

## Olivo de Bohemia

Se describen las estrategias ecológicas de "Elaeagnus angustifolia" (olivo de Bohemia), una planta foránea, introducida como ornamental, que invadió y colonizó los campos ribereños en el Valle Medio del Río Negro (Patagonia, Argentina). La ontogenia, fenología, ramificaciones, estructura poblacional, dispersión y reproducción, raíces y hojas han sido estudiadas a campo y en laboratorio para evaluar las adaptaciones que le han permitido a esta especie vegetal implantarse y multiplicarse con éxito en la región.



### María Guadalupe Klich

Ingeniera Agrónoma, Magister en Producción Vegetal y Doctora en Agronomía (Universidad Nacional del Sur). Desde 2010 ejerce como profesora de Biología y de Bases Agrícolas en la Escuela de Medicina Veterinaria de la Universidad Nacional de Río Negro (Argentina).

Olivo de Bohemia

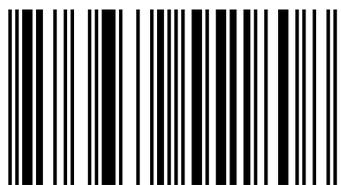


María Guadalupe Klich

## Olivo de Bohemia

Estrategias Ecológicas de "Elaeagnus angustifolia" en el Valle Medio de Río Negro, Patagonia Norte, Argentina

Klich



978-3-639-55180-8

**PUBLICIA**

**María Guadalupe Klich**

**Olivo de Bohemia**



**María Guadalupe Klich**

## **Olivo de Bohemia**

**Estrategias Ecológicas de "Elaeagnus angustifolia"  
en el Valle Medio de Río Negro, Patagonia Norte,  
Argentina**

**PUBLICIA**

## **Impressum / Aviso legal**

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek: Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Alle in diesem Buch genannten Marken und Produktnamen unterliegen warenzeichen-, marken- oder patentrechtlichem Schutz bzw. sind Warenzeichen oder eingetragene Warenzeichen der jeweiligen Inhaber. Die Wiedergabe von Marken, Produktnamen, Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen u.s.w. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, dass solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutzgesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Información bibliográfica de la Deutsche Nationalbibliothek: La Deutsche Nationalbibliothek clasifica esta publicación en la Deutsche Nationalbibliografie; los datos bibliográficos detallados están disponibles en internet en <http://dnb.d-nb.de>.

Todos los nombres de marcas y nombres de productos mencionados en este libro están sujetos a la protección de marca comercial, marca registrada o patentes y son marcas comerciales o marcas comerciales registradas de sus respectivos propietarios. La reproducción en esta obra de nombres de marcas, nombres de productos, nombres comunes, nombres comerciales, descripciones de productos, etc., incluso sin una indicación particular, de ninguna manera debe interpretarse como que estos nombres pueden ser considerados sin limitaciones en materia de marcas y legislación de protección de marcas y, por lo tanto, ser utilizados por cualquier persona.

Coverbild / Imagen de portada: [www.ingimage.com](http://www.ingimage.com)

Verlag / Editorial:

PUBLICIA

ist ein Imprint der / es una marca de

OmniScriptum GmbH & Co. KG

Heinrich-Böcking-Str. 6-8, 66121 Saarbrücken, Deutschland / Alemania

Email / Correo Electrónico: [info@editorial-publicia.com](mailto:info@editorial-publicia.com)

Herstellung: siehe letzte Seite /

Publicado en: consulte la última página

**ISBN: 978-3-639-55180-8**

Copyright / Propiedad literaria © 2013 OmniScriptum GmbH & Co. KG

Alle Rechte vorbehalten. / Todos los derechos reservados. Saarbrücken 2013

## INDICE

	Pág.
Indice .....	1
Lista de figuras .....	5
Lista de tablas .....	20
INTRODUCCIÓN.....	23
LA ESPECIE, EL ÁREA Y LA INVASIÓN DE LA ESPECIE EN EL ÁREA .....	29
LA ESPECIE: <i>Elaeagnus angustifolia</i> .....	29
Taxonomía y breve descripción bibliográfica.....	29
Lugar de origen y distribución.....	30
Usos.....	30
EL ÁREA: Valle Medio del Río Negro (Patagonia, Argentina) .....	32
LA INVASIÓN DE LA ESPECIE EN EL ÁREA.....	39
FORMAS DE CRECIMIENTO – ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE <i>Elaeagnus angustifolia</i> .....	44
CAPÍTULO I: ONTOGENIA	
Introducción.....	46
Materiales y Métodos.....	47
Resultados.	
Germinación y desarrollo de la plántula.....	47
Planta adulta.....	49
Discusión.....	60

## CAPÍTULO II: FENOLOGÍA

Introducción.....	<b>65</b>
Materiales y Métodos.....	<b>66</b>
Resultados	
Características Meteorológicas.....	<b>67</b>
Características Fenológicas.....	<b>68</b>
Discusión.....	<b>75</b>

## CAPÍTULO III: ESTRATEGIAS DE PROPAGACIÓN

Introducción.....	<b>78</b>
Métodos y Observaciones.....	<b>79</b>
Propagación reproductiva.....	<b>79</b>
Propagación vegetativa.....	<b>84</b>
Yemas radicales.....	<b>84</b>
Yemas caulinares.....	<b>85</b>
Discusión.....	<b>92</b>

## CAPÍTULO IV: MODELOS DE RAMIFICACIÓN

Introducción.....	<b>103</b>
Materiales y Métodos.....	<b>104</b>
Resultados.....	<b>104</b>
Modelo 1: Crecimiento sin competencia.....	<b>105</b>
Modelo 2: Crecimiento con competencia moderada.....	<b>106</b>
Modelo 3: Crecimiento con competencia unilateral.....	<b>106</b>
Modelo 4: Crecimiento con competencia basal.....	<b>107</b>
Rebrote y ramificación de un área disturbada.....	<b>107</b>
Discusión.....	<b>115</b>

**CAPÍTULO V: HETEROGENEIDAD FOLIAR**

Introducción.....	<b>126</b>
Materiales y Métodos.....	<b>127</b>
Resultados.....	<b>130</b>
Discusión.....	<b>143</b>

**CAPÍTULO VI: ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA  
POBLACIÓN**

Introducción.....	<b>150</b>
Materiales y Métodos.....	<b>152</b>
Resultados.....	<b>157</b>
Discusión.....	<b>171</b>

**CAPÍTULO VII: DINÁMICA DE CRECIMIENTO RADICAL**

Introducción.....	<b>181</b>
Materiales y Métodos.....	<b>183</b>
Resultados.....	<b>190</b>
Discusión.....	<b>201</b>

**CAPÍTULO VIII: PATRONES DE DISPERSIÓN**

Introducción.....	<b>217</b>
Materiales y Métodos.....	<b>219</b>
Resultados.....	<b>223</b>
Discusión.....	<b>233</b>

<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>243</b>
--------------------------	------------

**ANEXO: Elaeagnus angustifolia COMO MALEZA:  
ENSAYOS DE CONTROL**



## LISTA DE FIGURAS

Fig.		Pág.
1	Ubicación del área de estudio de <i>E. angustifolia</i> en el Valle Medio de la Provincia de Río Negro. A- Ubicación de la provincia de Río Negro en la Republica Argentina, B- Mapa de la provincia de Río Negro y sus departamentos, C- Gráfico de la ubicación del área de estudio sobre la margen norte del Río Negro y D- Mapa del área.....	36
2	El valle está limitado por una serie de terrazas altas y continuas conocidas localmente con el nombre de bardas. La distancia entre las bardas y el curso de agua es variable originando sectores donde el valle es ancho (A) y otros donde las bardas terminan abruptamente cerca de los márgenes del río (B) .....	37
3	En los sectores donde el valle es ancho se evidencian terrazas (flecha) de 3-5 m de altura separadas del curso de agua entre A: 2 y B: 50 m..	37
4	Registros meteorológicos provistos por la Chacra Experimental Luis Beltrán, del Ministerio de Economía de la Provincia de Río Negro. A: Promedio de temperaturas mensuales periodo 1973-1997. B: Precipitaciones anuales periodo 1974-1997. C: Precipitaciones mensuales	

	promedio periodo 1971-1997. D: Humedad relativa del ambiente mensual periodo 1989-1997.....	38
5	Fotografías del área de estudio tomadas en el año 1945. A- áreas anteriormente cultivadas con fines ganaderos. B- intersiembra de pasturas naturales con leguminosas.....	41
6	Fotografías tomadas en el año 1970. A: áreas con pasturas naturales. B: aparición de los primeros ejemplares de <i>E. angustifolia</i> .....	41
7	Caudales promedios del sistema del Río Negro medidos en Primera Angostura (Guardia Mitre, Valle Inferior), relacionados con la introducción y colonización del Valle Medio por <i>E. angustifolia</i> .....	42
8	A y B: las fotos muestran el estado actual de las zonas invadidas por <i>E. angustifolia</i> en el margen norte del brazo norte del Río Negro, en el Valle Medio.....	43
9	A: Detalle del momento de emergencia de la semilla germinada de <i>E. angustifolia</i> . B: Etapas de la germinación epigea de <i>E. angustifolia</i> .....	53
10	Desarrollo de las plántulas. A: plántula de dos meses. Cotiledones persistentes con yemas axilares; transición de la filotaxis desde opuesta a	

	alterna. B: primer ciclo de crecimiento. C: comienzo del segundo ciclo de crecimiento, muerte del meristema apical del eje original y desarrollo de ramificación basitona.....	54
11	Hipocótilo y sistema radical de las plántulas. Y: Yemas en las axilas de los cotiledones. A y B: Diferentes direcciones y ramificaciones de las raíces de las plántulas. Nódulos (N).....	54
12	Las plantas de <i>E. angustifolia</i> pueden tener porte arbustivo hasta los 3 años (A) y después adquirir forma arbórea (B) o pueden conservar su aspecto de arbusto multi-tallo (C) durante toda la vida.....	55
13	Las ramas presentan un color blanco a plateado durante el primeraño (A) de producidas, debido a su pubescencia. Durante el segundo año comienzan a perder su pubescencia y aparecen grises y cuando están glabras su color es ferruginoso a rojo, muy suaves al tacto y sumamente brillantes (C). Posteriormente su corteza se vuelve oscura y rugosa (D).....	55
14	Formación de espinas en <i>E. angustifolia</i> .....	56
15	Inflorescencias. A: Esquema de la inflorescencia. B: Tirso proliferante, antes de reasumir el crecimiento vegetativo, con inflorescencias	

	parciales trifloras. C: Tirso proliferante en el cual ya se observa el crecimiento vegetativo en el extremo de la rama florífera, con inflorescencias parciales unifloras. D: Rama en floración. E: Diferentes etapas del desarrollo de las inflorescencias parciales trifloras.....	57
16	Flores. A: Rama florífera con pimpollos y flores abiertas. B: Flor. C: Etapas de maduración, desde pimpollo a flor abierta. D: Fotografía MEB de un pimpollo cortado longitudinalmente E: Fotografía MEB de un corte longitudinal de un pimpollo donde se observa el estilo y anteras. F: Fotografía MEB, granos de polen sobre la superficie de una antera..	58
17	Fruto. A, B y C: Etapas de la formación del fruto. A: Engrosamiento del receptáculo de la flor. B: Fruto en maduración. C: Fruto maduro. D: Fotografía MEB del corte transversal de la pseudodrupa, donde se observa la induvia carnosa que cubre a la nuez. E: Fotografía MEB de los pelos en la superficie externa de la pseudodrupa. F: Fotografía MEB del tejido aerenquimatoso de la induvia, que alterna con bandas de tejido fibroso.....	59
18	Instalación del A: termohidrógrafo y del B: pluviómetro en el área de estudio.....	66
19	Datos de A: temperatura, B: humedad y C:	

	precipitaciones registrados en el área durante el periodo de estudio.....	67
20	Periodo de latencia invernal de <i>E. angustifolia</i> .....	70
21	A y B: Hojas incipientes en <i>E. angustifolia</i> .....	70
22	A y B: Hojas expandidas en <i>E. angustifolia</i> .....	71
23	A y B: Germinación y plántulas de <i>E. angustifolia</i> ....	71
24	Propagación vegetativa de <i>E. angustifolia</i> . A: Trozo de raíz. B: Propágulo vegetativo.....	72
25	Floración de <i>E. angustifolia</i> . A: pimpollos. B: Flores abiertas.....	72
26	Presencia de espinas en las ramas de <i>E. angustifolia</i> . A: Ramas espinosas en primer plano. B: Rama espinosa en invierno. C: Rama espinosa en primavera.....	73
27	A y B: Fructificación de <i>E. angustifolia</i> .....	73
28	Observaciones realizadas 1995-1999.....	74
29	Efecto de la sequía estival. A: Arboles y arbustos pierden las hojas en las ramas inferiores. B: Las hojas de las ramas superiores pierden turgencia ....	75

30	Ramas fructificadoras en plantas de A: 3 años y B: adultas.....	86
31	Propagación a partir de yemas radicales.....	87
32	Segundo ciclo de crecimiento de los propágulos vegetativos. A: Al desarrollarse el sistema radical de las nuevas plantas, la zona distal de la raíz original comienza a cambiar su posición y las tensiones agrietan los tejidos externos de la raíz madre ubicados cerca del nuevo sistema radical de la planta hija y se producen yemas vegetativas. B: Plantas de origen vegetativo con 2-3 tallos de color herrumbre y que hacia un costado exhiben 2-3 tallos nuevos de color gris plata.....	88
33	Formación de yemas en raíces dañadas. A y B: Si el suelo se disturba y se cortan o lastiman las raíces subsuperficiales, prácticamente todas las raíces seccionadas originan yemas y comienzan a reproducirse vegetativamente. C y D: Una raíz que encuentra un obstáculo que la obliga a formar un ángulo para continuar su crecimiento, desarrolla las yemas vegetativas cuando las tensiones favorecen el agrietamiento en los tejidos externos..	89
34	Fotografías de cortes de raíces. A y B: con micrótopo, C y D: a mano alzada. Se observa que las yemas radicales tienen su origen en el	

	periciclo. Fotos Dr. M. Streckenbach, Ruhr Universität, Bochum, Alemania.....	90
35	Rebrotos caulinares. Esquematiza la reacción que se produce cuando se corta el tallo de una planta adulta. Inmediatamente se originan numerosas yemas adventicias que se desarrollan rápidamente y que en un ciclo de crecimiento pueden generar una planta de 1-2 metros de alto y 1-2 metros de diámetro de ramificaciones.....	91
36	Plantas originadas de semilla. A- Primer tallo de la plántula. B- Muerte del primer tallo y ramificación basitona de fortalecimiento. C- Yemas basales.....	108
37	Propagación Vegetativa. A: yemas múltiples en raíces. B: Ramificación basítona.....	108
38	Forma básica de ramificación de <i>E. angustifolia</i> .....	109
39	Modelo 1 de ramificación de <i>E. angustifolia</i> : Crecimiento sin competencia. A: Esquema de ramificación. B: Árbol creciendo en una zona libre de otros árboles desarrollados. C- y D: Fotos de las ramificaciones basales, C: Importante crecimiento plagiotropo de las	

	ramas basales.....	110
40	Modelo 2 de ramificación de <i>E. angustifolia</i> : Crecimiento con competencia moderada. A: Esquema de ramificación. B y C: Árboles creciendo en zonas protegidas, ligeramente sombreadas. B: Forma elíptica. C: Forma ovada. D: Ramificaciones basales.....	111
41	Modelo 3 de ramificación de <i>E. angustifolia</i> : Crecimiento con competencia unilateral. A: Esquema de ramificación. B: Ramificaciones plagiótropas seguidas de ortótropas hacia la zona libre C: Población de borde de las zonas invasadas. C: Población en la orilla de un curso de agua.....	112
42	Modelo 4 de ramificación de <i>E. angustifolia</i> : Crecimiento con competencia basal. A: Esquema de ramificación. B: En una población muy densa, los individuos que se destacan por su altura, marcados con rectángulos, son los que presentan este modelo de ramificación. C- La plantas presentan un porte arbóreo monopodial pero en realidad el tallo es una sucesión de ramas de crecimiento ortótropo.....	113
43	Rebote y ramificación en un área disturbada mediante desmonte mecánico en invierno. A:	

	Arbusto con desarrollo basítono plagiotropo. B: el correspondiente esquema simplificado de la ramificación de un rebrote originado a partir de un trozo de raíz seccionado durante el desmonte.....	114
44	Radiación solar media diaria (cal. cm <sup>2</sup> / día) y valor máximo horario de radiación solar (cal. cm <sup>2</sup> / h) registrados durante el periodo Abril 1997-Marzo 1998 en la canopia superior de los árboles de <i>E. angustifolia</i> .....	135
45	Hojas clarificadas de <i>E. angustifolia</i> y dibujos de secciones transversales. A y B: hojas inferiores de sombra; C y D: hojas medias semi-sombreadas; E y F: hojas superiores expuestas al sol.....	139
46	Dibujos de la epidermis abaxial (A, C, E) y adaxial (B, D, F) epidermis (sin tricomas) de <i>E. angustifolia</i> . A y B: hojas inferiores de sombra; C y D: hojas medias semisombreadas; E y F: hojas superiores expuestas al sol.....	140
47	Fotografías con el Microscopio Electrónico de Barrido de la epidermis de <i>E. angustifolia</i> . A, B y C: hojas inferiores de sombra; D, E y F: hojas medias semisombreadas; G, H e I: hojas superiores expuestas al sol. A, B, D, E, G y H:	

	epidermis abaxial ; C, F e I: epidermis adaxial..	141
48	Secciones transversales en el extremo basal (A, C y E) y distal (B, D y F) de los peciolos de <i>E. angustifolia</i> . A y B: hojas inferiores de sombra; C y D: hojas medias semisombreadas; E y F: hojas superiores expuestas al sol. (blanco externo: epidermis; cuadriculado: colénquima; blanco interno: parenquima; rallado: xilema ; punteado: floema).....	142
49	Perfil hipotético simplificado del área de relevamiento, considerando solo la presencia de <i>E. angustifolia</i> , con sus modelos predominantes de ramificación.....	156
50	Perfil I. Área densamente poblada. La planicie que se encuentra entre la terraza y el albardón tiene solo 20 metros y ha estado originalmente poblada por sauces. A: Aspecto de área vista desde la terraza. B. Esquema simplificado del perfil.....	159
51	Perfil II. Área donde se encuentran ejemplares grandes de <i>E. angustifolia</i> . Planicie con paleocauces de poca profundidad. A: Aspecto de área vista desde uno de sus bordes. B: Esquema simplificado del perfil.....	162

52	<p>Perfil III. Planicie entre la terraza y el curso de agua. <i>E. angustifolia</i> no logra introducirse entre las poblaciones de <i>G. decorticans</i> o de <i>T. gallica</i>. A: Aspecto de área vista desde la terraza. B: Esquema simplificado del perfil.....</p>	164
53	<p>Perfil IV. Incluye una planicie en declive, en cuya población previa predominaban los sauces (<i>S. humboldtiana</i>). A-1 y A-2: Aspecto de área en dos años consecutivos. B: Esquema simplificado del perfil .....</p>	166
54	<p>Perfil V. Los gráficos muestran el perfil en tres años consecutivos. El primero muestra una población ya establecida a la orilla de un curso de agua, el segundo muestra el nivel que alcanzó el agua en la inundación del invierno del 2001 y el tercero muestra como afectó la inundación a dos árboles de <i>E. angustifolia</i>.....</p>	169
55	<p>Perfil VI. Los gráficos muestran el perfil en tres años consecutivo en un área en proceso de invasión correspondiente a un paleocauce con pastizales naturales.....</p>	170
56	<p>A: Esquema de la cámara de observación de raíces, B: Cámara antes de su colocación, C y D: Colocando las cámaras, E: Cámaras cerradas con su tapa de aluminio, F: Ubicación</p>	

	de los geotermómetros, G: Cámara con su tapa rebatible abierta, H: Vista de una ventana el primer año, I: La misma ventana el segundo año y J: Detalle de la ventana.....	188
57	Temperaturas mensuales promedio del suelo, a diferentes profundidades, durante el periodo de registro de raíces.....	191
58	Humedad del suelo, a diferentes profundidades, durante el periodo de registro de raíces, para las cuatro zonas.....	192
59	Cámara Zona 1: los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes o sea las que no sufrieron descomposición o daños y permanecieron viables (central).....	193
60	Cámara Zona 2: los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes o sea las que no sufrieron descomposición o daños y permanecieron viables (central).....	194

61	Cámara Zona: los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes o sea las que no sufrieron descomposición o daños y permanecieron viables (central).....	195
62	Cámara Zona 4: los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes o sea las que no sufrieron descomposición o daños y permanecieron viables (central).....	196
63	A y B: Presencia de nódulos en las raíces de las plántulas de <i>E. angustifolia</i> . C: mediante microscopía óptica. D y E: fotografías de los lóbulos de un nódulo obtenidas con microscopía electrónica de barrido.....	200
64	Ejemplifica como se graficaron los datos para cada planta y fecha. Los recuentos se realizaron a 1, 2, 3 y 4 m de distancia del eje del individuo, en cada uno de los 16 radios demarcados, formando entonces cuatro anillos concéntricos de recuento. Dibujados los radios y los círculos, cada intercepción corresponde a	

	un punto de recuento, y se grafica el resultado obtenido.....	222
65	Zona 1, albardón. Ubicación topográfica y demográfica de los árboles utilizados para determinar la dispersión por semillas y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.	224
66	Zona 2, paleocauce. Ubicación topográfica y demográfica de los árboles utilizados para determinar la dispersión por semillas y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.	225
67	Zona 3, planicie. Ubicación topográfica y demográfica de los árboles utilizados para determinar la dispersión por semillas y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.	226
68	Zona 4, pie de terraza. Ubicación topográfica y demográfica de los árboles utilizados para	

	determinar la dispersión por semillas y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.	227
69	Patrón de dispersión vegetativa del Clon 1: Arbusto de menos de dos años, creciendo solo en la zona de planicie.....	228
70	Patrón de dispersión vegetativa del Clon 2: Arbusto de dos años, poco ramificado ubicado en el borde de un paleocauce.....	229
71	Patrón de dispersión vegetativa del Clon 3: Arbusto de tres años, muy ramificado ubicado en la desembocadura en el río de una cárcava producida por la erosión hídrica.....	230
72	Patrón de dispersión vegetativa del Clon 4: Arbusto de tres años, ubicado en una planicie angosta entre dos paleocauces.....	231
73	Patrón de dispersión vegetativa del Clon 5: Arbusto de tres años, ubicado en un recodo protegido de una cárcava profunda, al pie de las bardas, o sea totalmente fuera de la zona de invasión de <i>E. angustifolia</i> .....	232

## LISTA DE TABLAS

Tabla		Pág.
<b>I</b>	Condiciones ambientales en el área de estudio durante el periodo de crecimiento 1997-1998 de <i>E. angustifolia</i> . Promedio mensual de agua del suelo (%CAS) a diferentes profundidades; promedio mensual de las temperaturas máxima, mínima y media en el nivel inferior (T°C); promedio mensual de la humedad relativa del aire mínima y máxima (%H) en el nivel inferior (1 m) y superior (5 m); y lllvias mensuales (mm).....	134
<b>II</b>	Comparación del contenido de agua de las hojas (CAH%) de <i>E. angustifolia</i> desarrolladas a diferentes niveles de los árboles. HI: hojas inferiores sombreadas (< 1m altura); HM: hojas medias o semisombreadas (1-3 m de altura); HS: hojas superiores expuestas al sol (> 5 m de altura).....	135
<b>III</b>	Comparación de las características morfológicas y anatómicas de las hojas de <i>E. angustifolia</i> desarrolladas a diferentes alturas en los árboles.....	136
<b>IV</b>	Comparación de las dimensiones de las hojas y de la composición de los tejidos en las láminas foliares desarrolladas a diferente altura en los árboles. HI: hojas inferiores (< 1m altura); HM: hojas medias	

	(1-3 m de altura); HS: hojas superiores (> 5 m de altura).....	138
<b>V</b>	Comparación de la composición de los tejidos (%) del pecíolo de las hojas de <i>E. angustifolia</i> desarrolladas a diferentes alturas de los árboles. HI: hojas inferiores (< 1m altura); HM: hojas medias (1-3 m de altura); HS: hojas superiores (> 5 m de altura).....	138
<b>VI</b>	Datos edáficos de la Zona 1: albardón.....	157
<b>VII</b>	Datos edáficos de la Zona 2: paleocauce.....	157
<b>VIII</b>	Datos edáficos de la Zona 3: planicie.....	158
<b>IX</b>	Datos edáficos de la Zona 4: base de terraza.....	158
<b>X</b>	Perfil I: Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años....	160
<b>XI</b>	Perfil II: Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años....	163
<b>XII</b>	Perfil III: Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años....	165

<b>XIII</b>	Perfil IV: Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años....	167
<b>XIV</b>	Crecimiento diario de raíces medido en las ventanas de las cámaras de observación en cada una de las cuatro zonas expresado en $\mu\text{m} / \text{cm}^2$ día en los dos periodos de registro.....	197
<b>XV</b>	Valores de longitud total de raíces acumulados durante cada ciclo de crecimiento estudiado, expresado en mm y longitud de raíces remanentes vivas que reiniciaron su actividad en el segundo ciclo de observación y su porcentaje en relación a la totalidad de las raíces formadas durante el primer ciclo después de instaladas las cámaras de observación.....	197
<b>XI</b>	Cantidad de frutos y semillas de <i>E. angustifolia</i> depositados por el agua en la orilla del río y el número de plántulas emergidas durante el verano. El depósito de semillas y frutos forma una banda de 10 cm de ancho y los datos de la tabla están expresados por metro de área costera.....	223

**ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS DE**  
***Elaeagnus angustifolia* (Olivo de Bohemia)**  
**EN EL VALLE MEDIO DEL RÍO NEGRO**  
**(Patagonia, Argentina).**

**INTRODUCCIÓN**

La composición de la comunidad vegetal en una determinada región puede permanecer relativamente estable, con solamente algunos cambios en las cantidades relativas de las especies que la componen, o bien puede alterarse por la introducción de especies foráneas.

La potencialidad de las especies vegetales para invadir nuevas áreas resulta un tema de estudio atractivo para los ecologistas, motivados ya sea por consideraciones fundamentales o prácticas, especialmente con el objetivo de poder realizar predicciones sobre la misma (Mack, 1996). Las invasiones vegetales exitosas implican la proliferación y persistencia de una especie en un ambiente nuevo e inevitablemente conllevan cambios bióticos, abióticos o ambos en el ecosistema, que si se analizan desde la óptica de la productividad pueden tener consecuencias beneficiosas o perjudiciales. La proliferación y persistencia de las especies invasoras generalmente son independientes de una deliberada intervención humana, pero muchas veces la falta de conocimiento de las características de la especie o de su agresividad invasora han contribuido a la introducción o a la carencia de control en las etapas iniciales de una invasión, permitiendo la proliferación de los individuos hasta que la especie se convierte en un componente importante de la comunidad vegetal.

Una de las formas de contribuir al estudio de las especies introducidas para que en el futuro se puedan establecer pautas que permitan predecir la potencialidad invasora de las plantas o los factores que delimitan las misma, es determinar cuales son las características de adaptación y en que grado expresan su plasticidad las especies exóticas que han colonizado espacios nuevos.

Una especie puede ser introducida en un ambiente diferente al propio y adaptarse al mismo hasta considerarse naturalizada, sin que por esta razón deba ser considerada como maleza, es decir, el concepto de adaptación no debe ser confundido con el de agresividad (Rejmánek, 2000). Otro hecho a tener en cuenta es que las especies invasoras no invaden solamente áreas con características ambientales similares a su zona de origen (Mashhadi y Radosevich, 2003), ya que no se debe menospreciar la plasticidad genotípica y fenotípica de las plantas.

Se han realizado estudios que tratan de compilar las características comunes a las plantas invasoras, como por ejemplo una producción continua de semilla, facilidad de dispersión, una alta tasa de germinación y la carencia de requerimientos especiales para que la misma se produzca, posibilidades de reproducción vegetativa o carencia de dependencia en mutualismos específicos, (Baker, 1995; Richardson *et al.*, 2000) entre otras. Existen teorías según las cuales las especies invasoras poseen las mismas características que las especies colonizadoras (Bazzaz, 1986) que les permiten aprovechar y tomar ventaja en los lugares recientemente disturbados. Newsome y Noble (1986), sin embargo, defienden la idea de que las características que les confieren beneficios deben ser analizadas siempre en relación a áreas

específicas. La posición de Perrins *et al.* (1992) es que las especies con potencialidad invasora no pueden ser distinguidas, por sus características, de aquellas no invasoras.

Los valles conocidos como Alto, Medio e Inferior, concentran las actividades agrícolas y ganaderas más productivas de la provincia de Río Negro.

El Alto Valle y el Valle Inferior se han desarrollado como áreas de explotación agrícola, pero en el Valle Medio, exceptuando algunas zonas destinadas a cultivos intensivos, las tierras aledañas al río son actualmente utilizadas con fines ganaderos y, debido a las características semiáridas de la región, sus pasturas naturales son consideradas un aporte muy importante para la alimentación bovina, principalmente durante la época estival.

Sin embargo, el potencial de producción del Valle Medio, debido a las características de sus suelos, su historia ganadera, así como las posibilidades de acceso al riego y a la energía, esta siendo considerado y ha interesado a inversores tales como empresas argentinas y extranjeras productoras de semillas, de granos y de otros productos alimenticios. Se vislumbran cambios inmediatos e importantes para esta zona.

