temperatura (de octubre a marzo; $F= 628,89$; $p < 0,05$; Fig. 2.9).

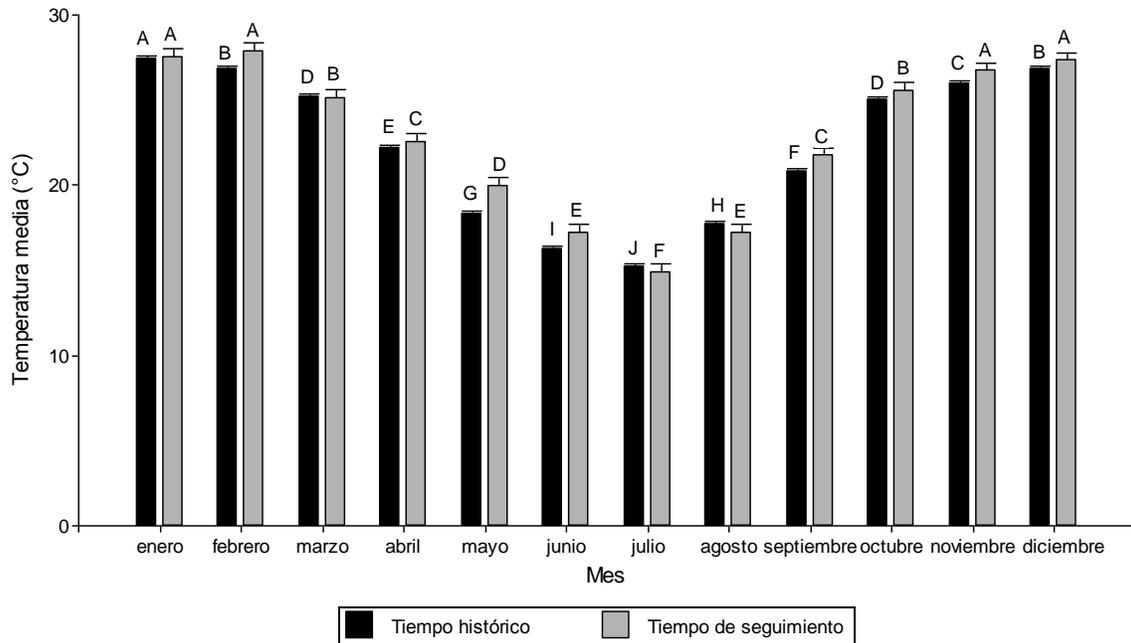


Figura 2.9. Promedio mensual de la temperatura media diaria entre enero de 2000 y diciembre de 2014 (tiempo histórico) y entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 (tiempo de seguimiento) en un palmar cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy (n= 180 y 25 meses, respectivamente). Los datos fueron provistos por la empresa Ledesma S.A.A.I. Los resultados se muestran como media \pm E.E. Letras diferentes indican diferencias significativas entre meses dentro de cada tiempo ($p < 0,05$).

La temperatura media en la estación seca (de mayo a octubre) durante el tiempo de seguimiento fue de $19,61 \pm 0,83^{\circ}\text{C}$, significativamente menor a la temperatura media en la estación húmeda (de noviembre a abril [$26,17 \pm 0,87^{\circ}\text{C}$; $F = 29,82$; $p < 0,05$]). Considerando el tiempo histórico, la temperatura media en la estación húmeda ($25,71 \pm 0,31^{\circ}\text{C}$) fue significativamente mayor a la registrada en la estación seca ($18,87 \pm 0,31^{\circ}\text{C}$; $F = 249,39$; $p < 0,05$; Fig. 2.10).

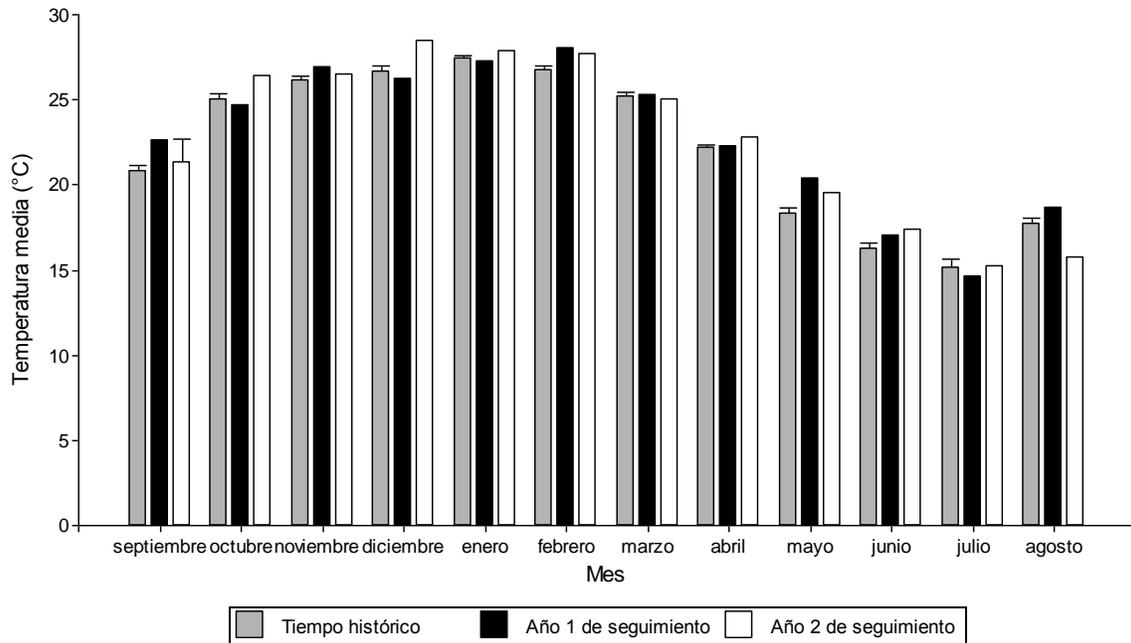


Figura 2.10. Promedio de la temperatura mensual entre enero de 2000 y diciembre de 2014 (tiempo histórico), y temperatura media mensual desde septiembre de 2011 a agosto de 2012 (Año 1 de seguimiento) y desde septiembre de 2012 a agosto de 2013 (Año 2 de seguimiento) en un palmar cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy (n= 180, 12 y 12 meses, respectivamente). Los datos fueron provistos por la empresa Ledesma S.A.A.I.

Con respecto a la amplitud térmica diaria, durante el tiempo de seguimiento fue de un promedio de $14,55 \pm 0,18^{\circ}\text{C}$, significativamente mayor a la amplitud promedio de $13,40 \pm 0,07^{\circ}\text{C}$ registrada en el tiempo histórico ($F= 35,69$; $p < 0,05$). Además, durante el tiempo de seguimiento se observan claramente tres meses con mayor amplitud térmica (de julio a septiembre) y el resto de los meses con amplitud térmica similar ($F= 11,59$; $p < 0,05$; Fig. 2.11). Ya para el tiempo histórico hay más diferencias significativas entre los meses en la amplitud térmica, aunque se observa un patrón similar al encontrado en el tiempo de seguimiento ($F= 88,29$; $p < 0,05$; Fig. 2.11). La amplitud térmica media en la estación seca (de mayo a octubre) durante el tiempo de seguimiento fue de $15,92 \pm 0,93^{\circ}\text{C}$, significativamente mayor a la amplitud térmica media en la estación húmeda ($11,29 \pm 0,97^{\circ}\text{C}$; $F= 29,82$; $p < 0,05$).

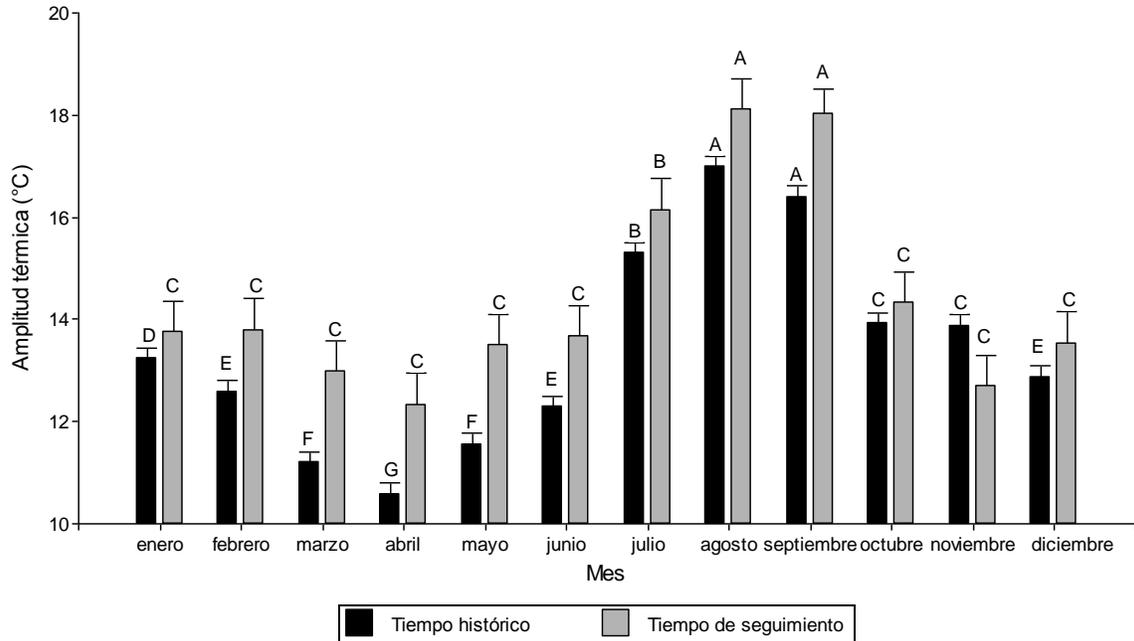


Figura 2.11. Promedio mensual de la amplitud térmica diaria entre enero de 2000 y diciembre de 2014 (tiempo histórico) y entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013 (tiempo de seguimiento) en un palmar cercano a la localidad de El Talar, provincia de Jujuy (n= 180 y 25 meses, respectivamente). Los datos fueron provistos por la empresa Ledesma S.A.A.I. Los resultados se muestran como media \pm E.E. Letras diferentes indican diferencias significativas entre meses dentro de cada tiempo ($p < 0,05$).

2.4 Discusión

2.4.1. Patrón temporal de floración

Con respecto a la floración de *C. alba*, observé una ventana de floración de entre tres y cuatro meses en cada año de seguimiento, en el primer año entre octubre y diciembre y en el segundo en septiembre, noviembre y diciembre. Este período de floración refleja el de cada palmera individualmente, ya que cada una mostró inflorescencias durante al menos los dos meses del pico de floración seguidos. El período de floración está fuertemente influenciado por la temperatura media mensual y coincide con el inicio de la temporada de lluvias, abarcando el final de la primavera y el comienzo del verano. Un patrón similar ha sido encontrado en otras especies de palmeras, tales como *Licuala ramsayi* (Gorman, 1996) y *Geonoma schottiana* (Sampaio & Scariot, 2008), en las que la producción de flores se encuentra relativamente concentrada atribuyendo la floración en el inicio de la estación

húmeda y más cálida a un aumento en la actividad de los polinizadores luego de un período de menor actividad en la estación seca y fría (Poi de Neiff, 2001; Voeks, 2002).

El pico de floración en el palmar estudiado se da algunos meses después que lo observado en el Pantanal brasileño (agosto y septiembre; Ragusa-Netto & Fecchio, 2006) y el noreste de Bolivia (agosto a octubre; Moraes, 1991). Esto puede deberse a la influencia de una mayor temperatura en estos lugares, ya que en el noreste boliviano la temperatura media mensual varía entre 24,3 y 27,9°C y la media anual está por encima de los 26°C y en el Pantanal brasileño la temperatura media varía entre 20°C en la estación seca y 27°C en la estación húmeda (Moraes, 1991; Ragusa-Netto & Fecchio, 2006). En el sudoeste de Paraguay, se observó el mismo período de floración que en el área de estudio (Mereles, 2001). En el sudoeste de Paraguay la temperatura media anual es similar a la observada en el área de estudio, con una media anual de 23-24°C (Mereles, 1999). Por otra parte, si bien las precipitaciones durante el período de seguimiento no parecen estar relacionadas con la probabilidad de floración, las precipitaciones históricas la afectan negativamente, por lo que el mayor pico de floración en el segundo año de seguimiento podría estar relacionado con menores precipitaciones mensuales durante la estación húmeda en ese año.

2.4.2 Patrón temporal de fructificación

Con respecto al período de fructificación, en los dos años de seguimiento se encontró un patrón diferente tanto de proporción de palmeras con fructificación como de número de frutos producidos. Sin embargo, la fructificación parece tener una relación inversa con la temperatura media tanto durante el tiempo de seguimiento como histórica, y con la amplitud térmica histórica, lo que parece observarse ya que en los meses más cálidos (noviembre diciembre y febrero) registré menor número de frutos y proporción de palmeras con infrutescencias en al menos uno de los dos años de seguimiento. Por otra parte, cuando se considera la distribución espacial de la especie se observa que en otras regiones la fructificación también ocurre en períodos diferentes. En el sudoeste paraguayo, el pico de fructificación es de febrero a agosto y los frutos caen a fines del invierno (Mereles, 1999; Cisz, 2011). Para el pantanal de Brasil se ha reportado que *C. alba* fructifica desde diciembre a mayo, coincidiendo con el período de temperaturas más altas (Ragusa Netto &

Fecchio, 2006), y en el noreste de Bolivia la fructificación se da desde octubre hasta mayo (Moraes, 1991). Considerando la relación inversa entre la fructificación y la temperatura media, el patrón de producción de frutos de *C. alba* encontrado en el área de estudio se parece más al presente en el sudoeste paraguayo, siendo mayor en los meses más fríos y, como la floración, podría estar relacionado con que la temperatura media anual es similar a la observada en el área de estudio (Mereles, 1999).

Diferentes individuos fructificando en distintos momentos del año y la presencia de frutos extendida por varios meses ya fue descrita para *C. alba* en otros trabajos en Paraguay (Mereles, 1999, 2001; Cisz, 2011). Esto sugeriría una falta de sincronía en la fructificación que podría ser explicada por la falta de sincronía en la apertura de las flores dentro de cada inflorescencia. La asincronía de la apertura de las flores ha sido descrita para algunas especies de palmeras (Henderson, 2002; Barfod et al., 2011), esto causaría que las flores fueran polinizadas en distintos tiempos y, consecuentemente, los frutos aparecerían y madurarían fuera de sincronía. Además, la permanencia de los frutos de *C. alba* unidos a la infrutescencia durante varios meses (Mereles, 1999, 2001; Cisz, 2011) y la asincronía en la apertura de las flores, que no ha sido evaluada en este estudio pero fue registrada para otras especies (Henderson, 2002; Barfod et al., 2011), podrían explicar que haya encontrado frutos en las palmeras prácticamente en casi todos los meses de seguimiento considerando que encontré palmeras con inflorescencias en ventanas de floración de tres o cuatro meses en cada año de seguimiento.

2.4.3 Patrón de floración y fructificación por tamaño

Tanto la probabilidad de floración y fructificación como la cantidad de frutos que produjeron las palmeras durante los dos años de seguimiento estarían fuertemente influenciadas por el tamaño de la palmera, incrementando la producción de estructuras reproductivas a medida que aumenta de tamaño. En *C. alba* parece prevalecer que la actividad reproductiva aumenta durante todo el ciclo de vida de la palmera (Oyama, 1990; Enright, 1992; Mendoza & Franco, 1998; Svenning, 2001; Berry & Gorchoy, 2004). Existe también la posibilidad de que los individuos de mayor tamaño estén más expuestos a ser polinizados por el viento y por los insectos, por lo que producen más frutos que los que son

de menor tamaño y se encuentran por debajo del dosel (Svenning, 2001). Esto coincide con el hecho de que, a partir de los datos obtenidos en esta tesis, encontré que la producción de inflorescencias comenzaría cuando las palmeras alcanzan unos 5 m de altura y la producción de frutos sólo comenzaría cuando las palmeras alcanzan unos 9 o 10 m. En un palmar en Beni, Bolivia, se encontró que *C. alba* comienza a mostrar estructuras reproductivas cuando alcanzan los 3 m de tamaño (Moraes, 1991) y en dos estudios sobre la especie realizados en Paraguay se consideran adultos (por presentar estructuras reproductivas) a todos los individuos de más de 3 m de tamaño (Cisz, 2011; Degen & Negrelle, 2014). Aunque pareciera que en el área de estudio *C. alba* alcanza la madurez reproductiva con un tamaño mayor que en otros lugares donde la palmera se distribuye, no he encontrado estudios analizando diferencialmente la floración y fructificación en relación al tamaño de los individuos.

2.4.4 Conclusión del capítulo

De acuerdo a los resultados de este capítulo, la fenología de *C. alba* estaría determinada principalmente por la temperatura en cuanto a la producción de inflorescencias. A la vez, las flores en las inflorescencias podrían abrirse asincrónicamente, como sucede en otras especies de palmeras (Barfod et al, 2011), generando frutos que quedarían en las infrutescencias la mayor parte del año. Este patrón temporal de producción de estructuras reproductivas, principalmente en lo relacionado a la floración, parece variar levemente de acuerdo a la distribución geográfica de *C. alba*, probablemente de acuerdo a variaciones climáticas en los diferentes puntos de su distribución. Por otra parte, la actividad reproductiva de *C. alba* aumenta con el tamaño, aunque el tamaño en que comienza la actividad reproductiva también varía de acuerdo a la distribución geográfica.

Como se puede observar en este capítulo, las precipitaciones disminuyeron y la temperatura media aumentó significativamente durante el tiempo de seguimiento en relación al tiempo histórico y estas variables tendrían una influencia en la actividad reproductiva de *C. alba*. Teniendo en consideración que las palmeras son sensibles a variaciones climáticas (Eiserhard et al., 2011) y que han sido calificadas como indicadoras de cambio climático (Walther et al., 2007), en un momento en que hay cada vez más

evidencias de que está ocurriendo un cambio en el clima del mundo, creo necesario monitorear la fenología de *C. alba*, principalmente en relación a una influencia en el período de floración que podría adelantarse, con el tiempo, al de mayor actividad de los polinizadores, afectando así la reproducción de la palmera. Además, la temperatura media, la amplitud térmica y las precipitaciones en el tiempo histórico también afectaron la producción de estructuras reproductivas, por lo que se destaca la necesidad de incorporar estas variables en modelos de producción de estructuras reproductivas en posibles escenarios futuros considerando el cambio climático global.

Capítulo III. Dispersión de *Copernicia alba*

3.1 Introducción

Las interacciones bióticas entre plantas y animales (e.g. dispersión, herbivoría, depredación y polinización) tienen un rol clave en el mantenimiento de la estructura y funcionamiento de comunidades y ecosistemas y pueden influir en la distribución y diversidad de las especies vegetales (Thomson, 2005; Eiserhardt et al., 2011). Particularmente, la dispersión de semillas consiste en la remoción de las mismas de una planta fuente (semillera) y la posterior deposición en un sitio donde las semillas pueden germinar y las plántulas establecerse (Janzen, 1970).

Las especies vegetales no siempre se presentan en todos los lugares donde el ambiente es favorable para ellas. La presencia y abundancia de una especie vegetal puede estar limitada por la dispersión de las semillas (Svenning & Skov, 2004; Eisenhardt et al., 2011), ya sea por barreras geográficas (cordones montañosos o cuerpos de agua que impiden que las semillas lleguen a otros lugares, principalmente para plantas terrestres; Bjorholm et al., 2008), por falta de disponibilidad de semillas (la cantidad de semillas no es suficiente como para llegar a todos los sitios disponibles; Svenning & Wright, 2005) o porque los dispersores no depositan las semillas en todos los sitios disponibles (Wang & Smith, 2002).

Las semillas dispersadas a mayor distancia del adulto conespecífico tendrían mayor probabilidad de sobrevivir (Janzen, 1970; Connell, 1971). Esta generalidad no aplica para todas las especies de plantas en zonas templadas, donde la distancia del parental no tiene gran importancia en la supervivencia de las semillas (Hyatt et al., 2003). Sin embargo, se ha encontrado en estas especies de zonas templadas que la distancia al parental parece tener un efecto positivo en la supervivencia de los renovales, ya que su depredación es mayor cerca de este (Hyatt et al., 2003; Carlile et al., 2012). En el caso de las palmeras, varios estudios indican que la dispersión es un proceso importante para escapar de la depredación de semillas, aparentemente más intensa debajo de los individuos que fructifican (Eiserhardt et

al., 2011): e.g., *Astrocaryum chambira* (Ramírez et al., 2009), *A. aculeatissimum* (Galetti et al., 2006) y *Attalea gearensis* (Bonjorne de Almeida & Galetti, 2007).

El comportamiento de los agentes dispersores determina los patrones de distribución de semillas (Howe, 1990) y tiene un importante rol en la germinación y posterior reclutamiento de las plántulas (Wang & Smith, 2002; Howe & Miriti, 2004). Los agentes dispersores no sólo determinan el área potencial donde germina la planta, sino también los procesos subsiguientes tales como la depredación, competencia y reproducción (Reis, 1995; Galetti, 1996; Galetti & Aleixo, 1998; Galetti et al., 2006; Ramírez et al., 2009; Eiserhardt et al., 2011). Los agentes dispersores, también afectan el flujo génico e influyen sobre la estructura genética dentro y entre poblaciones (Ouborg et al., 1999; Reis et al., 2000).