*Elaeagnus angustifolia* (olivo de Bohemia) es una especie que fue introducida como ornamental en el Alto Valle y se ha naturalizado en los valles del Río Negro. Cuando comenzaron a aparecer las primeras plantas en las márgenes del río, aproximadamente en 1970, no se programó ningún método de control principalmente debido al desconocimiento de la especie en la región. Las condiciones ecológicas del lugar y la intervención del hombre, han permitido que la especie adquiriera el carácter de invasora, llegando a reemplazar, en algunas áreas, a los

representantes anteriores del estrato arbóreo, que estaba constituido principalmente por sauce colorado (*Salix humboldtiana*), álamo criollo (*Populus nigra* var. *italica*) y tamarisco (*Tamarix gallica* L.).

Actualmente, el manejo de la zona se dificulta debido a la densidad de plantas de *E. angustifolia*, su porte arbustivo durante los primeros años de desarrollo y la presencia de ramas espinosas. Paralelamente, las áreas invadidas sufren modificaciones del estrato herbáceo subyacente por el efecto sombra durante el verano. Esta disminución en la productividad ganadera extensiva de los valles implica que los terratenientes catalogan a *E. angustifolia* como indeseable.

El conocimiento de los mecanismos que determinan la supervivencia de las plantas y la dinámica poblacional, provee herramientas eficaces para el manejo de la población de una especie (Fernández, 1982). En el Valle Medio de Río Negro no se han realizado estudios regionales sobre la ecofisiología de *E. angustifolia*, sus mecanismos de propagación, su comportamiento frente a las variaciones ambientales y su potencial de invasión, ni sobre las características anatómicas y morfológicas relacionadas con su capacidad de introducción y expansión.

El motivo de este trabajo es la investigación de las características de supervivencia y reproducción de *E. angustifolia*, es decir las formas de crecimiento que expresan las estrategias ecológicas que le han permitido a la especie adaptarse y beneficiarse con las condiciones ambientales del Valle Medio del Río Negro de manera que no solo puede considerarse actualmente naturalizada sino también componente principal del estrato arbóreo. El conocimiento de las estrategias ecológicas de *E.*

*angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro proveerá pautas de manejo del área.

Con la finalidad de probar la hipótesis de que ***el éxito de la colonización de E. angustifolia en el Valle Medio del Río Negro es el resultado de la expresión conjunta de varias estrategias ecológicas de la especie***, se gesta este proyecto que consiste en investigar, en el área de estudio, las formas de crecimiento de *E. angustifolia*, incluyendo la ontogenia, fenología, propagación, tipos de ramificación, características de las hojas, estructura y dinámica de la población vegetal, dinámica de crecimiento radical y patrones de dispersión para poder determinar cuales son las estrategias ecológicas que le confieren a la especie el poder de adaptación a las condiciones locales.

Los objetivos parciales se exponen a continuación:

#### ◆ ONTOGENIA

Describe las etapas del desarrollo de la planta.

#### ◆ FENOLOGÍA

La confrontación de las fenofases con los datos meteorológicos registrados en el área permite establecer la sensibilidad de la especie frente a cambios ambientales.

#### ◆ ESTRATEGIAS DE PROPAGACIÓN

*E. angustifolia* se reproduce sexual y vegetativamente. El estudio de las estrategias de propagación ayuda a comprender sus características invasoras.

#### ◆ MODELOS DE RAMIFICACIÓN

Compara los diferentes tipos de ramificación con las condiciones intrazonales.

#### ◆ HETEROGENEIDAD DE LAS HOJAS

Existen variaciones en la forma y en el color entre las hojas que crecen a diferentes niveles de un mismo individuo. La heterogeneidad ambiental se confronta con los estudios anatómicos y morfológicos de las hojas.

#### ◆ ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA POBLACIÓN

La topografía y edafología heterogénea del área originan un mosaico de ambientes que se traducen en una distribución irregular de *E. angustifolia*. Su dinámica se determina mediante un registro a campo.

#### ◆ DINÁMICA DE CRECIMIENTO RADICAL

Se estudia la dinámica de crecimiento de las raíces y la presencia y desarrollo de nódulos radicales resultantes de la simbiosis con *Frankia*.

#### ◆ DISPERSIÓN.

Se caracterizan los patrones de dispersión determinando el grado de participación de cada método de reproducción en la formación de la población actual.

Este trabajo fué presentado en el año 2005 como tesis con la finalidad de cumplir con el requisito parcial para obtener el grado de Doctora en Agronomía en la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. La investigación fué dirigida por los Doctores Osvaldo A. Fernández (UNS, Bahía Blanca, Argentina) y Focko Weberling (UUI, Ulm, Alemania).

## LA ESPECIE, EL ÁREA Y LA INVASIÓN DE LA ESPECIE EN EL ÁREA.

Esta sección proporciona información bibliográfica general sobre las características de la especie a modo de introducción y se describe el área de estudio, incluyendo datos históricos sobre la introducción y evolución de la especie en el área.

### LA ESPECIE: *Elaeagnus angustifolia*

#### Taxonomía y breve descripción bibliográfica

*Elaeagnus* L. (elaebagnus, silverberry), el género típico de las Elaeagnaceae (Rosales), contiene ca. 45 especies entre las cuales se encuentra *Elaeagnus angustifolia* L. (= *E. argentea* MOENCH).

Etimológicamente *Elaeagnus* deriva del griego y significa olivo, por la semejanza con este árbol; *angustifolia* significa de hoja angosta o estrecha.

Posee un gran número de nombres comunes (Árbol del paraíso, Cinamomo, Olivo de Bohemia, Olivo ruso, Olivillo, Panjí, Panjino, Paraíso, Saso) que se relacionan con su amplia distribución y sus diversos usos.

La especie está descrita como árbol caducifolio de hasta 10 m de altura con tronco algo tortuoso, ramificado a veces desde muy bajo, con la corteza color pardo oscura muy resquebrajada cuando adulto. Las ramas jóvenes son plateadas y espinosas. La copa es ancha y algo redondeada. Hojas simples, lanceoladas u oblongo-lanceoladas, de 5-8 cm de longitud, de margen entero, de color verde grisáceo en el haz y plateadas en el envés. Flores axilares en grupos de 1-3, plateadas por fuera y amarillas por

dentro, erectas, de olor agradable. Tienen forma acampanada y 4 estambres. Fruto ovoideo, drupáceo, parecido a una aceituna, aunque mas pequeño, largamente pedunculado, de color marrón rojizo, escamoso, con una semilla. (Servettaz, 1909; Dimitri, 1980; Gilman y Watson, 2002).

### **Lugar de origen y distribución**

El área natural de *E. angustifolia* se extiende por las estepas de Asia Central y Suroccidental, hallándose en las regiones de los mares Negro y Caspio, Urales, Cáucaso, Armenia, Mesopotamia, Persia, Turquestán, Afganistán, alcanzando el Altai y el desierto de Gobi por el Este. Aparece también en la región mediterránea, sobre todo en la parte oriental, encontrándose desde el Norte de Grecia al Alto Egipto y desde España a Siria, pero se duda de su espontaneidad en esta región. En España se halla, con aspecto de silvestre, en las regiones de Andalucía y Levante.

La especie vive tanto en las grandes depresiones como en las altas mesetas. En el Cáucaso alcanza los 1500 m de altitud y en el sur de Persia llega a los 2100. En España sube desde el nivel del mar hasta las mesetas de Guadix y Baza. Se desarrolla en suelos pedregosos y arenosos, vegetando mejor en los sueltos y frescos. Tolera suelos yesosos y aún algo salinos.

En América, se ha naturalizado principalmente a lo largo de los cursos de agua en el oeste y en el este de los Estados Unidos y Canadá y se comporta agresivamente reemplazando a la vegetación original, de forma similar a la detectada en los valles del Río Negro, en Argentina (Knopf y Olson, 1984; Shafroth *et al.* 1995).

## Usos

*E. angustifolia* es frecuentemente cultivada como ornamental por su follaje plateado, el intenso y grato perfume de sus flores y su gran rusticidad. La madera presenta un duramen pardo y una albura blanco-amarillenta. El fruto es muy estimado por los orientales, que lo comen y elaboran con el una bebida alcohólica; el hueso es oleaginoso. Las hojas y ramas tiernas pueden utilizarse para teñir de pardo. Se emplea para formar setos vivos y puede servir para plantaciones lineales en paseos o carreteras. Una de las características que hacen de esta planta una especie adecuada para la forestación en áreas pobladas es su alta resistencia a la polución ambiental (Sergeichik *et al.* 1989), mientras que se la considera apropiada para su utilización en la fijación de dunas (Zhang *et al.*, 1988) por su resistencia a la sequía, alta temperatura y fuertes vientos, así como su tolerancia a la salinidad (Tashninova, 1991).

En Irán los frutos *E. angustifolia* son utilizados en medicina tradicional y se le reconocen propiedades antiinflamatorias, analgésicas y antipiréticas (Hosseinzadeh y Rahimi, 1999). En China y Japón se utiliza en la industria cosmetológica por la fragancia de sus aceites esenciales (Shiseido Co. 2001).

Lucchesini y Mensuali-Sodi (1996) destacan la importancia de esta especie por su utilización en varias actividades industriales que no mencionan, pero que, junto con la función como follaje decorativo, justificarían sus trabajos de micropropagación.

Debido a que *E. angustifolia* forma parte del grupo de plantas no-leguminosas, fijadoras de nitrógeno (Esteban *et al.* 1987; Zitzer y Dawson, 1989), se la menciona como especie promisoría para programas de mejoramiento de suelos (Lane, 1988). De acuerdo a

Heinze y Liebman (1991), *E. angustifolia* se incluye dentro de las especies tolerantes a la sequía y N-autotróficas que podrían incluso utilizarse para la recuperación de áreas de deposición de residuos potásicos.

Los frutos y las hojas de las ramas superiores de los árboles y arbustos son muy apetecibles para los animales.

Según Cozzo (1956) la madera de *E. angustifolia* es flexible, moderadamente resistente y durable. Es fácil de trabajar, se pule y lustra bien. Por éstas características es un material apto para artículos de tornería y mangos de herramientas. Además es indicado para hacer varillas de alambrado y, si se impregna, para postes y tutores.

Por Internet, ACGroup (2003) publicita la madera de *E. angustifolia* como de buena calidad y estabilidad aceptable, que puede ser utilizada como sustituto de la madera de cedro debido a su parecido, con la ventaja de un costo considerablemente más bajo, para enchapados, revestimientos, terciados, y muebles.

### **EL ÁREA: Valle Medio del Río Negro (Patagonia, Argentina)**

La región de la Patagonia Extraandina se caracteriza por la presencia de mesetas con valles fluviales que las atraviesan casi transversalmente desde sus nacientes en los Andes hasta su desembocadura en el Océano Atlántico (Iglesias y Pérez, 2001). Tal es el caso del valle del Río Negro. Este río, formado por la confluencia del río Limay y el río Neuquén, recoge las aguas de un frente cordillerano de 600 km y es el tercero del país por su longitud de 635 km y su caudal, con un derrame medio anual del orden de los 31.900m hm<sup>3</sup> con un módulo de 1.010 m<sup>3</sup>/seg.

Su principal afluente, el río Limay, que nace en el lago Nahuel Huapi y posee a su vez numerosos afluentes, aporta el 70 % de las aguas del río Negro y actualmente varios diques regulan su caudal. El río Neuquen aporta el resto del contenido hídrico del río Negro. Las represas El Chocón (río Limay) y Cerros Colorados (río Neuquen) con sus embalses y compensadores cumplen una acción reguladora que atenúa las dos crecidas anuales naturales del río Negro, un invernal y otra primaveral, calculándose que los caudales máximos no sobrepasen los  $2.700 \text{ m}^3/\text{seg}$ . Igualmente el caudal de agua del río Negro es muy variable, alternando de periodos de elevación de la napa freática y anegamiento de las zonas más bajas, con otros en los que, al bajar el nivel del río, aparecen islotes arenosos cercanos a las costas.

El Valle del Río Negro tiene un ancho de 25 km en la zona de Choele Choel, donde el río forma meandros, debido a la poca pendiente y como a su vez es un cauce de deposición aluvial, se produce un cambio constante de su curso. En esta región se divide en varios brazos, los que encierran, entre otras a la Isla Grande y a la Isla Chica de Choele Choel.

El área de estudio se ubica en el Valle Medio, sobre la margen norte del Río Negro, frente a la Isla Chica de Choele Choel (  $39^\circ 30'$  S;  $65^\circ 30'$  W) (Figura 1). Fitogeográficamente se incluye dentro de la Provincia del Monte con ecotonos de la Provincia del Espinal, que representa la parte sur del Dominio Chaqueño (Cabrera, 1976), con predominio de especies xerófitas y halófitas, excepto en la zona de influencia de los cursos de agua, donde se encuentran mesófitas e hidrófitas.

Este valle fluvial modelado durante la glaciación se caracteriza por estar limitado por una serie de barrancas altas y continuas que

localmente se conocen con el nombre de bardas. Suelos del orden de los Aridisoles (SAGyP-INTA, 1990 según la clasificación del “Soil Taxonomy”) predominan en la zona de meseta y en los valles dominan los aluviales e hidromórficos de manera que los suelos son generalmente livianos, profundos y fértiles en las cercanías de los cursos de agua y someros, arcillosos y salinizados próximos a las bardas.

La distancia desde las bardas hasta el brazo norte del río Negro es en esta zona muy variable, originando sectores donde el valle es ancho, limitado por bardas con una pendiente continua y suave, y otros donde las bardas terminan abruptamente en el margen del río (Figura 2). Donde el valle es ancho, el río, que circula variando su curso y por cauces mucho menores que los originales, ha formado terrazas, de aproximadamente 3 metros de altura y separadas del curso de agua entre 2 y 500 m. (Figura 3). Estas diferencias en el relieve del valle son importantes ya que determinan o limitan el área ocupada por *E. angustifolia*. Las plantas de esta especie invaden desde los cursos de agua hasta las terrazas, y no crecen por arriba de las mismas a menos que se riegue artificialmente. Cuando la terraza no está presente el límite de invasión lo constituyen las bardas.

### **Climatología**

El clima de la región es semiárido a árido (Burgos, 1963), con vientos predominantes del oeste, gran amplitud térmica diaria y estacional, promedio de lluvia de 300 mm anuales y baja humedad ambiental primavera-estival.

Las características climáticas del Valle Medio del Río Negro se describen de acuerdo a los datos facilitados por la Chacra

Experimental de Luis Beltrán, dependiente del Ministerio de Economía de la Provincia de Río Negro.

Según el análisis de los datos del periodo 1973-1997 la temperatura media mensual es de 15°C, siendo julio el mes más frío (6,83°C) y enero el más cálido (23,02°C). Las temperaturas mínimas y máximas promedio son 0,53°C y 13,37°C en el mes de julio, mientras que en enero promedian los 14,65°C y 31,44°C respectivamente (Figura 4-A). El promedio de precipitación anual es de 300 mm, pero incluye años muy secos (180 mm anuales) y años donde las lluvias superan los 450 mm (Figura 4-B). Los datos demuestran que la estación más lluviosa es el otoño (marzo-abril), y la más seca es el invierno (julio) (Figura 4-C). La humedad relativa mínima anual promedia 41,06 % y la máxima 75,37 %, encontrándose los valores más altos en el mes de junio (Figura 4-D). El periodo libre de heladas es de 210 días si se toma como referencia la temperatura en el abrigo meteorológico y de 161 días a los 5 cm del suelo. La sumatoria de horas de frío es de 1496 con temperaturas menores o iguales a 7°C y las temperaturas mínimas y máximas absolutas son -15,3 y 41°C respectivamente. El fotoperiodo medio y la heliofanía relativa media mensual presentan los valores máximos en enero (11,64 y 72,75 respectivamente) y los valores mínimos en junio (4,95 y 41,97 respectivamente). La evaporación media mensual, determinada en un tanque evaporímetro presenta sus valores máximos en diciembre (8,9 mm/día) y los mínimos en julio (1,78 mm/día).

**A****B**

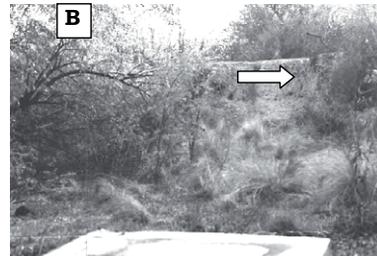
<http://limaymedio.com.ar>

**C****D**

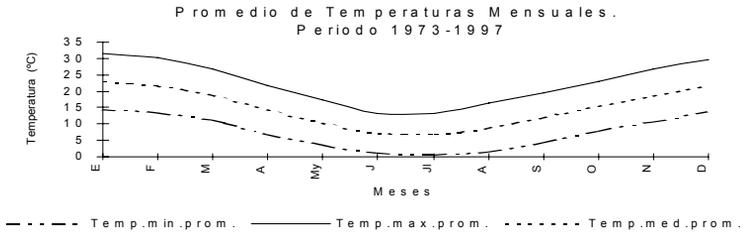
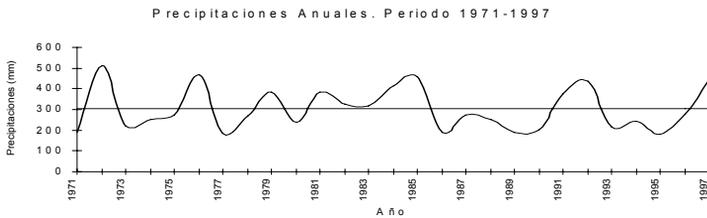
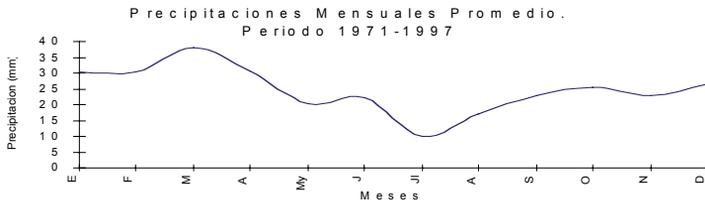
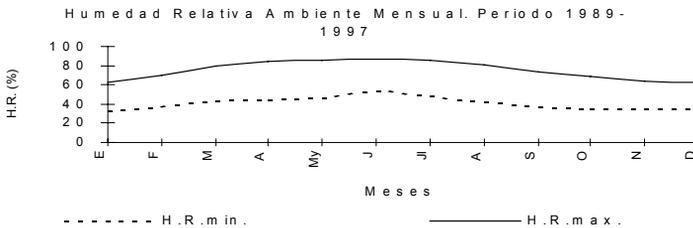
**Figura 1:** Ubicación del área de estudio de *E. angustifolia* en el Valle Medio de la Provincia de Río Negro. A- Ubicación de la provincia de Río Negro en la República Argentina, B- Mapa de la provincia de Río Negro y sus departamentos (<http://limaymedio.com.ar>), C- Gráfico de la ubicación del área de estudio sobre la margen norte del Río Negro y D- Mapa del área.



**Figura 2:** El valle está limitado por una serie de terrazas altas y continuas conocidas localmente con el nombre de bardas. La distancia entre las bardas y el curso de agua es variable originando sectores donde el valle es ancho (A) y otros donde las bardas terminan abruptamente cerca de los márgenes del río (B).



**Figura 3:** En los sectores donde el valle es ancho se evidencian terrazas (flecha) de 3-5 m. de altura, separadas del curso de agua entre A: 2 y B: 50 m.

**A****B****C****D**

**Figura 4:** Registros meteorológicos provistos por la Chacra Experimental Luis Beltrán, del Ministerio de Economía de la Provincia de Río Negro. A: Promedio de temperaturas mensuales periodo 1973-1997. B: Precipitaciones anuales periodo 1974-1997. C: Precipitaciones mensuales promedio periodo 1971-1997. D: Humedad relativa del ambiente mensual periodo 1989-1997.

## INVASIÓN DE LA ESPECIE EN EL ÁREA.

Los resultados de indagaciones previas me permitieron identificar con cierta precisión el momento de la introducción de la especie en el área y la secuencia de la invasión.

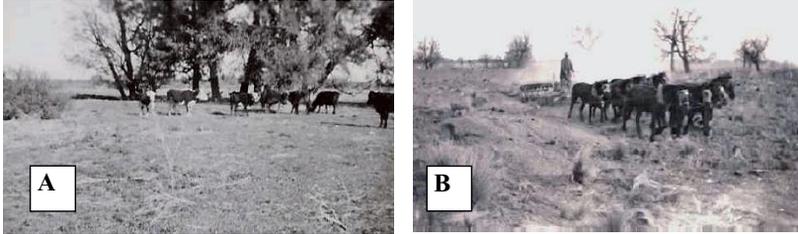
Por medio de la documentación fotográfica y de los datos aportados por vecinos del lugar, pude comprobar que, mucho antes de la introducción de *E. angustifolia*, (Hauman-Merck, 1913) parte del área que actualmente nos ocupa era utilizada entre los años 1940 y 1950 para agricultura o ganadería intensiva de secano. Se había intentado con éxito el cultivo de papa, maíz, avena, centeno y alfalfa. Entre los motivos por los cuales estas áreas se dejaron de cultivar figura la crisis de mano de obra en la región, ya que en ese tiempo la carencia de tecnología era reemplazada por el trabajo del hombre, con la ayuda de caballos o viejos tractores y maquinaria rudimentaria. Esas áreas anteriormente cultivadas se cubrieron posteriormente con pasturas naturales, que incluso, en los últimos intentos por conservar su productividad ganadera, se intersembraban con leguminosas. (Figura 5). El estrato arbóreo estaba representado principalmente por sauce colorado (*Salix humboldtiana*), álamo criollo (*Populus nigra* var. *italica*) y tamarisco (*Tamarix gallica* L.) que se desarrollaban en los bajos o zanjones.

Las fotos que documentan el área en el año 1970 (Figura 6) muestran las primeras plantas, con porte arbustivo que se desarrollaban en las zonas ligeramente mas bajas de las playas entre los zanjones o cursos de agua permanentes o temporarios.

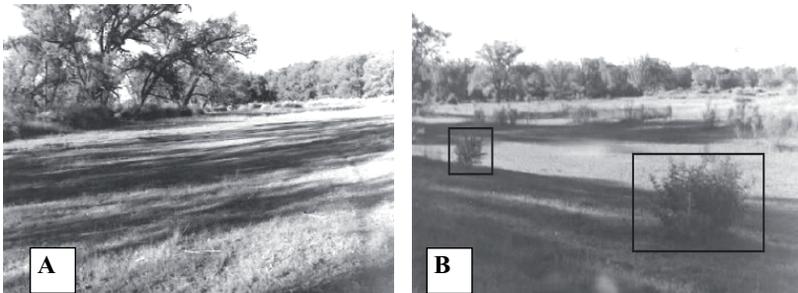
La lenta evolución de *E. angustifolia* durante los primeros años de colonización y el rápido aumento posterior de su población pueden relacionarse con el caudal del río Negro. Si al gráfico que

muestra el derrame anual del Sistema Río Negro (registrado en el aforo de Guardia Mitre, o sea en el Valle Inferior) se le superponen los datos verificables como que en 1960 *E. angustifolia* estaba ausente en el área, que en 1970 había algunos arbustos aislados y de pequeño porte, que a partir de 1978 hubo un rápido aumento de la población, es posible relacionar la evolución de la colonización con el caudal del río Negro. (Figura 7)

Se puede inferir que el momento de introducción precedió a los años en que la central hidroeléctrica El Chocón, de reciente construcción, retenía gran parte del agua del río Limay para llenar la represa y evitaba los aumentos de caudal del río Negro. Estas condiciones enmascararon la agresividad invasora de la especie. Hicieron falta pocos años y algunas esporádicas subidas del Río Negro, que aumentaron el nivel de la napa freática en sus márgenes, para que *E. angustifolia* se propagara ampliamente en el Valle Medio. Actualmente *E. angustifolia* compite fuertemente y ha reemplazado parcial o totalmente a la población arbórea primitiva (Figura 8).

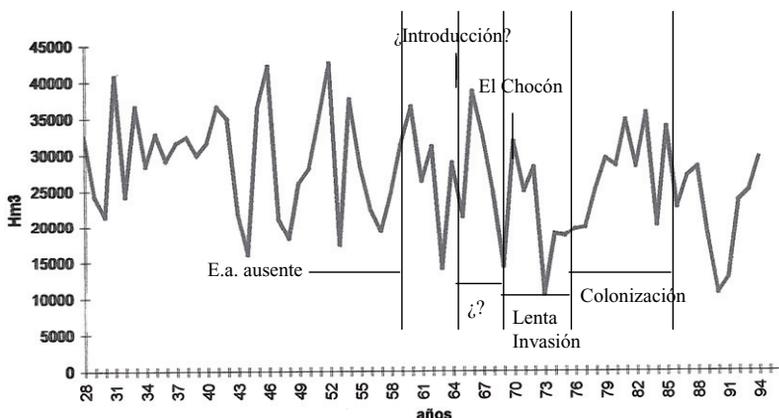


**Figura 5:** Fotografías del área de estudio tomadas en el año 1945.  
A- áreas anteriormente cultivadas con fines ganaderos.  
B- interseembra de pasturas naturales con leguminosas.



**Figura 6:** Fotografías tomadas en el año 1970. A: áreas con pasturas naturales. B: aparición de los primeros ejemplares de *E. angustifolia* (recuadros) en las zonas ligeramente deprimidas.

## Derrame Anual Sistema Río Negro en Primera Angostura (Guardia Mitre)



**Figura 7:** Caudales promedio del sistema del Río Negro medidos en Primera Angostura (Guardia Mitre, Valle Inferior), relacionados con la introducción y colonización del Valle Medio por *E. angustifolia*. Hasta 1960 *E. angustifolia* estaba ausente en el área estudiada del Valle Medio, en 1970 se encontraban arbustos aislados en los zanjones por lo que se supone que los altos caudales registrados en 1966 podrían ser los responsables de la dispersión de semillas y la introducción de la especie en el área. Hasta 1978 el crecimiento poblacional de *E. angustifolia* es lento y ese periodo concuerda con el lapso en que los caudales del Río Negro fueron bajos debido a que se estaba llenando la represa de la central hidroeléctrica El Chocón, inaugurada en 1972 y por ende la profundidad de la napa freática en los valles era mayor. En la década desde 1978 a 1988 el crecimiento poblacional de *E. angustifolia* fue muy rápido y se produce la colonización del área y la naturalización de la especie y concuerda con mayores caudales del río y por ende mayor humedad edáfica en las áreas invadidas.



**Figura 8:** A y B: las fotos muestran el estado actual de las zonas invadidas por *E. angustifolia* en el margen norte del brazo norte del Río Negro, en el Valle Medio.

**FORMAS DE CRECIMIENTO - ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS**  
**DE *Elaeagnus angustifolia* EN EL**  
**VALLE MEDIO DEL RÍO NEGRO.**

**Introducción**

Los ambientes naturales son heterogéneos tanto en el espacio como en el tiempo. Las plantas vasculares son capaces de desarrollarse de formas diferentes dependiendo de las condiciones locales y temporales (Novoplansky, 1996). Esta plasticidad es la que provee a las plantas individuales de la capacidad de respuesta a un amplio rango de condiciones ambientales en las cuales pudo haber germinado o en las cuales parte o toda ella puede estar creciendo (Silvertown y Gordon, 1989). Un alto nivel de plasticidad en diferentes aspectos del desarrollo de una planta es especialmente importante en aquellas especies que se introducen en un ambiente nuevo. El éxito en la propagación que presentan muchas malezas depende de la respuesta adaptable a un amplio rango de variables climáticas y poblacionales. (Novoplansky *et al.* 1989; Birch y Hutchings, 1994; Stuefel *et al.* 1994)

El concepto “formas de crecimiento” (Wuchsformen) definido por Meusel (1951, 1952) significa “el complejo de síntomas que determinan el hábito de una planta y asimismo su incorporación espacial y temporal en su hábitat” (Schneidt *et al.*, 1996). La capacidad de adoptar diferentes “formas de crecimiento” determina las estrategias ecológicas de una especie.

La enorme plasticidad morfológica del género *Elaeagnus* es conocida desde hace mucho tiempo, a tal punto que, ya en 1909, Servettaz reconoce que se adaptan a una diversidad de climas adquiriendo una extremadamente alta cantidad de formas y

menciona los comentarios de Hooker (1894) que transcribo: “En ningún otro género de plantas arbustivas con flores es tan difícil separar las especies por sus características de hábitat y de follaje como en *Elaeagnus*”

Las condiciones ecológicas en las orillas del Río Negro han permitido la introducción y la posterior invasión de *E. angustifolia*. Sin embargo, al observar el área, pude determinar que la población no es uniforme, ya que existen variaciones entre las plantas más viejas y las más jóvenes, las que se originan generativa o vegetativamente, las que siendo jóvenes se encuentran dentro de una población de la misma especie, y las que actúan como pioneras o invasoras activas en las zonas más marginales.

El éxito de una especie para introducirse en un área está estrechamente relacionado con la germinación y el vigor de la plántula, pero para que se convierta en invasora son numerosos los factores que pueden incidir. Entre las características importantes para evaluar la forma de crecimiento y por ende la posibilidad de competir por el espacio aéreo y subterráneo que presenta una especie en un determinado lugar se encuentran la ontogenia de la planta, su fenología, sus alternativas de reproducción o regeneración, su forma y grado de ramificación, las características de sus hojas, su forma de agruparse en una población, la dinámica de crecimiento de sus raíces y sus patrones de dispersión. Solo cuando se adquiere un conocimiento profundo de la forma en que se manifiesta la potencialidad invasora de una especie, se puede comenzar a pensar en la posibilidad de realizar un control o un manejo de la misma (Grime *et al.* 1997; Schumacher *et al.* 2003).

# CAPITULO I

## ONTOGENIA DE *Elaeagnus angustifolia*.

### Introducción

La ontogenia estudia el desarrollo de un ser a partir de la ovocélula hasta su formación definitiva (Font Quer, 1993).

El ciclo de vida de una planta puede describirse simplemente mediante la enumeración de las características de la misma en cada etapa de su desarrollo, pero su significado se potencia cuando al hacer referencia a cada una de estas características se llega a interpretar como afectan al crecimiento de la población. La edad reproductiva, la forma de reproducción y su frecuencia, por ejemplo, tiene efectos profundos en el desarrollo de la población (Harper y White, 1974) pero no se pueden ignorar las consecuencias del proceso de germinación y exposición inicial de la plántula al medio, ni la posterior plasticidad de las ramas, las hojas y las raíces para adaptarse a los cambios espaciales y temporales.

Cuando se describe la ontogenia se analizan caracteres resultantes de un control genético durante el desarrollo de la planta, que nos proveen las pautas necesarias para interpretar las formas de crecimiento y determinar en que grado los patrones de variación de una planta o de parte de la misma, están asociados con la edad/tamaño de la planta (Chazdon, 1991) o con interacciones ambientales (Lovell y Lovell, 1985).

A continuación incorporo una sección dedicada al desarrollo ontogénico morfológico de *E. angustifolia* observado en el Valle Medio del Río Negro incluyendo descripciones anatómicas solo cuando la información es nueva o se requiere para el desarrollo de capítulos posteriores.

## **Materiales y Métodos**

Las observaciones morfológicas las realicé a campo en la población de *E. angustifolia* que se encuentra en el área de estudio del Valle Medio del Río Negro durante tres años consecutivos, al tiempo que recolecté material para posteriores estudios en laboratorio, ya sea como material fresco, herborizado o fijado en FAA (formol-ácido acético-alcohol). Tomé fotografías y realicé dibujos esquemáticos durante las excursiones de reconocimiento que luego fueron completados con estudios más detallados, mediante la utilización de un estereomicroscopio Wild M5 con tubo de dibujo.

El material para microscopía electrónica de barrido (MEB), previamente fijado en FAA, fue deshidratado en una serie ascendente de alcoholes y luego en una serie de alcohol-acetona hasta acetona pura, tratado en un desecador Polaroid de punto crítico y recubierto con una película de oro con un atomizador Pelco 91000. Las muestras fueron examinadas y fotografiadas con un MEB JEOL 35 operado a 7 Kv.

## **Resultados**

### **\* Germinación y desarrollo de la plántula**

La germinación de *E. angustifolia* es epigea (Figura 9). Después de la emergencia de la radícula comienza la elongación del hipocotile elevando los cotiledones, aun cubiertos por la cubierta compuesta por los tegumentos de la semilla y la capa membranosa del ovario. El hipocotile continua creciendo y elevando los cotiledones protegidos hasta unos 3 cm de la superficie del suelo, se liberan de los restos de semilla al tiempo que se ubican

ortotropamente y crecen hasta los 10-12 mm de longitud. El epicotile eleva el ápice vegetativo entre 15 y 17 mm mientras se forma el primer par de hojas opuestas, con filotaxis  $\frac{1}{2}$  en relación a los cotiledones. Los cotiledones, blancos durante la emergencia, se vuelven verdes en cuanto logran liberarse de los tejidos protectores y permanecen funcionales en la plántula durante alrededor de dos semanas, después de las cuales comienzan a perder turgencia hasta que se produce su abscisión.

En el primer mes post-emergencia la plántula puede formar hasta 6 hojas y medir hasta 10 cm de altura.

La Figura 10 muestra el desarrollo de las plantas durante el primer año. En el dibujo (Figura 10-A) se puede apreciar una curvatura en el hipocótilo que suele aparecer estriada como consecuencia de un heliotropismo muy pronunciado de las plántulas. Hacia el final del primer ciclo de crecimiento las plantas pueden alcanzar entre los 20 y los 60 cm de altura desde el nivel del suelo (Figura 10-B). En la base de los tallos e incluso en las cicatrices que dejan los cotiledones al caer se encuentran yemas adventicias (Figura 11-B), muchas de ellas múltiples, algunas de las cuales al año siguiente desarrollarán en ramas que le otorgarán el aspecto arbustivo (Figura 10-C).

Las plántulas desarrollan inicialmente una raíz principal de crecimiento rápido cuya dirección y grado de ramificación va a depender de los obstáculos que encuentre en el suelo. Si puede crecer libremente se desarrolla verticalmente (Figura 10-B) pero si encuentra obstáculos se tuerce para salvarlos (Figura 11-A) o, si los mismos la dañan se ramifica en todas las direcciones posibles (Figura 11-B). Las raíces pueden formar nódulos (Figuras 10-B y

11-A y B) durante su desarrollo temprano o comenzar esa simbiosis con el actinomicete *Frankia* en el estado adulto de la planta.

## \* **Planta adulta**

### • **Tallo**

Las plantas pueden tener porte arbustivo hasta los 3 años (alrededor de 4-5 m de altura) y después adquirir forma arbórea o pueden conservar su aspecto de arbusto multi-tallo (entre 2 y 5 tallos tortuosos y a veces entrelazados) durante toda la vida (Figura 12-A, B y C).

He encontrado tallos de árboles de 25 años de edad con un diámetro de 60 cm. sin embargo el crecimiento anual depende, como se ampliará más adelante, de las condiciones del suelo y del ambiente. El espesor de los anillos de crecimiento anuales puede variar entre 2 y 20 mm.

### • **Ramas**

Las ramas presentan un color blanco a plateado durante el primer año de producidas, debido a que están cubiertas por varias capas de pelos peltados. Mientras desarrollan su corteza, durante el segundo año comienzan a perder su pubescencia y aparecen grises y cuando pierden todos sus pelos su color es ferruginoso a rojo, muy suaves al tacto y sumamente brillantes. Posteriormente su corteza se vuelve oscura y rugosa y tiende a desprenderse en tiras longitudinales (Figura 13-A, B, C y D).

### • **Espinas**

Dentro de la población estudiada algunas plantas producen espinas y otras no. Incluso he observado plantas con una o dos ramas espinosas mientras que el resto no las forma. No encontré

una relación entre la producción de espinas y la edad de las plantas, su ubicación, el tipo de suelo en que se desarrollan o las condiciones climáticas. Algunas espinas permanecen cortas (2 a 5 cm) y punzantes (Figura 14-A y B) mientras que otras crecen y producen hojas (Figura 14-C).

#### • Hojas

La descripción de las hojas y su diferente forma y pubescencia son tema de un capítulo aparte.

*E. angustifolia* tiene hojas caducas y pubescentes. En cuanto a su disposición, las primeras hojas que aparecen en el epicótilo son opuestas (disposición  $\frac{1}{2}$ ) (a veces se encuentra un segundo nudo con hojas opuestas o subopuestas) mientras que las que le siguen son alternas (Figura 10-A). El pasaje desde la disposición  $\frac{1}{2}$  hasta la  $\frac{2}{5}$  que se encuentra en las plantas adultas se da gradualmente por una serie de entrenudos de diferente longitud y de disposición foliar variable (Figura 10-A y B). Esta sucesión de entrenudos cortos y largos y de variación en los ángulos de divergencia foliar se encuentra también en las primeras hojas producidas en algunas ramas de plantas adultas.

#### • Inflorescencia

La inflorescencia es un tirso proliferante (Figura 15-A, B, C y D). Las inflorescencias parciales son generalmente trifloras y cimosas (Figura 15-B), ramificadas de los perfiles, pero en algunos casos se desarrollan como unifloras (Figura 15-C). Cuando son tres, la flor del medio aparece primero y luego lo hacen las otras dos formando una cima dicótoma (Figura 15-E). Si se forman más de tres flores por inflorescencia parcial es normal que algunas aborten y caigan como pimpollos.

## • Flores

Las flores son hermafroditas, pediceladas, con un pedicelo de longitud variable que continúa su elongación hasta la maduración del fruto (Figura 16-A, B y C). Perigonio campanulado, 4-lobulado, los limbos del perianto son pubescentes externamente, cubiertos por pelos peltados en escudo que le otorgan un color plateado brillante (Figura 16-D) pero son amarillos en su cara interna. Presentan 4 estambres alternos con los lóbulos del perigonio, con anteras dorsifijas, oscuras a la madurez (Figura 16-D y E). Ovario unilocular, uniovulado con estilo delgado que se curva en bucle en la parte superior (Figura 16-E). Nectarios notables sobre un disco glanduloso que rodea la base del gineceo súpero.

## • Polinización

El fuerte olor y la constante visita de abejas y otros insectos durante el periodo de floración indicarían su intermediación en el proceso de polinización. También el viento podría contribuir debido a que las anteras quedan expuestas cuando se abren los lóbulos del perianto y los granos de polen son muy pequeños (aproximadamente 30  $\mu\text{m}$ ), (Figura 16-F).

## • Fructificación

Como es prácticamente imposible contarlos todos en una planta adulta conté los frutos por rama reproductora, las ramas reproductoras que se originan sobre la rama del año anterior y la cantidad de las mismas sobre una ramificación de primer orden y finalmente la cantidad de estas últimas por planta. La estimación final me permite calcular que una planta adulta puede producir entre tres y cinco millones de frutos por año.

### • Fruto y semilla

Durante la formación del fruto la parte inferior del perianto se engrosa y da lugar a una induvia (Figura 17-A, B y C). El ovario permanece unido a la semilla y adquiere consistencia membranosa. El fruto sería entonces una nuez que en conjunto con la induvia se podría clasificar como pseudo-drupa (Figura 17-D). El hueso es oval, de 0.7 a 1 cm. de largo y está cubierto totalmente por la induvia carnosa cuya epidermis con tricomas peltados (Figura 17-E) le confiere una apariencia plateada. El disemínulo mide en su conjunto 1,5 cm de largo por hasta 0,9 mm de diámetro.

El pericarpo unido a la cubierta seminal es coriáceo color blanco amarillento con ocho estrías longitudinales oscuras y que constituyen las futuras líneas de quiebre que permitirán la liberación de los dos cotiledones durante la germinación.

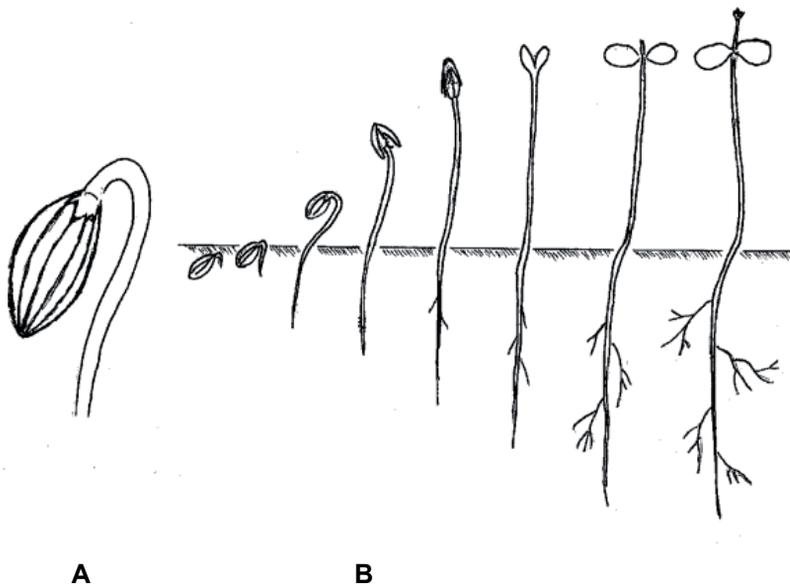
La induvia carnosa esta formada por una parenquima aerenquimatoso que alterna con bandas longitudinales de tejido fibroso (Figura 17-F). Su sabor es dulce, acidulado y ligeramente astringente.

### • Raíces

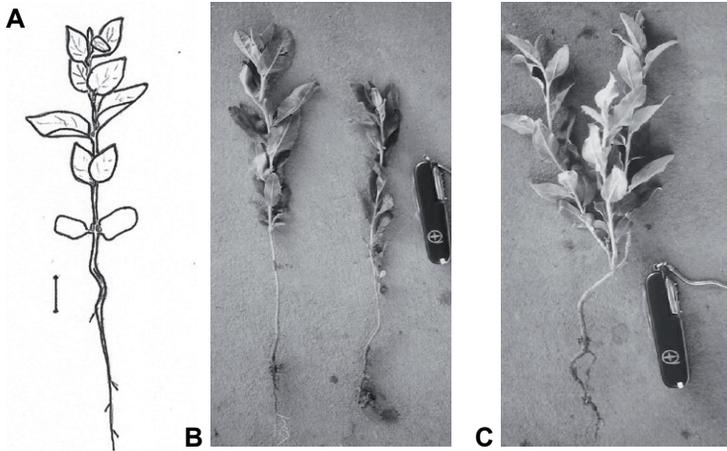
La plantas de *E. angustifolia* presentan generalmente un sistema de raíces principales gruesas que se desarrollan en profundidad y un sistemas más o menos denso de raíces laterales. Observé raíces principales hasta los 3 m de profundidad y un sistema lateral hasta los 4 m de la base de el/los tallos.

### • Propagación Vegetativa

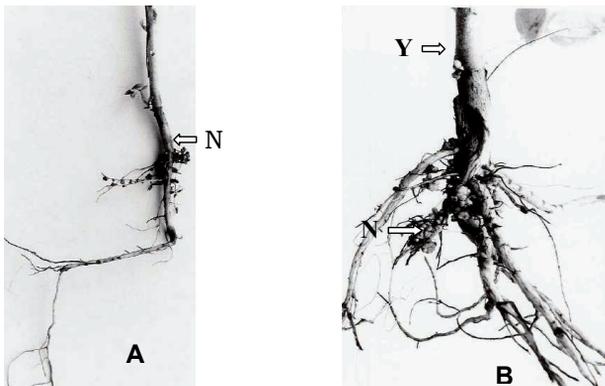
Además de la multiplicación de individuos mediante semillas, *E. angustifolia* posee la capacidad de reproducirse mediante yemas radicales.



**Figura 9:** A: Detalle del momento de emergencia de la semilla germinada de *E. angustifolia*. B: Etapas de la germinación epigea de *E. angustifolia*. Después de la emergencia de la radícula comienza la elongación del hipocotile elevando los cotiledones, aun cubiertos por la cubierta compuesta por los tegumentos de la semilla y la capa membranosa del ovario. El hipocotile continúa creciendo y elevando los cotiledones. El epicotile eleva el ápice vegetativo mientras se forma el primer par de hojas.



**Figura 10:** Desarrollo de las plántulas. A: plántula de dos meses. Cotiledones persistentes con yemas axilares; transición de la filotaxis desde opuesta a alterna. B: primer ciclo de crecimiento. C: comienzo del segundo ciclo de crecimiento, muerte del meristema apical del eje original y desarrollo de ramificación basitona.



**Figura 11:** Hipocótilo y sistema radical de las plántulas. Y: Yemas en las axilas de los cotiledones. A y B: Diferentes direcciones y ramificaciones de las raíces de las plántulas. Nódulos (N).



**A**

**B**

**C**

**Figura 12:** Las plantas de *E. angustifolia* pueden tener porte arbustivo hasta los 3 años (A) y después adquirir forma arbórea (B) o pueden conservar su aspecto de arbusto multi-tallo (C) durante toda la vida.

**A**

**B**

**C**

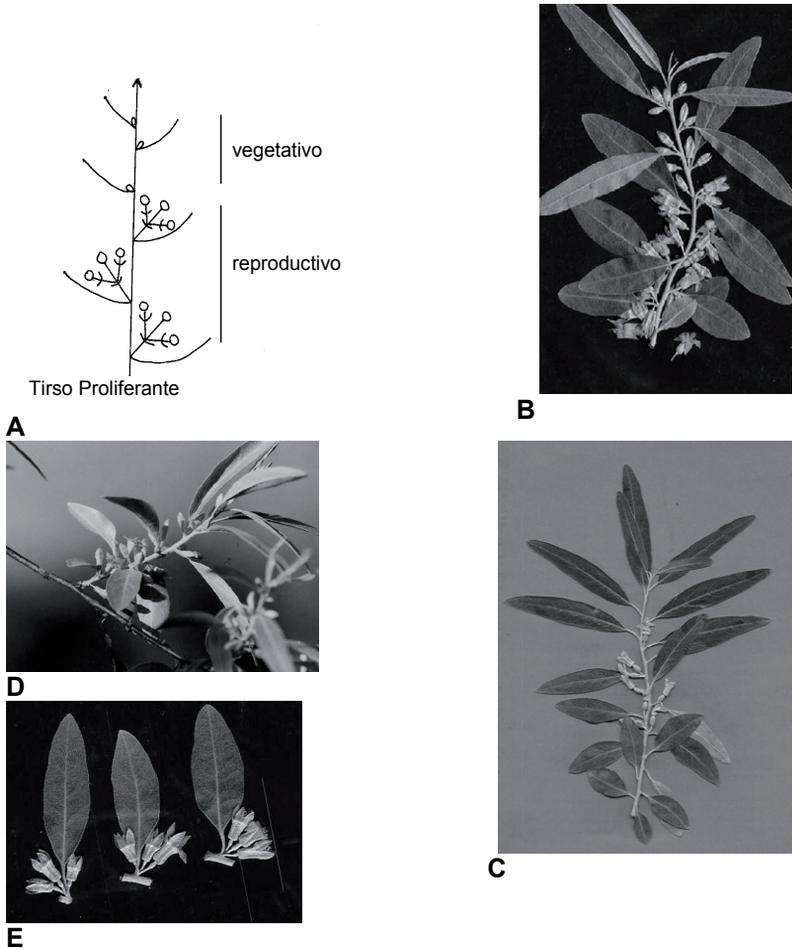
**D**



**Figura 13:** Las ramas presentan un color blanco a plateado durante el primer año (A) de producidas, debido a su pubescencia. Durante el segundo año comienzan a perder su pubescencia y aparecen grises y cuando están glabras su color es ferruginoso a rojo, muy suaves al tacto y sumamente brillantes (C). Posteriormente su corteza se vuelve oscura y rugosa (D)



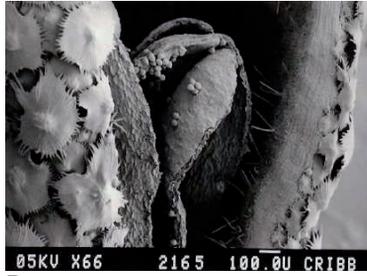
**Figura 14:** Formación de espinas en *E. angustifolia*.



**Figura 15:** Inflorescencias. A: Esquema de la inflorescencia. B: Tirso proliferante, antes de reanudar el crecimiento vegetativo, con inflorescencias parciales trifloras. C: Tirso proliferante en el cual ya se observa el crecimiento vegetativo en el extremo de la rama florífera, con inflorescencias parciales unifloras. D: Rama en floración. E: Diferentes etapas del desarrollo de las inflorescencias parciales trifloras.



**A**



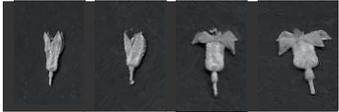
**D**



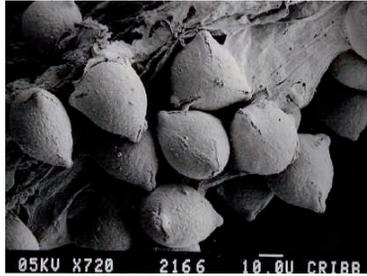
**B**



**E**

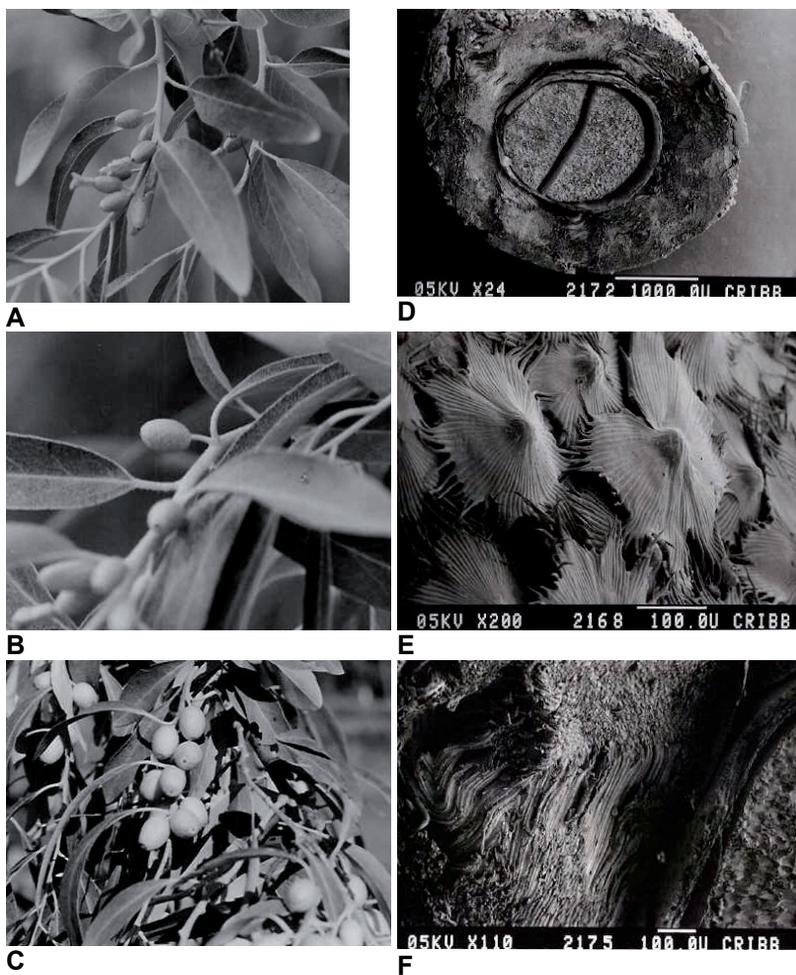


**C**



**F**

Figura 16: Flores. A: Rama florífera con pimpollos y flores abiertas. B: Flor. C: Etapas de maduración, desde pimpollo a flor abierta. D: Fotografía MEB de un pimpollo cortado longitudinalmente donde se observan los pelos peltados en la cara abaxial de los limbos del perianto y parte de una antera. E: Fotografía MEB de un corte longitudinal de un pimpollo donde se observa el estilo curvado en bucle y anteras. F: Fotografía MEB, granos de polen sobre la superficie de una antera.



**Figura 17:** Fruto. A, B y C: Etapas de la formación del fruto. A: Engrosamiento del receptáculo de la flor. B: Fruto en maduración. C: Fruto maduro. D: Fotografía MEB del corte transversal de la pseudodrupa, donde se observa la induvia carnosita que cubre a la nuez. E: Fotografía MEB de los pelos en la superficie externa de la pseudodrupa. F: Fotografía MEB del tejido aerenquimatoso de la induvia, que alterna con bandas de tejido fibroso.

## Discusión

A partir de la germinación la plántula de *E. angustifolia*, cuando no tiene competencia, se desarrolla muy rápidamente, produciendo hojas y yemas adventicias que le permiten asegurarse su implantación. Este crecimiento aéreo es acompañado por un sistema radical que por su plasticidad se adapta a explorar el espacio subterráneo heterogéneo disponible, posibilitando la adquisición de recursos del suelo y el anclaje de la planta (Fitter, 1991).

La aparición de nódulos en las raíces suele detectarse tempranamente en el desarrollo de la planta de *E. angustifolia*.

Las especies noduladas por *Frankia* se conocen como plantas actinorrizicas. Todas tienen en común una predilección por crecer marginalmente en suelos fértiles y a menudo actúan como especies pioneras en estadios tempranos del desarrollo de una comunidad (Belson y Silvester, 1993).

El proceso de infección con *Frankia* comienza en la rizosfera de la raíz huésped. Aparentemente, en tanto las condiciones sean favorables para el crecimiento de las raíces, los factores ambientales como el pH o la disponibilidad de nutrientes, no limitan la infección y nodulación. La penetración de *Frankia* es por los pelos radicales y la formación de los lóbulos de los nódulos comienza en el periciclo (Berry y Sunell, 1990).

La época de mayor formación de nódulos coincide con la época de mayor crecimiento vegetativo de *E. angustifolia* y pueden comenzar a visualizarse a las pocas semanas de germinada la semilla, pero como no he determinado la actividad bacteriana no puedo precisar cuando comienza la fijación de nitrógeno.

La “forma” de una planta debe considerarse básicamente como el área tridimensional ocupada por la planta en su totalidad más el volumen de espacio (aire, suelo y agua) encerrado dentro de esos límites (Lovell y Lovell, 1985). Sinnott (1960) definió la “forma” como “la expresión visible de un equilibrio autoregulatorio que tiende a lograrse durante el desarrollo, mantenerse durante la vida y restaurarse cuando se disturba”. Por consiguiente la “forma” de las plantas debe analizarse desde un punto de vista dinámico que es función del espacio, el tiempo y las condiciones ambientales.

Cuando se investiga la competitividad de una especie los factores condicionantes deben considerarse en su conjunto (Edelkraut *et al.* 2000). Las características morfológicas descriptas para tallo, ramas, hojas y raíces de *E. angustifolia* me hicieron presumir la alta plasticidad de esta especie para adaptarse y competir exitosamente por los recursos tanto edáficos como aéreos por lo que las estudié detalladamente y las expongo en capítulos posteriores.

Como en la gran mayoría de las plantas leñosas, en el desarrollo de *E. angustifolia* existe una “fase juvenil” en la cual se sacrifica la reproducción en aras del crecimiento de la estructura vegetativa (Harper y White, 1974). Según Molisch (1938) la longitud de la fase juvenil, o sea, el tiempo transcurrido desde la germinación hasta la primera producción de semillas, está directamente relacionado a la longevidad de la planta. De acuerdo a los que he observado la fase juvenil es de 3 años y si bien no he determinado la longevidad de *E. angustifolia*, algunos datos bibliográficos la estipulan en 80 años.

La característica esencial de la fase juvenil es la ausencia de reproducción sexual y aparentemente se requeriría un tamaño

mínimo de la planta para que comience la floración, por lo tanto, aquellos factores ambientales que promueven el crecimiento vegetativo tienden a acortar la fase juvenil (Higazy, 1962; Kozowsky, 1971). Estos efectos sobre el crecimiento vegetativo no necesariamente incluyen a la totalidad de la planta ya que he observado en *E. angustifolia* que puede alcanzar la madurez reproductiva en algunas ramas antes que en el resto, por ejemplo por un desarrollo asimétrico de su copa como resultado de competencia unilateral por luz.

Evidentemente *E. angustifolia* utiliza su fase juvenil para establecerse y formar la estructura vegetativa necesaria para acumular los recursos que le permiten, a los pocos años, la producción de una gran cantidad de frutos uniseminales por planta, después de un periodo de maduración en el cual la cantidad de semillas producidas aumenta progresivamente.

Si bien existe una relación entre el tamaño y la edad de los árboles, la producción de semillas de una planta individual parece estar más relacionada con el tamaño que con la edad (Pearson, 1912; Matthews, 1963). En el caso de *E. angustifolia*, la producción de semillas está relacionada a la forma de la planta resultante de la competencia por factores ambientales, principalmente la luz, como lo discuto en el capítulo de ramificación.

El éxito en la reproducción en un año en particular es producto del crecimiento vegetativo y solo se puede repetir después de un periodo de recuperación en lo que *E. angustifolia* es reiteradamente exitosa por su nivel de plasticidad ante variaciones ambientales.

Establecer un promedio y comparar la producción de semillas es extremadamente difícil en una población ya que por más grande que sea la muestra examinada no alcanza a contrarrestar las

variaciones que se producen, por ejemplo, por el número de tallos por planta, por el incremento estacional del peso seco por tallo, la eficiencia reproductiva, el peso de las semillas, la longevidad y el esquema de fecundidad (Harper *et al.* 1970). Con los datos que expuse solo pretendo demostrar que la producción de semillas de *E. angustifolia* es realmente alta y mas adelante analizo su intervención en la formación de la población existente en el Valle Medio del Río Negro.

La posibilidad de propagación vegetativa mediante el desarrollo de yemas radicales es una característica genéticamente establecida, que en *E. angustifolia* se manifiesta bajo determinadas condiciones por lo que se transforma en otra estrategia ecológica que he investigado.

La inflorescencia de *E. angustifolia* se define como un tirso proliferante, ya que las inflorescencias parciales están ramificadas de un modo cimoso y el ápice de la inflorescencia retoma su crecimiento vegetativo después de la floración (Weberling, 1985). Las inflorescencias parciales son monotécicas porque el eje principal termina en una flor. La inflorescencia en su totalidad puede considerarse como politécica ya que no tiene una flor terminal (Troll, 1950). Las inflorescencias parciales trifloras son las que normalmente se encuentran en las plantas adultas, sin embargo, en el primer año reproductivo las plantas producen inflorescencia unifloras y en años con condiciones ambientales desfavorables, abortan dos de los pimpollos por inflorescencia y las inflorescencias parecen unifloras.

La descripción anatómica de las flores y de los frutos ha sido realizada en tal detalle por Servettaz (1909) que ha sido poco lo que cualquier otro autor ha podido agregar (Hegi, 1926; Eichler, 1954).

Agrego como material original solamente fotografías de microscopio electrónico. Existen en la bibliografía anterior algunas discrepancias sobre el nombre del fruto debido a las características carnosas de la induvia que lo hacen parecer una drupa, por lo que aparece clasificado como tal o como drupáceo o bien como aquenio el fruto y drupa el falso fruto. En realidad el fruto es una nuez que al considerarlo en conjunto con la induvia se puede denominar Pseudo-drupa (Willis, 1973).

## CAPITULO II

### FENOLOGÍA DE *Elaeagnus angustifolia*

#### **Introducción**

Existe una fuerte correspondencia entre el clima y las características fenotípicas en casi todos los ecosistemas que presentan variación climática estacional (Rathcke y Lacey, 1985). Las lluvias y las temperaturas son eventos críticos para el desarrollo de las plantas.