Existen varias estrategias generales a través de las cuales las plantas dispersan sus semillas: la autocoria, cuando las semillas son dispersadas por la planta sin ayuda de un agente externo; la anemocoria, cuando las semillas son dispersadas por el viento; la hidrocoria, cuando las semillas son dispersadas por el agua; la antropocoria, cuando las semillas son dispersadas por los humanos voluntariamente o accidentalmente; y la zoocoria, cuando las semillas son dispersadas por animales (Vittoz & Engler, 2007). Los animales son importantes vectores de dispersión cuando comen frutos o una planta entera y las semillas pasan a través del tracto digestivo sin sufrir daño alguno (endozoocoria). Ya que los dispersores pueden ser desde gusanos hasta aves y mamíferos, la distancia de dispersión es muy dependiente del tamaño del animal y su movilidad (Vittoz & Engler, 2007). Otro beneficio de la endozoocoria es el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersores, proceso que contribuye a incrementar la tasa de germinación en muchas especies de plantas y que se ve afectado cuando las poblaciones de dispersores disminuyen (Traveset & Verdú, 2002; Muller Landau, 2007).

Las palmeras poseen frutos carnosos de diversos tamaños, por lo que en general son dispersadas principalmente por aves y mamíferos (Zona & Henderson, 1989). La frugivoría y la dispersión por vertebrados tienen gran importancia en los palmares (Herrera & Pellmyr, 2002). Típicamente, varios dispersores están involucrados en la dispersión de semillas de palmeras, por ejemplo, las semillas de *Maximiliana maripa* se concentran dentro de los 20 m alrededor del parental cuando son dispersadas por pequeños mamíferos y a más de 2 km de distancia del parental cuando fueron defecadas por *Tapirus terrestris*

(Fragoso, 1997). *Tapirus terrestris* dispersa semillas de gran tamaño, como las de palmeras (Fragoso, 1997; Chalukian et al., 2013), aunque podría no ser un dispersor eficiente ya que digiere muchas de las semillas y defeca en áreas no favorables para su establecimiento (Howe, 1990). Sin embargo, la larga distancia de dispersión y el tamaño de las semillas que dispersa, hacen a *T. terrestris* único entre los frugívoros neotropicales. La declinación en los tamaños poblacionales de *T. terrestris* puede afectar a varias poblaciones de plantas con semillas grandes (Chalukian et al., 2013). *Tayassu pecari* y *T. tajacu* pueden depositar las semillas hasta a 23 km de donde las ingirieron (Beck, 2006), *Cerdocyon thous* puede transportar las semillas hasta 2,6 km (Molina Espinosa, 2001) y grandes aves como *Rhea americana* hasta 7,8 km de donde las ingirió (Bellis et al., 2004; Renison et al., 2010). Conocer y mantener las especies dispersoras de una planta es muy importante, debido a las diferentes distancias que son capaces de recorrer y al tiempo que cada especie de fauna mantiene las semillas en el tracto digestivo (Willson & Traveset, 2000). Por otra parte, una gran cantidad de dispersores con variados requerimientos de hábitat garantiza que las semillas sean depositadas en diferentes lugares, incrementando las posibilidades para que estas semillas germinen debido a que pueden ser depositadas en micrositios favorables para su crecimiento (Svenning, 2001; Brodie et al., 2009; Kurten, 2013).

Se ha reportado que un total de catorce especies de fauna nativa y dos especies domésticas [*Bos taurus* (vacas) y *Equus caballus* (caballos)] se alimentan de los frutos de *C. alba* y luego se encuentran las semillas enteras en sus heces (Puechagut et al., 2013). *Tayassu pecari* incluye una gran proporción de semillas de *C. alba* en su dieta, aunque se ha reportado que es principalmente depredador (Silman, et al., 2003; Keuroghlian et al., 2009). A diferencia de los dispersores de semillas, los depredadores las consumen y les quitan la capacidad de germinar, principalmente por romperlas en el caso de los mamíferos o por atravesar el endosperma en el caso de los insectos (Ramírez et al., 2009).

La efectividad del proceso de dispersión de semillas por endozoocoria incluye, por un lado, el traslado de un gran número de semillas y el número de visitas que un dispersor hace a la planta para alimentarse de los frutos (“cantidad”), y por otro, el efecto que el paso por el tracto digestivo puede tener en las semillas y el lugar de deposición, incrementando o inhibiendo su capacidad de germinar (“calidad”), definiendo así si una especie de animal es más o menos efectiva que otra para dispersar semillas (Schupp, 1993).

En varios estudios realizados tanto en palmares como en otros tipos de bosques se ha encontrado que, cuando existe una alta frecuencia de ganado, la abundancia de especies de fauna nativa se ven negativamente afectadas, ya sea porque el sobrepastoreo afecta la estructura de la vegetación (Altrichter & Boaglio, 2004), por el ramoneo y pisoteo de los renovales y una disminución en la densidad de adultos (Moraes, 1991; Molina Espinosa, 2001), como por la caza de grandes depredadores por parte de los propietarios del ganado (Loveridge et al. 2010; Polisar et al. 2003; Quiroga et al., 2013). Un estudio reciente muestra un cambio causado por herbivoría en áreas con alta carga ganadera en la estructura (largo de las espinas y hojas) de cuatro especies de palmeras, incluyendo a *C. alba*, en el Pantanal brasileño (Göldel et al., 2016).

3.1.1 Hipótesis

1. Las especies de fauna de mayor tamaño son más efectivas -en términos cualitativos y cuantitativos- para dispersar las semillas en gran número y manteniendo su viabilidad.
2. El ganado afecta negativamente a las especies nativas de dispersores con las que compite por los recursos.

3.1.2 Predicciones

1. Se encontrará un mayor número de semillas en heces de especies de mayor tamaño.
2. Se encontrará un mayor porcentaje de semillas viables en heces de especies de mayor tamaño.
3. En ambientes con mayor carga ganadera se registrará una riqueza menor de especies nativas de dispersores.
4. Se encontrará una relación negativa entre la abundancia de especies nativas de dispersores y la abundancia de ganado.

3.1.3 Objetivos específicos

1. Determinar las especies dispersoras de *C. alba* y el papel que cumplen en la dispersión y germinación de las semillas en el Noroeste Argentino.
2. Evaluar la asociación del ganado con las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de *C. alba* en cinco tipos de hábitat en el Noroeste Argentino.

3.2 Métodos

3.2.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en el humedal Bañados del Quirquincho, Provincia de Salta, el cual está incluido dentro del Área de Gestión Territorial Integrada (AGTI) de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares, cuyo plan de manejo fue recientemente desarrollado (Secretaría de Ambiente de Salta, 2013). En este humedal se encuentran cinco tipos de ambiente (Fig. 1.2) que serán utilizados en el análisis de dispersión ya que se encuentran en el área circundante a los palmares de *C. alba* y los dispersores podrían utilizarlos diferencialmente, aunque no presentan ejemplares de *C. alba*. Los cinco tipos de ambiente escogidos son los existentes en el humedal de acuerdo a su plan de manejo y dos palmares de *C. alba* con diferente categoría de protección:

1. Un palmar localizado en la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares (Fig. 3.2; coordenadas: S24° 16.444' W63° 22.262'). Esta reserva tiene aproximadamente 6.000 ha de superficie, fue declarada en 1979 “Reserva Forestal y de Vida Silvestre Permanente” por Ley Provincial N° 5360 (Chalukian et al., 2002), y en su área de influencia viven algunas familias que desarrollan actividades de subsistencia tales como cría de vacas, ovejas, caballos, burros (*Equus africanus*), cerdos (*Sus scrofa*) y cabras (*Capra aegagrus hircus*).



Figura 3.1. Palmar de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares, provincia de Salta, Argentina

2. Un palmar cercano a la localidad de Manantial (Fig. 3.3; coordenadas: S24° 07.849' W63° 29.548'). La localidad de Manantial está conformada por aproximadamente 20 familias que se dedican a la cría de ganado. Este palmar se encuentra deteriorado por la gran actividad ganadera que en él se desarrolla, presentando un 10% menos árboles que el anterior (F=7,69, $p < 0,05$; Puechagut et al., datos no publicados).



Figura 3.2. Palmar de Manantial, provincia de Salta, Argentina

3. Bosque inundable (Fig. 3.4; coordenadas: S24° 02.697' W63° 22.904'), que recibe este nombre por encontrarse en depresiones inundables, dominado por *Prosopis* sp.



Figura 3.3. Bosque inundable, provincia de Salta, Argentina

4. Quebrachal en lomada (Fig. 3.5; coordenadas: S24° 10.694' W63° 12.324'), es un bosque dominado por *Aspidosperma quebracho-blanco* (quebracho blanco) y *Schinopsis balansae* (quebracho colorado) en terrenos altos o lomadas.



Figura 3.4. Quebrachal en lomada, provincia de Salta, Argentina

5. Palo-santal (Fig. 3.6; coordenadas: S24° 06.904' W63° 36.410'), dominado por *Bulnesia sarmientoi* (palo santo).



Figura 3.5. Palo-santal, provincia de Salta, Argentina

El AGTI Los Palmares se encuentra en una zona agroeconómica categorizada como “Chaco Semiárido con ganadería y forestales” (Piccolo et al., 2008), por lo que las áreas estudiadas, principalmente las que se encuentran fuera de la Reserva Los Palmares, tendrían altas probabilidades de ser transformadas debido al incremento en la carga ganadera y el avance de la frontera agropecuaria. Presenta precipitaciones concentradas en verano que varían entre los 400 y 600 mm anuales (Bravo et al. 1999) y tiene un suelo de fuerte desarrollo, con bajo contenido de materia orgánica y pendiente del 0 al 1% (Nadir & Chafatinos, 1990).

3.2.2 Características de los frutos

Los frutos de *C. alba* son pequeños en relación a los de otras especies de palmeras (Cisz, 2011), como *Lodoicea maldivica*, cuyos frutos miden alrededor de 50 cm (Orozco-Segovia et al., 2003). Los frutos de *C. alba* son subglobosos o elipsoidales (Fig. 3.1), alcanzan de 1 a 1,6 cm de diámetro, son verde oscuros cuando maduros y con mesocarpio

escaso y carnosos y endocarpio membranoso-subleñoso, con una semilla de abundante endosperma blanco y ruminado (Fig. 3.1; Moraes, 1991; Cabral & Castro, 2007; Castellani et al., 2014). Cuando los frutos están inmaduros, de color verde claro y con tomento blancuzco, suelen ser visitados por dípteros que depositan sus huevos en ellos, dejándolos inviábiles ya que las larvas atacan directamente al embrión (Moraes, 1991; Grassia, 2010). La composición química de los frutos de *C. alba* los hace palatables y con alto valor nutricional debido a su elevada concentración de fibras y aceite (Castellani et al., 2014).



Figura 3.6. Fruto de *C. alba* (izq.) y corte de semilla mostrando el endosperma ruminado (der.).

3.2.3 Especies dispersoras de *C. alba* y el papel que cumplen en la dispersión y germinación de las semillas

3.2.3.1 Determinación de las especies dispersoras de *C. alba*

Coloqué entre 15 y 20 cámaras trampa (Bushnell Trophy Cam Trail; Fig. 3.7) durante 30 días (TEAM Network, 2011) en los cinco tipos de ambiente en el AGTI Los Palmares (20 cámaras en el bosque inundable, 19 en el palmar de Manantial, 15 en el palmar de la Reserva, 17 en el quebrachal y 17 en el palo-santal). Las mismas cámaras fueron colocadas secuencialmente en cada tipo de ambiente durante la estación seca (marzo a noviembre, en meses no continuos) ya que durante la estación húmeda es difícil llegar al área de estudio debido a que el suelo se encuentra completamente anegado. Coloqué las cámaras en lugares donde hubiera una alta probabilidad de fotografiar animales, como sendas y caminos de

fauna. Para esto, conté con la colaboración de tres Guardaparques de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares y dos guías locales, vastos conocedores del área de estudio.

Las cámaras se activan por el calor y movimiento y pueden tomar fotografías tanto durante el día como durante la noche. Las cámaras fueron colocadas a 50-70 cm del suelo y programadas para tomar tres fotos por cada gatillada con un intervalo de 10 segundos, durante las 24 horas (Kays et al., 2011). El número de cámaras colocadas en cada sitio no es igual ya que algunas fueron robadas o dejaron de funcionar correctamente. Realicé este ensayo para determinar qué especies de fauna pueden encontrarse en el área y de ellas cuántas van a los palmares, se alimentan de frutos de *C. alba* y los dispersan. De las cámaras colocadas en los palmares, 13 se encontraban frente a frutos de *C. alba* caídos en el suelo, lo que me permitió registrar algunas especies consumiendo los frutos y/o semillas. Además, cuatro cámaras fueron colocadas en el palmar de El Talar en el año 2011 frente a frutos caídos de *C. alba* pero de las que no pude obtener ningún dato para analizar. La nomenclatura científica de las aves sigue la clasificación del South American Classification Committee (SACC, <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCCountryLists.htm>, versión del 23 de Julio de 2015), y la de mamíferos sigue la nomenclatura de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM, www.sarem.org.ar, en el Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de la Argentina; Ojeda et al., 2012).



Figura 3.7. Colocación de cámaras trampa en el AGTI Los Palmares, Salta, Argentina

En este trabajo, considero como dispersoras de *C. alba* a las especies en cuyas heces encontré semillas enteras o que la bibliografía indica como habituales dispersores de semillas o dispersores secundarios que se alimentan de los dispersores primarios y llevan las semillas para depositarlas en otros sitios (Rodríguez-Mazzini & Molina Espinosa, 2000; Molina Espinosa, 2001; Keuroghlian & Eaton, 2008; Renison et al., 2010; Puechagut et al., 2013).

Determiné la frecuencia de captura por unidad de esfuerzo a partir del número de registros (fotos) de especies nativas y domésticas por día por cámara trampa (Di Bitetti et al., 2013). Calculé la frecuencia del esfuerzo del muestreo dividiendo el número de fotos total de cada especie obtenidos por cada cámara por el total de días que funcionó esa cámara. Por no poder identificar en algunos casos si los registros eran de *E. caballus* o *E. africanus* junté en el mismo grupo al género *Equus*. Utilicé el criterio de que registros de la misma especie separados por >12 horas en el mismo día se pueden considerar independientes, es decir, cuando individuos de la misma especie son fotografiados en el mismo día se los considera un solo registro a menos que las fotografías hayan sido tomadas con más de 12 horas de diferencia (Di Bitetti et al., 2013). Comparé las frecuencias de captura de especies dispersoras tanto nativas como domésticas entre los tipos de ambiente utilizando la plataforma de modelos lineales generales y mixtos de Infostat y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012) con el tipo de ambiente como efecto fijo con cinco niveles y la frecuencia de captura como variable dependiente.

3.2.3.2 Viabilidad de las semillas dispersadas por endozoocoria y colectadas del suelo

Recorrí a pie durante tres días 45 km de caminos de fauna en el palmar de la reserva, junto a dos Guardaparques de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares, y colecté todas las heces halladas durante el recorrido que presentaran semillas o restos de frutos de *C. alba*. Posteriormente y en el lugar donde encontré cada excremento, con la ayuda de los Guardaparques, identifiqué la especie de fauna a la que pertenecía y lo revisé manualmente para cuantificar el número de semillas enteras en cada uno (Litvaitis et al., 1994). Revisé todas las heces encontradas en nuestro campo de visión, por tratarse de un palmar bastante abierto fue posible detectar heces a varios metros de distancia. Sólo

encontré semillas enteras, las cuales fueron guardadas en sobres de papel rotulados con el nombre de la especie de fauna a la que pertenecía el excremento donde fueron halladas y el número de semillas. En la identificación de las especies, incluí a *Cerdocyon thous* y *Lycalopex griseus* en el mismo grupo (Zorros) ya que no fue posible distinguir entre las heces pertenecientes a estas dos especies. Para comparar el número de semillas enteras encontradas en las heces de las distintas especies de fauna realicé un análisis utilizando modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012) con las especies como efecto fijo y el número de semillas encontradas en cada excremento la variable dependiente.

Inmediatamente después de la colecta e identificación, sembré en el invernadero de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Jujuy, todas las semillas encontradas en las heces de distintas especies de fauna, 100 semillas maduras incluidas en el fruto colectadas del suelo bajo la planta semillera y 100 semillas maduras manualmente extraídas del fruto. Para colectar las semillas que no fueron encontradas en heces de animales, presté particular atención a que tuvieran pulpa fresca, que no estuvieran perforadas por insectos, rotas o cubiertas de hongos y en una posición superficial con respecto a otros frutos en el suelo y a la hojarasca, indicando que habían caído recientemente. Extraje manualmente las semillas de la pulpa para determinar si el efecto del paso por el tracto digestivo de las distintas especies de fauna tiene que ver con la remoción de la pulpa únicamente o si éste paso favorece la germinación de las semillas por otras causas (i.e., liberación de inhibidores de germinación, aumento de la presión osmótica, etc.; Samuels & Levey, 2005).

Dado que las semillas de *C. alba* germinan en aproximadamente 30-45 días si se las cosecha bien maduras, pero se acelera la germinación remojando las semillas limpias en agua a temperatura ambiente durante 5-7 días y cambiando el agua diariamente (Kitzke, 1958; Grassia, 2010), remojé todas las semillas encontradas, tanto las que se encontraron en heces de animales como las colectadas del suelo, por una semana. Luego, sembré todas las semillas (colectadas en heces, intactas y manualmente extraídas) en almácigos independientes (no mezclé semillas encontradas en heces de diferentes especies en el mismo almácigo) en el invernadero, con no más de 70 semillas en cada almácigo, en una mezcla de 50% de suelo y 50% de arena provenientes del área de la huerta de la Facultad de

Ciencias Agrarias, a temperatura constante de entre 30 °C y 35 °C (Grassia, 2010, Fig. 3.8). Los almácigos (bandejas de plástico de 5 cm de alto, de longitud variable entre 15 y 30 cm y ancho de entre 10 y 20 cm) se colocaron en una mesada uno al lado del otro en dos filas en el invernadero con luz natural y a temperatura constante durante 60 días en septiembre y octubre de 2013.



Figura 3.8. Almácigos con semillas de *C. alba* en el invernadero de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy (FCA-UNJu).

Regué y revisé los almácigos diariamente hasta observar indicios de germinación. Consideré como germinadas a todas las semillas que presentaron por lo menos la emergencia de la radícula blanca (Fig. 3.9). Pasados 60 días, cuando la mayoría de los almácigos presentaron la mayoría de las semillas ya germinadas e incluso con hojas de varios centímetros de largo, extraje cuidadosa y manualmente las semillas sembradas de los almácigos y conté la cantidad de semillas germinadas o no para cada excremento colectado. Luego calculé el porcentaje de semillas germinadas por especie (número de semillas germinadas/número de semillas sembradas x 100) correspondientes a las heces de distintas

especies y a las colectadas del suelo bajo la planta semillera y manualmente extraídas. Para comparar el porcentaje de semillas germinadas (variable dependiente) entre especies (factor fijo) realicé un análisis utilizando modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012).



Figura 3.9. Semillas de *C. alba* aún en los almácigos regados con evidentes signos de germinación.

3.2.3.3 Efectividad de los dispersores

Para determinar la efectividad de las especies de dispersores realicé el siguiente cálculo de transición de probabilidades: efectividad de dispersión de la especie X= proporción de semillas dispersadas (del total de semillas) * proporción de semillas germinadas (en la especie X). No incluí la proporción de semillas sanas dispersadas por la especie X porque, ya que sólo encontré semillas enteras, sería igual a 1.

3.2.4 Asociación del ganado y las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de *C. alba* con cinco tipos de ambiente

Para explorar si existe alguna asociación entre el ganado y los diferentes tipos de ambiente, primeramente sumé la frecuencia de captura de todas las especies domésticas detectadas a través de las cámaras trampa (vacas, caballos, burros, cerdos, ovejas y cabras) y denominé a esta variable “ganado total”. Posteriormente, comparé el ganado total (variable dependiente con $n= 88$ cámaras trampa) entre los cinco tipos de ambiente (variable predictora como factor fijo con cinco niveles, los cinco tipos de ambiente) a través de los modelos lineales generales y mixtos (Di Rienzo et al., 2011; 2012).

Para evaluar la asociación entre las especies nativas y domésticas de dispersores en los cinco tipos de ambiente utilicé la abundancia de los dispersores, es decir, el número total de individuos registrados por las cámaras trampa. De este modo, analicé si existe alguna relación entre la abundancia de los dispersores nativos y la abundancia de registros de ganado a través de una regresión de tipo Poisson, considerando la abundancia de todas las especies de ganado en cada cámara trampa como covariable y efecto fijo y la abundancia de las especies nativas en cada cámara trampa como variable dependiente ($n= 88$ cámaras trampa) en un modelo lineal generalizado mixto (Di Rienzo et al., 2012; 2014). Como factores aleatorios consideré el tipo de ambiente, ya que el número de cámaras en cada uno varía entre 15 y 20 cámaras, y el número de días que cada cámara tomó fotografías. Realicé este análisis considerando a todas las especies nativas y luego retirando del análisis a las dos especies de zorros (*C. thous* y *L. griseus*) por ser especies generalistas que se benefician con la presencia de ganado (Rodríguez-Mazzini & Molina Espinosa, 2000; Pia et al., 2003; Acosta-Jamett & Simonetti, 2004; Maffei et al., 2007; Lemos, 2007; Farias & Kittlein, 2008).