La fenología puede reflejar además la eficiencia en la utilización de recursos, en la competencia por los polinizadores o en la defensa contra los predadores. En algunas especies y ecosistemas, las características fenológicas son controladas genéticamente (Shaver *et al.*, 1986; Pors y Werner, 1989), mientras que en otros sistemas, el ambiente es, al menos, igualmente influyente (Pemadasa y Lowell, 1974, Larigauderie y Kummerow, 1991). El control genético de la fenología representa una respuesta evolutiva a condiciones ambientales relativamente estables. Si se altera cronológicamente la aparición de los indicios ambientales, como resultado de los cambios climáticos, la habilidad de las plantas para aclimatarse o adaptarse va a depender en parte del balance entre los controles internos (genéticos) y externos (ambientales), sobre la fenología y el crecimiento (Walker *et al.* 1995).

El estudio de la fenología de una especie en un área determinada es una fase preliminar y necesaria en todo estudio ecológico. En consecuencia describo los caracteres fenológicos de *E. angustifolia* en el Valle Medio de Río Negro.

## Materiales y Métodos

Debido a que son significativas las variaciones entre los valores meteorológicos obtenidos para el área en forma global y los que se obtienen en el área específica, especialmente en lo que se refiere a temperatura y humedad ambiental, en mayo de 1996 instalé un termohidrógrafo y un pluviómetro en el área de influencia de la población en estudio (Figura 18).

Determiné la fenología mediante observaciones a campo sobre 40 ejemplares arbóreos y arbustivos cuyas alturas oscilaron entre 1 y 7 m. En cada ejemplar registré quincenalmente las distintas fenofases. Hacia el final del invierno y principios de la primavera, en la etapa correspondiente a la salida de la latencia invernal, los registros se realizaron semanalmente. Las etapas fenológicas que consideré fueron las siguientes: latencia, hojas incipientes, hojas expandidas, espinas, rebrotes vegetativos, floración, frutos inmaduros, frutos maduros y germinación. El registro de datos abarca entre junio de 1995 y junio de 1999.

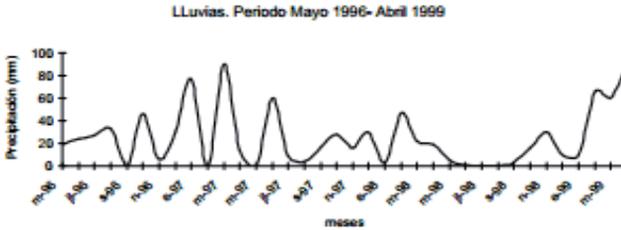


**Figura 18:** Instalación del A: termohidrógrafo y del B: pluviómetro en el área de estudio.

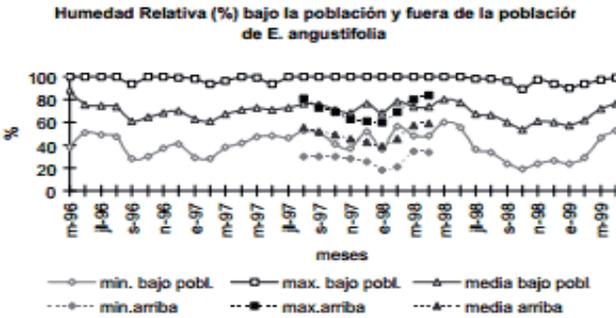
## Resultados

### Características meteorológicas

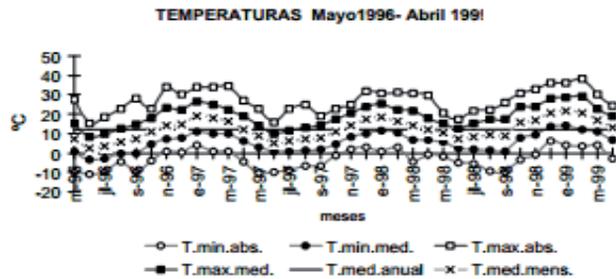
A



B



C



**Figura 19:** datos de A: temperatura, B: humedad y C: precipitaciones registrados en el área durante el periodo de estudio.

## **Características fenológicas**

Las principales fenofases ocurren en el siguiente orden: latencia (Figura 20), hojas incipientes (Figura 21), hojas expandidas (Figura 22), germinación de semillas (Figura 23), reproducción vegetativa (Figura 24), floración (Figura 25), formación de espinas (figura 26), fructificación (Figura 27).

Las observaciones realizadas en el periodo 1995-1999 se resumen en la Figura 28 y se confrontan con los datos de temperatura, lluvias y humedad relativa, tomados en los lugares de muestreo desde mayo de 1996 hasta abril de 1999.

El periodo de latencia se inicia en el mes de abril y hacia fines de julio ya se encuentran yemas en actividad, excepto en 1998, en que el periodo de latencia se adelantó aproximadamente una quincena y se prolongó hasta fines de agosto.

Inmediatamente después de la latencia se observan hojas incipientes y su formación se prolonga hasta el mes de marzo. Generalmente al mes de iniciada la actividad se encuentran hojas expandidas. Las líneas de puntos que unen los periodos de hojas expandidas señalan que en los árboles y arbustos suele persistir una cantidad de follaje durante el periodo de latencia. Esta persistencia del follaje puede ser muy importante como en los inviernos de 1997 y 1999, o nula, como en el invierno de 1998 en el cual las plantas quedaron prácticamente desnudas. Las plantas también pueden perder parte de sus hojas durante el periodo estival si las condiciones climáticas no le son favorables. En enero de 1999 las plantas se deshojaron en sus estratos inferiores mientras que las hojas de los estratos superiores se plegaron hacia arriba. (Figura 29).

Los ramas inferiores (0-1 m) y medias (1-3 m) de los arbustos y árboles suelen presentar espinas leñosas. Sin embargo, algunas veces, las espinas no detienen su crecimiento y continúan creciendo como ramas con hojas y se originan inflorescencias en sus axilas. La producción de espinas se registra entre septiembre y febrero.

La época de floración comienza en octubre, siendo más abundante en el mes de noviembre. La aparición de primordios florales se inicia en las ramas orientadas hacia el NNO y es más tardía, prolongándose hasta fines de diciembre, en las orientadas hacia el SSE. En 1998 y 1999 se detectó una interrupción temprana de la floración y una segunda floración posterior.

En el mes de noviembre se encuentran frutos inmaduros y a partir de diciembre ya se observan muchos de ellos totalmente desarrollados. En el otoño comienzan a desprenderse pero muchos de los frutos suelen persistir en la planta durante el invierno y adquieren en su mayoría un color negro.

La propagación, tanto generativa como vegetativa, comienza en primavera y se extiende hasta el otoño aunque en algunos años (1998-99) disminuye mucho durante el verano. La germinación de semillas dentro de la población tiene su pico máximo en los meses de octubre y noviembre. Los arbustos comienzan a florecer recién después de los tres años de edad.



**Figura 20:** Periodo de latencia invernal de *E. angustifolia*.



**A**



**B**

**Figura 21:** A y B: Hojas incipientes en *E. angustifolia*



**A**



**B**

**Figura 22:** A y B: Hojas expandidas en *E. angustifolia*.



**A**



**B**

**Figura 23:** A y B: Germinación y plántulas de *E. angustifolia*



**A**



**B**

**Figura 24:** Propagación vegetativa de *E. angustifolia*. A: Trozo de raíz. B: Propágulo vegetativo.



**A**



**B**

**Figura 25:**  
Floración de *E. angustifolia*. A: pimpollos. B: Flores abiertas.



**A**



**B**



**C**

**Figura 26:** Presencia de espinas en las ramas de *E. angustifolia*. A: Ramas espinosas en primer plano. B: Invierno. C: Primavera.

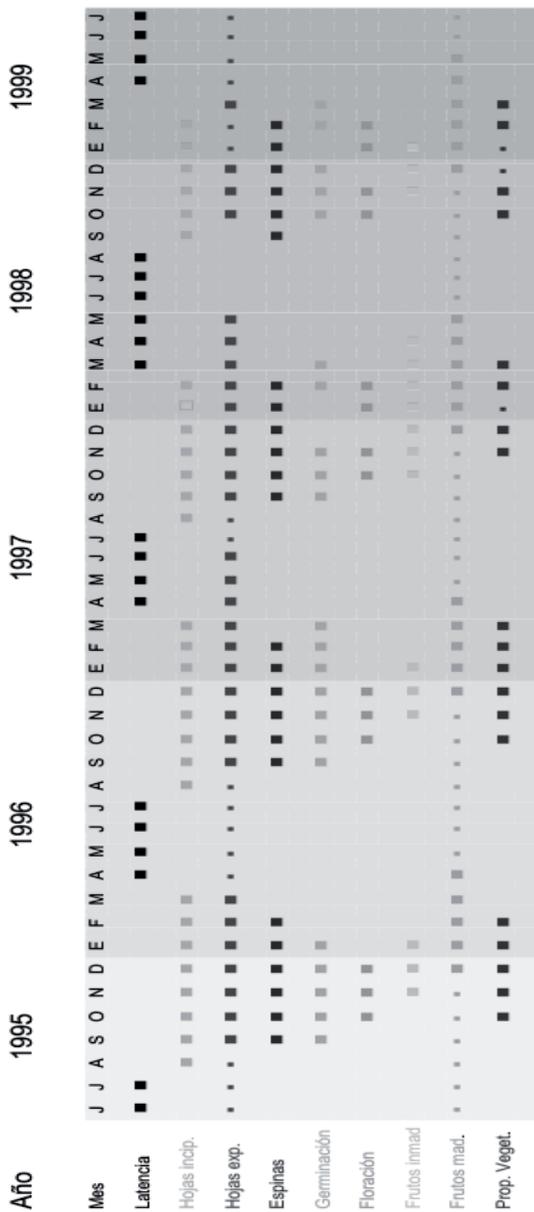


**A**



**B**

**Figura 27:** A y B: Fructificación de *E. angustifolia*.



**Figura 28:** Resume las observaciones fenológicas realizadas entre 1995 y 1999.



A



B

**Figura 29:** Efecto de la sequía estival en *E. angustifolia*. A: Tanto árboles como arbustos pierden las hojas en las ramas inferiores. B: Las hojas de las ramas superiores pierden turgencia

## **Discusión**

Durante el período de registro de datos en la mayoría de los años la latencia invernal comenzó en la última quincena del mes de abril que es cuando se registran las primeras heladas y se adelantó dos semanas en 1998, año en que se produjeron heladas tempranas en el mes de marzo. Temperaturas bajo cero y mínimas medias iguales o inferiores a 7°C determinan el comienzo de la latencia invernal. La finalización del periodo de latencia se produjo generalmente en julio, que es cuando comienza a aumentar la temperatura máxima media; sin embargo, la temperatura no es el único factor determinante de la actividad ya que en 1998, a pesar del aumento de la misma, la latencia se prolongó hasta fines de agosto, coincidente con un otoño e invierno con pocas lluvias.

La producción de hojas incipientes y de hojas maduras ocurre desde la primavera hasta el otoño. Sin embargo, durante los periodos estivales secos y calurosos disminuye notablemente. Durante enero de 1999, cuando las temperaturas máximas medias y media mensual fueron particularmente elevadas y la humedad del aire y del suelo de la zona alcanzaron valores muy bajos, la foliación prácticamente se interrumpió. Estas condiciones no solo afectaron la producción de hojas sino también el grado de turgencia de las existentes llegando hasta el extremo de provocar la abscisión de muchas de ellas. Si bien las hojas más expuestas a la radiación solar, a las altas temperaturas y a la baja humedad ambiental son las de las ramas superiores, la mayor cantidad de abscisiones se producían en las ramas inferiores, manifestando una mayor susceptibilidad a condiciones adversas.

La persistencia del follaje durante la época invernal también parece relacionarse con las precipitaciones y con la humedad ambiental mínima ya que en el seco invierno de 1998 las plantas quedaron prácticamente desnudas, mientras que normalmente persiste cierta cantidad de follaje.

Las sequías estivales, como la de enero de 1998 y la de diciembre de 1998 y enero de 1999, interrumpieron la producción de flores y frutos, así como la reproducción vegetativa y la germinación. Cuando a continuación se producen lluvias importantes estos procesos se reinician inmediatamente. Este tipo de condiciones provocaron, por ejemplo, una segunda floración tardía en febrero de 1998 que se prolongó hasta el otoño.

Los datos expuestos muestran que el crecimiento y la reproducción de *E. angustifolia* son susceptibles a cambios en la temperatura y la humedad, llegando incluso a interrumpirse ante condiciones muy adversas pero reanudándose cuando se restauran los valores, lo que demuestra su gran plasticidad fenológica.

**CAPITULO III**  
**ESTRATEGIAS DE PROPAGACIÓN DE**  
***Elaeagnus angustifolia***

**Introducción**

En los ambientes naturales se considera que los cambios ambientales facilitan la invasión de especies exóticas pero una alta presión de propágulos es el factor específico más importante en las invasiones biológicas (Küffer *et al.* 2003)

Puede afirmarse que cualquier especie es potencialmente capaz de introducirse en un área nueva, también puede persistir si se adapta a las condiciones ecológicas, sin embargo, para convertirse en invasora necesita propagarse y aumentar su densidad. Cousens y Mortimer (1995) definen resumidamente como maleza a aquella especie que presenta la habilidad de invadir, dominar y persistir.

El ciclo de vida vegetal más simple, el de las especies anuales, podría describirse como iniciado por la germinación de una semilla, que origina una plántula, que evoluciona hasta formar una planta adulta que florece y muere, habiendo producido semillas que se diseminan en el suelo y reinician el ciclo.

En las especies perennes esta estrategia de reproducción sexual puede estar acompañada por la formación de propágulos vegetativos de diferente origen histológico.

*E. angustifolia* además de reproducirse por semillas puede hacerlo mediante yemas radicales y si la parte aérea resulta dañada puede producir renuevos a partir de tocones o tallos cortados.

## **Métodos y Observaciones**

### **Propagación Reproductiva**

En el capítulo I de Ontogenia describí las características de las inflorescencias, flores, frutos, semillas y del proceso de germinación y en el capítulo II de Fenología su relación cronológica con las condiciones climáticas.

Las plantas de *E. angustifolia* comienzan a florecer y a producir semillas cuando tienen entre tres y cinco años de edad. En el primer año reproductivo la formación de ramas reproductivas es baja y además abortan parte de las flores de manera que solamente se desarrolla un solo fruto por inflorescencia parcial (Figura 30-A). En los años subsiguientes la cantidad de semillas producidas va en aumento y las plantas de 15 años de edad en adelante pueden producir entre tres y cinco millones de frutos uniseminados. (Figura 30-B)

Aproximadamente un 70% de los frutos se desprende y cae de la planta al final de la época otoñal. Los frutos restantes permanecen en la planta durante el invierno. Si el invierno es seco los frutos persistentes mantienen sus características pero si es lluvioso y húmedo la parte carnosa de los frutos se oscurece y pierde turgencia mientras que las semillas se abren por sus estrías, perdiendo su viabilidad.

La degradación de la pulpa de los frutos que caen al suelo es rápida si los mismos se acumulan en un suelo rico en mantillo, posiblemente por la acción de la micro y mesofauna ya existente, pero puede tardar meses si se depositan sobre un suelo desnudo.

### ***Producción de semillas y factores ambientales.***

Bajo condiciones de estrés en primavera-verano, ya sea por falta o exceso de agua, tienden a formarse inflorescencias parciales unifloras, o bien cuando son multifloras abortan la mayoría de las flores y se desarrolla un único fruto por inflorescencia parcial. Esto implica que la producción de semillas puede disminuir hasta en dos terceras partes.

### ***Producción de semillas y densidad de plantas.***

Si bien es obviamente difícil contar y hasta estimar la cantidad de semillas producidas por los diferentes individuos de una población (Capítulo I: Ontogenia), la observación constante me permite asegurar que a medida que la densidad de plantas se hace mayor, la fructificación se va desplazando hacia las ramas superiores o más expuestas a la luz, mientras que las inferiores y/o sombreadas, si bien fructifican, lo hacen en menor grado.

En los micrositios donde la densidad de *E. angustifolia* es muy alta, por ejemplo en las orillas de los cursos de agua, la ramificación, y por ende la fructificación se adapta a la obtención de una mayor exposición a la luz y mientras las plantas de borde fructifican desde las ramas inferiores a las superiores en su lado expuesto, las que se desarrollan internamente adquieren mayor altura y fructifican principalmente en la parte superior.

Como las poblaciones de *E. angustifolia* son tan heterogéneas en su composición fenológica no pude cuantificar el efecto de la alta densidad sobre la producción de semillas. Sin embargo, al comparar la cantidad de ramas fructificadoras y la cantidad de frutos por rama de plantas adultas, desarrolladas en espacios abiertos con poca competencia por luz, con la de las que crecen rodeadas

totalmente por otras plantas de su mismo porte, pude estimar en estas últimas una disminución del 30 al 50 % en la producción de frutos por planta, en relación a las primeras.

### ***Producción de semillas, herbivoría y pestes.***

Parte de los frutos son ingeridos por pájaros y grandes animales cuando aun se encuentran en la planta o son consumidos desde el piso por pájaros y pequeños animales.

Al ser consumidos por animales los jugos digestivos degradan la parte carnosa del fruto pero no afectan la cubierta externa de la semilla, las que normalmente he encontrado intactas en las heces.

La herbivoría por grandes animales, sin embargo, no parece reducir seriamente la biomasa ni afectar la fuente de recursos para la reproducción. El ganado vacuno se alimenta principalmente de las ramas ubicadas entre 1 y 2 metros e altura, consumiendo hojas, flores y principalmente frutos pero en realidad parece que solo contribuyen a su dispersión, ya que la parte vegetativa se regenera, aun cuando se altera la arquitectura a nivel de las ramas mas jóvenes.

No he detectado ataques por insectos que produzcan defoliación o que interfieran durante la formación de las semillas.

En la zona de estudio no encontré indicios de pestes que puedan afectar el desarrollo de las plantas y por ende evitar el desarrollo de semillas.

### ***Poder Germinativo***

Coseché frutos sanos durante ocho años consecutivos almacenándolos en sobres de papel, en oscuridad y baja humedad ambiental.

Para las pruebas utilicé cajones con tierra extraída de bajo el mantillo de la zona donde proliferan los olivos. A los frutos guardados los sumergí en agua durante 24 horas y posteriormente los froté entre las manos hasta retirar todos los tejidos externos y liberar las semillas.

Sembré 100 semillas de cada muestra en cajones cubriéndolas con una capa de 2 cm del mismo suelo. Los cajones permanecieron a la sombra sometidos a las condiciones ambientales externas y los regué diariamente.

Realicé la siembra en septiembre; a fines de octubre aparecieron las primeras plántulas y en la primera quincena de noviembre la emergencia de plántulas fue numerosa.

Hacia fines de noviembre conté las plántulas emergidas por cajón y desenterré las semillas restantes buscando indicios de germinación. Consideré como germinadas cuando podía observar aparición de radícula aunque fuera incipiente.

En las semillas almacenadas durante más tiempo, 8 años, obtuve una germinación menor al 5 %. Las almacenadas durante 6 años germinaron en un 15 %. Las almacenadas durante 5, 4 y 3 años germinaron en un 50 %. Las almacenadas por 2 años germinaron en un 70 % y las provenientes de la producción del año anterior lo hicieron en un 75 %.

Paralelamente sembré en las mismas condiciones dos cajones con semillas extraídas de un grueso mantillo bajo una población de *E. angustifolia* recogidas al azar, sin ninguna clasificación previa por apariencia y en el mismo tiempo registré una germinación de 2 %.

### ***Germinación, establecimiento de plántulas y condiciones ambientales.***

La germinación comienza con la primavera, es abundante durante octubre y noviembre y se extiende hasta el otoño, siempre que las condiciones de humedad se encuentren dentro de los valores normales ya expuestos (Capítulo II).

Las sequías estivales severas pueden interrumpir la germinación. Si en otoño se restauran las condiciones de humedad se reanuda la germinación, aunque de estas plántulas son pocas las que perduran porque no alcanzan a desarrollarse lo suficiente como para poder sobrevivir a las heladas invernales.

Dentro de un área densamente poblada de *E. angustifolia*, con plantas bien desarrolladas que producen una enormidad de semillas que se depositan en un suelo fuertemente sombreado, la formación de nuevos individuos provenientes de semilla es mínima, pero en las áreas abiertas expuestas a la luz las semillas germinan y rápidamente desarrollan una planta vigorosa. Condiciones adversas para las plantas adultas, como por ejemplo, la sequía que produjo la caída de las hojas en el verano de 1999, permitió una mayor germinación en el estrato inferior en el otoño lluvioso siguiente, al reducir la interferencia de la luz en un área densamente poblada.

La velocidad de crecimiento inicial de las plántulas varía entre las que crecen en áreas libres, expuestas a la luz y las que los hacen en el estrato inferior de una población establecida. Las primeras producen más hojas y la orientación de su/sus tallo/tallos es ortótropa mientras que las que se desarrollan en ambientes con fuerte competencia producen menos hojas y originan ramificaciones basitonas con orientación plagiotropa. Estas últimas, ante cualquier alteración de la canopia que origine una brecha en la cual se

aumente la disponibilidad de luz orientan sus ramas y hojas hacia la luz incidente y comienzan un rápido crecimiento asimétrico.

## **Propagación Vegetativa**

### ***Yemas Radicales***

En las ramificaciones radicales de primer orden que se desarrollan cerca de la superficie del suelo (entre los 5 y los 10 cm de profundidad) pueden formarse yemas que originan nuevas plantas.

El proceso de reproducción vegetativa a partir de raíces está graficado en la Figura 31. En una raíz que se extiende casi horizontalmente bajo la superficie del suelo se produce una grieta en sus tejidos externos y se originan numerosas yemas (hasta 20) que comienzan a elongarse hasta emerger mientras que comienzan a desarrollar su propio sistema radical. Durante este primer periodo muchas de las yemas originales van muriendo y normalmente persisten solo 2 o 3 en su crecimiento.

Generalmente la sección de raíz que produce yemas tiene 2-4 cm de diámetro y se encuentra a una distancia entre 1 y 3 metros de la base y a menos de 1 metro del ápice de esa ramificación. Cada ramificación radical suele presentar solamente un área de reproducción vegetativa y solo en contadas ocasiones se encontraron dos, separadas 20-40 cm entre sí. Generalmente, mientras se va desarrollando el sistema radical de las nuevas plantas, la zona distal de la raíz original comienza a cambiar su posición de horizontal a vertical y a engrosar sus propias ramificaciones. Este último reajuste puede implicar que al siguiente ciclo de crecimiento, cuando la nueva planta tenga una

altura de 1-2 metros y su raíz madre comienza a orientarse hacia abajo en la zona distal, las tensiones resultantes agrietan nuevamente los tejidos externos de la raíz madre ubicados cerca del nuevo sistema radical de la planta hija y nuevamente se produzcan yemas vegetativas. Todo esto explica porque se suelen encontrar plantas de origen vegetativo con 2-3 tallos que ya comienzan a cambiar al color herrumbre y que hacia un costado exhiben 2-3 tallos nuevos de menor diámetro y de color gris plata. (Figura 32)

Si el suelo se disturba y se cortan o lastiman las raíces subsuperficiales, prácticamente todas las raíces seccionadas originan yemas y comienzan a reproducirse vegetativamente siguiendo el mismo patrón descrito anteriormente (Figura 33-A y B). De la misma forma, una raíz que crece horizontalmente y que encuentra un obstáculo que la obliga a formar un ángulo para continuar su crecimiento, cuando adquiere un diámetro de aproximadamente 2 cm y las tensiones favorecen el agrietamiento en los tejidos externos, en el ángulo se forman yemas vegetativas (Figura 33-C y D).

En relación con la edad de las plantas el proceso de formación de propágulos vegetativos radicales no se detectó en plantas menores de 1 año. Las plantas que presentan mayor reproducción vegetativa tienen entre 1 y 5 años y se encuentran principalmente en áreas en proceso de invasión, es decir con baja densidad poblacional o en el borde de poblaciones establecidas.

En las fotografías de los cortes realizados en raíces fijadas en formol-ácido acético-alcohol (FAA) a mano alzada y con micrótopo, y coloreados con safranina-verde rápido (Figura 34) es posible observar que las yemas radicales tienen su origen en el periciclo.

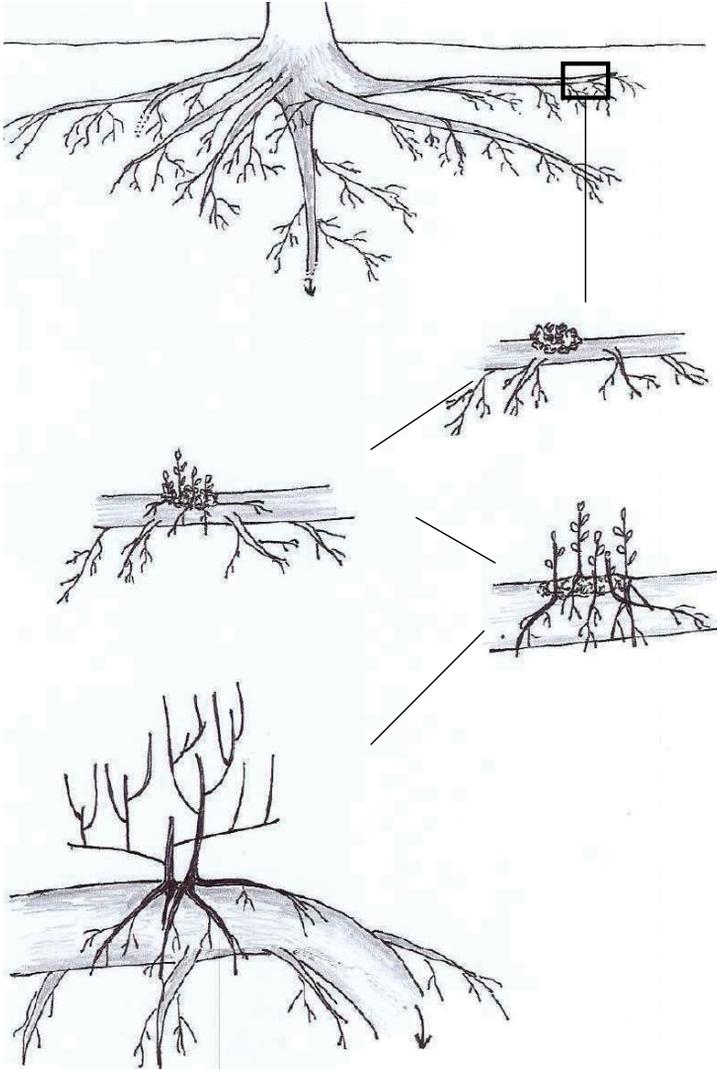
### ***Yemas caulinares***

También los tallos pueden regenerarse si son alterados por cortes o por el fuego. La Figura 35 esquematiza la reacción que se produce cuando se corta el tallo de una planta adulta de aproximadamente 8 metros de altura hasta unos 15 cm de la superficie del suelo. Inmediatamente se originan numerosas yemas adventicias que se desarrollan rápidamente y que en un ciclo de crecimiento pueden generar una planta de 1-2 metros de alto y 1-2 metros de diámetro de ramificaciones.

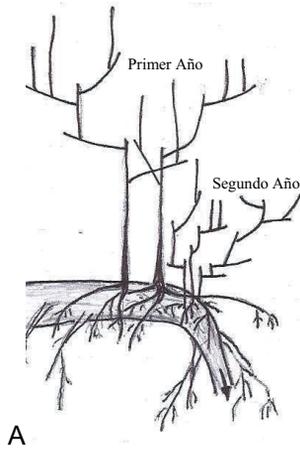
El efecto de las inundaciones cuando las plantas permanecen sumergidas por largos periodos en condiciones de anaerobiosis también produce la activación de yemas en la base del tallo y la regeneración vegetativa.



**Figura 30:** Ramas fructificadoras en plantas de A: 3 años de edad y B: adultas.



**Figura 31:** Esquema secuencial de la propagación a partir de yemas radicales.



A

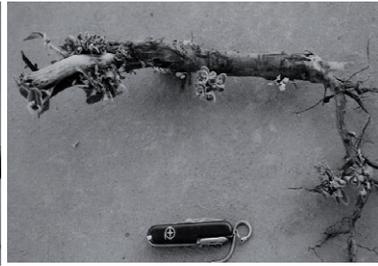


B

**Figura 32:** Segundo ciclo de crecimiento de los propágulos vegetativos. A: Mientras se va desarrollando el sistema radical de las nuevas plantas, la zona distal de la raíz original comienza a cambiar su posición y las tensiones agrietan nuevamente los tejidos externos de la raíz madre ubicados cerca del nuevo sistema radical de la planta hija y nuevamente se producen yemas vegetativas. B: Se suelen encontrar plantas de origen vegetativo con 2-3 tallos que ya comienzan a cambiar al color herrumbre y que hacia un costado exhiben 2-3 tallos nuevos de menor diámetro y de color gris plata.



A



B

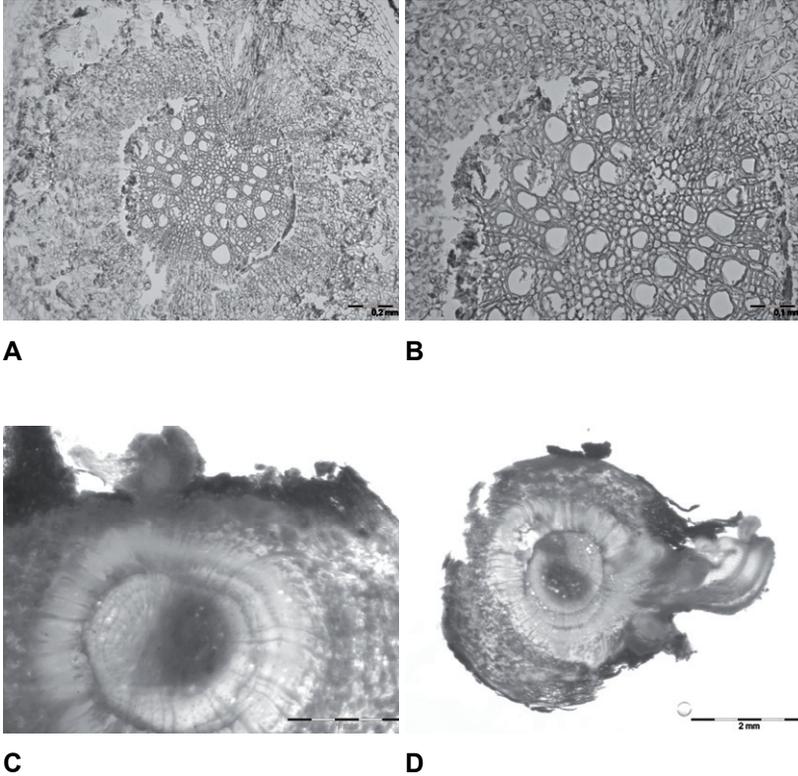


C



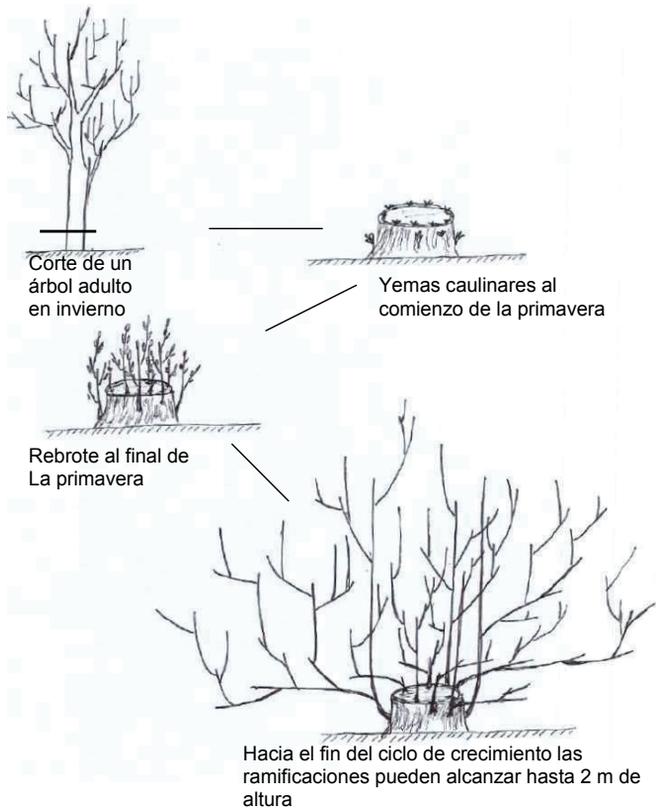
D

**Figura 33:** formación de yemas en raíces dañadas. A y B: Si el suelo se disturba y se cortan o lastiman las raíces subsuperficiales, prácticamente todas las raíces seccionadas originan yemas y comienzan a reproducirse vegetativamente. C y D: Una raíz que encuentra un obstáculo que la obliga a formar un ángulo para continuar su crecimiento, desarrolla las yemas vegetativas cuando las tensiones favorecen el agrietamiento en los tejidos externos.



**Figura 34:** Fotografías de cortes de raíces.

A y B: con micróscopo, C y D: a mano alzada. Es posible observar que las yemas radicales tienen su origen en el periciclo. (Fotografías del Dr. Markus Streckenbach, Ruhr-Universität, Bochum. Alemania)



**Figura 35:** Rebrotos caulinares. Esquematisa la reacción que se produce cuando se corta el tallo de una planta adulta de aproximadamente 8 metros de altura hasta unos 15 cm de la superficie del suelo. Inmediatamente se originan numerosas yemas adventicias que se desarrollan rápidamente y que en un ciclo de crecimiento pueden generar una planta de 1-2 metros de alto y 1-2 metros de diámetro de ramificaciones.

## Discusión

El concepto de propagación de una especie incluye todos los mecanismos mediante los cuales los individuos pueden reproducirse. La mayoría de las plantas se reproducen sexualmente comenzando por la formación de estructuras reproductivas masculinas y femeninas que aportan el material genético para la formación del fruto y las semillas; estas últimas completan el ciclo al germinar y establecer con éxito un nuevo individuo. Algunas plantas tienen además la posibilidad de propagarse mediante la activación de yemas vegetativas formando así nuevos representantes de la especie.

Entre las especies que tienen la posibilidad de reproducirse tanto sexual como vegetativamente existen marcadas diferencias en cuanto a la participación de cada una de las estrategias en la propagación y dentro de una misma especie también se pueden encontrar variaciones. Si bien las posibilidades de reproducción están fijadas genéticamente, para evaluar la propagación se debe incluir el resultado en el establecimiento de nuevas plantas de cada estrategia posible. Este resultado, a su vez, va a depender de las características genéticas de los propágulos y de las condiciones en las cuales estos intervengan en la reproducción. Las semillas son un componente crítico de la historia de vida de las plantas superiores, proveyéndole a una especie la principal oportunidad para dispersarse a nuevos habitats e incluso de escapar de condiciones adversas en el tiempo y en el espacio (Lord *et al.*, 1995).

La habilidad de una especie invasora para establecerse a partir de semillas depende fuertemente del estado de desarrollo de la vegetación ya presente en el lugar (Howe y Snaydon, 1986). Los

individuos que antes se establecen son los que mayores ventajas tienen (Landhäusser *et al.*, 1996) principalmente derivadas de la mayor competitividad en la intercepción de la luz (Wilson, 1988).

Aunque la función de las semillas es siempre la misma, tienen características distintivas entre especies, aun entre las integrantes de una misma comunidad, que les confieren diferentes posibilidades de germinar y establecerse (Lord *et al.*, 1995). La variación en el peso y tamaño de las semillas entre especies leñosas es importante y, para el desarrollo de la plántula, la variación de los recursos iniciales de los cotiledones marca diferencias que incluso han sido relacionadas con la tolerancia a la sombra (Grime, 1966; Grime y Jeffrey, 1965). En muchas plántulas de leñosas los cotiledones permanecen verdes y funcionales durante muchos días después de la germinación.

Comparativamente, las semillas de mayor tamaño parecen producir plántulas más grandes que resisten mejor los diferentes estreses a los cuales pueden estar sometidas, que en el caso de poblaciones densas pueden ser tanto la sombra (Piper, 1986) o la presencia de un grueso mantillo (Gross, 1984; Peterson y Facelli, 1992). Durante la germinación las plántulas provenientes de semillas grandes pueden penetrar más fácilmente el mantillo mediante un rápido crecimiento inicial de tallo y/o raíces usando las reservas de la semilla al tiempo que aprovechan las ventajas que este les provee en cuanto a mayor disponibilidad de agua y nutrientes (Seiwa y Kikuzawa, 1996).

En las etapas iniciales del crecimiento la plántula depende principalmente de las reservas de la semilla pero inmediatamente comienzan a ser importantes los aportes de los cotiledones y de las primeras hojas. Las semillas grandes tienden a formar una plántula

con una rápida elongación del tallo y producción de hojas, lo cual les asegura una condición autotrófica. Todas estas características derivadas del tamaño de las semillas condicionan conjuntamente las posibilidades de éxito en la implantación de una plántula (Burke y Grime, 1996), por un lado la cantidad de reservas almacenadas que pueden ser utilizadas durante el período de emergencia, especialmente si esta le proporciona condiciones de estrés, y por otro, la velocidad con que puede desarrollarse inicialmente hasta lograr la producción de fotoasimilados necesarios para su propio crecimiento (Saverimuttu y Westoby, 1996). Cornelissen *et al.*, (1996) discuten el concepto de que una parte importante de las variaciones observadas en las formas de vida entre plantas leñosas sexualmente maduras se corresponden con las variaciones innatas de tasa de crecimiento, distribución de biomasa y atributos foliares que ya se pueden detectar en las plántulas.

Al analizar los datos expuestos en este y en los capítulos precedentes puedo enumerar muchas características de *E. angustifolia* que la ubican como una especie con grandes posibilidades de propagarse exitosamente por semilla aún en condiciones adversas.

La gran cantidad de semillas producidas por *E. angustifolia* constituye sin lugar a dudas una característica favorable para su reproducción. Una alta presión de propágulos normalmente contribuye al éxito de las especies invasoras aún cuando su rol pueda ser modificado por variaciones espacio-temporales (Küpper *et al.* 2003).

Comparativamente *E. angustifolia* produce semillas de un tamaño grande en relación a las especies leñosas previamente encontradas en el área como son el sauce colorado (*Salix*

*humboldtiana*), álamo criollo (*Populus nigra* var. *italica*) y tamarisco (*Tamarix gallica* L.). El proceso de germinación es rápido y la coloración inmediata que adquieren sus cotiledones me indican su aporte a la obtención inicial de fotoasimilados.

La elongación del hipocótilo de *E. angustifolia* es variable y su orientación responde a la disponibilidad de luz. Según McNellis y Deng (1995) las respuestas a la luz, aunque ocurren durante toda la vida de una planta, son particularmente evidentes en las plantas jóvenes y cuanto mayor es la sombra mayor es la cantidad de los recursos almacenados en la semilla que se destina a la extensión del hipocótilo.

La rápida formación de un sistema radical que responde plásticamente a las características del suelo en que se desarrolla la plántula me indica otra ventaja para el establecimiento exitoso de *E. angustifolia*. Según Groninger *et al.* (1995) la biomasa de raíces puede llegar a ser más sensible que la biomasa de la parte aérea a diferentes condiciones limitantes. Una biomasa insuficiente de raíces puede causar la muerte de plántulas (Spurr y Barnes, 1980).

Los nódulos radicales producto de la simbiosis con *Frankia* pueden aparecer muy tempranamente en las etapas del desarrollo de las plántulas de *E. angustifolia* y aunque no puedo asegurar en que momento comienzan a ser funcionales en la fijación de nitrógeno, me permite elucidar otro recurso de esta especie para asegurarse el éxito en el establecimiento. Si bien el crecimiento inicial de la plántula es un factor ecológico clave en la regeneración de especies leñosas, el crecimiento potencial subsecuente hasta la madurez es también importante para completar nuevamente el ciclo, por lo que es fundamental considerar cualquier factor que

afecte la obtención de recursos (Cornelissen *et al.* 1996), como ser la formación de nódulos de esta especie actinorrizica.

La velocidad en la formación de hojas en *E. angustifolia* en la etapas iniciales del desarrollo de las plántulas y que se prolonga durante todo el primer ciclo de crecimiento les permite desarrollar una gran superficie fotosintéticamente activa que les asegura un mayor crecimiento vegetativo y además competir ventajosamente en la intercepción de la luz cuando se desarrollan en ambientes sombreados. Existe una relación directa entre la tasa de crecimiento relativo y la relación área de hojas/peso seco total de plántulas que Reich *et al.* (1992) la estudiaron en herbáceas y Cornelissen *et al.* (1996) la confirmaron para plántulas de especies leñosas. Comparadas con las herbáceas, las leñosas destinan una mayor proporción de biomasa a la producción de tejidos no fotosintéticos, como ser madera, pero esta proporción es muy variable entre especies y en el caso de las plántulas de *E. angustifolia* la asignación a la producción de tejidos foliares es muy importante.

Cuando cada individuo de una población de plántulas germina y se establece gana el acceso a los recursos necesarios para su posterior crecimiento y desarrollo. En general se usa el término “espacio biológico” para englobar este conjunto de recursos, lo cual es una simplificación que asume que los requisitos de los individuos de una misma especie son todos iguales (Ross y Harper, 1972). Pero en realidad, durante la emergencia de una población de plántulas, aunque esta sea monoespecífica, se produce una dominancia innata de algunos individuos. Este efecto de dominancia por algunos individuos puede detectarse desde etapas muy tempranas y obviamente afecta el crecimiento de las que les suceden en la emergencia o en el crecimiento, al condicionar el

espacio tridimensional disponible para cada individuo. A alta densidad de población las zonas de influencia de cada una de las plántulas aparecen difusas y con frecuencia se superponen, pero las que emergen más temprano o crecen más rápido aumentan continuamente su habilidad para capturar recursos a expensas de las que emergen más tardíamente o se desarrollan más lentamente, y al hacerlo siguen aumentando proporcionalmente su zona física de influencia (Ross y Harper, 1972). Ésta competencia es el motivo por el cual en una población densa de plántulas se produce un raleo natural. Cuando *E. angustifolia* se introduce en un área nueva mediante un aporte de un elevado número de semillas, como por ejemplo en las márgenes de los cursos de agua, el resultante de la germinación se asemeja a un almácigo en alta densidad, pero el éxito no está destinado a todas las plántulas emergentes y solamente una proporción de ellas sobrevive y se establece.

Entre especies leñosas caducifolias las características fenológicas comparativas son importantes ya que cuanto más temprano emergen las plántulas en la primavera más largo es el periodo con condiciones adecuadas para el crecimiento hasta que comienza la latencia invernal. Paralelamente, en poblaciones ya establecidas, cuanto más temprana es la emergencia de las plántulas mayor es la posibilidad de adelantarse a la foliación de los árboles de estrato superior y por consiguiente lograr interceptar la luz necesaria para las etapas iniciales del desarrollo. El comienzo de la germinación en *E. angustifolia*, como describí en el capítulo de Fenología, normalmente ocurre en el mes de setiembre, lo cual, si bien se ubica en la primavera temprana no implica que se adelante a la foliación de la especie, pero es coincidente con la aparición de las primeras hojas expandidas, o sea que en poblaciones

monoespecíficas la intercepción de la luz por el follaje de los estratos superiores no es completa. En poblaciones compuestas, además de *E. angustifolia*, por otras especies arbóreas se acentúa la ventaja de una germinación temprana ya que el régimen térmico en el Valle Medio del Río Negro normalmente influye retardando la foliación de las especies leñosas caducifolias. Según los datos registrados observé que la germinación puede continuar durante todo el verano pero que está fuertemente influenciada por el contenido de humedad del suelo, ya que en veranos particularmente secos se interrumpe y recomienza en otoño, pero en este periodo el establecimiento de las plántulas sufre particularmente el efecto de sombreado en las poblaciones arbóreas densas. Condiciones particulares como por ejemplo el efecto desfoliante de una sequía estival especialmente severa en una población adulta monoespecífica de *E. angustifolia* favoreció la emergencia de plántulas con un rápido crecimiento inicial pero que no perduraron debido a que no superaron el tamaño y desarrollo que les permitiera sobrellevar los efectos del frío invernal. Es evidente que la mortalidad de las plántulas puede alterar marcadamente los patrones espaciales que se esperan que resulten de la distribución de las semillas en el suelo.

Entre los factores que afectan el establecimiento de plántulas de leñosas durante la colonización de áreas nuevas o la regeneración de áreas ocupadas, la interacción entre la disponibilidad de luz y la de nutrientes es sumamente importante. (Grubb *et al.* 1996). Cuando se trata de poblaciones establecidas, la remoción selectiva o completa de la canopia puede afectar el crecimiento y biomasa del estrato inferior (Maschinski *et al.* 1997; Namikawa, 1996), ya sea modificando la germinación y el

establecimiento de plántulas (Taylor y Zisheng, 1988), la importancia relativa de la especies de la comunidad (Metzger y Schultz, 1981; McComb y Noble, 1982), la invasión de malezas (Metzger y Schultz, 1984; Sibbald *et al.* 1991) y la persistencia de especies raras (Reader, 1987). En el caso de *E. angustifolia* sus respuestas alométricas o de ramificación asimétrica originan condiciones heterogéneas en la superficie del suelo además de un gradiente vertical heterogéneo de condiciones ambientales que producen diferencias tanto en el grado de fructificación, o sea en la fuente de semillas, como en la germinación de las plántulas. Sin embargo, no he encontrado condiciones tan limitantes que eviten totalmente la germinación y el establecimiento de plántulas de *E. angustifolia* en el valle, aunque las restrinjan marcadamente. Aun en condiciones de muy baja luminosidad algunas plántulas logran establecerse y desarrollarse muy lentamente, lo que la ubica dentro de las especies tolerantes a la sombra. A medida que la planta crece disminuye el riesgo de mortalidad, pero al evaluarla en relación a su potencial, implica que la competencia retarda su desarrollo y por ende, su propio momento de fructificación y de reproducción (Hill *et al.* 1994)

En una población arbórea existe lo se podría denominar un “banco de plántulas” (además de un banco de semillas) compuesto por plántulas con crecimiento suprimido por condiciones limitantes, como por ejemplo baja luminosidad, pero que ante cualquier disturbio de la población puede empezar a crecer activamente y convertirse en un factor de reemplazo (Streng *et al.*, 1989).

Sin embargo, no puede esperarse una relación constante entre la tolerancia a la sombra y la respuesta a un aumento en la disponibilidad de luz entre las plántulas debido a que existen

diferencias en el grado en que diferentes especies pueden variar sus tasas de respiración y fotosíntesis (Walters y Field, 1987). En el caso de *E. angustifolia* la respuesta al aumento de la disponibilidad de luz es inmediata, con formación de nuevas hojas sobre ramas que se orientan hacia la mayor luminosidad. Durante esta respuesta plástica no se produce el reemplazo de hojas para permitir el reajuste de la orientación (Ackerly y Bazzaz, 1995) sino la formación de nuevas ramas foliosas.

En 1977 Grubb definió el concepto de *nicho de regeneración* como el sitio seguro para las plantas individuales en cuanto a variación espacial. Hay un espectro de respuesta de las plántulas a la irradiación que pueden contribuir a la diferenciación de sus nichos de regeneración, y que a campo, se hallan influenciados además por la disponibilidad de agua y nutrientes, los predadores y las enfermedades. Más aun, las tolerancias y requerimientos de una especie pueden cambiar a medida que las plantas individuales aumentan de tamaño. Parecería entonces que para cada especie existiría un rango de condiciones que determinarían el nicho de regeneración, y que los individuos no prosperarían cuando esos requerimientos no se cumplen. Sin embargo, otros autores no detectaron especialización de ciertas especies por un nicho de regeneración (Hubbell y Foster, 1986; Welden *et al.*, 1991). En el caso de *E. angustifolia* no he encontrado condiciones excluyentes para su regeneración mediante la germinación de semillas, a excepción de la ya nombrada sequía estival que la interrumpió temporalmente, si bien algunas afectan su eficacia.

La distribución de biomasa entre diferentes órganos de una planta no es fija sino que está afectada por el ambiente y por ende se espera que la asignación entre los órganos involucrados en la

producción de semillas y en la reproducción vegetativa varíe entre especies y entre individuos de la misma especie.

La reproducción vegetativa origina individuos genéticamente idénticos produce una dispersión clonal de bajo riesgo ya que asegura la formación de individuos adaptados al lugar específico, mientras que la reproducción por semillas permite la segregación y combinación de genes que pueden resultar o no en un aumento de la adaptación al medio.

Abrahamson (1975) establece una relación en cuanto a la estrategia de propagación de las plantas y la densidad poblacional o competencia. Asegura que cuando la densidad poblacional es baja y la expansión clonal es posible, se favorece la reproducción vegetativa que facilita la población local. Por el contrario, cuando la densidad poblacional es alta, la planta asigna una mayor proporción de recursos a la reproducción por semillas como un método que le permite la emigración hacia sitios nuevos, y probablemente más favorables. En poblaciones temporalmente inestables no es tan fácil determinar el método esperado ya que va a depender del grado de disturbio y del tamaño de las brechas que se originen en la canopia.

Mientras que la relación entre el tamaño/edad de las plantas con la reproducción sexual está bien determinada, poco se sabe sobre la relación con la reproducción vegetativa (Schmid *et al.*, 1995). En el capítulo de Ontogenia ya discutí el concepto de Weiner (1988) de que las plantas deben de tener un tamaño mínimo para reproducirse sexualmente, mencionando que en *E. angustifolia* la edad en que comienzan a producir semillas varía entre los 3 y 5 años, de acuerdo a la historia de desarrollo de cada individuo. Esto confirmaba que la relación tamaño/fecundidad tiene una significativa variabilidad genética y plasticidad fenotípica (Schmid y Weiner,

1993; Clauss y Aarssen, 1994). No he encontrado en *E. angustifolia* una dependencia entre la edad/tamaño y el crecimiento clonal.

Schmid *et al.* (1995) sugieren según sus estudios que si las plantas tienen suficientes recursos los destinarán a la reproducción sexual en detrimento de la vegetativa. En *E. angustifolia* he encontrado propagación vegetativa a partir de individuos de diferentes edades pero generalmente son los que tienen entre 1 y 5 años de edad los que más utilizan esta estrategia. En el primer ciclo activo de crecimiento las plantas no se reproducen por activación de yemas radicales, solo pueden responder al daño de su parte aérea mediante la activación de yemas caulinales. Los árboles adultos responden mediante la formación de propágulos radicales solo ante el daño de sus raíces.

La carencia de requerimientos especiales para la propagación vegetativa puede explicarse porque la reproducción clonal, que solo origina nuevos tallos, no es muy diferente del crecimiento vegetativo del tallo y por lo tanto está gobernada por las mismas reglas. En resumen, el crecimiento clonal es el crecimiento vegetativo de un genet y en este sentido es similar al crecimiento vegetativo de un ramet (Schmid *et al.*, 1995).

Ante disturbios que produzcan daños en la parte aérea de las plantas (cortes, fuego, inundaciones), *E. angustifolia* responde mediante la activación de yemas caulinares adventicias.

Basándome en las observaciones de los mecanismos de reproducción de *E. angustifolia* puedo concluir que para la mayoría de las condiciones ambientales puede adaptar sus estrategias de propagación, de manera de obtener resultados positivos aún en las situaciones más adversas, lo cual evidentemente la convierte en una especie altamente competitiva.

## CAPITULO IV

### MODELOS DE RAMIFICACIÓN DE *Elaeagnus angustifolia*

#### Introducción

Al estudiar las formas de crecimiento es necesario considerar los cambios en las formas de las plantas, ya sea que los mismos se produzcan durante el desarrollo o como producto de condiciones específicas de su microambiente.

La forma de los árboles ha sido clasificada considerando aspectos de su crecimiento que siguen programas genéticos relativamente invariables pero hay una prominente variabilidad o plasticidad en la duración y tasa de desarrollo de los ápices de los tallos y las ramas que hacen que, aunque la forma general pueda ser predicha, las condiciones ambientales tengan gran incidencia sobre la estructura detallada de los individuos vegetales (Bell, 1994; Sachs y Novoplansky, 1995).

El concepto de que la forma de los árboles es el resultado de un proceso ordenado y predecible ha originado clasificaciones como la de Halle *et al.* (1978), Tomlinson (1987), o Fischer (1992), entre otras, que definen modelos o tipos de árboles. Sin embargo, excluyen el hecho de que los árboles expresan una plasticidad de desarrollo cuyos detalles no son tan fácilmente predecibles.

Por este motivo, la mayoría de las clasificaciones han sido modificadas con la intención de incluir las excepciones que no se adaptan a los modelos. Ya Halle *et al.* (1978) hacen un comentario importante: “La organización en las plantas refleja un programa genético precisamente controlado que determina su desarrollo...” y “...este programa está muy interrumpido por factores exógenos ambientales”

Troll (1937) enfatiza la importancia de estudiar las plantas como un todo y en su ambiente al afirmar: “no es el propósito de la morfología disectar una estructura, que siempre es un entero, en partes artificiales, y luego reconstruir esquemáticamente la estructura como sumatoria de esas partes”. Si lo aplicamos al intento de clasificación de las formas de las plantas podríamos afirmar que no se pueden obtener modelos reales por mera repetición de módulos parciales.

La plasticidad en la forma es evidente aun cuando se comparan dos mitades de un mismo árbol (Sachs y Novoplansky, 1995). Los estudios alométricos son muy numerosos actualmente. La alometría, definida como la medición y estudio de las variaciones en el crecimiento relativo dentro de una planta en relación con el organismo en su totalidad, se usa para tratar de explicar los diferentes aspectos del crecimiento vegetativo y reproductivo (Dickison, 1997). El estudio de las ramificaciones que originan las diferentes formas de las plantas permite reconstruir las condiciones ambientales en las que se desarrolló una planta en especial y por ende interpretar los estudios demográficos (King, 1994).

## **Materiales y Métodos**

Los tipos de ramificación se registraron a campo durante tres ciclos de crecimiento consecutivos, mediante dibujos esquematizados y fotos, y se completaron con estudios más detallados de muestras recolectadas.

## **Resultados**

Cuando *E. angustifolia* se propaga por semilla, las mismas germinan originando una plántula con un tallo (Figura 36-A) que

desarrolla sus primeras hojas y numerosas yemas adventicias en la parte basal. En este primer tallo el meristema apical muere, ya sea durante el primer ciclo de crecimiento primavero-estival o está muerto cuando se reinicia el crecimiento en el segundo ciclo (Figura 36-B). Mediante la activación de las yemas basales se produce la ramificación basítona característica del desarrollo de los arbustos (Figura 36-C). Estas ramificaciones, más fuertes que el primer tallo se denominan “brotes de fortalecimiento” ya que las ramas contribuyen al crecimiento de la base de la planta (Troll, 1950).

Cuando *E. angustifolia* se propaga vegetativamente, la activación de las yemas radicales origina varios brotes al mismo tiempo (Figura 37-A) de los cuales solo algunos (Capítulo III de Estrategias de Propagación) continúan desarrollándose, siguiendo una secuencia de ramificación similar a la descrita anteriormente (Figura 37-B).

La forma básica de ramificación de *E. angustifolia* es el resultado de la muerte del meristema apical de una rama y la formación de nuevas ramas a partir de las anteriores que, de acuerdo con las condiciones, van a presentar crecimiento ortótropo o plagiótropo, originando diferentes patrones finales de ramificación (Figura 38)

De acuerdo a la edad y a los diferentes lugares de crecimiento *E. angustifolia* presenta múltiples formas de ramificación, que sintéticamente he agrupado en cuatro modelos alométricos (Figuras 39 a 42).

### **Modelo1: Crecimiento sin competencia**

Cuando la planta se desarrolla en un medio libre de la competencia con otros árboles se ramifica de forma basi-(meso)-

tona y adquiere una forma semi-esférica a globosa (Figura 39-A, B y D). En la zona interior del árbol la densidad de hojas es menor que en el extremo distal de las ramas.

En algunos casos se favorece tanto el crecimiento plagiótropo de las ramas basales que el árbol se desarrolla cubriendo un área amplia (Figura 39-C). Sobre esas ramas prácticamente horizontales se desarrollan otras ramificaciones plagiótropas y luego predominan las ortótropas

### ***Modelo 2: Crecimiento con competencia moderada.***

Los arbustos que se desarrollan en lugares protegidos y con competencia moderada, presentan sus tallos y renuevos laterales desarrollados en función de la disponibilidad de luz. A mayor competencia mayor desarrollo hacia arriba, casi en forma vertical y con las ramificaciones predominantemente ortótropas. A menor competencia (más luz), mayor crecimiento plagiótropo. El resultado final varía entonces entre la forma elíptica y la ovada. (Figura 40-A a D)

### **Modelo 3: Crecimiento con competencia unilateral**

Cuando la planta se desarrolla con una fuerte competencia por luz y/o espacio solamente en uno de sus lados, se ramifica adquiriendo una forma completamente asimétrica (Figura 41-A). La forma acrotona, resultante de ramificaciones predominantemente ortótropas, la desarrolla hacia la zona con competencia y la forma basi-(meso)-tona, producto de ramificaciones plagiótropas seguidas de ortótropas hacia la zona libre (Figura 41-B). Esto sucede, por ejemplo, en el límite de las zonas invadidas (Figura 41-C) o a la orilla de los cursos de agua (Figura 41-D).

#### **Modelo 4: Crecimiento con competencia basal**

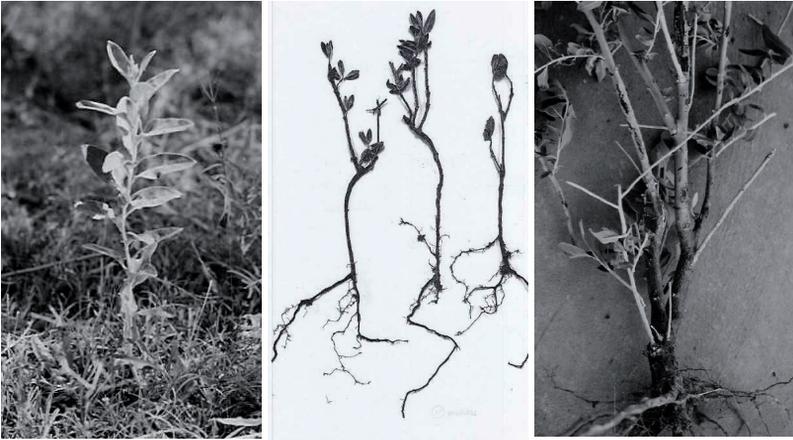
Cuando la planta se desarrolla en un lugar con fuerte competencia, muy sombreado, tiende a crecer en altura, hacia la zona de mayor luminosidad. El o los tallos y sus ramificaciones tienen una fase de crecimiento ortótropo muy pronunciado hasta que superan la altura de la vegetación que los rodea, y posteriormente crecen de modo predominantemente plagiótropo. En la zona ortótropa las ramas tienden a perder su follaje mientras que este se desarrolla densamente en la zona plagiótropa. El resultado final es un individuo con forma de sombrilla (Figura 42-A).

En estas zonas densamente pobladas es donde se encuentran formas de *E. angustifolia* (Figura 42-B) que tienen porte arbóreo monopodial (Figura 42-C) pero en realidad el tallo representa una sucesión de ramas de crecimiento ortótropo y la alternancia de ramificación horizontal-vertical se da más arriba.