3.3 Resultados

3.3.1 Especies dispersoras de C. alba y el papel que cumplen en la dispersión y germinación de las semillas

3.3.1.1 Especies dispersoras de C. alba

En los dos palmares (de Manantial y la Reserva) y los otros tipos de ambiente (bosque inundable, quebrachal y palo santal) de los Bañados del Quirquincho registré 11 especies de fauna nativa consideradas dispersoras de *C. alba*, a través de las fotos de las cámaras trampa. Tres especies nativas fueron aves (*Rhea americana*, *Ortalis canicollis* y una paloma, posiblemente *Zenaida auriculata*) y ocho fueron mamíferos (*Catagonus wagneri*, *C. thous*, *Leopardus geoffroyi*, *L. griseus*, *Mazama guazoubira*, *Pediolagus salinicola*, *Puma concolor* y *T. tajacu*) (Tabla 3.1). Además, registré tres especies domésticas de dispersores: *B. taurus*, *E. caballus* y *E. africanus* a través de las cámaras trampa (Tabla 3.1).

Encontré una frecuencia de captura de especies nativas significativamente mayor en el palmar de Manantial ($0,45 \pm 0,08$ n/día), el bosque inundable ($0,39 \pm 0,08$ n/día) y el quebrachal ($0,42 \pm 0,08$ n/día) que en el palmar de la Reserva ($0,17 \pm 0,06$ n/día) y el palo-santal ($0,27 \pm 0,05$ n/día; $F= 2,72$; $p < 0,05$) (Tabla 3.1). La frecuencia de captura de dispersores domésticos fue significativamente mayor en el palmar de Manantial ($2,47 \pm 0,37$ n/día) que en el palmar de la Reserva ($1,24 \pm 0,41$ n/día), el bosque inundable ($0,42 \pm 0,36$ n/día), el quebrachal ($0,27 \pm 0,39$ n/día) y el palo-santal ($0,10 \pm 0,39$ n/día; $F= 6,96$; $p < 0,05$) (Tabla 3.1). Debido a que la frecuencia de ganado en el palmar de Manantial fue mayor que en el resto de los ambientes, de ahora en más lo designaré como palmar con alta carga ganadera y el palmar de la Reserva será designado como palmar con baja carga ganadera. Los otros tres tipos de ambiente serán designados con números del 1 al 3 considerando la frecuencia creciente de ganado: Palo-santal=1, Quebrachal=2 y Bosque inundable=3.

Encontré una frecuencia de todas las especies de dispersores (nativas y domésticas) significativamente mayor en el palmar con alta carga ganadera ($2,92 \pm 0,74$ n/día) y en el palmar con baja carga ganadera ($1,41 \pm 0,41$ n/día), luego en el ambiente 3 ($0,81 \pm 0,17$ n/día)

y el ambiente 2 ($0,69\pm 0,09$ n/día) y significativamente menor en el ambiente 1 ($0,37\pm 0,05$ n/día; $F= 7,70$; $p<0,05$). En las 17 cámaras colocadas en individuos de *C. alba* frente a frutos caídos en el suelo registré tres especies de mamíferos nativos que probablemente estén alimentándose de frutos (*T. tajacu*, *M. guazoubira* y *L. griseus*, Fig. 3.10, 3.11 y 3.12).

Tabla 3.1. Número de capturas (N°) y frecuencia de captura (número de individuos/día/cámara) de especies detectadas con cámaras trampa en cinco tipos de ambiente en el AGTI Los Palmares, provincia de Salta, (n= número de cámaras trampa colocadas en cada tipo de ambiente, entre paréntesis). Los valores se expresan como $\text{media}\pm\text{E.E.}$ Letras distintas indican diferencias significativas entre tipos de ambiente.

Dispersores	N°	Tipos de ambiente					F	p
		Palmar de Manantial (19)	Palmar de la Reserva (15)	Bosque inundable (20)	Quebrachal (17)	Palo-santal (17)		
<i>Bos taurus</i>	1245	1,96±0,61a	1,17±0,36a	0,36±0,14b	0,17±0,03b	0,10±0,03b	5,72	<0,001
<i>Equus sp.</i>	291	0,50±0,12a	0,16±0,14b	0,11±0,13b	0,06±0,12b	0,00±0,00b	2,59	0,043
<i>Catagonus wagneri</i>	59	0,00±0,00b	0,01±0,02b	0,02±0,02b	0,10±0,02a	0,00±0,00b	3,57	0,009
<i>Cerdocyon thous</i>	95	0,21±0,03a	0,02±0,04b	0,01±0,04b	0,01±0,04b	0,01±0,03b	2,44	0,046
<i>Leopardus geoffroyi</i>	40	0,01±0,01b	0,00±0,00b	0,02±0,01a	0,03±0,01a	0,01±0,01b	3,27	0,015
<i>Mazama guazoubira</i>	118	0,00±0,00b	0,03±0,02b	0,04±0,01b	0,08±0,01a	0,08±0,01a	6,25	<0,001
<i>Ortalis canicollis</i>	76	0,01±0,01b	0,03±0,01a	0,06±0,02a	0,03±0,02a	0,00±0,00b	3,40	0,012
<i>Tayassu tajacu</i>	249	0,00±0,00b	0,06±0,05a	0,18±0,04a	0,11±0,04a	0,12±0,04a	3,01	0,022
<i>Pediolagus salinicola</i>	6	0,00±0,00	0,00±0,00	0,01±0,01	0,01±0,00	0,00±0,00	0,94	0,442
<i>Lycalopex griseus</i>	136	0,20±0,05a	0,01±0,01b	0,04±0,01b	0,04±0,03b	0,04±0,02b	4,51	0,002
<i>Puma concolor</i>	7	0,00±0,00	0,00±0,00	0,01±0,01	0,00±0,00	0,01±0,01	2,04	0,096
<i>Rhea americana</i>	4	0,00±0,00	0,01±0,00	0,01±0,00	0,00±0,00	0,00±0,00	1,96	0,108
<i>Zenaida auriculata</i>	15	0,02±0,01	0,00±0,00	0,00±0,00	0,02±0,01	0,00±0,00	0,86	0,493



Figura 3.10. *Tayassu tajacu* probablemente alimentándose de semillas de *C. alba*.



Bushnell

12-03-2012 07:05:52

Figura 3.11. *Mazama guazoubira* probablemente alimentándose de semillas de *C. alba*.



Bushnell

10-06-2012 04:24:26

Figura 3.12. *Lycalopex griseus* probablemente alimentándose de semillas de *C. alba*.

En los 45 km recorridos para buscar frutos marcados de *C. alba* en el palmar con baja carga ganadera en la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares, colecté 30 heces de *R. americana* con un total de 2577 semillas enteras, 13 heces de zorros con 165 semillas enteras, 178 semillas enteras en heces de *O. canicollis* (dos fecas con dos semillas y un bosteadero con 174 semillas), dos heces de *B. taurus* con 35 semillas enteras, cuatro heces de *E. africanus* con 343 semillas y una de *E. caballus* con 69 semillas. Encontré significativamente mayor número de semillas en heces de *E. caballus*, *O. canicollis*, *R. americana* y *E. africanus* que en heces de *B. taurus* y zorros ($F= 5,04$; $p<0,05$; Fig. 3.13).

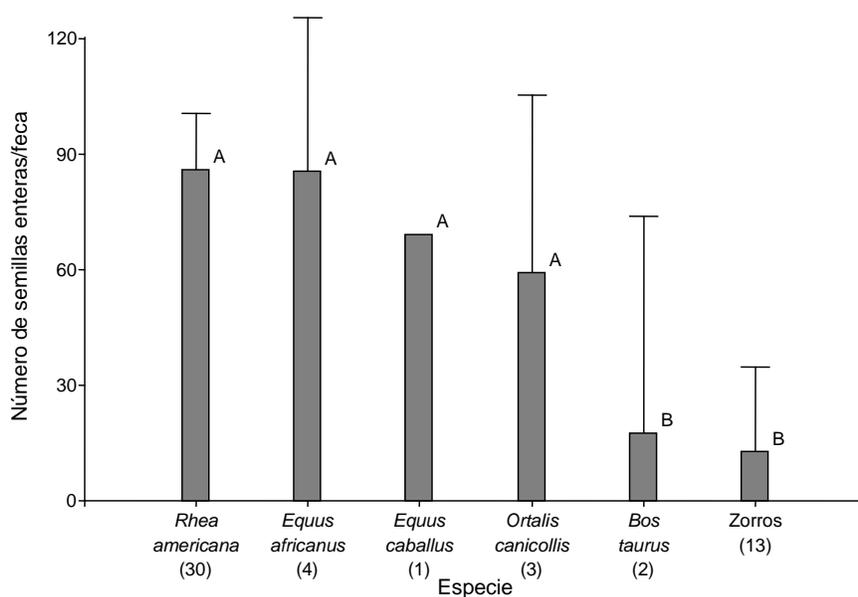


Figura 3.13. Número de semillas enteras/excremento halladas en heces de especies nativas y domésticas. Los resultados se muestran como media \pm E.E. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0,05$). Entre paréntesis= número de heces con semillas enteras encontradas para cada especie y número de bosteaderos en el caso de *O. canicollis* (n).

3.3.1.2 Viabilidad de las semillas dispersadas por endozoocoria y colectadas del suelo

Encontré significativamente mayor porcentaje de germinación en las semillas encontradas en heces de *E. caballus*, zorros y *O. canicollis* que en heces de *R. americana*, *E. africanus* y *B. taurus* ($F= 3,43$; $p<0,05$; Fig. 3.14). No registré indicios de germinación

en ninguna de las semillas colectadas del suelo y sembradas, tanto las 100 en frutos enteros como las 100 semillas manualmente extraídas.

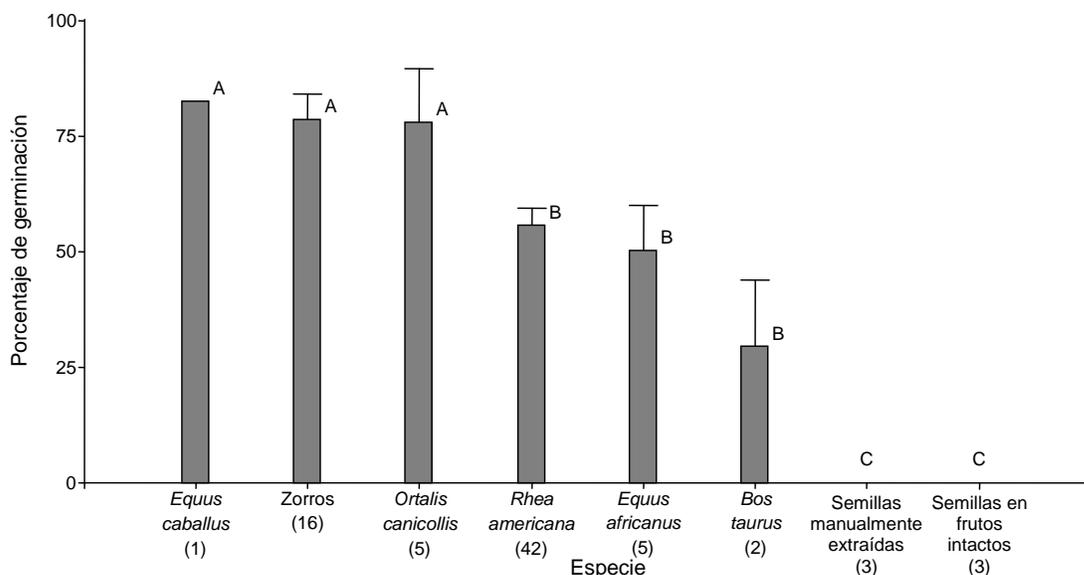


Figura 3.14. Porcentaje de las semillas que germinaron halladas en heces de especies nativas y domésticas. Los resultados se muestran como media \pm E.E. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$). Entre paréntesis= número almácigos con semillas correspondientes a cada especie (n).

3.3.1.3 Efectividad de los dispersores

La efectividad de dispersión de cada especie en orden creciente es: *B. taurus* (0,002), *E. caballus* (0,016), zorros (0,039), *O. canicollis* (0,043), *E. africanus* (0,056) y *R. americana* (0,412).

3.3.2 Asociación del ganado y las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de *C. alba* con cinco tipos de ambiente

Además de las tres especies domésticas de dispersores que fueron confirmadas por encontrarse semillas enteras en sus heces: *B. taurus*, *E. caballus* y *E. africanus*, registré otras tres especies: ovejas, cerdos y cabras. Detecté una frecuencia de captura significativamente mayor de especies domésticas en el palmar con alta carga ganadera

($13,91 \pm 2,93a$ n/día), luego en el palmar con baja carga ganadera ($2,13 \pm 1,05b$ n/día), el ambiente 3 ($0,40 \pm 0,15b$ n/día) y el 2 ($0,34 \pm 0,07b$ n/día) y una frecuencia significativamente menor en el ambiente 1 ($0,12 \pm 0,04c$ n/día; $F= 8,82$; $p < 0,05$). Por otra parte, no encontré una relación entre la abundancia de ganado y de especies nativas de dispersores ($z= 1,32$; $p > 0,05$). Encontré que la abundancia de especies nativas de dispersores de *C. alba* (excluyendo a las dos especies de zorros) disminuye a medida que aumenta la abundancia de especies domésticas ($z= -2,83$; $p < 0,05$; Fig. 3.15).

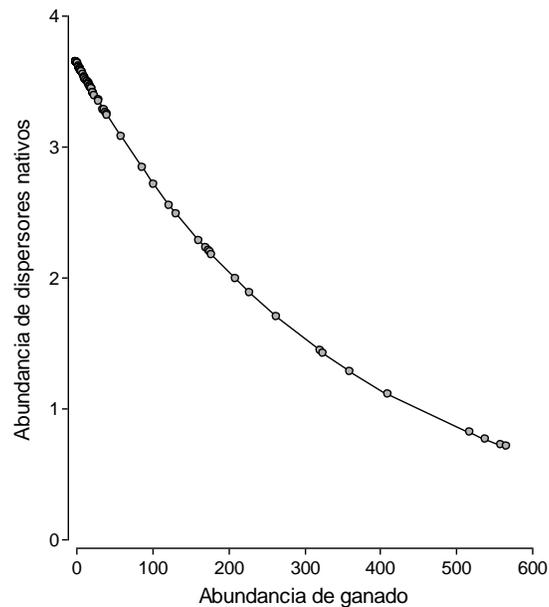


Figura 3.15. Valores ajustados de la abundancia de dispersores nativos de *Copernicia alba* (excluyendo las dos especies de zorros) en relación a la abundancia de ganado total (seis especies de animales domésticos) en cinco tipos de ambiente en el AGTI Los Palmares, provincia de Salta.

3.4 Discusión

3.4.1 Especies dispersoras de *C. alba* y el papel que cumplen en la dispersión y viabilidad de las semillas

En los palmares de *C. alba* de los Bañados del Quirquincho solo encontré semillas en las heces de zorros (*C. thous* + *L. griseus*), *O. canicollis*, *R. americana*, *B. taurus*, *E. caballus* y *E. africanus*, de los 11 potenciales dispersores detectados a través de las cámaras

trampa. Probablemente no encontré semillas en las otras especies de dispersores porque la frecuencia de los mismos en los palmares fue muy baja.

La germinación de las semillas de *C. alba* parece depender o ser acelerada por el paso por el tracto digestivo de animales ya que, de las colectadas del suelo, ninguna germinó luego de 60 días. El paso de las semillas por el tracto digestivo de los animales no sólo facilitaría la germinación por liberar a las semillas de la cáscara y la pulpa de los frutos, sino que también tendría un efecto químico sobre el endocarpo o la cubierta seminal que aceleraría la germinación (Samuels & Levey, 2005; Renison et al., 2010).

3.4.1.1 Efectividad de los dispersores nativos

De las especies de fauna nativa en cuyas heces encontré semillas enteras, la que podría considerar como dispersora más efectiva, considerando primeramente el componente cuantitativo (número de semillas transportadas) de la dispersión y posteriormente el cualitativo (porcentaje de germinación) según Schupp (1993), sería *R. americana*. Teniendo en cuenta la gran cantidad de excrementos encontrados, el número de semillas halladas en sus excrementos en relación al número total de semillas y el porcentaje de germinación, esta fue la especie en cuyas heces encontré más semillas de las cuales más del 50% germinó. Luego, en orden de efectividad de dispersión, seguiría *O. canicollis* (charata). Encontré muchas semillas en las heces de *O. canicollis* y un gran porcentaje de estas semillas germinaron, aunque no puedo diferenciar cuántas semillas por excremento encontré ya que son bosteaderos, por lo que no puedo determinar la efectividad de los individuos.

Finalmente, los menos efectivos entre las especies nativas de dispersores son los zorros (*L. griseus* y *C. thous*), que son especies de pequeño porte y omnívoras pero que se alimentan de frutos (Lemos, 2007), por lo que en muchas heces se encontraron pocas semillas, reduciendo el promedio de semillas/excremento. Sin embargo, un gran porcentaje de semillas germinadas también incrementa la efectividad de la dispersión, y de las 165 semillas encontradas en heces de zorro, casi el 80% germinó.

3.4.1.2 Efectividad de los dispersores domésticos

Con respecto a los dispersores domésticos, si bien se habían citado previamente a *B. taurus* y *E. caballus* como potenciales dispersores (Moraes, 1991; Puechagut et al., 2012), encontré una tercera especie, *E. africanus*, que también se alimenta de frutos de *C. alba*, los defeca enteros y luego germinan. Entre las especies domésticas de dispersores detectados en este trabajo encontré una gran diferencia tanto en el número de semillas encontradas en las heces como en los porcentajes de germinación. Sin embargo, considerando primeramente el componente cuantitativo de la dispersión por sobre el cualitativo (Schupp, 1993), considero a *E. africanus* como la especie más efectiva entre los dispersores domésticos ya que encontré muchas semillas en sus heces y el 53% germinó. El segundo dispersor más efectivo entre las especies domésticas sería, *E. caballus* ya que se encontraron muchas semillas y el 82% de las mismas germinó, sin embargo, como sólo encontré un excremento de esta especie, el análisis estadístico para compararlo con otras es poco robusto. Por último, como dispersor menos efectivo estaría *B. taurus*, ya que encontré relativamente pocas semillas enteras en sus heces, de las cuales sólo germinó el 25%. El ganado vacuno ha sido citado como dispersor de otras especies de palmeras como *Acrocomia aculeata* (Goldel et al., 2016) y varias especies de otras plantas (Campos et al., 2008; Vila & Borelli, 2011), aunque no he encontrado artículos que indiquen mayor efectividad que los dispersores nativos.

3.4.2 Asociación del ganado y las especies nativas de fauna y particularmente de mamíferos y aves dispersores de *C. alba* con cinco tipos de ambiente

Teniendo en cuenta tres resultados: las frecuencias de captura de ganado en los distintos tipos de ambiente, la riqueza menor de especies nativas de dispersores en los palmares que en los otros tipos de ambiente, la relación negativa entre la abundancia de dispersores nativos (excluyendo los zorros) y de dispersores domésticos, el ganado parece afectar negativamente a las especies nativas de dispersores.

La ganadería sin manejo a menudo resulta en sobrepastoreo, afectando negativamente la productividad de los bosques (Saravia Toledo, 1995), disminuyendo así los recursos para

los herbívoros nativos, tales como los dispersores de *C. alba*. La degradación de los bosques genera un ciclo en el cual las comunidades humanas ejercen una presión de caza cada vez más fuerte sobre las especies nativas de dispersores para compensar por la pérdida de ingresos generados por la actividad ganadera (Saravia Toledo, 1995; Barbarán, 2003). Esta situación ha sido informada en los Bañados del Quirquincho, donde ocurre una creciente mortalidad de ganado causada por un aumento en la intensidad de las sequías los últimos años, resultado de la profundización del cauce del río Dorado, uno de los dos ríos que forman el humedal (Chalukian et al., 2002). En otras áreas boscosas se ha observado una declinación en las poblaciones de varios mamíferos dispersores debido a la competencia por recursos con el ganado (Hibert et al., 2010), cacería por los ganaderos (Polisar et al. 2003; Loveridge et al. 2010) y cambios en las características del paisaje (Noss & Cuéllar, 1999; Morello et al. 2006; Torrella & Adámoli, 2006).

Analizando más detalladamente a las especies nativas de dispersores, *M. guazoubira*, *T. tajacu* y *C. wagneri* están principalmente presentes en los tipos de bosque que no son palmares y que tienen menos representación de ganado. En el caso de la *M. guazoubira* y *T. tajacu*, en trabajos previos en el Chaco, se ha sugerido una relación negativa entre la presencia del ganado y la abundancia de estos dispersores (Altrichter & Boaglio, 2004; Noss & Cuellar, 1999). *Catagonus wagneri*, especie endémica, puede prosperar en bosques degradados del Chaco semi-árido mientras estos no se encuentren totalmente transformados (Altrichter & Boaglio, 2004), sin embargo no se lo encontró en el palmar con alta carga ganadera pero sí en el palmar con baja carga ganadera y en los tipos de ambiente 2 y 3.

En este trabajo encontré poca frecuencia de captura de *O. canicollis*, especie que suele ser abundante en el Chaco (Caziani & Protomastro, 1994) aunque también está sujeta a cacería (Altrichter, 2006). *Ortalis canicollis* tendría un rol muy importante como dispersora de semillas de *C. alba* y de otras especies de plantas (Caziani & Protomastro, 1994). *Rhea americana* presenta una situación similar, es un dispersor exitoso de *C. alba* y resiliente a la degradación del hábitat, pero es sensible a las presiones de caza descontrolada (Bellis et al., 2004). La gran área de acción de *R. americana* lo convierte en un elemento clave en la dispersión de *C. alba*, y de varias especies de plantas (Renison et al., 2010) resaltando la importancia de mantener poblaciones viables de esta especie para que pueda seguir cumpliendo su función.

De las especies de dispersores nativos, sólo los zorros (*C. thous* y *L. griseus*) tienen mayor frecuencia de captura en el palmar con alta carga ganadera que en los otros tipos de ambiente. Esto podría suceder porque estas especies son generalistas, se alimentan de las crías y la carroña de los animales domésticos (Farias & Kittlein, 2008; Pia et al., 2003), además de encontrarse asociadas a asentamientos humanos y habitar en áreas abiertas (Acosta-Jamett & Simonetti, 2004; Lemos, 2007), lo que hace que sean favorecidas por una mayor frecuencia de ganado (Rodríguez-Mazzini & Molina Espinosa, 2000; Maffei et al., 2007).

La riqueza y frecuencia de detección baja de la mayoría de los dispersores nativos (excluyendo a los zorros) en el palmar con alta carga ganadera puede deberse a los cambios en la vegetación provocados por la alta frecuencia de ganado (Altrichter & Boaglio, 2004). La alta carga ganadera en este palmar puede ser responsable del ramoneo y pisoteo de los renovales de *C. alba*, resultando en una baja densidad de palmeras (Moraes, 1991; Molina Espinosa, 2001; Puechagut et al., 2013) y una escasa disponibilidad de frutos para los dispersores nativos, como se observó en estudios anteriores (Puechagut, 2011). La alta frecuencia de captura de zorros en el palmar con alta carga ganadera explica por qué encontré allí una frecuencia similar de especies nativas de dispersores que en los tipos de ambiente 2 y 3 (con baja carga ganadera) incluso cuando la riqueza de especies nativas de dispersores es menor (5 en el palmar con alta carga ganadera, 9 en el ambiente 2 y 10 en el ambiente 3). La frecuencia de captura de todas las otras especies nativas de dispersores también es menor (considerando sólo a los que mostraron diferencias significativas entre los tipos de ambiente) y la relación entre el total de los dispersores nativos (sin contar los zorros) y el ganado es negativa.

Algunas de las especies nativas de dispersores encontradas en este trabajo están amenazadas de extinción, *C. wagneri* está categorizado como En peligro (EN) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN; 2015) y en el Libro Rojo de Mamíferos Amenazados de Argentina (Ojeda et al., 2012), *P. tajacu* está categorizado como Vulnerable (VU) en Argentina, *M. guazoubira* como Casi amenazada (NT) a nivel nacional y *R. americana* como Casi amenazado (NT) a nivel global pero categorizado como Amenazado (AM) en Argentina (López-Lanús et al., 2008). Teniendo en cuenta esto y que se percibe una disminución global de especies en todo el mundo, afectando las

interacciones y procesos ecológicos (Dirzo et al., 2014), es fundamental conservar áreas lo suficientemente grandes como para mantener la diversidad de dispersores (Reis et al., 2000; Galetti et al., 2006) de *C. alba*.

3.4.3 Conclusión del capítulo

La primera hipótesis de este capítulo no fue cumplida ya que especies de gran tamaño como *E. caballus* y *B. taurus* resultaron ser dispersores menos efectivos que especies de tamaño mediano como los zorros y pequeño como *O. canicollis*. En general, las especies nativas de dispersores de *C. alba* resultaron más efectivas que las especies domésticas en términos de cantidad de semillas dispersadas y proporción de éstas que germinan. Por otra parte, el ganado en general, incluyendo a las especies domésticas dispersoras, afecta negativamente a la mayoría de las especies nativas de dispersores, confirmando la segunda hipótesis de este capítulo. Considerando que una mayor abundancia de dispersores beneficia la regeneración de *C. alba* y que el paso por el tracto digestivo de los mismos acelera la germinación de las semillas, la protección de las áreas de palmares en el Noroeste Argentino se hace imprescindible para garantizar su regeneración y el recurso que significan para los animales, tanto domésticos (Castellani et al., 2014) como nativos (Moraes, 1991; Ragusa Netto & Fecchio, 2006; Cisz, 2011; Puechagut et al., 2013).

Capítulo IV. El impacto del ganado sobre la estructura poblacional y regeneración de *Copernicia alba*

4.1 Introducción

La estructura poblacional de cualquier organismo es la distribución de la abundancia o densidad de los individuos en las diferentes categorías de edad o tamaño que refleja cómo ha venido funcionando la población y da indicios de cómo se proyectará en el futuro (Galeano et al., 2010). Dentro de la familia Arecaceae, se considera que una estructura poblacional con buena representación de plántulas y juveniles que disminuye hacia las mayores clases diamétricas o de altura, es un indicio de que hay suficiente reclutamiento como para garantizar la continuidad de una población de palmeras (Ibarra-Manriquez & Mendoza, 2003; Thompson et al., 2009; Galeano et al., 2010; López-Toledo et al., 2011; Degen & Negrelle, 2014). Si bien existen variaciones entre especies de palmeras con respecto a la densidad de individuos, se considera que una densidad de adultos reproductivos mayor a 200 individuos/ha es necesaria para asegurar una producción de semillas adecuada para garantizar la regeneración natural (Mereles, 2001; Molina Espinosa, 2001; Lopez-Toledo et al., 2011). Sin embargo, existen múltiples factores que pueden afectar la estructura poblacional de las palmeras: la cosecha de hojas de palmeras juveniles puede retrasar el crecimiento de estos individuos (Torres et al., 2015) y en adultos reducir la reproducción y la supervivencia (Endress et al., 2004; López-Toledo et al., 2011). El ramoneo y pisoteo por el ganado es otro factor que incrementa la mortalidad de los renovales y juveniles (Endress et al., 2004; López-Toledo et al., 2011). Otro factor es la topografía que también puede tener un efecto sobre la densidad de especies de palmeras de >10 m de altura, cuya densidad aumenta continuamente desde la crestas de montañas hasta la base de las mismas (Clark et al., 1995). También, factores denso-dependientes dentro de la misma especie de palmera y la abundancia de otras especies de plantas pueden reducir el crecimiento de las mismas, alterando la estructura poblacional (Fantini & Guries, 2007).

Los herbívoros en general, tanto nativos como domésticos, cumplen varios roles en el ciclo de vida de las plantas. Uno de ellos es la remoción de frutos, ya sea por dispersión

(remoción de frutos de una planta y posterior deposición de las semillas en un sitio donde pueden germinar y establecerse; Janzen, 1970) o por depredación (cuando el animal le quita a las semillas la capacidad de germinar; Ramírez et al., 2009). Considerando el componente cualitativo de la dispersión por endozoocoria, el micrositio donde los animales depositan las semillas puede incrementar o inhibir la germinación de las mismas, definiendo la efectividad de dispersión de cada especie (Schupp, 1993). En este sentido, un animal que deposite las semillas en micrositios más diversos por tener variados requerimientos de hábitat aumenta la efectividad del mismo como dispersor ya que las semillas tendrán más posibilidades de ser depositadas en los micrositios disponibles favorables para su germinación (Svenning, 2001; Wang & Smith, 2002; Brodie et al., 2009; Kurten, 2013).

Tanto la fauna nativa como los animales domésticos se alimentan de los renovales y podrían afectar su establecimiento por ramoneo y pisoteo (Bodmer, 1990; Endress, 2004; Beck, 2006, 2007; López-Toledo et al., 2011). La herbivoría tiene un impacto negativo en el crecimiento y supervivencia de las plantas cuando las variables ambientales (luz, oxígeno o nutrientes) limitan la capacidad de las plantas de compensar por los daños ocasionados por los herbívoros (Crawley, 1997). Los efectos negativos de la herbivoría son mayores cuando los animales cambian su comportamiento de forrajeo (prefieren plantas con pocas defensas) o aumentan su abundancia en respuesta a esta alta susceptibilidad de las plantas (Jones & Coleman, 1991).

Entre las especies tropicales de plantas, las de la familia *Arecaceae* sobresalen por tener hojas resistentes que les permite reducir la presión de herbivoría sobre ellas en comparación con otras plantas (Dominy et al., 2008). Sin embargo, esta familia no está del todo protegida contra la herbivoría. Una declinación en la población de la palmera *Ptychosperma bleeseri* fue relacionada con la presión de ungulados introducidos en Australia (Liddle et al., 2006). Por este motivo, varias especies de palmeras se han encontrado asociadas a vegetación protectora contra el efecto de la herbivoría (Eiserhardt et al., 2011). En bosques secos como el Chaco, el ganado se alimenta de palmeras de menor tamaño, comiendo los brotes de las hojas a su alcance principalmente en la estación seca (Lopez-Toledo et al., 2011). En el caso de *C. alba*, se ha reportado que el ganado ramonea y pisotea los renovales causándoles la muerte, y se ha sugerido que los arbustos tienen un papel en la regeneración en sitios con presencia de ganado, ya que protegen a los renovales

de la palmera del pisoteo y ramoneo (Moraes, 1991). Por otra parte, como se vio en el capítulo III, el ganado actúa como un agente dispersor de sus semillas. Es necesario estudiar cómo afecta el ganado la regeneración y establecimiento de *C. alba* para cerrar su ciclo de vida (Wang & Smith, 2002).

4.1.1 Hipótesis

1. El ganado se alimenta de los renovales de *C. alba* y los pisotea disminuyendo su supervivencia, afectando así la regeneración, la densidad y la estructura poblacional.
2. Existen micrositios favorables para la regeneración de *C. alba* donde los renovales están protegidos contra la herbivoría.
3. Los dispersores depositan las semillas en diferentes micrositios y los renovales se establecen únicamente donde están protegidos contra la herbivoría.

4.1.2 Predicciones

1. En presencia de ganado habrá una menor supervivencia de renovales y densidad de individuos, principalmente en categorías de tamaño menores.
2. Los renovales estarán mayormente asociados a vegetación espinosa en presencia de pastoreo.
3. Los micrositios que se presenten como favorables para la regeneración serán aquellos que se encuentren protegidos de la herbivoría.

4.1.3 Objetivos específicos

1. Evaluar el impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de *C. alba* en un palmar en la provincia de Jujuy (Noroeste Argentino).

2. Determinar la densidad de renovales y el número de hojas ramoneadas y caracterizar los sitios donde existe regeneración de *C. alba* en presencia y ausencia de ganado.

3. Evaluar el impacto de la presencia de ganado sobre la supervivencia y regeneración de *C. alba*.

4. Comparar los sitios donde la fauna deposita las semillas de *C. alba* con los sitios donde existe regeneración.

4.2 Métodos

4.2.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el palmar de referencia cercano a la localidad de El Talar (provincia de Jujuy), perteneciente a la empresa Ledesma S.A.A.I y rodeado por un alambrado de cinco hilos, dos de los cuales son alambre de púas. Al otro lado del alambrado el palmar pertenece a las comunidades aborígenes guaraníes “Tata Iyipy” y “Jasy Endy Guazú” (Luz de Luna Grande), que se dedican a la cría de ganado vacuno, el cual se alimenta dentro del palmar. Esta división del palmar, existente desde hace más de 100 años cuando fue creada la finca, provee una oportunidad única para evaluar el efecto del ganado sobre las palmeras. De aquí en adelante me referiré a palmar de referencia (con acceso restringido al ganado) y palmar con ganado (Fig. 1.2), esta división será utilizada para evaluar el efecto del ganado en la regeneración y estructura de la población de *C. alba*. Por tratarse de unidades de muestreo (parcelas, transectas y puntos dependiendo del objeto de estudio) dentro de cada palmar, serían consideradas “pseudorréplicas” (Hurlbert, 1984). Si bien este tipo de diseño experimental tiene limitaciones en cuanto a la inferencia de los resultados para otras áreas de palmares, es posible evaluar cada palmar de El Talar y las diferencias entre los palmares (Quinn & Keough, 2002). El estudio de los micrositios donde la fauna deposita las semillas de *C. alba* (objetivo 4) se realizó en el palmar de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares (Fig. 1.2), provincia de Salta, donde la presencia de fauna nativa es mayor y donde conté con la ayuda de los Guardaparques de la Reserva

para la detección de heces y medición de las variables de micrositio. Los palmares fueron descritos en los capítulos II y III.



Figura 4.1. Palmar con ganado de El Talar, Provincia de Jujuy.

4.2.2 Impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de *C. alba*

Tanto en el palmar de referencia como en el palmar con ganado de El Talar dispuse sistemáticamente 30 parcelas de 500 m² (50 x 10 m) cada 50 m para garantizar su independencia, considerando el criterio de una separación de por lo menos el doble de la altura máxima de las palmeras. En cada transecta registré el número de fustes, es decir, la cantidad de individuos de *C. alba* con tronco aparente (Tomlinson, 1990). En las mismas parcelas medí la altura hasta la base de la copa (base del pecíolo de la hoja viva más antigua; Moraes, 1991; Degen & Negrelle, 2014; Torres et al., 2015) de todos los individuos vivos de *C. alba* mayores a 0,5 m de altura, ya que aproximadamente con esa altura aparece el estípite visible. Con la información obtenida de las parcelas determiné la densidad por hectárea de individuos de *C. alba*.

Clasifiqué a los fustes registrados en las parcelas de 500 m² por su altura, la presencia de tronco y de estructuras reproductivas (Pinard & Putz, 1992; Paniagua, 1998) para establecer categorías de tamaños. Hice esta clasificación en base a la original de Tomlinson (1990), con especificaciones para *C. alba* de Moraes (1991) y una adaptación para este

estudio basada en observaciones a campo sobre el estado reproductivo en relación a la altura de la palmera (ver Capítulo II). Consideré juveniles a los individuos menores a 5 metros de altura ya que, a pesar de la observación en otros lugares de individuos de 3 m de altura como adultos reproductivos (Moraes, 1991; Cisz, 2011; Degen & Negrelle, 2014), en este estudio no detecté individuos menores a 5 m de altura con estructuras reproductivas. Además consideré para la categorización a la proporción de individuos reproductivos por año y clase de altura (Thompson et al., 2009; Galeano et al., 2010), debido a una relación positiva entre la altura y el estado reproductivo encontrada en otras especies de palmeras (Pinard & Putz, 1992; Peña-Claros & Zuidema, 2000). La categorización por tamaño utilizada fue:

- 0,5 a <5 m de altura: juveniles que aún no muestran estructuras reproductivas a campo
- 5 a <10 m de altura: adultos reproductivos que no muestran floración todos los años
- 10 a 17 m de altura: adultos reproductivos que florecen todos los años, a excepción de dos que también fueron incluidos en esta categoría debido a su altura.

Para determinar la estructura poblacional de *C. alba* según la clasificación por tamaños en función del número de fustes en cada categoría, para cada palmar comparé la densidad de individuos (variable dependiente) entre categorías (variable predictora con tres niveles) utilizando la plataforma de modelos lineales generales y mixtos de Infostat, y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012) considerando las categorías de tamaño como efecto fijo con tres niveles y la densidad de individuos como variable dependiente, el tamaño muestral fue el número de parcelas (30). Para determinar el impacto del ganado en la estructura poblacional por tamaño comparé, del mismo modo, la densidad de individuos en cada categoría entre el palmar de referencia y el palmar con ganado.

4.2.3 Densidad de renovales, disponibilidad de micrositios para la regeneración de C. alba y herbivoría

En cada palmar de El Talar (de referencia y con ganado) establecí 30 parcelas de 100 m² (10 x 10 m) anidadas en las parcelas de 500 m² en las que conté el número de renovales de *C. alba* y posteriormente calculé la densidad de renovales por hectárea. Consideré

renovales a todos los individuos que no presentaron un tronco aparente (Tomlinson, 1990). Realicé este conteo una única vez, en agosto de 2011.

En la misma fecha, en cada palmar elegí al azar 30 renovales: iniciando en el borde del palmar caminé hacia el interior el número de pasos hacia el norte que indicara el segundero de un reloj digital. Una vez en el punto elegí el renoval más cercano. Desde ese renoval reinicié el conteo de pasos a 2 metros de cada renoval siempre en dirección norte. En los renovales elegidos medí el DAB (diámetro a la altura de la base), la altura, el número de hojas, el largo de las hojas y el número de hojas ramoneadas. No logré identificar si el ramoneo de las hojas fue hecho por fauna nativa o ganado pero lo medí en los dos palmares igualmente.

Para determinar el impacto del ganado en la regeneración, comparé la densidad de los renovales, el DAB, la altura, el número de hojas, el largo de las hojas y el número de hojas ramoneadas de los renovales en el palmar con ganado con las obtenidas en el palmar de referencia a través de los modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012) utilizando el tipo de palmar como factor fijo con dos niveles (palmar de referencia y palmar con ganado), la densidad de renovales como variable de respuesta y el número de parcelas en cada palmar como tamaño muestral.

Además, caractericé el micrositio en cada uno de los 30 renovales en cada palmar para:

1) cobertura de suelo: tomé una fotografía siempre a 1,50 m encima del renoval, obteniendo una superficie de aproximadamente $0,75 \text{ m}^2$. Luego en gabinete, superponiendo una grilla de 100 subdivisiones sobre la fotografía utilizando el software Adobe Photoshop CS5 (Seimert, 2010), calculé el porcentaje de cobertura de pasto, herbáceas, hojarasca y suelo expuesto (Bachmann et al., 2007);

2) distancia a cuatro tipos de vegetación: dentro de un radio de 1 m desde el renoval elegido, medí la distancia de cada uno de los renovales al arbusto y árbol adulto más cercano de la misma especie o de otras y a la gramínea y herbácea más cercana (Molina Espinosa, 2001);

3) presencia/ausencia de cuatro tipos de vegetación: determiné la presencia de estos tipos de vegetación en un radio de 1 m y 2 m desde el renoval elegido; y

4) cobertura aérea de leñosas: registré la cobertura aérea de leñosas sobre el renewal en cuatro cuadrantes (N-E, S-E, S-O y N-O) y en un radio de 1 m desde el renewal elegido a través de observación directa, posteriormente determiné la cobertura aérea considerando que cada cuadrante vale 0,25 si presenta cobertura.

En cada palmar, registré las mismas variables de micrositio de renewal en 30 puntos sin presencia de renewal y apareados con cada renewal medido. Desde cada uno de los renewales elegidos, escogí los puntos apareados caminando el número de pasos indicado por el segundero de un reloj digital alrededor del individuo adulto de *C. alba* más cercano, manteniendo la distancia del renewal. Registré las mismas variables también en 30 puntos sin renewal tomados al azar en cada palmar. Para elegir estos puntos caminé el número de pasos hacia el norte que indicara el segundero de un reloj digital y reiniciando el conteo de pasos a 2 metros de cada punto.

Para evaluar si los renewales se encuentran asociados a algunas de las características registradas en los micrositos en ausencia y presencia de ganado, analicé las variables medidas en puntos con renewales, puntos apareados a los renewales y puntos al azar en el palmar de referencia y en el palmar con ganado de El Talar, separadamente en cada palmar, a través de análisis multivariado. Analicé las variables de micrositio a través de diferentes análisis porque, por ser variables de diferentes magnitudes y tipos (binarias, porcentajes y distancias), no pude incluir todas en un análisis multivariado. Además, aún al realizar distintas transformaciones de las variables no conseguí lograr una distribución normal, un supuesto que debe cumplirse para aplicar análisis multivariados (Quinn & Keough, 2002).

Inicialmente realicé una correlación de Spearman entre la proporción de presencia de los diferentes tipos de vegetación (árbol, arbusto, pasto y herbácea) en un radio de 1 m y 2 m alrededor de cada punto y la proporción de cobertura aérea de leñosas en cada punto para determinar si existe multicolinealidad entre las variables. Las variables de micrositio con alto índice de correlación con otras ($>0,60$ y $p<0,05$) fueron descartadas, seleccionando las variables medidas en un radio de 1 m por considerar que tienen una mayor influencia en los micrositos que en un radio de 2 m o cobertura aérea. Incorporé las variables restantes en un test multivariado de componentes principales (PCA) para determinar si permiten predecir la presencia de un renewal. El modelo resultante quedó como una matriz de siete variables (presencia de árbol, arbusto, pasto y herbácea en un radio de 1 m y presencia de arbusto,

pasto y herbácea en un radio de 2 m) por 90 casos (30 puntos con renovales, 30 puntos apareados y 30 puntos tomados al azar).

Para analizar si los puntos con renovales, apareados y tomados al azar mostraban alguna diferencia entre sí con respecto a los componentes principales obtenidos, comparé los scores de cada punto sobre los componentes principales (CP1 y CP2) a través de los modelos lineales generales y mixtos (Renison et al., 2005; Di Rienzo et al., 2011).

Luego de identificar los tipos de vegetación que explican las diferencias entre puntos con renovales, apareados y al azar en el biplot generado a través del PCA, comparé la presencia y la distancia a estos tipos de vegetación entre los tipos de micrositio utilizando los modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2012) incluyendo como factor fijo el tipo de punto (con renoval, apareado o al azar) y como variables de respuesta la distancia y la presencia/ausencia de los cuatro tipos de vegetación y un tamaño muestral de 30 para cada tipo de punto. De la misma forma, comparé los porcentajes de cobertura de suelo (variable de respuesta) entre los tipos de micrositio (factor fijo) utilizando los modelos lineales generales y mixtos y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012).

Realicé el mismo procedimiento para evaluar si las variables de micrositio permiten identificar si un renoval se encuentra en el palmar de referencia o en el palmar con ganado, incluí en el modelo cinco variables (presencia de árbol, arbusto, pasto y herbácea en un radio de 1 m y presencia de herbácea en un radio de 2 m) por 60 casos (30 puntos con renovales en el palmar de referencia y 30 puntos con renovales en el palmar con ganado).