La adquisición de la forma arborescente se produce por un proceso similar a lo que ha dado en llamarse “purificación del tronco” (Rauh, 1938) mediante el cual en las plantas adultas no se forman vástagos basales y mueren muchas de las ramas de las zonas inferiores y media de los troncos.

#### **Rebote y ramificación en un área disturbada**

Luego de la acción del fuego o de un desmonte mecánico, los rebrotes caulinares y/o radicales de *E. angustifolia* se ramifican siguiendo el modelo básico con una fuerte tendencia a desarrollarse inicialmente en forma plagiótropa y con un follaje denso (Figura 43-A y B).



**A**

**B**

**C**

**Figura 36:** Plantas originadas de semilla. A- Primer tallo de la plántula. B- Muerte del primer tallo y ramificación basitona de fortalecimiento. C- Yemas basales.

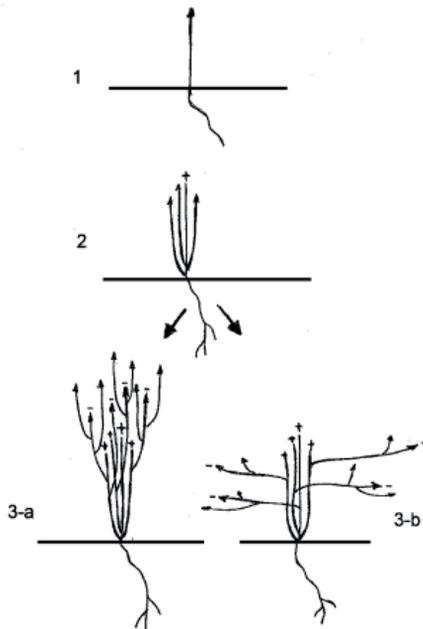


**A**



**B**

**Figura 37:** Propagación Vegetativa. A: yemas múltiples en raíces. B: Ramificación basitona de un propágulo radical.



**Figura 38:** Forma básica de ramificación de *E. angustifolia*

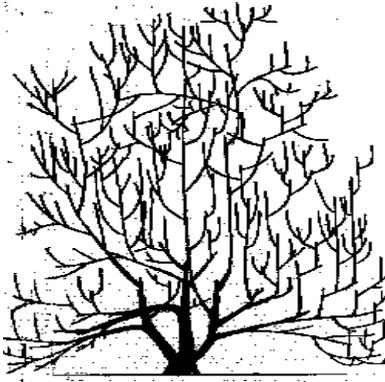
(+) meristemas apicales muertos

(-) meristemas apicales próximos a morir

1- plántula con su primer tallo

2- el primer tallo muere y se originan vástagos basales

3- El meristema apical de esos vástagos también muere pero originan ramas que pueden tener un crecimiento ortótropo (3-a) o plagiótropo (3-b) o una combinación de ambos. El extremo de estos brotes muere también pero originan ramas laterales que continúan con el crecimiento de la planta, hasta originar individuos con alguno de los modelos de ramificación que se describen más adelante.



A



B

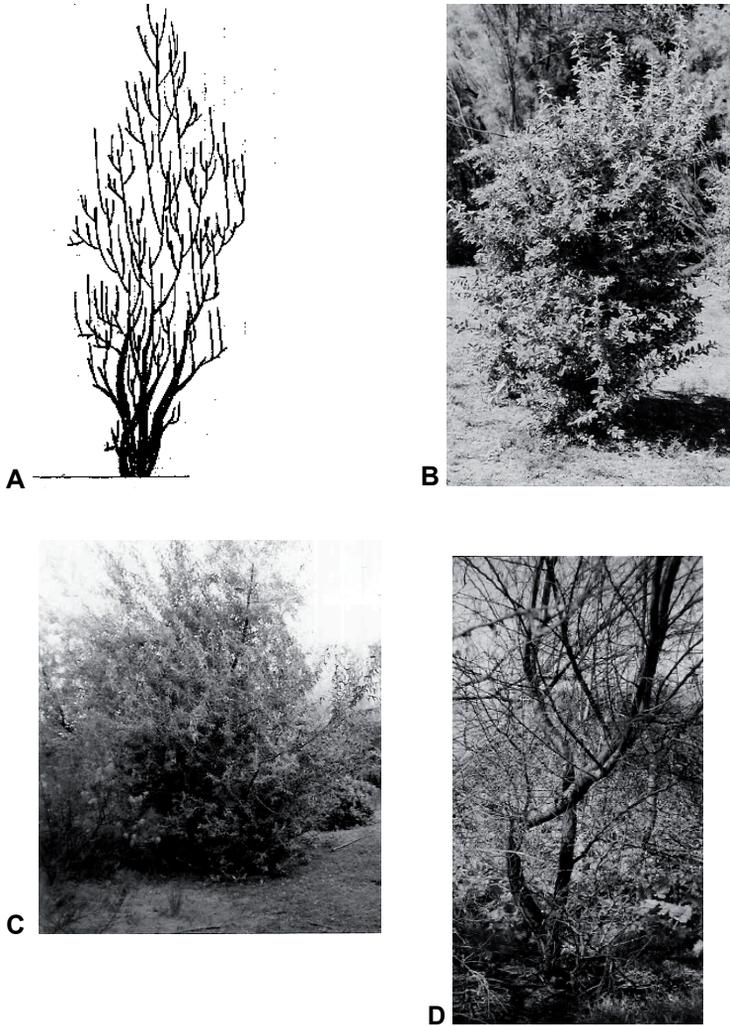


C

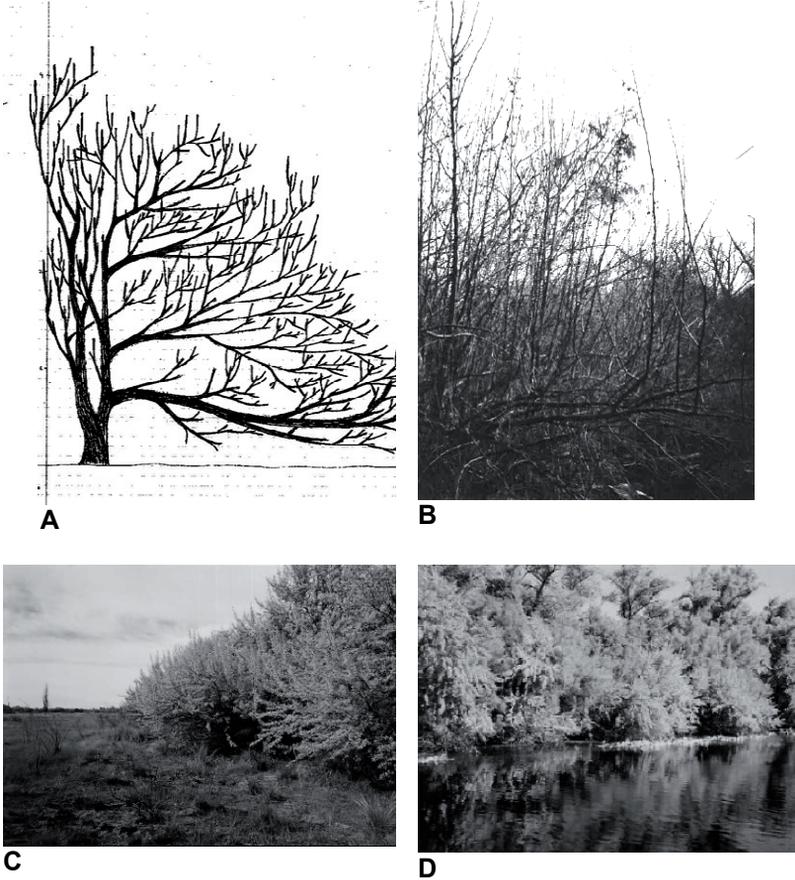


D

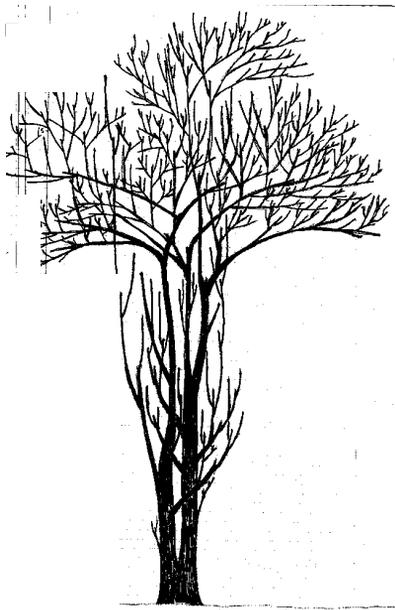
**Figura 39:** Modelo 1 de ramificación de *E. angustifolia*: Crecimiento sin competencia. A: Esquema de ramificación. B: Árbol creciendo en una zona libre de otros árboles desarrollados. C- y D: Fotos de las ramificaciones basales, C: Importante crecimiento plagiotropo de las ramas basales.



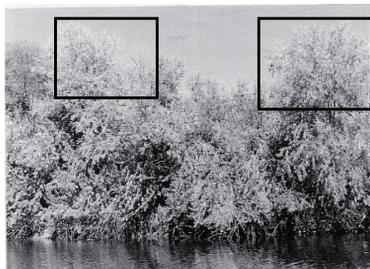
**Figura 40:** Modelo 2 de ramificación de *E. angustifolia*: Crecimiento con competencia moderada. A: Esquema de ramificación. B y C: Árboles creciendo en zonas protegidas, ligeramente sombreadas. B: Forma elíptica. C: Forma ovada. D: Ramificaciones basales.



**Figura 41:** Modelo 3 de ramificación de *E. angustifolia*: Crecimiento con competencia unilateral. A: Esquema de ramificación. B: Ramificaciones plagiótropas seguidas de ortótropas hacia la zona libre C: Población de borde de las zonas invadidas. C: Población en la orilla de un curso de agua.



A



B

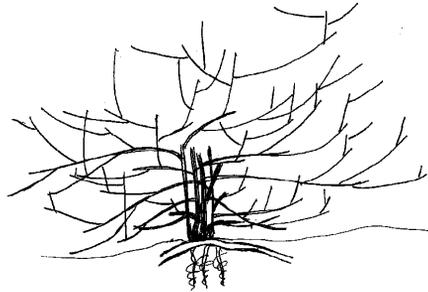


C

**Figura 42:** Modelo 4 de ramificación de *E. angustifolia*: Crecimiento con competencia basal. A: Esquema de ramificación. B: En una población muy densa, los individuos que se destacan por su altura, marcados con rectángulos, son los que presentan este modelo de ramificación. C: Las plantas presentan un porte arbóreo monopodial pero en realidad el tallo representa una sucesión de ramas de crecimiento ortótropo.



**A**



**B**

**Figura 43:** Rebrote y ramificación en un área disturbada mediante desmonte mecánico en invierno. A: Arbusto con desarrollo basítono predominantemente plagiotropo. B: Esquema simplificado de la ramificación de un rebrote originado a partir de un trozo de raíz seccionado durante el desmonte.

## Discusión

La capacidad de *E. angustifolia* de adaptarse a diferentes grados de competencia y a diversas condiciones ambientales se expresa, entre otras características, por medio de sus múltiples formas relativas de ramificación o alométricas.

Según Hallé *et al.* (1978) los ejes aéreos tienen un crecimiento definido y derivan unos de otros por ramificación basípeta, pero la parte proximal se ramifica en dos ramas laterales plagiotropas. Tomlinson (1983) considera que las plantas están constituidas por ápices aéreos idénticos, no ramificados, como módulos. Cremers y Edelin (1995) aseguran que “encuadrar las plantas dentro de una clasificación fija de la arquitectura es una manifestación contraria a la realidad”, sin dejar de valorar trabajos tales como los de Rauh (1937, 1938 y 1942) que describen detalladamente las plantas con ramificación basípeta, o los más actuales de Guédès (1982) y Hagemann (1990) que agrupan esas mismas plantas dentro de la denominación de plantas “buissonnant” o hirsutas, definidas como los vegetales constituidos por unidades estructurales de complejidad variable, que se repiten en la base como un modelo de formas de innovación. Cremers y Edelin (1995) concluyen, que al menos todas las plantas por ellos estudiadas, pueden considerarse como unidades vegetativas y floríferas que se reiteran en su base. Señalan que en algunas plantas estas repeticiones basales pueden darse con gran precisión y que en algunas hasta es posible predecir el momento en que van a suceder. Sin embargo, en otras especies la ramificación basípeta no está siempre tan rigurosamente organizada y la repetición puede presentar grandes irregularidades como respuesta al ambiente.

En el caso particular de *E angustifolia* hay características de su ramificación que son repetitivas y que evidentemente están controladas genéticamente. Se puede afirmar que presentan ramificación simpodial y que el modelo básico de ramificaciones que se encuentra desde las plántulas a las plantas adultas, cualquiera sea su forma final, es el resultado de la muerte del meristema apical de un eje y la ramificación basipeta del mismo. Estas ramificaciones sucesivas pueden presentar crecimiento ortótropo o plagiotropo y originar estructuras parciales simétricas o asimétricas dentro de una misma planta y por ende variaciones alométricas.

La dominancia apical le provee a la planta una reserva meristemática ya que se producen más meristemas laterales de los que inicialmente se desarrollan en tallos y ramas. Si el ápice del tallo, y por ende la fuerza de control apical, se remueve o daña, el crecimiento se puede reasumir desde la reserva de meristemas pre-existentes (Irwin y Aarssen, 1996). Esta forma de evitar la dominancia apical puede darse como característica controlada genéticamente, y sería el caso de la ramificación básica que describí para *E angustifolia*. Las plantas pueden compensar la remoción o muerte del ápice de un eje al destinar más meristemas laterales para el crecimiento y la reproducción y en general las plantas con más ramas son las más fecundas (Islam y Crawley, 1983; Niklas, 1988).

Esta repetición de la forma básica de ramificación de *E angustifolia* confirma que existe una restricción embriogénica en el desarrollo y regeneración de los árboles. O sea, los elementos modulares se determinan muy tempranamente en los centros meristemáticos pero los elementos plásticos se originan de variaciones en los aspectos cuantitativos del desarrollo apical, lo

que indica que los efectos exógenos no reemplazan a los controles genéticos pero pueden modificarlos. Hay una correlación entre el crecimiento relativo en las plantas por lo que el árbol debe considerarse como un todo y no como una colección de ramas autónomas (Sprugel *et al.* 1991; Sachs *et al.* 1993).

En biología, cuando se estudian las características de las plantas, normalmente se discuten en base al concepto de optimización relacionado a la teoría de la evolución (Farnsworth y Niklas, 1995). Parece lógico suponer que los mejores candidatos para ser catalogados por su diseño cercano al grado óptimo, como respuesta a la evolución, son aquellos que comparten las siguientes características: evidencia de convergencia evolutiva, una relación simple entre forma y función, evidencia de gradientes como adaptación al medio, y un aumento de la adaptación con el tiempo evolutivo.

Un ejemplo normalmente utilizado para explicar el fenómeno de optimización es la ramificación de las estructuras biológicas, cuya función es llenar espacio mediante un uso conservativo de los materiales (Niklas y Kerchner, 1984; Niklas, 1986). Sin embargo, cuando se analiza detenidamente el concepto, se concluye que las formas de ramificación no cumplen con la teoría de la optimización, ya que esta requiere de un cambio específico para una función en particular, mientras que la ramificación de estructuras, en botánica, es un sistema complejo que parece cumplir con más de un propósito al mismo tiempo.

Según Niklas (1986) la forma de ramificación no se trata de un proceso de optimización sino de encontrar diseños eficientes bajo determinadas condiciones históricas y ambientales. Se podría decir que los organismos pueden presentar una multitud de soluciones

para un problema de optimización múltiple, mediante un conjunto de diseños más o menos eficientes.

La alometría, producto de variaciones en las ramificaciones, puede analizarse en función de un balance entre el costo y el beneficio de la energía, siendo la captura de la luz mediante fotosíntesis el principal beneficio y la madera requerida para soporte el mayor costo (King, 1991). La luz ambiental es considerada como el factor que ejerce la mayor presión de selección en la forma de las plantas (Crawley, 1983; Niklas, 1988, Koppers, 1989). Cuando se analiza una población se observa que las especies dominantes son comúnmente aquellas que alcanzan las mayores alturas, minimizando de esta manera el efecto de sombreado de sus vecinas y aumentando la habilidad de negarle la luz a sus competidoras (Aarssen, 1995).

Takahashi (1996), de acuerdo con Küppers (1989), considera que las copas de todos los árboles pueden incluirse dentro de una de las dos categorías de arquitectura que definen como mono y multiestratificadas, pero que no necesariamente deben permanecer en la misma categoría durante toda la vida del árbol. Si bien las multiestratificadas se adaptarían mejor en los estadios tempranos de la sucesión de la planta en la población, podría terminar siendo monoestratificada al final de desarrollo o sea que la arquitectura óptima depende de la etapa de la sucesión.

Las variaciones en la arquitectura y en la alometría reflejan opciones alternativas de las plantas entre crecer en altura para obtener posteriores ganancias o invertir en sobrevivir con la altura actual. La plasticidad en la tasa de crecimiento en diferentes dimensiones aumenta la variabilidad en la arquitectura de una especie y por consiguiente los estudios de la misma deben de tener

en cuenta la heterogeneidad local en el ambiente. En una población arbórea los vecinos inmediatos, más que la densidad poblacional promedio, son los que afectan la supervivencia y el crecimiento de una planta determinada (Watkinson *et al.*, 1983; Weiner, 1984).

Muchas plantas tolerantes a la sombra pueden permanecer largos intervalos de tiempo creciendo lentamente en la sombra para luego crecer rápidamente y alcanzar la canopia, en un intervalo corto, como respuesta del árbol o de una rama del mismo a un aumento de la disponibilidad de luz y/o espacio. Ese es el motivo por el que para cada especie es necesario estudiar sus variaciones alométricas en relación a la tasa de crecimiento y el nivel de luz. Este tipo de datos permiten comprender el rol de la alometría en la competencia y en la composición y estructura de la población.

Cuando se analizan los diferentes estratos dentro de una población arbórea hay que considerar que no todas las plantas presentan la misma respuesta a la luz o que dentro de una misma planta pueden presentarse diferentes formas de adaptación a la luminosidad. En general las plantas o partes de las mismas en los estratos inferiores desarrollan características morfológicas que les permiten aumentar la intercepción de la luz, mientras que las que se encuentran en los estratos superiores es porque han destinado su energía para la producción de una biomasa que les permitió un eficiente crecimiento en altura (King, 1991). En general las plantas de los estratos inferiores tienen mayor densidad de tallos y mayor tamaño de copa, lo que implicaría una mayor biomasa que las del estrato superior. En contraste, tallos más finos y copas de menor tamaño suelen resultar en un mayor crecimiento en altura por unidad de biomasa formada permitiéndoles alcanzar más rápidamente el ambiente con mayor disponibilidad de luz (King,

1986). Según King (1997) las plantas que se desarrollan en la sombra se ramifican en forma de sombrillas para aumentar las posibilidades de intercepción de luz mientras que las que no compiten por la energía solar presentan copas cónicas.

*E. angustifolia*, si bien conserva durante toda su vida y ante diversas condiciones el tipo de ramificación básica anteriormente descrita, se adapta a la heterogeneidad ambiental mediante diferencias en la longitud relativa y orientación de sus ramas. Si bien los diseños estructurales de esta especie parecen ser infinitos, los he agrupado en cuatro modelos.

Cuando defino el modelo I como el resultante del crecimiento sin competencia estoy describiendo a las plantas que se desarrollan en un espacio con condiciones homogéneas y la arquitectura resultante es simétrica, semiesférica a globosa. Estas plantas, que no sufren competencia por luz ni por espacio, invierten sin embargo una gran cantidad de biomasa en la formación de su estructura aérea, ya que presentan varios tallos y se ramifican profusamente formando una copa de gran diámetro, mediante ramificaciones plagiótropas, y de altura considerable, mediante la orientación ortótropa de otras de sus ramas. En un primer análisis parecerían características propias de las plantas de sombra descritas por King (1997) en cuanto a que aumentan la ramificación para favorecer la intercepción de la luz. Sin embargo, considerando las características invasoras de la especie, puedo inferir que esa gran inversión de biomasa en el crecimiento aéreo vegetativo está relacionado a la acumulación de energía para destinar a la función reproductiva, ya que la gran producción de semillas por estos árboles que crecen sin competencia les asegura uno de los medios de propagación que les permiten poblar un área.

En el modelo II de crecimiento con competencia moderada describo a las plantas que se desarrollan en poblaciones de densidad media que crean ambientes protegidos, con condiciones simétricas de disponibilidad de espacio y luz, sin que ninguno de estos factores sean limitantes. En realidad estas condiciones se dan principalmente en las etapas juveniles de invasión de un área por *E. angustifolia*.

Algunos autores recomiendan recordar que la geometría de las plantas debe analizarse como un proceso de crecimiento dinámico en el cual el tallo no solo soporta el follaje sino que se extiende a si mismo a través del espacio (Givnish, 1984; Kohyama, 1987, 1991; Küppers, 1989; King, 1991). La coexistencia de individuos en una misma capa vertical dentro de una población solo es posible si la competencia es simétrica (Yokozawa y Hara, 1995). Este es el caso de las plantas agrupadas en el modelo II; las condiciones homogéneas permiten el desarrollo de individuos simétricos que ocupan estratos similares.

Variaciones en la densidad de la población pueden notarse en la orientación de las ramificaciones y en la estructura de los individuos de *E. angustifolia*. A menor competencia mayor desarrollo plagiótropo, a mayor competencia mayor desarrollo ortótropo. En una etapa inicial y con pocas restricciones de espacio y luz, igualmente invierten en la formación de una copa proporcionalmente más ancha, que evidentemente les permite una buena eficiencia fotosintética, pero cuya principal función parecería ser ejercer un efecto de inhibición por sombreado sobre la formación de potenciales competidores. A medida que aumenta la densidad la orientación de las ramificaciones es predominantemente ortótropa, o sea invierten en el crecimiento en

altura, adquiriendo una forma elíptica. La formación de este tipo de copas angostas requiere de menor inversión en material de soporte y pueden elevarse más rápidamente (King, 1991; Brien *et al.*, 1995).

Cuando en el modelo I incluí a las plantas sin competencia, en realidad estaba definiendo un ambiente homogéneo tanto en dirección horizontal como vertical. Al describir el modelo II como el resultante de la competencia moderada definí un ambiente que si bien no es limitante para el crecimiento, va presentando condiciones de heterogeneidad, principalmente en sentido vertical. Esta heterogeneidad se origina del mismo crecimiento de los individuos de una población, que disminuye la disponibilidad de luz en los estratos inferiores, marcando un gradiente lumínico vertical.

Para que las ramas que crecen a la sombra sean inhibidas en su crecimiento es necesario que otras ramas de la misma planta estén expuestas a mayor luminosidad (Sachs y Novoplansky, 1995). La competencia interna dentro de la planta entre tallos genéticamente equivalentes es una adaptación a un ambiente heterogéneo (Sachs *et al.* 1993; Dickison, 1997). Estas variaciones son las que determinan dentro del modelo II el gradiente de formas entre ovada y elíptica y demuestran las estrategias de competitividad que puede desarrollar *E. angustifolia* y que pueden catalogarse de previsoras, porque aún teniendo espacio inhibe la formación de otros individuos que podrían eventualmente convertirse en competidores, y de sensibles, porque responden inmediatamente a una disminución de la intensidad lumínica.

En el modelo III incluí a aquellos individuos que se desarrollan con competencia unilateral o sea que sufren solamente en uno de sus lados una restricción en la disponibilidad de luz y espacio. Como la relación entre el diámetro y la longitud de las ramas dentro

de un árbol difiere por la trayectoria alométrica de cada una de las ramas en crecimiento (King, 1997) que varía con la heterogeneidad espacial (Kubota y Hara, 1995), estos árboles de borde (límitrofes en un población densa) tienen una gran asimetría y el radio mayor tiende a extenderse ampliamente hacia la zona sin competencia. Paralelamente el efecto de sombra y reparo unilateral los suele inducir a crecer proporcionalmente más altos para un diámetro dado, que los que crecen en espacios abiertos (Holbrook y Putz, 1989). Esto comprueba lo significativas que son las interacciones entre las formas de crecimiento y la competencia (Kubota y Hara, 1996; Weiner *et al.* 1990). En *E. angustifolia* mientras el crecimiento en la zona con competencia unilateral puede llegar incluso a inhibirse totalmente cuando las plantas son jóvenes o a inducir la predominancia de ramificaciones ortótropas en las plantas adultas, el crecimiento hacia la zona libre de competencia es muy importante como resultado de la formación de ramas alternativamente plagiotropas y ortótropas e incluso con la formación de nuevas ramas basitonas que podrían incluirse dentro de la denominación de Troll (1950) de “ramas de enriquecimiento”. La estrategia ecológica de *E. angustifolia* en estas condiciones es evidentemente asignar energía al crecimiento vegetativo, y por ende reproductivo, de la parte del individuo que se encuentra con mayor disponibilidad de recursos como respuesta compensatoria a la inhibición por competencia que sufre el resto del árbol.

Por último, dentro del modelo IV incluí a las plantas con competencia basal, refiriéndome a tal condición como aquella en que los individuos de *E. angustifolia* se desarrollan en una población con alta densidad de árboles, en la que desde un comienzo sufren restricciones por la disponibilidad de luz y espacio.

Generalmente se produce una reducción en el crecimiento de los árboles o ramas sombreadas, sin embargo la sensibilidad entre las especies es diferente. Mientras que en algunas especies las ramas sombreadas son rápidamente inhibidas, en otras permanecen activas y funcionales, lo cual no implica que sean insensibles a la sombra (Sachs y Novoplansky, 1995). Una rama que durante mucho tiempo permaneció creciendo a la sombra puede quedar expuesta o encontrar su camino hacia la luz mediante un crecimiento repentinamente rápido. Los árboles van sufriendo transiciones graduales desde sus estadios juveniles hasta los adultos y aquellas ramas que ocupan posiciones dominantes en un principio, pueden cesar su crecimiento y ser superadas por otras. En algún momento también puede suceder que una rama que se encuentra creciendo erecta con orientación ortótropa repentinamente se ramifique en forma plagiótropa y origine una estructura en sombrilla. Este proceso puede darse como característica de algunas especies o como resultado de la adaptación al medio (Sachs *et al.*, 1993).

Por una combinación de todos estos procesos es que en áreas densamente pobladas pueden encontrarse individuos de *E. angustifolia* que aparentemente presentan un porte arbóreo monopodial, pero que en realidad son producto de lo que Rauh (1938) denomina proceso de “purificación del tronco”. Los individuos que inicialmente se desarrollan en un ambiente sombreado forman numerosos troncos y presentan una copa ancha, permaneciendo con esa arquitectura por periodos variables de tiempo. Si por alguna razón encuentran la posibilidad de crecer hacia un ambiente con mayor luminosidad comienzan a formar ramas ortótropas que le permiten un crecimiento acelerado en altura. Si finalmente logran

elevarse hacia condiciones de luz plena, cambian su sentido de crecimiento y las ramas ortótropas, hasta ese momento las dominantes, son secundadas por la formación de numerosas ramificaciones plagiótropas, lo cual conduce a la formación de una copa en forma de sombrilla. Paralelamente, las ramas basales que se habían desarrollado y permanecido en la sombra comienzan a inhibirse por la dominancia de las que se están desarrollando en la luz y mueren. El resultado final es que se produce una disminución tal de las ramas inferiores y un crecimiento en grosor de él o los tallos que crecen en rápida sucesión ortótropa, que semejan un solo tallo sin ramificación basal. Estos cambios sucesivos en la forma le permiten al individuo ubicarse finalmente en condiciones de buena luminosidad y ejercer un efecto de sombreado sobre sus competidores inmediatos.

Cuando describo el rebrote y ramificación de los individuos en un área disturbada no pretendo incorporar un nuevo modelo de ramificación ya que evidentemente se puede incluir dentro del modelo II de competencia moderada en poblaciones de baja densidad, sino ejemplificar nuevamente una de las estrategias de *E. angustifolia* en cuanto a evitar potenciales competidores mediante una fuerte ramificación plagiótropa inicial que le permite excluir a otros individuos de su área de influencia.

Resulta evidente que el estudio de las ramificaciones de *E. angustifolia* debe hacerse siempre considerando la historia de vida o la trayectoria alométrica del individuo, ya que presenta una gran plasticidad como respuesta a las condiciones ambientales. Esta plasticidad puede considerarse como una estrategia ecológica de *E. angustifolia* que la posicionan como una temible competidora en las comunidades leñosas del Valle Medio del Río Negro.

## CAPITULO V

### HETEROGENEIDAD FOLIAR DE *Elaeagnus angustifolia*

#### Introducción

La capacidad de responder a la heterogeneidad ambiental de pequeña escala puede ser muy importante para la adaptación de las plantas (Novoplansky, 1996). Las hojas son las partes de las plantas que están más expuestas a las condiciones aéreas y los cambios en sus características han sido interpretados como adaptaciones a ambientes específicos (Fahn y Cutler, 1992). En muchas especies se detectan variaciones en las características anatómicas y morfológicas entre las hojas desarrolladas a diferentes niveles de una planta y se relacionan especialmente a la cantidad de exposición solar o a la disponibilidad de agua (Kaufmann y Troendle, 1981; Niinemets y Kull, 1994; Smith *et al.*, 1997).

*E. angustifolia* se reconoce como una especie con capacidad para crecer en un amplio rango de condiciones ambientales. Por ejemplo, se sabe que las plántulas son tolerantes a la sombra y que los árboles adultos pueden vivir expuestos a altas intensidades de luz (Lucchesini y Mensuali-Sodi, 1996; Shafroth et al., 1995).

Una de las cosas que noté al visitar la zona invadida por *E. angustifolia* fue la variación en la forma y el color entre las hojas que se desarrollan a diferentes niveles en una planta. Evalué la heterogeneidad realizando estudios morfológicos y anatómicos con la finalidad de probar que las diferencias externamente observadas entre las hojas desarrolladas a diferentes niveles en una misma planta podían ser correlacionadas con adaptaciones internas. La hipótesis planteada es que las hojas de *E. angustifolia* responden a

la heterogeneidad ambiental y esa característica puede considerarse una estrategia ecológica de esta especie invasora.

## **Materiales y Métodos**

El estudio se realizó en diez árboles bien desarrollados (8-9 m de altura) y consistió en hojas enteras, no dañadas provenientes de ramas desarrolladas en tres niveles y que identifiqué como: ramas del estrato superior expuesto (a partir de los 5 m hacia arriba), ramas media semi-expuestas o semi-sombreadas (entre 1 y 3 m de altura) y ramas del estrato inferior o sombreadas (menos de 1 m de altura).

Los sensores de humedad relativa, de temperatura y de radiación solar se colocaron en cada uno de los tres niveles mencionados. Los datos meteorológicos registrados durante el período de estudio ya han sido expuestos en otros capítulos pero voy a insertar en esta sección los obtenidos dentro de la población de *E. angustifolia*, es decir los correspondientes a los niveles inferiores de los estratos que nos interesan, en el periodo de crecimiento 1997-98 haciendo una breve reiteración de las condiciones fuera de la población, o sea a las que están directamente expuestas las capas superiores de la canopia. (Tabla I) De esta forma pretendo demostrar las diferencias en las condiciones ambientales a las que están sometidas las hojas desarrolladas en cada uno de los tres niveles elegidos para este estudio.

El contenido de agua de las hojas (CAH) durante el periodo de crecimiento se determinó en muestras de aproximadamente 100 g de material foliar obtenido en cada nivel de los diez árboles. El peso fresco fue determinado en las hojas recientemente cortadas y el

peso seco después de secarlas a 60°C durante 48 horas. El muestreo fue realizado en octubre, diciembre, febrero y finalmente en abril, justo antes de iniciarse el periodo de latencia invernal. El tamaño foliar fue obtenido con un medidor de áreas transportable (LI-COR, LI 3000A) en diez hojas en cada nivel de los diez árboles.

La arquitectura foliar se describió de acuerdo a Hickey (Hickey, 1974; Dilcher, 1974) e incluye mediciones de morfología foliar y patrones de venación. La clarificación del material (cinco hojas de cada nivel en diez árboles) se obtuvo a partir de hojas previamente fijadas en FAA (formol-ácido acético-alcohol) sometidas a ebullición en hidróxido de sodio al 5 %, decoloradas con hipoclorito de sodio al 10 %, aclaradas en solución saturada de hidrato de cloral, lavadas con abundante agua, deshidratadas a través de una serie ascendente de alcoholes y coloreadas con una solución saturada de safranina en alcohol 50 %. Después de sucesivos pasajes por una serie ascendente de alcoholes hasta xileno, cada hoja fue montada con bálsamo de Canadá entre finos vidrios especialmente cortados para tal fin. Las hojas así preparadas fueron fotografiadas y las fotografías ampliadas de manera que la determinación de los patrones de venación pudiese realizarse cómodamente.

Los dibujos de las venas menores, vénulas y areolas se realizaron con un microscopio estereoscópico Wild M 5 y un microscopio binocular Wild M 20. Las microfotografías de obtuvieron con un Fotomicroscopio II de Zeiss. Los dibujos de cada epidermis se realizaron después de remover la otra epidermis y la mayoría del tejido mesofílico. Los valores medios presentados para cada uno de los caracteres anatómicos se basan en cinco mediciones por hoja en cinco hojas de cada uno de los tres niveles en los diez árboles.

La estimación del volumen foliar, el volumen de mesofilo, la proporción de mesofilo en la hoja y la proporción de parenquima esponjoso y en empalizada se realizó a partir de los datos obtenidos por procedimientos estereológicos, a partir de dibujos de las fotografías de las secciones transversales de material previamente embebido en parafina, coloreadas con safranina-verde rápido en montadas en bálsamo. El muestreo de los bloques de tejido que se utilizaron para las mediciones estereológicas de la anatomía foliar y la estimación de los mencionados caracteres se realizó siguiendo las recomendaciones de Kubínobá (1993). Los datos se obtuvieron a partir de cinco secciones transversales por hoja en cinco hojas de cada uno de los tres niveles de los diez árboles.

El material foliar para microscopía electrónica de barrido (MEB) se fijó en FAA. Las muestras fueron posteriormente deshidratadas en una serie ascendente de alcoholes y luego en una serie de alcohol-acetona hasta acetona pura, tratadas en un desecador Polaroid de punto crítico y recubiertas con una película de oro con un atomizador Pelco 91000. Ambas epidermis de cada muestra fueron examinadas y fotografiadas con un MEB JEOL 35 operado a 7 Kv.

La relación entre las cantidades de los varios tejidos de los peciolo de las hojas de los diferentes niveles en las plantas fue determinada sobre dibujos de secciones transversales realizadas en el extremo basal y en el distal de los peciolo, utilizando el programa UTHSCSA Image Tool (University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas). Las secciones a mano alzada se realizaron en cinco peciolo de cada uno de los tres niveles de los diez árboles.

La evaluación de los datos se realizó mediante ANOVA y los valores medios de los niveles se compararon utilizando el test de Student Newman Keuls´.

## **Resultados**

Durante el periodo de investigación la temperatura del aire fuera del estrato sombreado alcanzó valores altos, con un máximo de 42°C en enero de 1998. La humedad del aire en el estrato inferior protegido alcanzó un mínimo de 36 % pero subía al 100 % cada noche, mientras que en la zona superior expuesta al sol y el viento variaba entre el 18 % de mínima durante el día y un máximo de 84 % a la noche.

La Figura 44 representa las medias mensuales de la radiación solar diaria y los valores horarios máximos registrados en el estrato superior de la canopia de los árboles de *E. angustifolia*. Durante la primavera y el verano la radiación solar es muy alta, alcanzando valores de hasta 927 calorías. cm<sup>2</sup>/día en el mes de diciembre. La atenuación de la luz alcanza al 90 % en el nivel inferior y en el nivel medio o semi-sombreado fluctúa entre el 60 y el 80 %.

El contenido porcentual de agua de las hojas disminuyó durante el periodo de crecimiento en todos los niveles en las plantas, pero mientras que en primavera los mayores valores fueron los de las hojas semi-expuesta y las sombradas, en abril fueron estas hojas las que presentaron los menores valores (Tabla II)

Las hojas de *E. angustifolia* son deciduas, sin embargo algunas pueden persistir durante el invierno. Las hojas totalmente expandidas son simples, simétricas y con márgenes enteros. Las hojas superiores se presentan inclinadas hacia abajo, mientras que las hojas medias e inferiores se orientan casi perpendicularmente a

la luz incidente. Las hojas superiores se pliegan hacia arriba por la vena media.

La Tabla III muestra las características foliares de las hojas de los diferentes niveles muestreados. Por su tamaño las hojas son clasificadas como microfilas a pesar que algunas de las hojas medias son mesofilas. La forma de la lámina entera es ovada en los dos niveles inferiores y oblonga a elíptica en el nivel superior; la forma de la base y del ápice varía entre las hojas desarrolladas en los niveles superiores pero es siempre aguda en las superiores (Figura 45-A, C y D). La textura de la lámina es cartácea pero el color varía, la superficie adaxial es verde oscura en las hojas inferiores sombreadas, verde claro en las semiexpuestas y verde gris-plata en las superiores expuestas. La superficie abaxial siempre presenta un color más claro que la adaxial, pero esta característica es especialmente evidente en las hojas de los dos niveles inferiores. El tipo de venación es pinnada eucamptódroma (Figura 45-A, C y D). El tamaño de la vena primaria, calculado como el porcentaje de ancho de vena en relación al ancho de lámina, es mayor a medida que aumenta la altura del nivel evaluado y su recorrido es generalmente derecho. Los ángulos de divergencia de las venas secundarias siempre entran dentro de la categoría de agudos, aun cuando son más amplios en las hojas superiores. El grosor relativo de las venas secundarias es moderado y su recorrido en generalmente curvado. Las venas intersecundarias son simples y las áreas intercostales son irregulares. El modelo de las venas terciarias es reticulado al azar. El orden mayor de venación es cuaternario y se observa una venación última marginal ojalada. Las areolas son imperfectas, pentagonales a poligonales y distribuidas al azar. En las hojas superiores la densidad de areolas es mayor

(17 areolas/ mm<sup>2</sup>) que en las medias e inferiores (15 y 14 areolas/mm<sup>2</sup>, respectivamente). Las vénulas son generalmente ramificadas. Normalmente entre una y tres vénulas en cada areola, pero también es común encontrar areolas sin vénulas terminales.

Cuanto mayor es la altura en el árbol y el grado de exposición solar, mayor es el espesor de las láminas foliares y menor el área, de manera que el volumen medio de las hojas no presenta diferencias significativas entre los diferentes niveles evaluados. (Tabla IV).

Las hojas son bifaciales, con un mesofilo en empalizada biseriado pero en las hojas superiores se observa un tercer estrato pobremente organizado (Figura 45-B, D y F). Las células del mesofilo esponjoso son redondeadas o alargadas, sin lóbulos y orientadas al azar. La proporción de tejido mesofílico es mayor en las hojas superiores (81.86 %) que en las medias (74.93 %) y en las inferiores (73.97 %) pero las proporciones de parenquima en empalizada y esponjoso permanecen constante (promedio 60 y 40 % respectivamente) en las hojas de todos los niveles.

Las hojas son hipostomáticas, con estomas anomocíticos (Figura 46). Los estomas están al mismo nivel que las células epidérmicas ordinarias vecinas. Las células epidérmicas, pentagonales o hexagonales, son de menor tamaño en la epidermis inferior que en la superior. En las hojas superiores las células epidérmicas adaxiales son más delgadas pero presentan las paredes tangenciales externas más gruesas que en las hojas de los niveles inferiores. La densidad estomática es mayor en las hojas superiores pero no se encontraron diferencias significativas en la longitud y el ancho de los estomas entre las hojas de los tres niveles analizados (Tabla III).

La superficie abaxial de las hojas es siempre más pubescente que la adaxial. Los tricomas son multicelulares, pedestados, ramificados en estrella o peltados, y su forma y densidad pueden asociarse con el nivel al cual se desarrolló la hoja, su color y su apariencia. Las hojas inferiores tienen pelos ramificados y abaxialmente presentan una apariencia lanuda (Figura 47- A y B). Las hojas medias son abaxialmente de color verde claro y tienen varias capas de pelos, las capas más externas compuestas por pelos totalmente ramificados o estrellados con las células distribuidas radialmente unidas cerca del pie del tricoma y la capa interna formada por pelos peltados con las células del escudo parcialmente unidas. Los rayos de los tricomas adyacentes se entrecruzan y forman una densa cubierta sobre la superficie abaxial de la hoja (Figura 47-D y E). Las hojas plateadas más expuestas al sol de las capas superiores tienen solo pelos peltados, los que en la cara abaxial de la hoja, se distribuyen de manera que forman dos o tres capas con sus chatos escudos multicelulares (Figura 47-G y H). La altura total del indumento abaxial es mayor en las hojas inferiores (Tabla III). Todas las células epidérmicas abaxiales permanecen cubiertas por el indumento. El mismo tipo de pelos descrito para la epidermis abaxial de las hojas de los diferentes niveles se encuentra en sus epidermis adaxiales pero con una distribución mucho más espaciada, de manera que aun cuando sus rayos tienen una mayor longitud y extensión, no forman una capa continua y muchas de las células epidérmicas permanece expuestas, especialmente en las hojas correspondientes a los dos niveles inferiores (Figura 47-C, F y I).

Cuando se compara la distribución de los tejidos en los peciolo de las hojas de los diferentes niveles, se encuentra que a

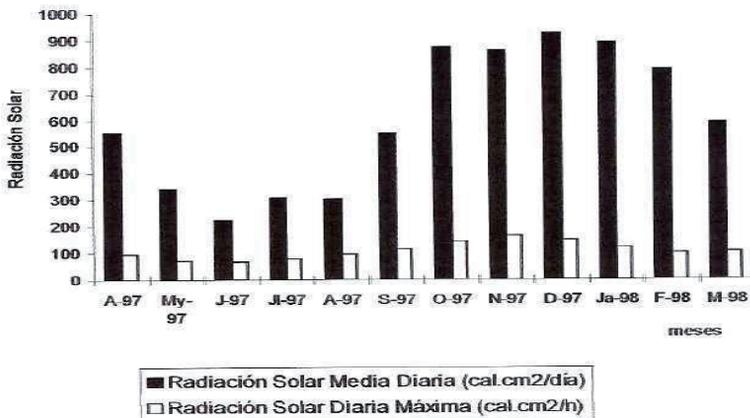
medida que aumenta la altura en la planta se incrementa la proporción de epidermis, colénquima y floema mientras que la cantidad relativa de parénquima y xilema disminuye (Tabla V). Los peciolo de las hojas superiores son más delgados. En la sección transversal exhiben un arco vascular abierto en el extremo basal que se curva hacia adentro en el extremo distal. A pesar que el tejido vascular casi forma un cilindro en los peciolo de las hojas superiores, el arco vascular siempre permanece ligeramente abierto (Figura 48). Los tricomas encontrados en la epidermis de los peciolo se corresponden con los descritos para las hojas de cada uno de los diferentes niveles.

	% CAS (20, 40 y 60 cm de profundidad)			T (°C) (nivel inferior) (max,min, media)			% H (nivel inf.) (min, max)		% H (nivel sup.) (min, max)		Lluvia (mm)
Agosto	33.6	27.8	9.3	13.3	1.5	7.4	53	100	30	81	4.5
Septiembre	26.3	16.5	15.9	14.3	1.7	8.0	51	100	30	73	17.0
Octubre	17.6	14.1	19.7	17.3	4.8	11.1	41	100	30	69	28.0
Noviembre	33.8	30.9	29.0	20.6	8.1	14.3	37	100	28	63	16.0
Diciembre	16.1	15.9	13.7	23.9	10.1	17.3	52	100	25	61	30.0
Enero	7.0	11.3	11.8	25.4	11.4	18.4	36	100	18	60	3.5
Febrero	11.4	14.0	11.0	22.3	10.5	16.4	56	100	21	69	47.5
Marzo	10.0	14.3	15.3	21.6	6.9	14.2	48	100	35	80	22.5
Abril	13.9	17.4	18.3	18.1	6.5	11.9	48	100	34	84	19.5

**Tabla I:** Condiciones ambientales en el área de estudio durante el periodo de crecimiento 1997-1998 de *E. angustifolia*. Promedio mensual del contenido de agua del suelo (%CAS) a diferentes profundidades; promedio mensual de las temperaturas máxima, mínima y media en el nivel inferior (T °C); promedio mensual de la humedad relativa del aire mínima y máxima (% H) en el nivel inferior (1 m) y superior (5 m); y lluvias mensuales (mm).

	H.I.	H.M.	H.S.
Octubre	75.90 b	74.11 b	70.20 a
Diciembre	74.54 b	73.27 b	68.99 a
Febrero	62.07 b	57.90 a	57.54 a
Abril	51.13 a	51.10 a	55.81 b

**Tabla II:** Comparación del contenido de agua de las hojas (CAH %) de *E. angustifolia* desarrolladas a diferentes niveles de los árboles. HI.: hojas inferiores sombreadas (< 1 m de altura); HM.: hojas medias o semi-sombradas (1-3 m de altura); HS.: hojas superiores expuestas al sol (> 5 m de altura). Los valores representan la media de 30 mediciones. En cada fila, los valores con la misma letra no son significativamente diferentes a un nivel de 0.05 según el test de Student Newman Keuls´.



**Figura 44:** Radiación solar media diaria (cal. cm<sup>2</sup>/ day) y valor máximo horario de radiación solar (cal. cm<sup>2</sup>/ h) registrados durante el periodo Abril 1997-Marzo 1998 en la canopia superior de los árboles de *E. angustifolia*.

	<b>Hojas inferiores ( &lt; 1 m altura )</b>	<b>Hojas medias ( 1-3 m altura )</b>	<b>Hojas superiores ( &gt; 5 m altura )</b>
Área lámina (un lado) cm <sup>2</sup>	microfila -mesofila desde 4.6 hasta 23.7	microfila desde 7.5 hasta 18.7	microfila desde 4.2 hasta 10.5
Longitud de lámina	hasta 10 cm.	hasta 10 cm.	hasta 10 cm.
Simetría: lamina entera	simétrica	simétrica	simétrica
Simetría: base	simétrica	generalmente simétrica	simétrica
Forma: lámina entera (l/a: longitud/ancho)	Ovada: ovada (l/a: 1.5:1) ovada-angosta(l/a: 2:1) lanceolada (l/a: 3:1)	Ovada: lanceolada (l/a:3:1)	Oblonga angosta (l/a:3:1) Elíptica: angosta (l/a:3:1)
Forma: base	aguda cuneada redondeada a cordada	aguda cuneada obtusa decurrente	aguda normal
Forma: ápice	aguda, obtusa u obtusa mucronada	aguda u obtusa	aguda
Margen	entero	entero	Entero
Textura	cartacea	cartacea	cartacea
Apariencia	adaxial verde oscuro (notable bicolor)	adaxial verde claro (notable bicolor)	verde gris-plata (bicolor)
Unión (peciolo)	normal	normal	Normal
Tipo de venación	pinnada eucamptodroma	pinnada eucamptodroma	pinnada eucamptodroma
Tamaño vena primaria % anchos vena/ hoja	moderada (1.25-2%) a fuerte (2-4%)	fuerte (2-4%)	fuerte (2-4%) a masiva (> 4%)
Recorrido vena primaria	derecho ( leve´ curvas)	derecho ( leve´ curvas)	derecho
Ángulo divergencia de venas secundarias	agudo: angosto (<45°) a moderado (45-65°)	agudo: angosto (<45°) a moderado (45-65°)	agudo:moderado (45-65°) a ancho (65-80°)
Variación en ángulo divergencia de las venas secundarias	Secundarias inferiores y superiores más obtusas que las medias	uniforme	Secundarias inferiores y superiores más obtusas que las medias
Ancho relativo de las venas secundarias	moderado	moderado	moderado

Recorrido venas secundarias	curvo	curvo	derecho a curvo
Modelo venas terciarias	reticulado al azar	reticulado al azar	reticulado al azar
Espesor epidermis adaxial ( $\mu\text{m}$ )	43.16 b	42.90 b	29.37 a
Espesor pared externa epidermis adaxial ( $\mu\text{m}$ )	5.36 a	5.02 a	9.09 b
Espesor epidermis abaxial ( $\mu\text{m}$ )	18.18 a	20.31 a	16.99 a
Espesor pared externa epidermis abaxial ( $\mu\text{m}$ )	2.72 a	2.49 a	3.01 a
Estomas / $\text{mm}^2$	247 a	270 b	312 c
Longitud células oclusivas ( $\mu\text{m}$ )	16.96 a	16.94 a	17.02 a
Ancho células oclusivas ( $\mu\text{m}$ )	10.10 a	10.07 a	10.11 a
Altura del indumento abaxial ( $\mu\text{m}$ )	327 b	341 b	257 a

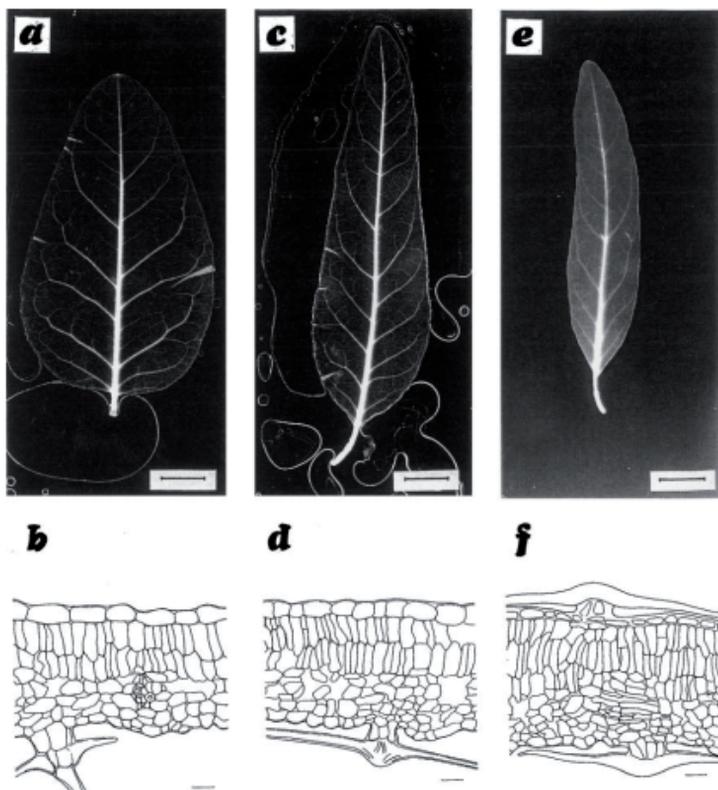
**Tabla III:** Comparación de las características morfológicas y anatómicas de las hojas de *E. angustifolia* desarrolladas a diferentes alturas en los árboles. En cada fila, los valores con la misma letra no son significativamente diferentes a un nivel de 0.05 según el test de Student Newman Keuls´.

	H.I.	H.M.	H.S.
espesor (mm)	0.326 a	0.382 b	0.474 c
area (mm <sup>2</sup> )	1250.08 b	1132.00 ab	955.91 a
volumen(mm <sup>3</sup> )	407.53 a	432.42 a	450.82 a
% mesofilol	73.97 a	74.93 a	81.86 b
% empalizada	60.23 a	58.40 a	62.62 a
% esponjoso	39.77 a	41.60 a	37.38 a

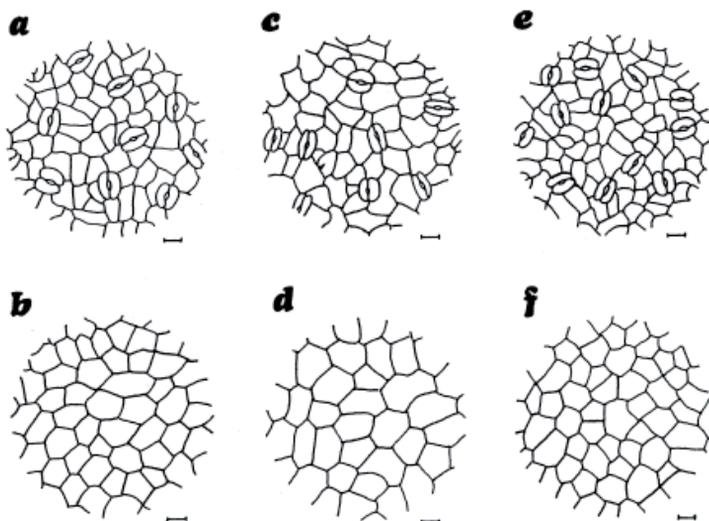
**Tabla IV:** Comparación de las dimensiones de las hojas y de la composición de tejidos en las láminas foliares desarrolladas a diferentes alturas en los árboles. H.I.: Hojas inferiores (< 1 m altura); H.M.: Hojas medias (1-3 m altura); H.S.: Hojas superiores (> 5 m altura). En cada fila, los valores con la misma letra no son significativamente diferentes a un nivel de 0.05 de acuerdo al test de Student Newman Keuls´.

	H.I.	H.M.	H.S.
colenquima	10.04 a	16.97 b	23.90 c
floema	16.44 a	16.30 a	18.75 b
parenquima	54.14 c	48.58 b	35.90 a
xilema	9.42 c	8.82 b	7.20 a
epidermis	9.94 a	9.32 a	14.30 b

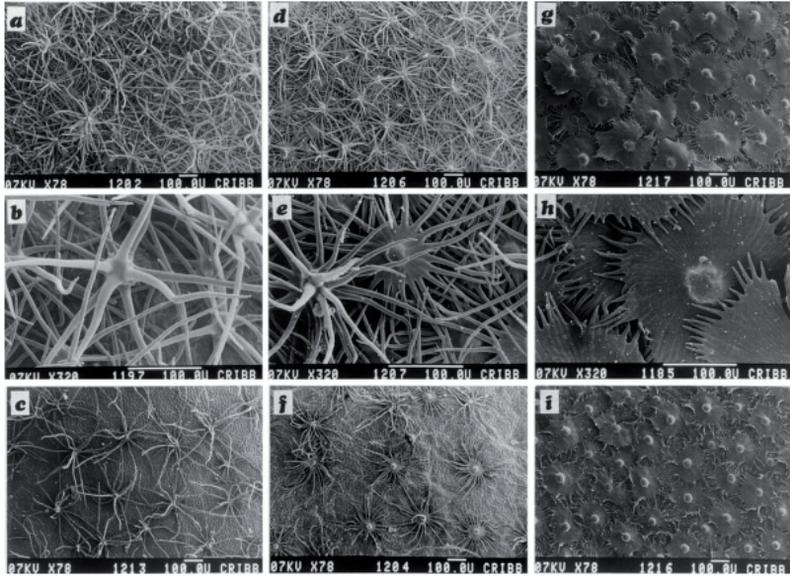
**Tabla V:** Comparación de la composición de tejidos (%) del peciolo de hojas de *E. angustifolia* desarrolladas a diferentes niveles en los árboles. H.I.: Hojas inferiores (< 1 m altura); H.M.: Hojas medias (1-3 m altura); H.S.: Hojas superiores (> 5 m altura). En cada fila, los valores con la misma letra no son significativamente diferentes a un nivel de 0.05 de acuerdo al test de Student Newman Keuls´.



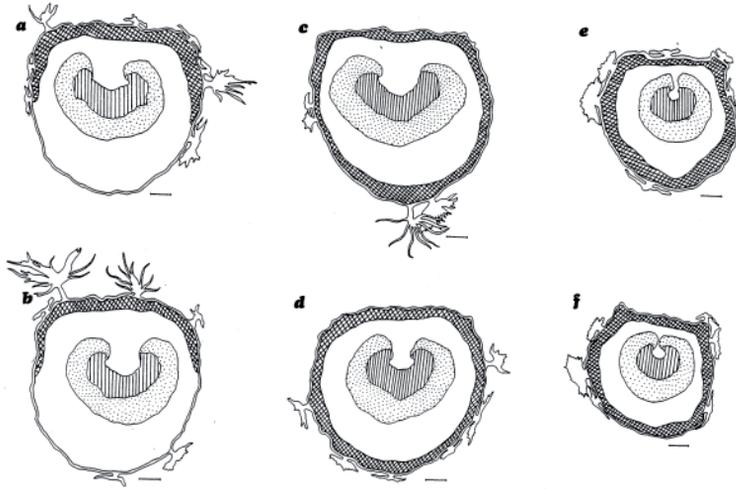
**Figura 45:** Hojas clarificadas de *E. angustifolia* y dibujos de secciones transversales. A y B: hojas inferiores de sombra; C y D: hojas medias semi-sombreada; E y F: hojas superiores expuestas al sol. (Para A, C y E, barra: 1 cm; para B, D y F, barra: 50  $\mu\text{m}$ ).



**Figura 46:** Dibujos de la epidermis abaxial (A, C, E) y adaxial (B, D, F) epidermis (sin tricomas) de *E. angustifolia*. A y B: hojas inferiores de sombra; C y D: hojas medias semisombreadas; E y F: hojas superiores expuestas al sol. (Barra: 10  $\mu$ m).



**Figura 47:** Fotografías con el Microscopio Electrónico de Barrido de la epidermis de *E. angustifolia*. A, B y C: hojas inferiores de sombra; D, E y F: hojas medias semisombreadas; G, H e I: hojas superiores expuestas al sol. A, B, D, E, G y H: epidermis abaxial; C, F e I: epidermis adaxial.



**Figura 48:** Secciones transversales en el extremo basal (A, C y E) y distal (B, D y F) de los peciolo de *E. angustifolia*. A y B: hojas inferiores de sombra; C y D: hojas medias semisombreadas; E y F: hojas superiores expuestas al sol. (blanco externo: epidermis; cuadriculado: colénquima; blanco interno: parenquima; rallado: xilema ; punteado: floema ). (Barra: 150  $\mu$ m).

## Discusión

Las mediciones meteorológicas realizadas durante el estudio demuestran la gran variación en las condiciones ambientales a las cuales están expuestas las hojas de los diferentes niveles analizados. Como el área está incluida dentro de una región semiárida a árida, las temperaturas estivales fuera del estrato inferior sombreado alcanzan valores mucho más elevados que debajo de la canopia. También son notables las diferencias en la humedad del aire, mientras en los estratos inferiores alcanza la saturación cada noche, en la canopia superior expuesta los valores son siempre menores. La alta radiación solar es fuertemente atenuada por el follaje de tal forma que las hojas inferiores pueden considerarse que crecen a la sombra. Como existe una relación exponencial entre la absorción de luz y el área acumulada de follaje, el gradiente de luz a través de la canopia debería incrementarse con mayores valores de radiación incidente (Niinemets, 1996 b).

Si los datos climáticos se consideran en un contexto regional general, se podría asumir que la escasez del recurso agua en el suelo y / o la alta demanda evaporativa de la atmósfera durante las estaciones mas calurosas, inducen situaciones de estrés. La supervivencia de las plantas ante condiciones adversas requiere respuesta plásticas a corto y largo plazo y en el caso de los árboles los mismos pueden desarrollar mecanismos de atenuación del estrés ya sea mediante una adecuada arquitectura de la canopia (Savé et. Al, 1995), desarrollo radical (Fernández et. Al 1988) o heterogeneidad foliar (Niinemets, 1996 b). Cuando el factor limitante es la luz, entre los componentes vegetales de un lugar, son los árboles los que tienen la mayor posibilidad de alcanzar el estrato superior no sombreado, y en este caso la adaptabilidad de la arquitectura de su

copa puede ser mas importante como determinante de la fuerza competitiva que la plasticidad foliar (Niinemets, 1996 a). Sin embargo, cuando los árboles desarrollan sus ramas en diferentes niveles, la canopia de una planta individual está expuesta a diversos ambientes naturales. Es en estos casos cuando la plasticidad morfoanatómica de las hojas frente a las condiciones puntuales resultantes de la combinación de radiación incidente, temperatura y humedad del aire puede ser una de las característica que le confiera a la especie éxito en su permanencia y aun en la competencia con otras especies.