4.2.4. Supervivencia de renovales de C. alba en una parcela de referencia y una parcela con ganado

Establecí dos parcelas permanentes de 200 m² (40 x 5 m), una de ellas Parcela control y la restante Parcela experimental, separadas por 6 km de distancia, y en cada una de ellas marqué 50 renovales con chapas de aluminio. Por tratarse de transectas dentro del palmar de referencia, serían consideradas “pseudorréplicas” (Hurlbert, 1984). Entre mayo de 2012 y septiembre de 2013, en 13 meses determiné si los renovales marcados se encontraban o no vivos en cada una de las dos parcelas. Luego de 9 meses de seguimiento, a comienzos de

marzo de 2013, inmediatamente antes del muestreo correspondiente a ese mes, ingresó ganado a la Parcela experimental. De acuerdo con observaciones personales e información provista por el personal de la empresa Ledesma S.A.A.I., ingresaron entre ocho y 10 vacas que permanecieron en el área de la Parcela experimental hasta el final del seguimiento (8 a 10 vacas/ha). Continué midiendo los renovales marcados por seis meses más para determinar su probabilidad de presencia con acceso de ganado (Parcela experimental) y en ausencia de ganado (Parcela control). Para determinar la probabilidad de presencia de los renovales en las dos parcelas realicé una regresión logística con distribución binaria y función de enlace logit utilizando como factores fijos el tipo de parcela con dos niveles (experimental y control) y la fecha de muestreo como covariable y como factor aleatorio el número identificador de cada renoval para considerar que los datos se tomaron siempre contando los mismos renovales. Realicé el análisis utilizando modelos lineales generalizados y mixtos de Infostat (Di Rienzo et al., 2012; 2014).

Con el fin de evaluar si el ingreso de ganado en la Parcela experimental tendría algún efecto sobre el crecimiento de los renovales comparé, entre las dos parcelas, tres variables medidas sobre los renovales en diferentes momentos del seguimiento utilizando la plataforma de modelos lineales generales y mixtos de Infostat y el test *a posteriori* DGC (Di Rienzo et al., 2011; 2012) considerando como efecto fijo el tipo de parcela (experimental o control) y como efecto aleatorio el número de identificación de cada renoval:

- largo de hojas/renoval: medido en junio y septiembre de 2012 (antes del ingreso de ganado a la Parcela experimental) y en septiembre de 2013,
- altura/renoval: medida en noviembre de 2012 (antes del ingreso de ganado a la Parcela experimental) y en abril y septiembre de 2013 y
- DAB/renoval: medido en junio y noviembre de 2012 (antes del ingreso de ganado a la Parcela experimental) y en abril y septiembre de 2013.

4.2.5 *Micrositios donde la fauna deposita las semillas de C. alba*

En el palmar de la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares, recorrí a pie durante tres días 45 km de caminos de fauna, junto a dos Guardaparques de la Reserva, y

colecté todas las heces halladas durante el recorrido que presentaran semillas o restos de frutos de *C. alba*, identificando la especie a la que pertenecían. Estas heces son las mismas que posteriormente fueron utilizadas para las pruebas de germinación del capítulo III.

En cada lugar donde encontré heces de animales (tanto domésticos como nativos) con semillas, registré las mismas variables utilizadas para caracterizar los micrositios donde hay regeneración: porcentaje de cobertura de suelo, presencia de diferentes tipos de vegetación en un radio de 1 y 2 m, distancia a estos tipos de vegetación en un radio de 1 m y cobertura aérea de leñosas. Además, para cada micrositio donde colecté heces tomé un punto al azar contando la cantidad de pasos hacia el norte dados por el segundero de un reloj digital. En cada punto al azar medí las mismas variables de micrositio. Realicé esto para comparar si el micrositio donde fueron depositadas las semillas por los animales es similar al micrositio favorable para la regeneración de *C. alba*, presuponiendo que exista un micrositio favorable y bajo el supuesto de que las condiciones de micrositio no difieren entre el palmar de referencia de El Talar (donde evalué regeneración) y el palmar de la Reserva Los Palmares (donde medí los micrositios con heces).

Analiqué las variables de micrositio de la misma forma que en la sección 4.2.3 de este capítulo, comparando entre micrositios donde las especies nativas de dispersores depositaron semillas de *C. alba*, micrositios donde dispersores nativos depositaron semillas y puntos tomados al azar. El modelo resultante para ser incorporado en el PCA quedó como una matriz de cuatro variables (presencia de árbol, arbusto, pasto y herbácea en un radio de 1 m) por 100 casos (42 micrositios de dispersores nativos: tres micrositios con heces de *O. canicollis*, 28 con heces de *R. americana* y 11 con heces de zorros; ocho micrositios de dispersores domésticos: cuatro puntos con heces de *E. africanus*, uno con un excremento de *E. caballus* y tres con heces de *B. taurus*; y 50 puntos tomados al azar).

4.3 Resultados

4.3.1 Impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de *C. alba*

En el palmar de referencia registré una densidad de $464,00 \pm 34,23$ individuos con tronco aparente vivos por hectárea, significativamente mayor que en el palmar con ganado ($59,31 \pm 34,82$; $F= 65,71$; $p < 0,05$). La densidad total de individuos/ha (renovales + individuos con tronco aparente) en el palmar de referencia fue de $1297,33 \pm 248,34$, significativamente mayor que en el palmar con ganado ($290,67 \pm 238,44$; $F= 8,22$; $p < 0,05$).

En el palmar de referencia encontré significativamente menor densidad de individuos en las categorías de tamaño de 10 a 17 m que en las otras categorías ($F= 5,78$; $p < 0,05$; Fig. 4.2) y no encontré diferencias significativas entre las categorías de tamaño en el palmar con ganado ($F= 1,86$; $p= 0,16$; Fig. 4.2).

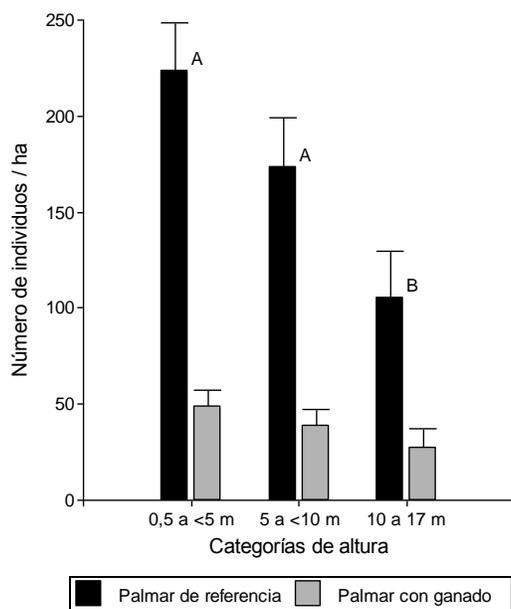


Figura 4.2. Número de individuos con tronco aparente/ha por clases de tamaño en el palmar de referencia y en el palmar con ganado de El Talar, provincia de Jujuy ($n=30$ parcelas en cada palmar). Letras diferentes indican diferencias significativas entre el número de individuos entre clases en el palmar de referencia ($p < 0,05$). Los resultados se expresan como media \pm E.E.

4.3.2 Densidad de renovales, disponibilidad de micrositios para la regeneración de *C. alba* y herbivoría

Encontré significativamente menor densidad de renovales, de menor altura, con más hojas ramoneadas y de menor largo en el palmar con ganado de El Talar que en el palmar de referencia (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Densidad y variables sobre el estado o vigor de los renovales en el palmar de referencia y el palmar con ganado de El Talar, provincia de Jujuy (n= 30 parcelas en cada palmar). Los resultados se expresan como media±E.E.

Variable	Palmar de referencia	Palmar con ganado	F	p
Densidad (renovales/ha)	517,24±93,49 (a)	233,33±91,92 (b)	4,69	<0,001
N° de hojas	3,93±0,36	3,77±0,35	0,11	0,73
N° de hojas ramoneadas	0,27±0,09 (b)	2,23±0,27 (a)	27,31	<0,001
Largo de hojas (cm)	39,65±2,26 (a)	24,63±2,26 (b)	22,04	<0,001
Altura (cm)	43,27±2,55 (a)	27,07±2,55 (b)	20,22	<0,001
DAB (mm)	7,73±0,86	6,15±0,86	1,67	0,20

Respecto a la disponibilidad de micrositios para regeneración, en el palmar de referencia encontré una correlación positiva entre la cobertura aérea de leñosas y la presencia de árboles a 1 y 2 m de distancia de los puntos y entre la presencia de árboles a 1 y 2 m (Coeficiente de correlación>0,60; p<0,05), por lo que descarté las variables: cobertura aérea y presencia de árboles a 2 m.

Los primeros dos componentes principales explican el 80% de la variabilidad en las características de los micrositios con renoval, puntos apareados o elegidos al azar (Fig. 4.3). El primer componente principal no presentó diferencias entre los micrositios con renoval, apareados o al azar (CP1: F= 0,95; p= 0,39). El segundo componente principal permite determinar si un punto fue tomado al azar aunque no permite diferenciar entre puntos con renoval y apareado (CP2: F=4,98; p<0,05).

Encontré significativamente menor presencia de arbustos a 1 y 2 m de radio en los micrositios con renovales (1 m: 0,60±0,07; 2 m: 0,70±0,07) que en los puntos al azar (1 m: 0,93±0,07; 2 m: 0,97±0,07; 1 m: F= 10,66, p<0,05 2 m: F= 4,06, p<0,05). No encontré diferencias en la distancia a arbusto entre micrositios con renovales y puntos al azar (F= 0,43; p> 0,05).

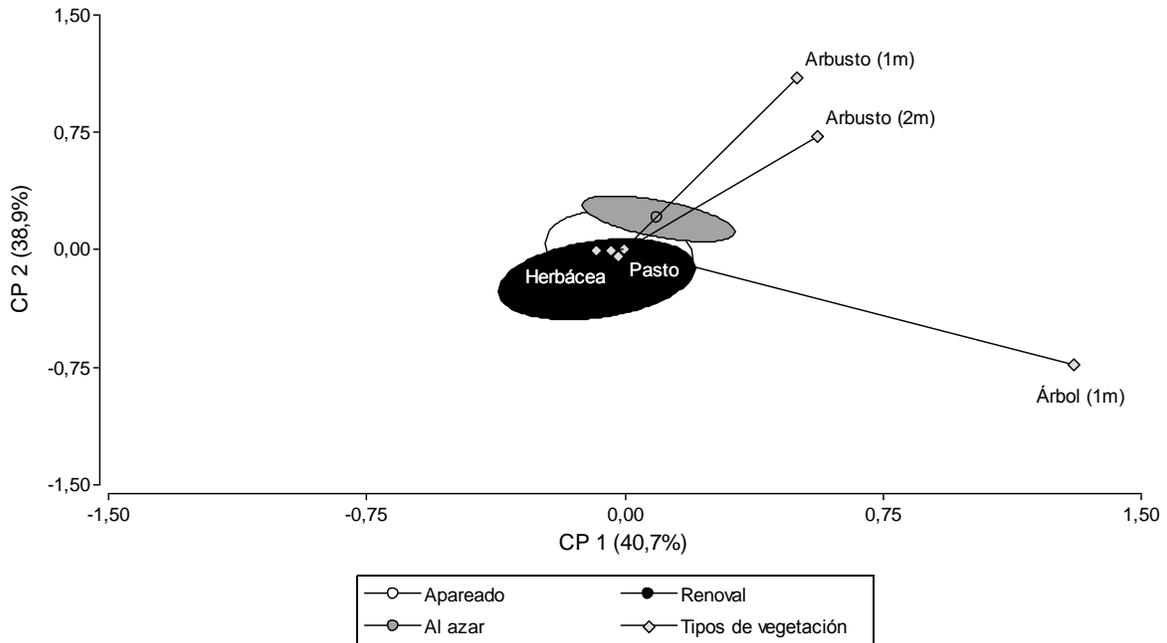


Figura 4.3. Análisis de componentes principales mostrando las variables de presencia/ausencia de cuatro tipos de vegetación (pasto, herbácea, árbol y arbusto) a 1 y 2 m de radio desde puntos con renovación (negro), apareados (blanco) y tomados al azar (gris), en el palmar de referencia de El Talar, provincia de Jujuy (n= 30 renovales, 30 puntos apareados y 30 puntos al azar). Las elipses representan los contornos dentro de un intervalo de confianza del 95%.

Ya que los puntos con renovales y los apareados no presentaron diferencias en el análisis de componentes principales, dejé de considerar a los puntos apareados en los siguientes análisis. Encontré significativamente menor porcentaje de pasto y mayor porcentaje de herbáceas en los puntos con renovales que en los puntos tomados al azar (Tabla 4.2; Fig. 4.4).

Tabla 4.2. Cobertura de suelo según el tipo de vegetación (pasto, herbácea) hojarasca y sin vegetación en los puntos con renovales y al azar en el palmar de referencia de El Talar, provincia de Jujuy. Los valores se expresan como media \pm E.E.

Tipo de vegetación	Renoval	Punto al azar	F	p
% de pasto	42,72 \pm 7,08 (b)	71,17 \pm 6,96 (a)	8,21	0,005
% de herbáceas	6,53 \pm 1,19 (a)	0,59 \pm 1,17 (b)	12,59	<0,001
% de hojarasca	42,73 \pm 7,02	29,79 \pm 6,91	1,73	0,19
% de suelo expuesto	8,02 \pm 2,79	1,54 \pm 2,74	2,74	0,10



Figura 4.4. Micrositio con renewal (izq.) y tomado al azar (der.) en el palmar de referencia de El Talar, Provincia de Jujuy.

En el palmar con ganado encontré una correlación positiva entre la cobertura aérea de leñosas y la presencia de árbol a 1 y 2 m de distancia de los puntos y entre la presencia de árbol, arbusto y pasto a 1 y 2 m ($r > 0,60$; $p < 0,05$), por lo que descarté las variables: cobertura aérea, presencia de arbusto a 2 m, presencia de árbol a 2 m y presencia de pasto a 2 m. Los dos primeros componentes principales explican el 76% de la variabilidad en la probabilidad de que un micrositio tenga renewal, sea apareado o elegido al azar (Fig. 4.5), pero ninguno de los componentes muestra que existan diferencias significativas entre los puntos con renewal, apareados y al azar (CP1: $F = 1,28$; $p = 0,28$ y CP2: $F = 1,93$; $p = 0,15$).

Con respecto a la cobertura de suelo, encontré mayor porcentaje de herbáceas en los micrositios con renewales ($10,35 \pm 1,24\%$) que en los puntos al azar ($1,30 \pm 1,14\%$; $F = 26,71$; $p < 0,05$) pero no encontré diferencias significativas en los otros tipos de cobertura ($p > 0,05$).

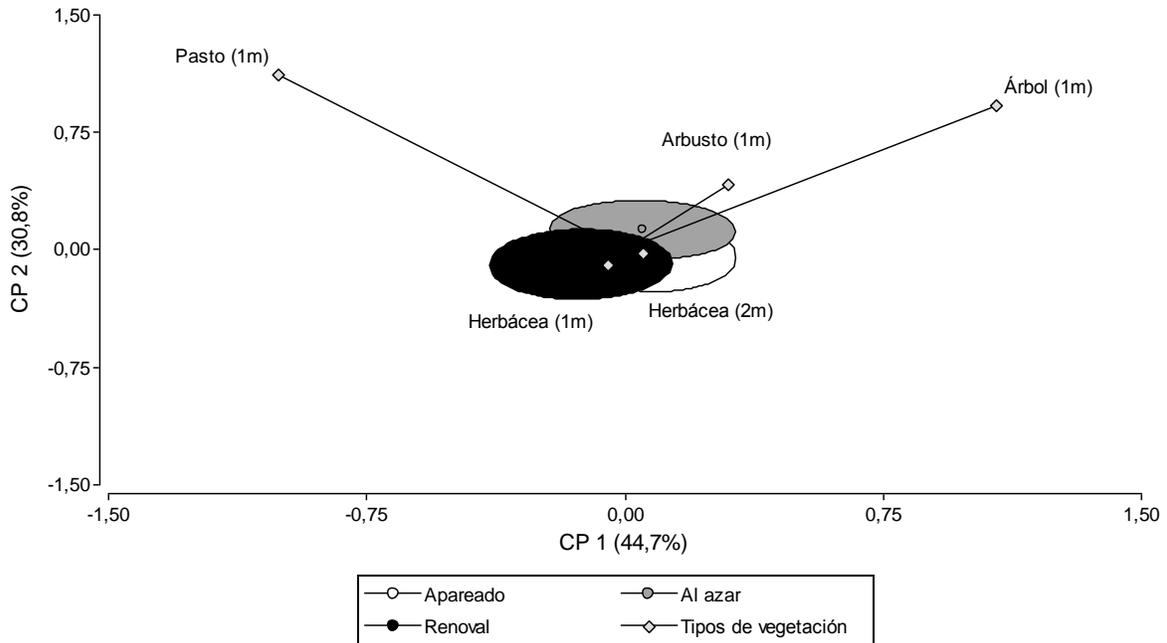


Figura 4.5. Análisis de componentes principales mostrando las variables de presencia/ausencia de cuatro tipos de vegetación (pasto, herbácea, árbol y arbusto) a 1 y 2 m de radio desde puntos con renovación (negro), apareados (blanco) y tomados al azar (gris), en el palmar con ganado de El Talar, provincia de Jujuy (n= 30 renovales, 30 puntos apareados y 30 puntos al azar). Las elipses representan los contornos dentro de un intervalo de confianza del 95%.

Al comparar los micrositios con renovales entre el palmar de referencia y el palmar con ganado encontré que los dos primeros componentes principales explican el 72% de la variabilidad de micrositios con renovación en cada uno de los palmares (Fig. 4.6) y los dos componentes principales permiten identificar si un renovación se encuentra en el palmar de referencia o en el palmar con ganado (CP1: $F= 10, 26; <0,05$ y CP2: $F= 10,20; p<0,05$). Encontré significativamente mayor presencia de arbusto en los micrositios con renovales del palmar con ganado ($0,87\pm 0,08$) que en el palmar de referencia ($0,60\pm 0,08; F= 5,80; p<0,05$) y significativamente mayor presencia de pasto en micrositios con renovales en el palmar de referencia ($0,97\pm 0,07$) que en palmar con ganado ($0,50\pm 0,07; F= 22,38; p<0,05$). No encontré diferencias significativas en la presencia de herbácea en un radio de 1 m ($F= 1,00; p= 0,32$) ni de 2 m ($F= 0,90; p= 0,33$) ni en la presencia de árbol ($F= 0,60; p= 0,44$). La cobertura de pasto fue significativamente mayor en los micrositios con renovales en el palmar de referencia ($42,72\pm 6,19\%$) que en el palmar con ganado ($19,83\pm 5,99\%; F= 7,06; p<0,05$).

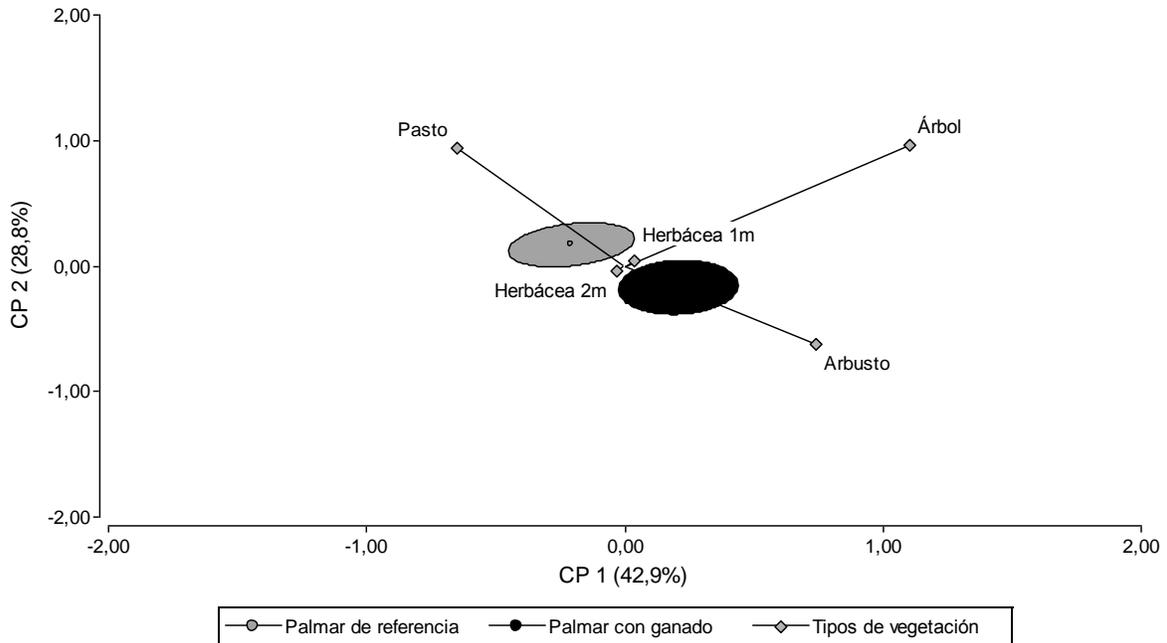


Figura 4.6. Análisis de componentes principales mostrando las variables de presencia/ausencia de cuatro tipos de vegetación (pasto, herbácea, árbol y arbusto) a 1 y 2 m de radio en micrositios con renovales en el palmar de referencia y en el palmar con ganado de El Talar, provincia de Jujuy (n= 30 renovales en cada palmar). Las elipses representan los contornos dentro de un intervalo de confianza del 95%.

4.3.3 Supervivencia de renovales de *C. alba* en una parcela de referencia y una parcela con ganado

Tanto en la Parcela control como en la Parcela experimental la probabilidad de supervivencia disminuyó a lo largo del tiempo, siendo esta disminución más marcada en la Parcela experimental luego del ingreso del ganado (Fig. 4.7).

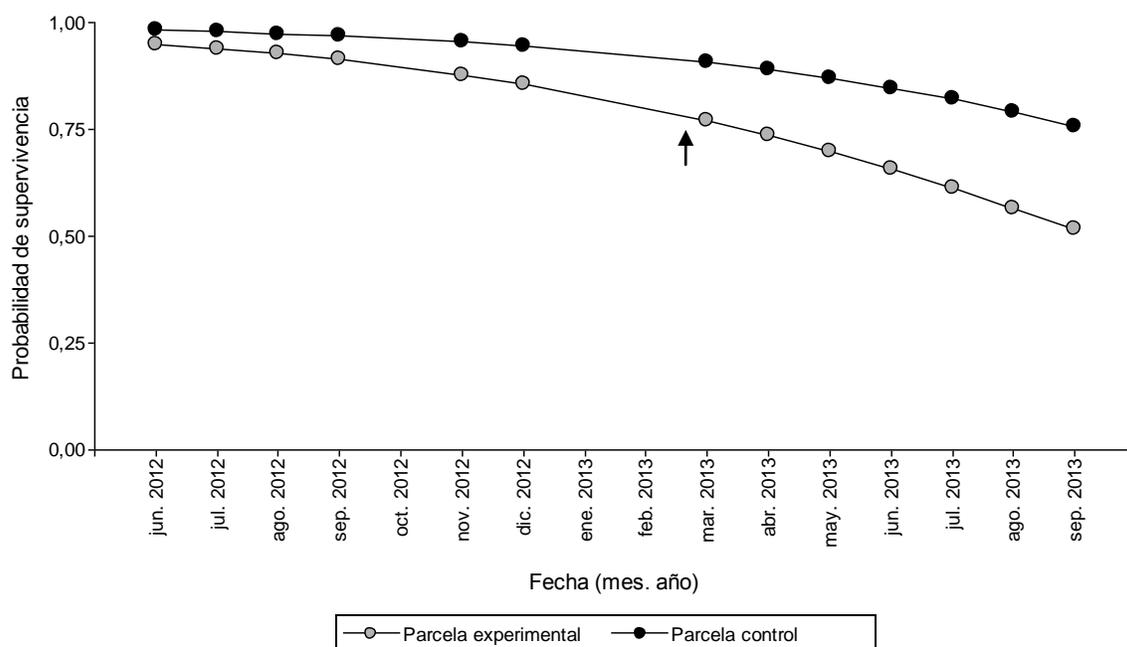


Figura 4.7. Probabilidad de supervivencia de 100 renovales marcados en dos parcelas (una control y la otra en la cual ingreso el ganado) desde mayo de 2012 hasta septiembre de 2013 en un palmar de El Talar, provincia de Jujuy. La flecha indica el momento de ingreso de ganado a la Parcela experimental.

En el primer mes de seguimiento el largo promedio de las hojas fue menor en la Parcela control que en la Parcela experimental ($F= 33,95$; $p<0,05$), tres meses después se mantuvo esta diferencia significativa ($F= 10,92$; $p<0,05$), en noviembre de 2012 no encontré diferencias significativas entre las parcelas ($F= 0,14$; $p>0,05$) y en el último mes de seguimiento encontré un largo promedio de hojas significativamente mayor en la Parcela control ($F= 11,04$; $p<0,05$; Fig. 4.8). La altura promedio de los renovales no difirió entre las dos parcelas en noviembre de 2012 (antes del ingreso del ganado a la Parcela experimental; $F= 2,49$; $p>0,05$), en abril de 2013 se mantuvo esa similitud ($F= 0,23$; $p>0,05$) y en septiembre de 2013 la altura promedio de los renovales fue significativamente mayor en la Parcela control que en la Parcela experimental ($F= 8,91$; $p>0,05$; Fig. 4.8). El DAB promedio de los renovales no difirió entre las dos parcelas en todos los meses medidos ($p>0,05$).

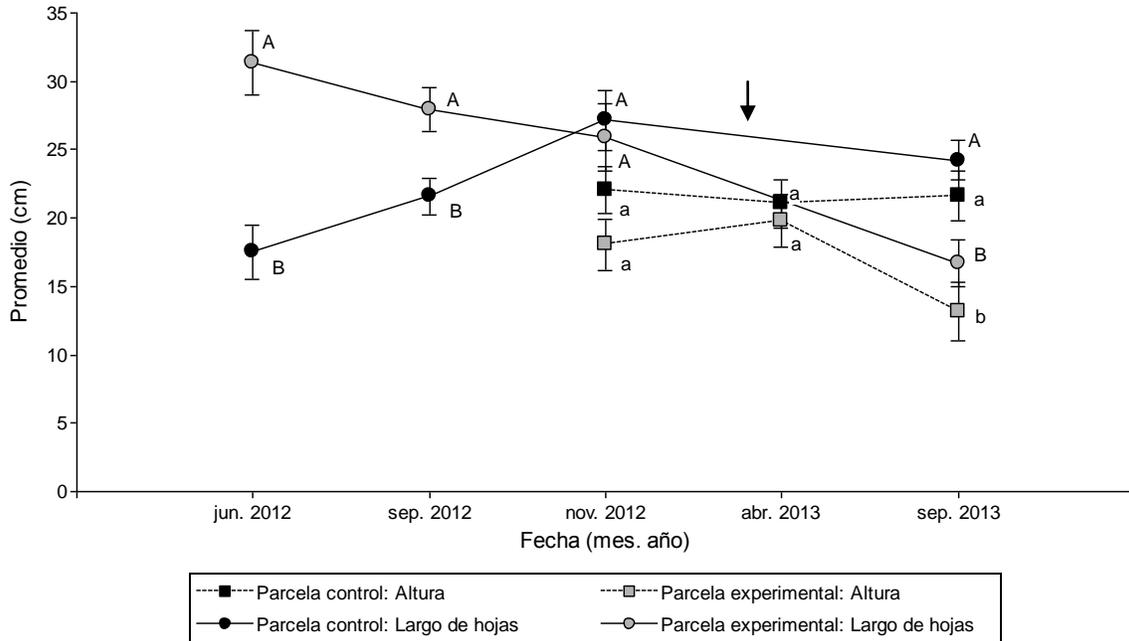


Figura 4.8. Promedio del largo de las hojas (círculo) y de la altura (cuadrado) de 100 renovales marcados en dos parcelas (una control y la otra en la cual ingreso el ganado) a lo largo de 17 meses (desde mayo de 2012 hasta septiembre de 2013) en un palmar de El Talar, provincia de Jujuy (n inicial= 50 renovales en cada parcela, n final= 17 en la Parcela experimental y 37 en la Parcela control). Los resultados se expresan como media \pm E.E. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) en el largo de las hojas (letras mayúsculas) y la altura de los renovales (letras minúsculas) entre las parcelas. La flecha indica el momento de ingreso de ganado a la Parcela experimental.

4.3.4 Micrositios donde la fauna deposita las semillas de *C. alba*

Encontré una correlación positiva entre la cobertura aérea de leñosas y la presencia de árbol a 1 y 2 m de distancia de los puntos y entre la presencia de árbol, arbusto, herbácea y pasto a 1 y 2 m (Coeficiente de correlación $> 0,60$; $p < 0,05$), por lo que descarté las variables: cobertura aérea, presencia de arbusto a 2 m, presencia de árbol a 2 m, presencia de herbácea a 2 m y presencia de pasto a 2 m. Encontré que los dos primeros componentes principales explican el 69% de la variabilidad entre los micrositios con excrementos de especies nativa y domésticas (Fig. 4.9). Ninguno de los componentes muestra que existan diferencias significativas entre los micrositios donde las especies nativas y domésticas depositaron las semillas y los puntos tomados al azar (CP1: $F=1,28$; $p=0,28$ y CP2: $F=1,93$; $p=0,15$) aunque se observa una mayor especificidad de condiciones de micrositio donde la fauna nativa deposita las semillas en comparación con el ganado.

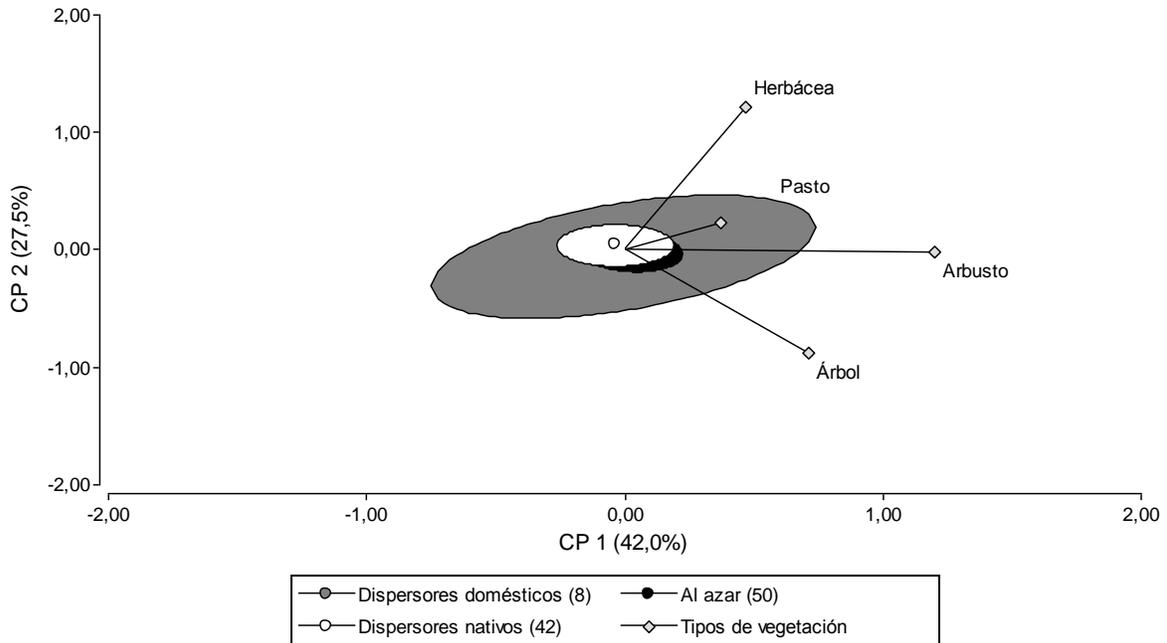


Figura 4.9. Análisis de componentes principales mostrando las variables de presencia/ausencia de cuatro tipos de vegetación (pasto, herbácea, árbol y arbusto) a 1 m de radio desde puntos con heces de tres dispersores domésticos (gris), cuatro dispersores nativos (blanco) y tomados al azar (negro), en la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares, provincia de Salta (número de heces, en la leyenda entre paréntesis). Las elipses representan los contornos dentro de un intervalo de confianza del 95%.

4.4 Discusión

4.4.1 Impacto del ganado sobre la densidad y estructura poblacional de *C. alba*

La mayor densidad de *C. alba* de clases de altura menores en el palmar de referencia indica que esta población es relativamente estable, con buen estado de regeneración (Freckleton et al., 2003; Thompson et al., 2009; Guarín et al., 2014). La densidad de adultos reproductivos en el palmar de referencia de El Talar sería suficiente para garantizar su permanencia en el tiempo. La densidad mínima de adultos reproductivos para que una población sea viable varía de especie a especie y para una misma especie varía entre sitios. Por ejemplo, para *Euterpe edulis* es necesaria una densidad de al menos 60 adultos reproductivos/ha para mantener la variabilidad genética (Reis et al., 2000) y para *Butia capitata* una población se considera densa y con una estructura de tamaño que indica que hay regeneración con por lo menos 200 adultos reproductivos/ha (Molina Espinosa, 2001).

En el palmar de *C. alba* con ganado encontré una densidad de individuos reproductivos menor a las densidades mínimas encontradas en otros palmares de *C. alba* estudiados (104 individuos/ha, Mereles, 2001; 125 individuos/ha, Degen & Negrelle, 2014) y probablemente insuficiente para garantizar la regeneración natural en este palmar (Molina Espinosa, 2001). El tipo de suelo, el relieve y los períodos de inundación, que podrían afectar la densidad de individuos (Clark et al., 1995; Mereles, 2001; Degen & Negrelle, 2014) deben ser iguales en el palmar de referencia y con ganado, por lo que las diferencias en las densidades no serían atribuibles a estos factores.

En el palmar de referencia de El Talar encontré una densidad total significativamente mayor al palmar con ganado, similar a los 1190 individuos/ha encontrados en un palmar de *C. alba* en Paraguay (Degen & Negrelle, 2014) y mayor a lo observado en otros palmares; en el Pantanal brasileño se ha registrado un máximo de 846 individuos/ha (Amador, 2006), en el Chaco húmedo de la región Occidental de Paraguay se registraron 498 individuos/ha y en la región Oriental 166 individuos/ha (Mereles, 2001). Los autores de estos trabajos explican estas variaciones en las densidades por diferencias en la topografía, siendo mayor la densidad en áreas bajas con mayor salinidad, y por distintas intensidades de las actividades humanas en los palmares, como la cría de ganado y la extracción de *C. alba* para uso maderero que disminuyen la densidad de la especie en los palmares (Moraes, 1991; Mereles, 2001; Amador, 2006), como se ha visto en este estudio.

La estructura poblacional con mayor representación de individuos en los estadíos juveniles garantiza la continuidad en el tiempo del palmar de referencia de El Talar (Freckleton et al., 2003; Thompson et al., 2009; Guarín et al., 2014). Apoyando la hipótesis de que la presencia de ganado impacta sobre la estructura poblacional de *C. alba*, se ha reportado que es común en poblaciones naturales y estables de palmeras que la menor categoría de altura prevalezca sobre las otras (Reis et al., 2000; Ibarra-Manriquez & Mendoza, 2003; Thompson et al., 2009; Galeano et al., 2010). La densidad similar de palmeras de diferentes alturas en el palmar con ganado sugiere que no habría una reposición de los individuos adultos que van muriendo y la población no sería estable y autorregenerativa (Degen & Negrelle, 2014).

En este estudio la altura máxima de las palmeras fue de 17 m, mientras que en Paraguay las mayores alturas encontradas fueron de 15,5 m (Mereles, 2001) y en Bolivia

entre 13 y 15 m (Markley, 1955; Arispe et al., 2008), pero se han registrado en otros estudios individuos de hasta 25 m (Cisz, 2011). Otros factores no estudiados aquí (por ejemplo, condiciones edáficas y topográficas como pendiente, drenaje y fertilidad del suelo) pueden tener una influencia sobre la altura de las palmeras, ya que para otras especies se encontró que la pendiente y el drenaje del suelo afectan diferencialmente a palmeras de distintas alturas (Clark et al., 1995; Svenning, 1999). Además, las poblaciones de palmeras del género *Copernicia* en general presentan gran variabilidad genética tanto intra como interpoblacional, resultando en variabilidad en altura, entre otros aspectos morfo-anatómicos (Degen & Negrelle, 2014). Estas variaciones en la altura de los individuos de la misma especie en diferentes lugares puede ser un indicio de diferentes condiciones ambientales que determinen también variaciones en el tamaño en que las palmeras son adultas y comienzan a producir estructuras reproductivas. Posiblemente en otros lugares las categorías de tamaño también serían diferentes, por ejemplo, como mencioné en el capítulo II, la primera categoría comenzaría en 3 o 3,5 m de altura en Bolivia y Paraguay (Moraes, 1991; Cisz, 2011) y la última categoría llegaría a la altura máxima encontrada en los diferentes palmares. Es importante considerar que en general se estudia la estructura poblacional de las palmeras en relación a la producción de estructuras reproductivas (Tomlinson, 1990). Por esto, debe realizarse un análisis evaluando la influencia del suelo y la pendiente en diferentes palmares de *C. alba* para llegar a alguna conclusión sobre las diferencias en las alturas de los palmares considerando las diferentes categorías de tamaño en relación a la producción de estructuras reproductivas para poder realizar comparaciones entre ellos.

4.4.2 Densidad de renovales, disponibilidad de micrositios para la regeneración de C. alba y herbivoría

En el palmar con ganado hubo menor densidad de renovales, con mayor número de hojas ramoneadas y, consecuentemente, menor largo de hojas y menor altura que en el palmar de referencia. No fue posible distinguir entre ramoneo por ganado o por especies nativas de fauna (Moraes, 1991; Mereles, 2001; Amador, 2006; Mandle & Ticktin, 2012), pero es muy probable que sea debido al impacto del ganado. Lo mismo sucede en otros

lugares, el ganado se alimenta de los renovales de *C. alba* causándoles la muerte (Moraes, 1991; Gödel, et al., 2016), y con otras especies de palmeras, el ganado ramonea las hojas de los renovales y los mata (Molina Espinosa, 2001; Endress et al., 2004; López-Toledo et al., 2011).

La densidad de renovales en los palmares de El Talar varía respecto a otros palmares de *C. alba*. En el palmar de referencia en la localidad de El Talar la densidad de renovales es de 517 individuos/ha y en el palmar con ganado de 233 individuos/ha, diferentes a las observadas en palmares de *C. alba* en Paraguay (77 a 90 individuos/ha en dos palmares con diferente carga ganadera cuantificados por Mereles, 2001; 82, 425 y 618 individuos/ha y en tres sitios con diferentes intensidades de impacto humano cuantificados por Degen & Negrelle, 2014) y para otra especie del mismo género, *C. tectorum* (200 individuos/ha, Torres et al., 2015). Esta variabilidad puede estar relacionada a una limitación en la dispersión de semillas, ya que se observó que en los palmares con menor densidad de adultos, la producción de semillas por área es menor y el número de renovales también (Degen & Negrelle, 2014). La mayor densidad de renovales en el palmar de referencia de El Talar, puede deberse a que no se desarrollan actividades humanas que puedan afectar la regeneración y/o la densidad de adultos, a diferencia de lo que pasa en los otros palmares donde se extraen estípites para uso maderero, se cortan las hojas para la extracción de cera (Degen & Negrelle, 2014) y como fibra para realizar artesanías (Torres et al, 2015), o se utilizan los renovales y/o frutos como forraje para el ganado (Amador, 2006).

En este estudio, en ausencia de ganado los micrositios favorables para la regeneración serían aquellos con mayor porcentaje de cobertura de herbáceas, menor cobertura de pastos y menor presencia de arbustos. Esto estaría relacionado con lo observado en el Chaco Paraguayo y el Pantanal, donde se encuentran más renovales de *C. alba* en sitios asociados a ambientes más abiertos, probablemente porque reciben mayor radiación solar (Kahn & de Castro, 1985; Mereles, 2001; Salm, 2005) ya que *C. alba* es una especie heliófila (Degen & Negrelle, 2014). En el caso del palmar de referencia de El Talar, por no presentar una alta carga de herbivoría, el pasto tiene entre 1 y 2 m de altura y los pastos altos dan sombra, disminuyendo la radiación solar sobre los renovales (Anthelme et al., 2011).

El mayor porcentaje de cobertura de herbáceas en los micrositios con renovales que lo esperado por azar en el palmar con ganado, puede deberse a que la supervivencia de

herbáceas sería similar a la de los renovales de *C. alba* ante el impacto de la herbivoría, más que a una característica de micrositio favorable. La falta de diferencias entre puntos con renovales y elegidos al azar en el palmar con ganado podría reflejar la homogeneización del ambiente. El pastoreo altera la diversidad y estructura de la vegetación (Vandenberghe et al, 2007; Novillo & Ojeda, 2008; Tálamo et al., 2015; Bakker et al, 2015), pudiendo resultar en una distribución de los renovales que no difiere de la distribución esperada por azar.

La mayor proporción de arbustos y menor proporción de pastos en micrositios con renovales en el palmar con ganado en comparación con los micrositios favorables en el palmar de referencia podrían ser el resultado de la acción del sobrepastoreo en palmares. Probablemente el ganado ha eliminado el estrato herbáceo original, y permitido el desarrollo del estrato de árboles bajos y arbustos formado principalmente por *Prosopis ruscifolia* y *Geoffroea decorticans* (Morello & Saravia Toledo, 1959). Este resultado podría indicar que en presencia de ganado los micrositios favorables para la regeneración podrían ser aquellos protegidos por arbustos y que la arbustización en la vegetación creada por el ganado ofrezca más micrositios protegidos, por lo que no encontré diferencias entre los puntos con renovales y los puntos elegidos al azar. Teniendo en cuenta que para otras especies existen micrositios favorables para la regeneración en presencia de ganado (Renison et al., 2005; Tálamo et al., 2015), un experimento a largo plazo evaluando el crecimiento de renovales en diferentes tipos de micrositio podría haber dado resultados diferentes con respecto a las variables que determinan condiciones favorables para la regeneración.

4.4.3 Impacto del ganado sobre la supervivencia de los renovales de *C. alba*

La probabilidad de supervivencia de los renovales disminuye de manera más pronunciada luego del ingreso de ganado al palmar. Comparado con un palmar sin ganado, también fue menor la altura y el largo de hojas de renovales luego del ingreso del ganado. Sin embargo, el DAB de los renovales no se modificó, sugiriendo que el daño en los renovales que causarían su mortalidad ocurre en las hojas, como fue observado recientemente en el Pantanal (Göldel et al., 2016).

4.4.4 *Micrositios donde la fauna deposita las semillas de C. alba*

Los dispersores de semillas, en muchos casos, depositan las semillas en micrositios que no están distribuidos al azar y pueden resultar favorables o no para la regeneración (Schupp, 1993; Wenny & Levey, 1998; Jordano et al., 2007; Blendinger et al., 2011). En este estudio, los dispersores domésticos depositaron las semillas en micrositios con mayor porcentaje de cobertura de pasto que los dispersores nativos y que en los puntos al azar, y ya que un menor porcentaje de cobertura de pasto indicaría un micrositio favorable en un palmar de referencia, podría mostrar que los dispersores domésticos depositan las semillas en micrositios menos favorables que los nativos. Sin embargo, es interesante destacar que los dispersores domésticos depositaron las semillas en micrositios menos específicos que los dispersores nativos, y esta mayor variación en las características de los micrositios podría aumentar la posibilidad de que las semillas alcancen micrositios favorables para su crecimiento (Svenning, 2001; Brodie et al., 2009; Kurten, 2013).

4.4.5 *Conclusión del capítulo*

En este capítulo discutí el impacto del ganado sobre la regeneración y estructura poblacional de *C. alba*. La primera hipótesis fue comprobada, evidenciando un impacto negativo del ganado sobre la regeneración, densidad y estructura poblacional de *C. alba*. El palmar con ganado de El Talar no representaría una población estable y autorregenerativa (Degen & Negrelle, 2014).

Sin embargo, la segunda hipótesis no fue comprobada, aunque evidentemente en el palmar de referencia los renovales están más asociados a pastos y en el palmar con ganado a arbustos, en este último no encontré diferencias entre los micrositios con renovales y lo esperado por azar, lo cual indicaría que el ganado podría alterar el ambiente de modo tal que haya mayor disponibilidad de arbustos para protección de los renovales (Morello & Saravia Toledo, 1959). La última hipótesis también fue rechazada, los dispersores no depositaron las semillas en micrositios diferentes a lo esperado por azar, sin embargo, los dispersores domésticos depositaron las semillas en micrositios con características menos específicas que los dispersores nativos por lo que podrían favorecer la regeneración

ofreciendo un abanico mayor de oportunidades de encontrar micrositios favorables para el establecimiento. Considerando que el ganado ejerce un efecto negativo sobre la regeneración por alimentarse de los renovales y, consecuentemente, sobre la densidad y estructura poblacional, aunque podría favorecer el establecimiento de los renovales por depositar las semillas en micrositios más variados que los dispersores nativos, una carga ganadera baja en los palmares de *C. alba* podría ser compatible con la regeneración.

Capítulo V. Conclusiones

Este trabajo fue realizado con el objetivo de determinar algunas variables que influyen en el proceso de regeneración de la especie como el efecto de variables climáticas sobre la fenología de la floración y fructificación de *Copernicia alba*, el rol de la fauna silvestre y el ganado en la dispersión de semillas y el impacto del ganado sobre la regeneración, densidad y estructura poblacional. Esta información es importante para conocer el estado de conservación de *C. alba* y sugerir medidas de manejo para los palmares del NOA.

Uno de los principales hallazgos de esta tesis fue establecer una relación entre la producción de estructuras reproductivas de *C. alba* y algunas variables climáticas como la temperatura, que determina la floración de *C. alba* y podría afectar la fructificación. También en relación a la fenología de la especie, encontré que el patrón en la producción de flores y frutos varía en los diferentes lugares donde *C. alba* se distribuye, y el patrón descrito para el área de estudio de esta tesis coincide mejor con el encontrado en el sudoeste de Paraguay por Merelles (2001) y probablemente esa similitud se deba a las temperaturas medias anuales parecidas entre las dos áreas. Por otra parte, tanto las precipitaciones como las temperaturas se han modificado en el tiempo de seguimiento en relación con valores históricos. Esta información puede usarse para determinar la susceptibilidad de la especie a las variaciones climáticas que en el contexto del actual cambio climático global. La producción de estructuras reproductivas en esta y otras especies permite evaluar los posibles efectos de este fenómeno global en la reproducción de las plantas.

Otro hallazgo fue la confirmación de que el paso por el tracto digestivo de cuatro dispersores nativos y tres domésticos de *C. alba* por lo menos acelera la germinación de las semillas de *C. alba*. Las semillas colectadas del suelo (tanto manualmente extraídas como dentro de los frutos intactos) no germinaron. Este resultado resalta el rol clave que pueden tener los animales en la dispersión de semillas. Aunque la efectividad de los diferentes dispersores fue variable, cabe destacar el rol de *R. americana* como el dispersor más efectivo tanto por la cantidad de semillas que es capaz de dispersar como por el alto

porcentaje de estas semillas que germinan. Los dispersores domésticos depositaron las semillas de *C. alba* en lugares menos específicos que los dispersores nativos. Por lo tanto, los dispersores domésticos podrían favorecer el establecimiento de los renovales ampliando las posibilidades de que estos encuentren un micrositio favorable.

La comprobación de que el ganado impacta negativamente en la supervivencia y regeneración de *C. alba*, probablemente por alimentarse de los renovales y pisotearlos, y la relación negativa entre los dispersores nativos y la abundancia de ganado también es un hallazgo importante de este trabajo. Tanto los dispersores nativos como los domésticos cumplen un rol importante en los palmares ya que favorecen la germinación de las semillas, sin embargo, el impacto negativo del ganado en la regeneración resalta la importancia de un manejo adecuado del mismo.

Las recomendaciones de manejo que surgen a partir de los resultados son:

- El palmar de referencia de la Finca El Talar, perteneciente a la empresa Ledesma S.A.A.I. es un área prioritaria para la conservación, ya que representaría el último remanente en buen estado de conservación del NOA, por lo tanto, debería asegurarse su conservación.
- Reducir la carga ganadera en el humedal Bañados del Quirquincho, provincia de Salta, ya que una alta carga ganadera impacta negativamente en la regeneración de *C. alba*. Considerando que en este humedal se encuentra la Reserva Provincial de Flora y Fauna Los Palmares y el AGTI Los Palmares y que los guardaparques de la reserva ya están trabajando en la reducción de ganado dentro de la reserva, sugiero un manejo basado en la rotación de ganado. Sería importante restringir el acceso del ganado a los palmares principalmente en la etapa posterior a la estación de inundaciones que coincide con la germinación de las semillas, momento en el cual los renovales son más sensibles al pastoreo. Una restricción de al menos un año en el pastoreo dentro de los palmares puede contribuir en la regeneración natural de *C. alba* incrementando la densidad de palmeras juveniles que puedan reemplazar la mortalidad natural de los adultos. Sugiero también un monitoreo de los renovales durante el tiempo de restricción del pastoreo y posteriormente para evaluar su supervivencia y analizar si la restricción es adecuada para asegurar la regeneración o si debe ajustarse.

- Asegurar el buen estado poblacional de dispersores nativos de *C. alba*, por ejemplo, restringiendo la cacería dentro del AGTI Los Palmares, como una estrategia para garantizar la regeneración de la especie durante la temporada en que el acceso del ganado esté restringido en los palmares ya que el paso por el tracto digestivo favorece la germinación de las semillas de *C. alba*. Este trabajo permite establecer una línea de base sobre la frecuencia de registros de dispersores sobre la cual monitorear a futuro las acciones de manejo que se propongan en los palmares de *C. alba*.
- Teniendo en cuenta que la actividad ganadera se encuentra en aumento en los bosques remanentes de toda la región chaqueña (Naumann, 2006; Morello & Rodríguez, 2009) y que la producción de ganado contribuye fuertemente con el cambio climático global (McMichael et al., 2007; Herrero et al., 2016), es recomendable planificar un manejo ganadero integral en los palmares de *C. alba* del NOA reduciendo la cantidad de animales e implementando rotación de ganado para garantizar su viabilidad a largo plazo y el recurso que esta especie significa tanto para la biodiversidad regional como para las poblaciones locales.
- Establecer un programa de monitoreo a largo plazo de la regeneración en los palmares de *C. alba* que incluya un estudio de la supervivencia de los renovales y un análisis de la estructura poblacional para evaluar el éxito de las recomendaciones de manejo implementadas y sugerir nuevas recomendaciones si fuera necesario.

Bibliografía

- Acosta-Jamett, G., & Simonetti, J. A. (2004). Habitat use by *Oncifelis guigna* and *Pseudalopex culpaeus* in a fragmented forest landscape in central Chile. *Biodiversity and Conservation*, *13*, 1135–1151.
- Adámoli, J. (2007). Los humedales del Chaco y del Pantanal. En: Malvárez, A. I. (ed). Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. UNESCO, Montevideo. pp. 87-95.
- Altrichter, M. (2006). Wildlife in the life of local people of the semi-arid Argentine Chaco. *Biodiversity and Conservation*, *15*(8), 2719–2736.
- Altrichter, M., & Boaglio, G. I. (2004). Distribution and relative abundance of peccaries in the Argentine Chaco: associations with human factors. *Biological Conservation*, *116*(2), 217–225.
- Anthelme, F., Lincango, J., Gully, C., Duarte, N., & Montúfar, R. (2011). How anthropogenic disturbances affect the resilience of a keystone palm tree in the threatened Andean cloud forest? *Biological Conservation*, *144*(3), 1059–1067.
- Arispe, R., Venegas, C., & Rumiz, D. I. (2008). Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de bolivia. *Mastozoología Neotropical*, *15*(2), 323-333.
- Bachmann, L., Daniele, C., Frassetto, A., & Mereb, J. (2007). Identificación expeditiva de los principales problemas ambientales en el ‘Gran Chaco’ Argentino. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A. & Robledo, C. W. (2008). Infostat. Manual del Usuario, Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.
- Barbarán, F. R. (2003). Factibilidad de Caza de Subsistencia , Comercial y Deportiva en el Chaco Semiárido de la Provincia de Salta , Argentina. *Fermentum*, *36*, 89–117.
- Barfod, A. S., Hagen, M., & Borchsenius, F. (2011). Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany*, *108*(8), 1503–16.

- Barot, S., & Gignoux, J. (1999). Population Structure and Life Cycle of *Borassus aethiopum* Mart: Evidence of Early Senescence in a Palm Tree. *Biotropica*, 31, 439.
- Beck, H. (2005). Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. En: Forgel, P. M, Lainberl, J. E., Hulme, P. E., & Van der Wall, S. B. (eds). Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. CABI Publishing, Wallingford. pp. 77-11.
- Beck, H. (2006). a Review of Peccary–Palm Interactions and Their Ecological Ramifications Across the Neotropics. *Journal of Mammalogy*, 87(3), 519–530.
- Beck, H. (2007). Synergistic impacts of ungulates and falling palm fronds on saplings in the Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 23(05), 599.
- Bellis, L. M., Martella, M. B., Navarro, J. L., & Vignolo, P. E. (2004). Home range of greater and lesser rhea in Argentina: relevance to conservation. *Biodiversity and Conservation*, 13, 2589–2598.
- Berry, E. J., & Gorchov, D. L. (2004). Reproductive biology of the dioecious understory palm *Chamaedorea radicalis* in a Mexican cloud forest: pollination vector, flowering Phenology and female fecundity. *Journal of Tropical Ecology*, 20, 1–8.
- Bjorholm, S., Svenning, J. C., Skov, F., & Balslev, H. (2005). Environmental and spatial controls of palm (Arecaceae) species richness across the Americas. *Global Ecology and Biogeography*, 14(5), 423–429.
- Bjorholm, S., Svenning, J. C., Skov, F., & Balslev, H. (2008). To what extent does Tobler’s 1st law of geography apply to macroecology? A case study using American palms (Arecaceae). *BMC Ecology*, 8, 11.
- Blach-Overgaard, A., Svenning, J. C., Dransfield, J., Greve, M., & Balslev, H. (2010). Determinants of palm species distributions across Africa: The relative roles of climate, non-climatic environmental factors, and spatial constraints. *Ecography*, 33(2), 380–391.
- Blendinger, P. G., Blake, J. G., & Loiselle, B. A. (2011). Composition and clumping of seeds deposited by frugivorous birds varies between forest microsites. *Oikos*, 120(3), 463–471.
- Bodmer, R. E. (1990). Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *Journal of Zoology*, 222, 121–128.

- Bonjorne de Almeida, L., & Galetti, M. (2007). Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. *Acta Oecologica*, 32(2), 180–187.
- Bravo, G., Bianchi, A., Volante, J., Alderete Salas, S., Sempronii, G., Vicini, L., Fernandez, M., Lipshitz, H. & Piccolo, A. (1999). Regiones Agroeconómicas del Noroeste Argentino. Primeras Jornadas de SIG. INTA – UNSE. Gobierno Santiago del Estero, Santiago del Estero.
- Bravo, S., Kunst, C., & Grau, R. (2008). Suitability of the native woody species of the Chaco region, Argentina, for use in dendroecological studies of fire regimes. *Dendrochronologia*, 26(1), 43-52.
- Brodie, J. F., Helmy, O. E., Brockelman, W. Y., & Maron, J. L. (2009). Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications*, 19(4), 854-863.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (2006). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bruna, E. (2002). Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia*, 132(2), 235–243.
- Bucher, E. H. (1982). Chaco and Caatinga: South American arid savannas, woodlands and thickets. En: Huntley, B., & Walker, B. (eds). *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin. pp. 48–79.
- Bucher, E. H., & Chani, J. M. (1998). Región 2. Chaco. En: Canevari, P., Blanco, D. E., Bucher, E. H., Castro, G., & Davidson, I. (eds). *Los humedales de la Argentina – Clasificación, Situación Actual, Conservación y Legislación*. Wetlands International, Publ. N° 46, Buenos Aires. pp. 75-96.
- Cabral, E. L., & Castro, M. (2007). Palmeras argentinas, guía para el reconocimiento. Ed. L.O.L.A. (Literature of Latin America), Buenos Aires.
- Cabrera, W. H., & Wallace, R. (2007). Patrones fenológicos de ocho especies de palmeras en un bosque amazónico de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 21, 1–17.

- Campos, C. M., Peco, B., Campos, V. E., Malo, J. E., Giannoni, S. M., & Suárez, F. (2008). Endozoochory by native and exotic herbivores in dry areas: consequences for germination and survival of *Prosopis* seeds. *Seed Science Research*, 18(02), 91-100.
- Carlile, N., Priddel, D., Auld, T. D., & Morrison, D. A. (2012). Determining the factors affecting seed germination in *Livistona australis* (Arecaceae) for the recovery of fragmented populations. *Australian Journal of Botany*, 60(7), 575–581.
- Castellani, P., Valiente, O., Corrales, M., Rosthoj, S., & Reinoso, J. (2014). Valoración de la utilización digestiva in vivo del fruto de *Copernicia alba* (karanda´ y) en un ensayo de digestibilidad en ovinos. *Compendio de Ciencias Veterinarias*, 04(01), 13–18.
- Caziani, S., & Protomastro, J. (1994). Diet of the chaco chachalaca. *The Wilson Bulletin*, 106(4), 640–648.
- Chalukian, S., Bustos, S., Saravia, M., Lizárraga, R., Serapio, R., Sola, M. F., et al. (2002). Recategorización de áreas protegidas en el Corredor Transversal Sur, Salta, Argentina. Salta: Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Salta (SeMADeS) and Wildlife Conservation Society (WCS), Salta.
- Chalukian, S. C., de Bustos, M. S., & Lizárraga, R. L. (2013). Diet of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in El Rey National Park, Salta, Argentina. *Integrative Zoology*, 8(1), 48–56.
- Chazdon, R. L. (1992). Patterns of growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clustered understory palm. *Biotropica*, 24(1), 43–51.
- Cisz, M. E. (2011). The spatial distribution of *Copernicia alba* (Morong) in the district of Bahía Negra, Paraguay. Tesis doctoral. Michigan Technological University, USA.
- Clark, D. A., Clark, D. B., Sandoval M, R., & Castro C, M. V. (1995). Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*, 76(8), 2581–2594.
- Connell, J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: Den Boer, P. J., & Gradwell, G. (eds). Dynamics of populations. PUDOC, Wageningen. pp. 298–312.

- Crawley, M. J. (1997). Life history and environment. En: Crawley, M. J. (ed). Plant ecology. Plant Ecology. 2a. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 73–131.
- Cristóbal, L. (2006). Los humedales de las Yungas. En: Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (eds). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires. pp 58-59.
- Dahlgren, B. E., & Glassman, S. F. (1963). A Revision of the Genus *Copernicia*. *Gentes Herbarium*, 9(1), 1-40.
- Degen, R., & Negrelle, R. (2014). Estructura poblacional , regeneración y producción potencial de cera de *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton en tres sitios de la región del Chaco , Paraguay. *Iheringia, Série Botanica*, 69(2), 277–284.
- De la Torre, L., Calvo-Irabién, L. M., Salazar, C., Balslev, H., & Borchsenius, F. (2009). Contrasting palm species and use diversity in the Yucatan Peninsula and the Ecuadorian Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 18(11), 2837–2853.
- Di Bitetti, M. S., Albanesi, S. A., Foguet, M. J., & De Angelo, C. (2013). The effect of anthropic pressures and elevation on the large and medium-sized terrestrial mammals of the subtropical mountain forests (Yungas) of NW Argentina. *Mammalian Biology*, 78, 21–27.
- Di Rienzo, J.A., Macchiavelli, R. E., & Casanoves, F. (2011) Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat - 1a. ed. Grupo Infostat, Córdoba.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C.W. (2012). InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J.A., Macchiavelli, R. E., & Casanoves, F. (2014) Modelos lineales Generalizados Mixtos: aplicaciones en InfoStat - 1a. ed. actualizada. Grupo Infostat, Córdoba.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406.
- Dominy, N.J., Svenning, J.C., & Li, W.H. (2003). Historical contingency in the evolution of primate color vision. *Journal of Human Evolution*, 44, 25–45.

- Dominy, N. J., Grubb, P. J., Jackson, R. V., Lucas, P. W., Metcalfe, D. J., Svenning, J. C., & Turner, I. M. (2008). In tropical lowland rain forests monocots have tougher leaves than dicots, and include a new kind of tough leaf. *Annals of botany*, *101*(9), 1363-1377.
- Dowe, J. (2010). *Australian Palms: Biogeography, Ecology and Systematics*. CSIRO Publishing, Collingwood.
- Dransfield, J., Uhl, N. W., Asmussen, C. B., Baker, W. J., Harley, M. M., & Lewis, C. E. (2008). *Genera palmarum—the evolution and classification of palms*. Kew Publishing, Royal Botanic Gardens, Richmond.
- Eiserhardt, W. L., Svenning, J.C., Kissling, W. D., & Balslev, H. (2011). Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distributions across spatial scales. *Annals of Botany*, *108*(8), 1391–416.
- Endress, B. A., Gorchov, D. L., & Noble, R. B. (2004). Non-timber forest product extraction: Effects of harvest and browsing on an understory palm. *Ecological Applications*, *14*(4), 1139–1153.
- Enright, N. J. (1992). Factors affecting reproductive behaviour in the New Zealand nikau palm, *Rhopalostylis sapida* Wendl. et Drude. *New Zealand Journal of Botany*, *30*(1), 69–80.
- Fantini, A. C., & Guries, R. P. (2007). Forest structure and productivity of palmitheiro (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. *Forest Ecology and Management*, *242*(2-3), 185–194.
- Farias, A. A., & Kittlein, M. J. (2008). Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*) and human-induced changes in prey base. *Ecological Research*, *23*(3), 543–550.
- Fragoso, J. M.V. (1997). Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, *85*, 519–529.
- Freckleton, R. P., Silva Matos, D. M., Bovi, M. L. A., & Watkinson, A. R. (2003). Predicting the impacts of harvesting using structured population models: The importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology*, *40*(5), 846–858.

- Finlayson, C. M., Storrs, M. J., & Lindner, G. (1997). Degradation and rehabilitation of wetlands in the Alligator Rivers region of Northern Australia. *Wetlands Ecology and Management*, 5, 19-36.
- Galeano, G., Bernal, R., Isaza, C., Navarro, J., García, N., Vallejo, M. I., & Torres, C. (2010). Evaluación de la sostenibilidad del manejo de palmas. *Ecología En Bolivia*, 45(3), 85–101.
- Galetti, M. (1996). Fruit and frugivores in a Brazilian Atlantic forest. Tesis doctoral. University of Cambridge, England.
- Galetti, M., & Aleixo, A. (1998). Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology*, 35, 286–293.
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pires, A. S., Guimarães Jr, P. R., & Jordano, P. (2006). Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm : the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141–149.
- Garcia, N. O., & Vargas, W. M. (1996). The spatial variability of runoff and precipitation in the Rio de la Plata basin. *Hydrological Sciences Journal*, 41(3), 279–299.
- Gerritsen, J., & Greening, H. S. (1989). Marsh seed banks of the Okefenokee swamp: effects of hydrologic regime and nutrients. *Ecology*, 70, 750-763.
- Gomes, P., Marques, I. F., & Martins, F. (2006). Germination of *Geonoma brevispatha* (Arecaceae) in laboratory and its relation to the palm spatial distribution in a swamp forest. *Aquatic Botany*, 85(1), 16–20.
- Göldel, B., Araujo, A. C., Kissling, W. D., & Svenning, J.C. (2016). Impacts of large herbivores on spinescence and abundance of palms in the Pantanal, Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Gorman, R. M. (1996). Demographic trends in *Licuala ramsayi* (F.Muell.) Domin (Arecaceae), Tam O'Shanter State Forest, Mission Beach, north Queensland. *Mooreana*, 6, 63–78.
- Grassia, J. (2010). "Palms in Resistencia City" <http://palmasenresistencia.blogspot.com.ar/2010/09/copernicia-alba.html>

- Guarín, J. R., del Valle, J. I., & Sierra, C. A. (2014). Establishment phase, spatial pattern, age, and demography of *Oenocarpus bataua* var. *bataua* can be a legacy of past loggings in the Colombian Andes. *Forest Ecology and Management*, 328, 282–291.
- Henderson, A. (1986). A review of pollination studies in the Palmae. *The Botanical Review*, 52(3), 221–259.
- Henderson, A., Fischer, B., Scariot, A., Pacheco, M. A. W., & Pardini, R. (2000). Flowering Phenology of a Palm Community in a Central Amazon Forest. *Brittonia*, 53(2), 149-159.
- Henderson, A. (2002). Evolution and ecology of palms. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Herrera, C. M., & Pellmyr, O. (2002). Plant–animal interactions: an evolutionary approach. Blackwell Science, Malden.
- Herrero, M., Henderson, B., Havlik, P., Thornton, P. K., Conant, R., Smith, P., Wirsenius, S., Hristov, A. N., Gerber, P., Gill, M., Butterbach-bahl, K., Valin, H., Garnett, T., & Stehfest, E. (2015). Greenhouse gas mitigation potentials in the livestock sector. *Nature Climate Change*, (May). <http://doi.org/10.1038/nclimate2925>. publicado online
- Hibert, F., Calenge, C., Fritz, H., Maillard, D., Bouché, P., Ipavec, A., Convers, A., Ombredane, D., & de Visscher, M. N. (2010). Spatial avoidance of invading pastoral cattle by wild ungulates: Insights from using point process statistics. *Biodiversity and Conservation*, 19(7), 2003–2024.
- Houspanossian, J., Giménez, R., Baldi, G., & Noretto, M. (2016). Is aridity restricting deforestation and land uses in the South American Dry Chaco? *Journal of Land Use Science*, publicado online.
- Howe, H. F. (1990). Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. *Reproductive ecology of tropical forest plants*, 7, 191-218.
- Howe, H.F., Miriti, M.N., 2004. When Seed Dispersal Matters. *BioScience*, 54, 651-660.
- Hurlbert, S. J. (1984). Pseudoreplication and design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187–211.
- Hyatt, L. A., Rosenberg, M. S., Howard, T. G., Bole, G., Fang, W., Anastasia, J., Brown, K., Grella, R., Hinman, K., Kurdziel, J. P., & Gurevitch, J. (2003). The distance

- dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 103(3), 590–602.
- Ibarra-Manríquez, G., & Mendoza, A. (2003). *Reinhardtia elegans* Mart. (Arecaceae): una palma endémica del bosque mesófilo de montaña mexicano. *Acta Botanica Mexicana*, 63, 47–54.
- IUCN. (2015). IUCN Red List of Threatened Species, 2015. <http://www.iucnredlist.org>.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Jones, C. G., & Coleman, J. S. (1991). Plant stress and insect herbivory: toward an integrated perspective. En: Mooney, H. A., Winner, W. E., Pell, E. J., & Chu, E. (eds). *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, San Diego. pp. 249–280.
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J., & García-Castaño, J. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(9), 3278–3282.
- Kahn F., & de Castro, A. (1985). The palm community in a forest of central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 17, 210–216.
- Kahn, F., & Moussa, F. (1994). Diversity and conservation status of Peruvian palms. *Biodiversity and Conservation*, 3, 227–241.
- Kahn, F., & Arana, C. (2008). Las palmeras en el marco de la investigación para el desarrollo en América del Sur. *Revista Peruana de Biología*, 15, 005–006.
- Kays, R., Tilak, S., Kranstauber, B., Jansen, P. A., Carbone, C., Rowcliffe, M. J., Fountain, T., Eggert, J., & He, Z. (2011). Monitoring wild animal communities with arrays of motion sensitive camera traps. *International Journal of Research and Reviews in Wireless Sensor Networks*, 1, 19–29.
- Keuroghlian, A., & Eaton, D. P. (2008). Fruit availability and peccary frugivory in an isolated Atlantic forest fragment: Effects on peccary ranging behavior and habitat use. *Biotropica*, 40(1), 62–70.
- Keuroghlian, A., & Eaton, D. P. (2009). Removal of palm fruits and ecosystem engineering in palm stands by white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) and other frugivores in

- an isolated Atlantic Forest fragment. *Biodiversity and Conservation*, 18(7), 1733–1750.
- Keuroghlian, A., Eaton, D. P., & Desbiez, A. L. J. (2009). The response of a landscape species, white-lipped peccaries, to seasonal resource fluctuations in a tropical wetland, the Brazilian Pantanal. *International Journal of Biodiversity and Conservation*, 1(4), 87–97.
- Kitzke, E. D. (1958). A method for germinating *Copernicia* palm seeds. *Principes*, 2, 5-8.
- Koebornik, J. (1971). Germination of palm seed. *Principes*, 15, 134–137.
- Kurten, E. L. (2013). Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation*, 163, 22–32.
- Lemos, F. G. (2007). Ecologia e comportamento da raposa-do-campo *Pseudalopex vetulus* e do cachorro-do-mato *Cercdocyon thous* em áreas de fazendas no bioma cerrado. Tesis de Maestría. Universidade Federal de Uberlândia, Brasil.
- Liddle, D. T., Brook, B. W., Matthews, J., Taylor, S. M., & Caley, P. (2006). Threat and response: A decade of decline in a regionally endangered rainforest palm affected by fire and introduced animals. *Biological Conservation*, 132(3), 362–375.
- Litvaitis, J. A., Titus, K., & Anderson, E. M. (1994). Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. En: Bookhout, T. A. (ed). Research and management techniques for wildlife and habitats. 5a. ed. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland. pp. 254-270.
- López-Lanús, B., Grilli, P., Coconier, E., Di Giacomo, A., & Banchs, R. (2008). Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe de Aves Argentinas/AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
- Lopez-Toledo, L., Horn, C., & Endress, B. A. (2011). Distribution and population patterns of the threatened palm *Brahea aculeata* in a tropical dry forest in Sonora , Mexico. *Forest Ecology and Management*, 261(11), 1901–1910.
- Loveridge, A. J., Wang, S. W., Frank, L. G., & Seidensticker, J. (2010). People and wild felids: conservation of cats and management of conflicts. En: Macdonald, D. W., & Loveridge, A. J. (eds). Biology and Conservation of Wild Felids. Oxford University Press, Oxford. pp. 161–195.

- McCune, B., Grace, J. B., & Urban, D. L. (2002). Analysis of ecological communities (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM software design.
- McMichael, A. J., Powles, J. W., Butler, C. D., & Uauy, R. (2007). Food, livestock production, energy, climate change, and health. *The lancet*, 370, 1253-1263.
- Maffei, L., Paredes, R., Segundo, A., & Noss, A. (2007). Home range and activity of two sympatric fox species in the Bolivian Dry Chaco. *Canid News*, 10.4.
- Mandle, L., & Ticktin, T. (2012). Interactions among fire, grazing, harvest and abiotic conditions shape palm demographic responses to disturbance. *Journal of Ecology*, 100(4), 997–1008.
- Markley, K. S. (1955). Caranday – A source of palm wax. *Economic Botany*, 9(1), 39-52.
- Mendoza, A., & Franco, M. (1998). Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany*, 85(4), 521–527.
- Mereles, M. (1999). Aspectos fenológicos de la vegetación herbácea de los palmares de *Copernicia alba* en el Chaco Boreal, Paraguay. *Rojasiana*, 5(1), 67–99.
- Mereles, F. (2001). Estudios Cuantitativos en las Sabanas de “Karandá”y’, *Copernicia alba* Morong, en el Chaco Boreal y la Sub-cuenca del lago Ypacarai, Paraguay. *Rojasiana*, 5(2), 279–290.
- Mereles, M. F., & Rodas, O. (2009). El proceso de fragmentación y reducción de hábitat en el Chaco paraguayo y sus efectos sobre la biodiversidad. En: Morello, J. H., & Rodríguez, A. F (eds). *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires. Pp 271-290.
- Molina Espinosa, B. (2001). Biología y conservación del palmar de butiá (*Butia capitata*) en la Reserva de Biosfera Bañados del Este. Avances de investigación. PROBIDES, Rocha.
- Moore, H. E., Jr. & Uhl, N. W. (1982). Major trends of evolution in palms. *The Botanical Review*, 48, 1–69.
- Moraes, M. (1991). Contribución al estudio del ciclo biológico de la palma *Copernicia alba* en un área ganadera (Espíritu, Beni Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 13, 3–19.

- Moraes, M. (2001). Richness and utilization of palms in Bolivia - some essential criteria for their management. En: Barthlott, W., & Winiger, M. (eds). *Biodiversity: A challenge for development, research and policy*. Springer, Berlin. pp. 265–285.
- Moraes, M. (2006). La flora de palmeras de Bolivia en un contexto neotropical. *Arnaldoa*, 13(2), 348–359.
- Moraes, M. R., Sarmiento, J., & Oviedo, E. (1995). Richness and uses in a diverse palm site in Bolivia. *Biodiversity and Conservation*, 4, 719–727.
- Morello, J., & Saravia Toledo, C. (1959). El bosque chaqueño: II. La ganadería y el bosque en el oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3, 209-258.
- Morello, J., Pengue, W., & Rodríguez, A. F. (2006). Etapas de uso de los recursos y desmantelamiento de la biota del Chaco. En: Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (eds). *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. pp. 73–100.
- Morello, J. H., & Rodríguez, A. F. (2009). *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Muller-Landau, H. C. (2007). Predicting the long-term effects of hunting on plant species composition and diversity in tropical forests. *Biotropica*, 39(3), 372–384.
- Nadir, A. & Chafatinos, T. (1990). *Los Suelos del NOA (Salta y Jujuy)*. Tomo 2. Universidad nacional de Salta, Salta.
- Naumann, M. (2006). *Atlas del Gran Chaco americano*. Cooperación Técnica Alemana – GTZ. ErreGé & Asoc., Buenos Aires.
- Negrelle, R. R. B., & Degen-Naumann, R. L. (2012). *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton: aspectos botánicos, ecológicos, etnobotánicos e agronômicos. *Visão Acadêmica*, 13(2), 60–71.
- Neff, J. J. (2001a). Humedales de la Argentina: Sinopsis problemas y perspectivas futuras. En: Cirelli, A. F. (ed). *El Agua en Iberoamérica. Funciones de los humedales, calidad de vida y agua segura*. CYTED, Madrid. pp. 83–112.
- Neff, J. (2001b). Diversity in some tropical wetland systems of South America. En: Gopal, B., Junk, W. J., & Davis, J. A. (eds). *Biodiversity in wetland: assessment function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 157-186.

- Noss, A., & Cuéllar, E. (1999). Índices de abundancia para fauna terrestre en el Chaco Boliviano: Huellas en parcelas y en brechas barridas. En: Cabrera, E., Mercolli, C., Resquin, R. (eds). Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica. CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida, Asunción. pp. 73–79.
- Novillo, A., & Ojeda, R. A. (2008). The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions*, 10(8), 1333–1344.
- Ojeda, R. A., Chillo, V., & Díaz Isenrath, G. B. (2012). Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), Buenos Aires.
- Orozco-Segovia, A., Batis, A., Rojas-Aréchiga, M., & Mendoza, A. (2003). Seed biology of palms: a review. *Palms*, 47(2), 79–94.
- Ouborg, N. J., Piquot, Y., & Van Groenendael, J. M. (1999). Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology*, 87, 551–568.
- Oyama, K. (1990). Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology*, 78(3), 648–663.
- Pacheco, M. (2001). Effects of flooding and herbivores on variation in recruitment of palms between habitats. *Journal of Ecology*, 89(3), 358–366.
- Paniagua, N. (1998). Estudio comparativo de la densidad y los niveles de producción de hojas, frutos y semillas en poblaciones naturales de *Attalea phalerata* (Palmae) sometidas a diferente intensidad de extracción (Riberalta, Dpto. Beni, NE Bolivia). Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Peña-Claros, M., & Zuidema, P. (2000). Limitaciones demográficas para el aprovechamiento sostenible de *Euterpe precatoria* para producción de palmito en dos tipos de bosque de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 34, 7–25.
- Pia, M. V., López, M. S., & Novaro, A. J. (2003). Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus smithersi*) in central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 313–321.

- Piccolo, A., Giorgetti, M., & Chavez, D. (2008). Zonas agroeconómicas homogéneas Salta - Jujuy. N° 7 – Estudios socioeconómicos de la sustentabilidad de los sistemas de producción y recursos naturales. EEA Salta – INTA, Salta.
- Pinard, M. A., & Putz, F. E. (1992). Population matrix models and palm resource management. *Bulletin de Institut Francais Etudes Andines*, 21, 637–649.
- Pintaud, J. C., Galeano, G., Balslev, H., Bernal, R., Borschesnius, F., Ferreira, Granville, J. J., Mejía, K., Millán, B., Moraes, M., Noblick, L., Stauffer, F. W., & Kahn, F. (2008). Las palmeras de América del Sur: diversidad, distribución e historia evolutiva. *Revista Peruana de Biología*, 15(1), 007– 029.
- Poi de Neiff, A., & Casco, S. L. (2001). Caída de hojas, descomposición y colonización por invertebrados en palmares de la planicie de inundación del río Paraná (Chaco, Argentina). *Interciencia*, 26(11), 1–7.
- Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo, D., Farrell, L., Sunquist, M. E., & Eisenberg, J. F. (2003). Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation*, 109(2), 297–310.
- Porensky, L., Mueller, K., Augustine, D., & Derner, J. (2016). Thresholds and gradients in a semi-arid grassland: long-term grazing treatments induce slow, continuous and reversible vegetation change. *Journal of Applied Ecology*. <http://doi.org/10.1111/1365-2664.12630> publicado online.
- Puechagut, P. B., Politi, N., Bellis, L. M., & Rivera, L. O. (2013). A disappearing oasis in the semi-arid Chaco: Deficient palm regeneration and establishment. *Journal for Nature Conservation*, 21(1), 31–36.
- Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). Experimental design and data analysis for biologists. 1a. ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Quitete Portela, R. D. C., Bruna, E. M., & Maës dos Santos, F. A. (2010). Demography of palm species in Brazil's Atlantic forest: a comparison of harvested and unharvested species using matrix models. *Biodiversity and Conservation*, 19(8), 2389–2403.
- Ragusa-Netto, J., & Fecchio, A. (2006). Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 66(4), 1021–1032.

- Ramírez, B. H., Parrado-Rosselli, Á., & Stevenson, P. (2009). Seed dispersal of a useful palm (*Astrocaryum chambira* Burret) in three Amazonian forests with different human intervention. *Revista Colombiana Forestal*, 12, 5–16.
- Ratsirarson, J., Silander, J. A., & Richard, A. F. (1996). Conservation and management of a threatened madagascar palm species , *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology*, 10(1), 40–52.
- Reis, A. (1995) Dispersão de sementes de *Euterpe edulis* Mautius–(Palmae) em uma floresta ombrófila densa montana da encosta Atlântica em Blumenau, SC. Tesis doctoral. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- Reis, M. S., Fantini, A. C., Nodari, R. O., Reis, A., Guerra, M. P., & Mantovani, A. (2000). Management and conservation of natural populations in atlantic rain forest: The case study of palm heart (*Euterpe edulis* Martius). *Biotropica*, 32(4b), 894–902.
- Renison, D., Cingolani, A. M., Suarez, R., Menoyo, E., Coutiers, C., Sobral, A., & Hensen, I. (2005). The restoration of degraded mountain woodlands: Effects of seed provenance and microsite characteristics on *Polylepis australis* seedling survival and growth in Central Argentina. *Restoration Ecology*, 13(1), 129–137.
- Renison, D., Valladares, G., & Martella, M. B. (2010). The effect of passage through the gut of the Greater Rhea (*Rhea americana*) on germination of tree seeds: implications for forest restoration. *Emu*, 110(2), 125.
- Rodriguez-Mazzini, R., & Molina Espinosa, B. (2000). El zorro de monte (*Cerdocyon thous*) como agente dispersor de semillas de palma. Documentos de Trabajo 30. PROBIDES, Rocha.
- Salis, S.M., & Mattos, P.P. (2009) Floração e frutificação da bocaiuva (*Acrocomia aculeata*) e do Carandá (*Copernicia alba*) no Pantanal. Corumbá: EMBRAPA Pantanal, Brasil.
- Salm, R. (2005). The importance of forest disturbance for the recruitment of the large arborescent palm *Attalea maripa* in a seasonally-dry Amazonian forest. *Biota Neotropica*, 5(1), 1-7.
- Salm, R., Salles, N., Alonso, W., & Schuck-Paim, C. (2007). Cross-scale determinants of palm species distribution. *Acta Amazonica*, 37(1), 17–26.

- Sampaio, M. B., & Scariot, A. (2008). Growth and reproduction of the understory palm *Geonoma schottiana* Mart. in the gallery forest in Central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31(3), 433–442.
- Samuels, I. A., & Levey, D. J. (2005). Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology*, 19(2), 365–368.
- Saravia Toledo, C. J. (1995). El Departamento Rivadavia: estudio de caso. Historia de un desastre ambiental. En: Gobierno de la Provincia de Salta (ed). Antecedentes relativos a las tierras públicas del Lote Fiscal 55. Área Pilcomayo, Provincia de Salta. Gobierno de la Provincia de Salta, Salta. pp. 178-194
- Schupp, E. W. (1993). Quantity , quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108, 15–29.
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *The New Phytologist*, 188(2), 333–53.
- Secretaría de Ambiente de Salta. (2013). Plan Integral de Manejo y Desarrollo del Área de Gestión Territorial Integrada Los Palmares. Gobierno de la Provincia de Salta, Salta.
- Seimert, W. (2010). Adobe Photoshop CS5. mitp/bhv. © 2015 Adobe Systems Incorporated.
- Silman, M. R., Terborgh, J. W., & Kiltie, R. A. (2003). Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. *Ecology*, 84(2), 431–438.
- Souza, A. F., Martins, F. R., & Bernacci, L. C. (2003). Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*, 81(2), 101–112.
- Soto, G. (2006). Situación socio-económica del Chaco argentino. En: Brown, A., Martinez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (eds). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. pp. 91-93.
- Sosnowska, J., & Balslev, H. (2009). American palm ethnomedicine: a meta-analysis. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 5(1984), 43.
- Svenning, J. C. (1999). Microhabitat specialization in a species rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*, 87, 55–65.

- Svenning, J. C. (2001). On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*, 67(1), 1–53.
- Svenning, J. C., & Skov, F. (2004). Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters*, 7(7), 565–573.
- Svenning, J. C., & Wright, S. J. (2005). Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology*, 93(5), 853–862.
- Tálamo, A., Barchuk, A., Cardozo, S., Trucco, C., Marás, G., & Trigo, C. (2015). Direct versus indirect facilitation (herbivore mediated) among woody plants in a semiarid Chaco forest: A spatial association approach. *Austral Ecology*, 40(5), 573–580.
- TEAM Network. (2011). Terrestrial Vertebrate Protocol Implementation Manual, v. 3.1. Tropical Ecology, Assessment and Monitoring Network, Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, Arlington.
- Thompson B, L. N., Moraes, M. R., & Baudoin, M. W. (2009). Estructura poblacional de la palmera endémica *Parajubaea torallyi* (Mart.) Burret en zonas aprovechadas del Área Natural de Manejo Integrado El Palmar (Chuquisaca , Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 44(1), 17 – 35.
- Thomson, N. J. (2005). The geographic mosaic of coevolution. University of Chicago Press, Chicago.
- Timyan, J. C., & Reep, S. F. (1994). Conservation status of *Attalea crassispatha* (Mart.) Burret, the rare and endemic oil palm of haiti. *Biological Conservation*, 68(1), 11–18.
- Tomlinson, P. B. (1990). The structural biology of palms. Clarendon Press, Oxford.
- Tomlinson, P. B. (2006). The uniqueness of palms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151, 5–14.
- Torrella, S. A., & Adamoli, J. (2006). Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. En: Brown, A., Martinez Ortiz, U., Acerbi, M., & Corcuera, J. (eds). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. pp-75-82.
- Torres, C., Galeano, G., & Bernal, R. (2015). The stands of *Copernicia tectorum* (Arecaceae) in the Caribbean lowlands of Colombia: a managed pioneer palm

- facing river dynamics. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 63(2), 525–536.
- Traveset, A., & Verdú, M. (2002). A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. En: Levey, D. J., Silva, W. R., & Galetti, M. (eds). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation*. CAB International, Oxford. pp. 339–530.
- Tregear, J. W., Rival, a., & Pintaud, J. C. (2011). A family portrait: unravelling the complexities of palms. *Annals of Botany*, 108(8), 1387–1389.
- Vallejos, M., Volante, J. N., Mosciaro, M. J., Vale, L. M., Bustamante, M. L., & Paruelo, J. M. (2015). Transformation dynamics of the natural cover in the Dry Chaco ecoregion: A plot level geo-database from 1976 to 2012. *Journal of Arid Environments*, 123, 3–11.
- Vandenbergh, C., Freléchoux, F., Moravie, M.-A., Gadallah, F., & Buttler, A. (2007). Short-Term Effects of Cattle Browsing on Tree Sapling Growth in Mountain Wooded Pastures. *Plant Ecology*, 188(2), 253–264.
- Van den Broek, T., van Diggelen, R., & Bobbink, R. (2005). Variation in seed buoyancy of species in wetland ecosystems with different flooding dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 579–586.
- Van der Valk, A. G., & Davis, C. B. (1978). The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. *Ecology*, 59(2), 322-335.
- Vila, A. R., & Borrelli, L. (2011). Forest Ecology and Management Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1306–1314.
- Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117(2), 109–124.
- Wang, B. C., & Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 379–386.
- Welling, C. H., Pederson, R. L., & Van der Valk, A. G. (1988). Recruitment from the seed bank and the development of zonation of emergent vegetation during a drawdown in a prairie wetland. *The Journal of Ecology*, 6(2), 483-496.

- Wenny, D. G., & Levey, D. J. (1998). Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(11), 6204–7.
- Willson, M., Traveset, A., 2000. The ecology of seed dispersal. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 85–110.
- Zona, S., & Henderson, A. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, 11, 6-21.