Las diferencias en las dimensiones, especialmente en el ancho de la hojas de *E. angustifolia* pueden tener un significado funcional relacionado a las diferentes condiciones naturales en las cuales se desarrollan. Las ramas de los dos niveles inferiores, con sus anchas hojas ovadas, se desarrollan en un ambiente de baja irradiación, con relativamente alta humedad relativa del ambiente y protegidas del viento. Las hojas superiores, angostas, oblongas o elípticas, están expuestas a alta radiación, baja humedad ambiental y vientos secos. La reducción en las dimensiones de las hojas genera un aumento en disipación convectiva del calor que es importante para contrarrestar el efecto negativo del sobrecalentamiento y las altas tasas de transpiración (Gates, 1980), condiciones estas últimas a las que están expuestas la hojas superiores de *E. angustifolia*.

Las hojas superiores de *E. angustifolia* están inclinadas, especialmente al mediodía, mientras que las medias e inferiores se orientan prácticamente perpendiculares a la luz incidente. Esta característica puede ser relacionada a los altos valores de irradiación registrados en la zona y a los cuales están expuestas las hojas superiores ya que se ha determinado que la luz muy fuerte tiene un impacto negativo en el rendimiento fotosintético (Smith et al, 1997) y

los movimientos de las hojas tendientes a evitar una exposición total contrarrestan parcialmente ese efecto dañino. Más aun, durante los periodos de alta irradiación, las hojas superiores se doblan hacia arriba por la vena media. Las hojas de sombra, en contraposición, deben capturar tanta luz como les sea posible y su orientación ayuda a completar este requerimiento. A pesar que las características del estrato superior, es decir, hojas inclinadas de láminas angostas parecen las adecuadas para evitar el sombreado (Yamada y Suzuki, 1996), la cantidad de radiación solar que llega a los niveles inferiores dentro de un monte de *E. angustifolia* sufre un alto porcentaje de atenuación.

El fenómeno de bicoloración es común entre las especies que ocupan hábitats sombreados; el lado de la hoja opuesto a la incidencia de la luz es siempre de un color más claro que la superficie de la hoja que enfrenta al sol. La cara mas clara puede actuar como una superficie reflectiva y aumentar la participación del mesofilo esponjoso en la fotosíntesis foliar. Smith et al (1997) sugieren que la presencia en ambientes sombreados de hojas finas, horizontales, con lámina bicolor, y con estomas solo en la epidermis abaxial pueden haber evolucionado como respuesta a una presión selectiva para incrementar la captura de luz y evitar, al mismo tiempo el efecto perjudicial de exponer los estomas directamente a los rayos solares, y minimizar la pérdida de agua por transpiración.

En *E. angustifolia* la diferencia de color entre ambas superficies foliares es especialmente evidente en los dos niveles inferiores pero también ocurre en las hojas superiores. Como las hojas de sol tienen una cara adaxial verde gris-plata y una cara abaxial plateada y brillante, y como se doblan hacia arriba a través de la vena media en

condiciones de alta radiación solar, ellas exponen principalmente la cara abaxial altamente reflectiva.

A pesar de que hay ciertas diferencias en la morfología externa de las hojas de *E. angustifolia* desarrolladas a diferentes niveles en un árbol, los modelos de venación principal son iguales en todas ellas, lo cual concuerda con la bibliografía, ya que este es un carácter con valor sistemático (Dilcher, 1974). El aumento en la densidad de venas se correlaciona positivamente con el estrés hídrico en el hábitat (Pyykkö, 1966) y la mayor densidad de areolas en las hojas superiores de *E. angustifolia* puede considerarse una respuesta al hábitat mas seco al cual están sometidas. Ante tales condiciones ambientales de estrés el tamaño proporcionalmente mayor de la vena principal de las hojas superiores implica una ventaja mecánica adicional.

Cuando se tratan de establecer indicadores de xeromorfología o plasticidad, la utilización de solo el tamaño y la morfología de las hojas son insuficientes y deben de tomarse en consideración también los caracteres anatómicos (Fahn y Cutler, 1992).

El mayor espesor de las hojas superiores de *E. angustifolia* se relaciona a una mayor proporción de tejido mesofilico. Estas características han sido mencionadas como mecanismos estructurales que aumentan la fotosíntesis por unidad de área foliar y permiten una mayor eficiencia en el uso del agua. Las hojas de la parte superior de la canopia u hojas de sol tienen mayor tasa de asimilación de carbono y mayor pérdida de agua y son por lo tanto más activas fotosintéticamente (Boardman, 1977). Las hojas expuestas a condiciones de alta irradiación generalmente desarrollan un parenquima en empalizada bien definido y aquellas que crecen en condiciones de baja irradiación u hojas de sombra, son más delgadas

y presentan un parenquima en empalizada menos definido que las anteriores (Vogelmann, 1993). En todas las hojas de *E. angustifolia* estudiadas la distribución de tejidos en el mesófilo fue constante pero el diámetro y la longitud promedio de las células en empalizada son menores en las hojas superiores, en las cuales es común encontrar un tercer estrato, aunque incompleto, de células en empalizada. Un mayor número de células en empalizada en el volumen mesofílico puede implicar un aumento en la eficiencia fotosintética. Las células columnares del tejido en empalizada, además de su contribución en el intercambio de CO<sub>2</sub>, pueden tener también una función óptica (Vogelman, 1989). La direccionalidad de la luz puede afectar los gradientes de luz dentro de las hojas. Vogelmann y Martin (1993) establecieron que el mesófilo en empalizada facilita la penetración de la luz direccional pero no la de la difusa. Esto es particularmente importante en las hojas expuestas a la luz solar directa en la que la irradiancia es altamente colimada.

La epidermis y la cutícula otorgan fortaleza a la hoja. El espesor de la epidermis de las hojas superiores, más expuestas, de *E. angustifolia* es menor si se lo compara con el de las otras hojas, pero la pared tangencial externa es proporcionalmente mayor (medida como pared mas cutícula) y esta es una característica que ha sido relacionada a la adaptación a las condiciones de aridez y/o insolación (Pyykkö, 1966; Fahn y Cutler, 1992).

No se encontraron diferencias en el tamaño de estomas pero la densidad de los mismos aumenta desde las hojas inferiores a las superiores. El tamaño y la densidad de estomas han sido motivo de numerosos estudios y se han relacionado a diferentes factores ambientales (Salisbury, 1927; Shields, 1950; Klich et al, 1996 a, b). Estomas pequeños y en gran número parecen ser característicos de

las hojas xeromórficas (Shields, 1950); sin embargo Meidner y Manfield (1968) han encontrado entre las mesofitas una gran variación en la frecuencia estomática, de manera el grado de eficiencia de los estomas en la regulación de la pérdida de agua no puede relacionarse directamente con su tamaño y frecuencia.

La pubescencia es otra de las características que confieren resistencia al estrés (Ehleringer, 1980; Klich et al, 1996 b) y la presencia de pelos con células muertas en las partes aéreas de las plantas se considera como una adaptación a las condiciones de aridez (Fahn, 1986). Los pelos pueden afectar la transpiración al influenciar el límite de difusión de agua; como un indumento produce una disminución en los movimientos de aire en la superficie de la hoja, crea una zona de aire quieto y reduce la difusión de vapor de agua desde el interior de la hoja hacia la atmósfera. Una influencia indirecta de los tricomas en la economía de agua de la planta es a través de la regulación de la temperatura (Ehleringer, 1980). Las microasperezas o el microrelieve originado por las características anatómicas, como los contornos de las células epidérmicas o las densas capas de tricomas, substancialmente aumentan la reflectancia de las hojas y reducen la absorción de radiación, lo que resulta en una disminución de la temperatura de las hojas y consecuentemente de la tasa de transpiración de las hojas (Karabourniotis et al, 1995; Klich, et al. 1997; McWhorter, 1993; Premachandra et al., 1991). La epidermis abaxial de todas las hojas de *E. angustifolia* está densamente cubierta por pelos. La altura del indumento de las hojas inferiores es mayor que el de las hojas superiores, pero los tricomas de estas últimas, con sus escudos chatos y sobrepuestos, posiblemente constituyan una barrera más fuerte a la difusión gaseosa.

Las hojas inferiores de *E. angustifolia* son las más sensibles a los cambios ambientales y cuando el contenido de agua del suelo disminuye o cuando estas hojas quedan expuestas por la remoción de las plantas adyacentes, los árboles pierden las hojas de sus ramas inferiores (Capítulo II de Fenología). El estrato inferior es también el primero en perder sus hojas al final del periodo de crecimiento, proceso precedido por una disminución en el contenido de agua foliar.

La presencia de una mayor proporción de epidermis y de colénquima en los peciolo de las hojas superiores es un resultado esperado, ya que Pyykkö (1966) señaló que existe una correlación entre el desarrollo de tejido mecánico y la aridez del hábitat.

La variabilidad foliar en *E. angustifolia* puede ser considerada una ventaja adaptativa tanto de las hojas superiores como de las inferiores en una hábitat marcado por fuertes variaciones de radiación solar, temperatura y humedad del aire y exposición al viento. Las hojas superiores muestran muchas características xeromórficas que le permiten al árbol mantener el follaje de su canopia aun frente a condiciones desfavorable (alta radiación solar, alta temperatura, baja humedad) durante el verano. Las hojas inferiores poseen muchas características de las hojas de sombra lo cual le permite a la planta competir por espacio en los estratos inferiores.

Estos datos confirman la hipótesis de que las variaciones en las hojas de *E. angustifolia* en respuesta a la heterogeneidad espacial están relacionadas a sus estrategias ecológicas. Esta especie invasora depende, al menos parcialmente, de su plasticidad foliar, para resistir un gradiente ambiental y para competir con otras especies cuando crece en lugares con heterogeneidad espacial.

**CAPITULO VI**  
**ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA POBLACIÓN**  
**DE *Elaeagnus angustifolia*.**

**Introducción**

El tamaño de una población vegetal está determinado por la persistencia y reproducción de los individuos existentes y por los aportes por inmigración. El crecimiento de la población dependerá de la reproducción de sus componentes en un determinado hábitat.

Si se considera al hábitat como el conjunto de factores en un lugar determinado, que afectan a la planta en su supervivencia y reproducción, un hábitat “favorable” es el que le ofrece a la especie posibilidad de crecimiento poblacional o al menos la existencia de un nivel poblacional constante.

En un hábitat uniforme en tiempo y espacio, las condiciones homogéneas para una especie permitirían que su población creciera paulatinamente hasta alcanzar la máxima densidad, expandiéndose luego por los bordes. Sin embargo, estas condiciones uniformes y estables no perduran mucho tiempo y lo que es factible esperar en condiciones naturales es encontrar en un área un mosaico de microhábitats con diferentes condiciones para el crecimiento de la especie (Ogden, 1985; Kohyama y Shigesada, 1995; Schaffner, 1999). Aun más, en una determinada zona, las unidades del mosaico pueden encontrarse contiguas o aisladas. Si las unidades están contiguas la especie va a poder desplazarse de una a otra. Si las unidades están aisladas, la posibilidad de poblar nuevos sitios va a depender de si la distancia entre unidades es mayor o menor a la distancia posible de dispersión de la especie. Cualquiera que sea la distancia, una vez que la dispersión la superó

y una especie se introdujo en un área que le resulta un hábitat favorable puede invadir y colonizar e incluso alcanzar niveles perjudiciales para el aprovechamiento de la misma, cualquiera sea este.

Cuando se trata de plantas nocivas, lo importante sería poder evitar la introducción de la especie en el área pero normalmente el problema que puede presentar una especie solo se vuelve evidente cuando esta ya ha invadido el área (Mack, 1996; Wade, 1997). Esta es una de las razones por las cuales hay tan pocos estudios de introducción y colonización por especies invasoras que expongan datos de la secuencia de invasión (Drake *et al.* 1989; Kowarik, 1990, 1996; Pisek *et al.* 1995). Cuando el problema ya está establecido solo queda la posibilidad de estudiar la velocidad de proliferación, el incremento máximo posible y la forma en que este puede detenerse o revertirse, con la esperanza de manejar la población invasora. El estado actual de la población, el conocimiento del hábitat y de los cambios ambientales anteriores puede permitirnos hacer un análisis retrospectivo de la posible secuencia de invasión (Daubenmire, 1968; Henry y Swan, 1974; Odgen, 1985).

Para un lugar y momento, una población tiene un “estado o estructura” y los cambios en el tiempo determinan la “dinámica” de esa población (Cousens y Mortimer, 1995).

Uno de los principales objetivos de la ecología vegetal es entender los procesos que generan modelos en las comunidades (Ishikawa *et al.* 1995) y son numerosos los estudios sobre los mecanismos de coexistencia de especies (Lang y Knight, 1983; Veblen, 1986; Clark y Clark, 1992; Kubota, 1997). Las causas de los cambios o la dinámica, van a ser tanto intrínsecas a la población

(dependientes de la densidad y de los individuos que la componen) como extrínsecas (dependientes del ambiente) (Lawton y Putz, 1988; Greene *et al.* 1992; Kubota, 1995).

Para evaluar la heterogeneidad de la estructura poblacional es importante conocer las variables climáticas, la topografía, la profundidad y estructura del suelo y sus características físicas y químicas, la acumulación de materia orgánica, su contenido de humedad y relacionarlas a la estructura forestal aérea y también la subterránea (Parikesit *et al.*, 1995; Enoki *et al.* 1996). La cantidad de suelo que hay sobre una capa limitante y su textura nos permiten inferir su capacidad para retener agua y nutrientes (Burke, 1989), la cantidad de materia orgánica nos permite determinar las diferencias en las tasas de descomposición y en la disponibilidad de agua y/o nutrientes (Takeda y Kaneko, 1988). La evaluación de las características de una especie en particular, ya sea en su estructura subterránea como aérea, incluyendo la densidad de individuos, el diámetro, la altura y ordenamiento de sus tallos y la distribución de raíces nos permite evaluar el rol de la plasticidad morfológica de la especie en estudio, en relación a la heterogeneidad ambiental.

Cuando se analiza la dinámica de poblaciones básicamente se mide la variable estructura en el tiempo (número de individuos por unidad de área o de longitud). Ya que las plantas superiores pasan por diferentes estadios durante su crecimiento y desarrollo, hay que definir cada individuo al describir la estructura poblacional (Halpern y Spies, 1995; Hara, 1995)

## **Materiales y Métodos**

En una primera etapa identifiqué las zonas con diferencias en la estructura poblacional para definir los sitios de muestreo.

A partir de la descripción general del área de estudio (Introducción) se infiere que existe una gradación de condiciones edáficas y ambientales entre la zona del valle ocupada por el curso de agua y las bardas que lo limitan. En la descripción de la población de *E. angustifolia* ya mencioné que la misma se ha establecido y ha invadido la zona comprendida entre la orilla del agua, islotes inclusive, hasta una terraza, de poca altura y formada generalmente como consecuencia de las variaciones en el recorrido del curso de agua del Río Negro. El suelo de la zona en la cual se encuentra la especie es de origen aluvial y presenta variaciones en la cantidad y característica de los diferentes estratos.

Definí cuatro zonas o unidades del mosaico de condiciones favorables para el crecimiento de *E. angustifolia* como representativas de las diversas situaciones que se repiten en el valle ya que mis observaciones tienden a diferenciarlas por su estructura poblacional, los modelos de ramificación de la especie en estudio y a relacionarlas con su ubicación topográfica. La figura 49 muestra un hipotético perfil simplificado del área de estudio en el que se incorporan las cuatro condiciones favorables que a continuación defino.

➤ **Zona 1-** Aledaña al curso de agua, albardón, árboles grandes alternando con arbustos asimétricos muy ramificados en la base y de diferentes edades.

➤ **Zona 2-** Paleocauce y zonas de inundación periódica, mas bajas que el resto del perfil. Población de arbustos de diferentes edades, muy ramificados en la base.

➤ **Zona 3-** Planicie. Las plantas de *E. angustifolia* presentan en su mayoría porte arbóreo, dependiendo su modelo de ramificación del grado de competencia con otros árboles.

➤ **Zona 4-** Pie de terraza o base de la pendiente. Marca el límite de la población de *E. angustifolia*. Baja densidad de plantas, en su mayoría árboles y arbustos asimétricos de troncos múltiples y tortuosos. Escasa presencia de arbustos en desarrollo.

Las cuatro condiciones favorables fueron caracterizadas mediante el análisis químico y físico de suelos, determinación de la humedad y temperatura del mismo. En muestras de suelo obtenidas en el estrato de 0 a 20 cm se determinó porcentaje de materia orgánica (MO%), nitrógeno total (Nt %), fósforo disponible (Pd ppm suelo) y potasio asimilable (K asim ppm suelo).. En muestras extraídas de todos los estratos analizados en los diferentes perfiles se determinó pH en una pasta suelo/agua con relación 1:2,5, conductividad eléctrica (mmhos/cm) y sodio, calcio y magnesio (meq/L) en el extracto de saturación del suelo. Los análisis fueron realizados por personal del laboratorio del LANAQUI, CERZOS, Bahía Blanca. La humedad del suelo a diferentes profundidades se determinó mensualmente por métodos gravimétricos. La temperatura del suelo se determinó a diferentes profundidades mediante termómetros a los que se agregaron geotermógrafos de registro continuo en uno de los años de estudio. Los datos de temperatura y humedad del suelo se exponen en el Capítulo VII de Dinámica de crecimiento radical. En cada condición topográfica se realizaron calicatas para describir el perfil del suelo.

La estructura y la dinámica de la población se determinaron mediante el relevamiento de individuos, la descripción de su porte,

la altura, el número y diámetro de los troncos y se hizo un seguimiento en 10 transectas de 40 m de longitud, durante tres ciclos de crecimiento.

Se exponen los resultados numéricos de cuatro de esos perfiles esquematizando en un diagrama las características de los componentes arbóreos y arbustivos hacia el final del periodo de estudio.

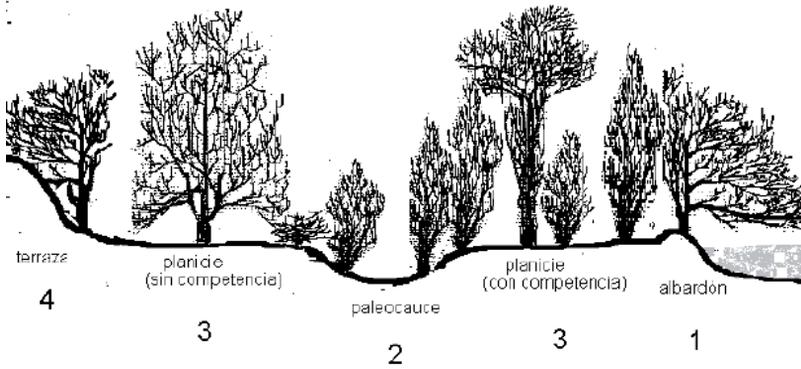
El **Perfil I** se extiende desde la margen del curso de agua hasta la terraza e incluye una angosta planicie densamente poblada, o sea que en el se encuentran las zonas 1, 3 y 4 y no incluye la 2 o paleocause.

El **Perfil II** incluye una amplia planicie (zona 3) con paleocausas (zona 2) de poca profundidad y corresponde al área inicial de invasión de *E. angustifolia* por lo que es donde se encuentran los ejemplares de más edad.

El **Perfil III** representa una amplia planicie (zona 3), entre el albardón (zona 1) y la terraza (zona 4), en la cual anterior a la introducción de *E. angustifolia* la población estaba compuesta por chañar (*G. decorticans*), tamarisco (*T. gallica*) y sauces (*S. humboldtiana*).

El **Perfil IV** incluye una planicie en declive (zona 3), entre el albardón (zona 1) y la terraza (zona 4) en cuya población previa predominaban los sauces (*S. humboldtiana*).

Mediante gráficos secuenciales se describen otros dos perfiles que proporcionan datos importantes, como son la respuesta de *E. angustifolia* a una inundación prolongada (**Perfil V**) y la progresiva invasión en un área de pasturas naturales (**Perfil VI**).



**Figura 49:** Perfil hipotético simplificado del área de relevamiento, considerando solo la presencia de *E. angustifolia*, con sus modelos predominantes de ramificación, de acuerdo a cada una de las condiciones favorables para su crecimiento.

## Resultados

Las siguientes tablas (VI, VII, VIII y IX) presentan los datos edáficos de las diferentes zonas favorables y a continuación se incorporan los perfiles analizados (Figuras 50 a 55) y las tablas de resultados (X, XI, XII y XIII).

**Tabla VI: Datos edáficos de la Zona 1: albardón**

profundidad	CO3Ca	Textura	Comentarios
0-20 cm	(-)	franco-arenosa	liviana, poca arcilla. arena fina dominante.
20-40 cm	(X)	franca neta	arena muy fina. Mas arcilla que la anterior.
40-60	(X)	fr-arenosa a franca	intermedio. Un poco más de arcilla (16%) que la anterior.

prof.	pH	C.E.	Na	Ca	Mg	RAS	MO%	Nt%	Pd ppm	K. ppm
0-20	8,3	2,09	14,1	4,1	2,3	7,88	1,31	0,072	9,5	1470
20-40	8,2	4,59	26,9	10,7	7,3	8,96				
60-60	8,5	3,26	23,9	4,3	2,9	12,48				

**Tabla VII: Datos edáficos de la Zona 2: paleocauce**

profundidad	CO3Ca	Textura	Comentarios
0-20 cm	(-)	arcillosa a arcillo-limosa	muy pesado, mas del 40% de arcilla
20-40 cm	(-)	franca arenosa	mezcla de material. Podría ser como un arenoso franco grueso con interstratificación con capas de texturas más finas.
Abajo	(X)	franca a franca limosa	pesada

prof.	pH	C.E.	Na	Ca	Mg	RAS	MO%	Nt%	Pd ppm	K. ppm
0-20	8,4	1,31	10,7	1,3	0,9	10,20	2,99	1,151	9,3	1483
20-40	7,8	4,87	15,9	29,0	3,3	3,95				

40-60	8,1	0,48	2,8	1,2	0,7	2,87				
-------	-----	------	-----	-----	-----	------	--	--	--	--

**Tabla VIII: Datos edáficos de la Zona 3: planicie**

profundidad	CO3Ca	Textura	Comentarios
0-20	(-)	franca-arcillosa	aproxim. 30% arcilla. Estructura en bloques subangulares medios y finos moderados.
20-40	(-)	franca-arc-arenosa	mucho mica
40-60	(-)	arenoso	arena bastante gruesa
60-80	(X)	franca-arenosa	menos del 15% de arcilla

prof.	pH	C.E.	Na	Ca	Mg	RAS	MO%	Nt%	Pd ppm	K. ppm
0-20	8,4	0,92	6,6	1,5	0,8	6,15	3,02	0,155	29,3	717
20-40	8,3	1,71	12,0	2,4	1,7	8,38				
40-60	7,9	1,64	8,6	3,7	3,8	4,44				
60-80	8,1	0,83	4,2	2,5	1,3	3,04				

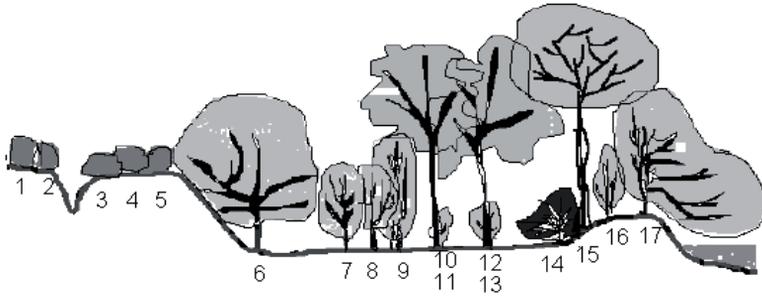
**Tabla IX: Datos edáficos de la Zona 4: base de terraza**

profundidad	CO3Ca	Textura	Comentarios
0-20	(X)	franca-arc.-arenosa	
20-40	(V) vestigios	franca-arenosa	
40-60	(X)	franca-arenosa liviana	arena mas gruesa que en la capa anterior.
60-80	(X / )	franca-arenosa liviana	mas arcilla que en la capa anterior, estructura mala. Problema físico, agregados en lámina, como compactado.

prof.	pH	C.E.	Na	Ca	Mg	RAS	MO%	Nt%	Pd ppm	K. ppm
0-20	8,0	2,52	13,9	8,1	3,2	5,85	1,57	0,077	8,6	699
20-40	8,1	3,09	19,2	8,4	2,9	8,07				
40-60	8,9	1,54	12,6	1,5	0,7	12,01				
60-80	8,3	0,60	4,6	0,7	0,5	5,93				



**A**



**B**

**Figura 50: Perfil I.** Área densamente poblada. La planicie que se encuentra entre la terraza y el albardón tiene solo 20 metros y ha estado originalmente poblada por sauces. A: Aspecto de área vista desde la terraza. B. Esquema simplificado del perfil, al final del periodo de observación. Los números corresponden a cada individuo vegetal y se describen en la tabla correspondiente.

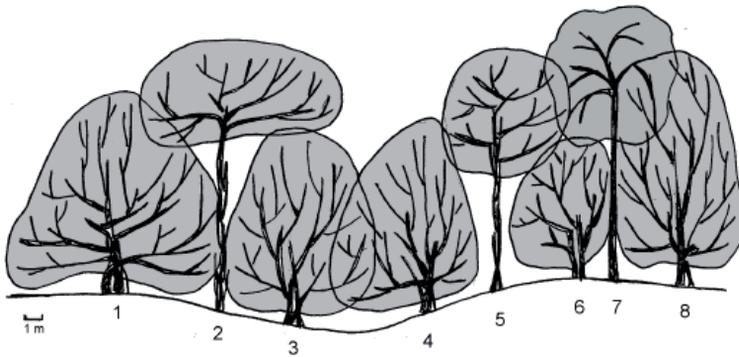
Nº	Especie – nombre vulgar	porte-forma	año	Ø follaje (m)	≠ (%)	altura (m)	≠ (%)	Nº tallos	Ø tallos (cm)
1	Larrea	arbustiva	1	1,20		1,30		5	2 a 6
	<i>divaricata</i>	monte	2	1,20	+0	1,30	+0	5	2 a 6
	Jarilla		3	1,25	+4	1,30	+0	5	2 a 6
2	Larrea	arbustiva	1	1,10		1,05		3	2 a 5
	<i>divaricata</i>	monte	2	1,12	+1,8	1,10	+4,8	3	2 a 5
	Jarilla		3	1,20	+7,1	1,10	+0	3	2 a 5
3	Larrea	arbustiva	1	1,80		1,00		4	2 a 6
	<i>divaricata</i>	monte	2	1,80	+0	1,00	+0	4	2 a 6
	Jarilla		3	1,90	+5,5	1,00	+0	4	2 a 6
4	Larrea	arbustiva	1	1,60		1,40		2	5
	<i>divaricata</i>	monte	2	1,60	+0	1,40	+0	2	5
	Jarilla		3	1,60	+0	1,40	+0	2	5
5	Larrea	arbustivo	1	1,10		1,10		3	2 a 4
	<i>divaricata</i>	monte	2	1,20	+9	1,10	+0	3	2 a 4
	Jarilla		3	1,20	+0	1,10	+0	3	2 a 4
6	Elaeagnus	arbóreo	1	3,10 +2,20		6,00		2	20/25
	<i>angustifolia</i>	irregular	2	3,20 + 2,30	+3,8	6,50	+8,3	2	20/25
	O. Bohemia		3	3,40 + 2,40	+5,4	7,00	+7,7	2	20/25
7	Elaeagnus	arbustivo	1	0,60		0,80		3	2/3/4
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	1,50	+150	2,20	+175	3	3/5/8
	O. Bohemia		3	2,10	+40	4,00	+82	3	7/8/12
8	Elaeagnus	arbustivo	1	0,80		0,90		4	2/2/5/3
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	1,20	+50	2,10	+133	4	4/4/10/8
	O. Bohemia		3	2,40	+100	4,00	+90	4	7/8/15/15
9	Elaeagnus	arbustivo	1	0,90		1,80		3	2/5/5
	<i>angustifolia</i>	elíptico	2	1,60	+78	3,70	+106	3	3/6/6
	O. Bohemia		3	2,00	+25	5,20	+41	3	6/10/12
10	Salix	arbóreo	1	6,00		9,50		1	30
	humbold		2	6,00	0	9,50	+0	1	30
	Sauce colorado		3	6,00	0	9,50	+0	1	30

11	Elaeagnus	arbustivo	1	-----					
	angustifolia	elíptico	2	0,60		0,80		2	1/2
	O. Bohemia		3	1,10	+83	2,00	+150	3	2/4/6
12	Salix	arbóreo	1	6,00		10,00		1	35
	humbold		2	6,00		10,00	+0	1	35
	Sauce colorado		3	6,50	+8	10,00	+0	1	35
13	Elaeagnus	arbustivo	1	-----					
	angustifolia	globoso	2	0,80		1,00		3	1/1/2
	O. Bohemia		3	1,60	+100	2,20	+120	4	2/3/3/4
14	Rosa	arbustivo	1	1,10		1,80		>10	1 a 5
	<i>rubiginosa</i>		2	1,50	+36	2,50	+39	>10	1 a 5
	Rosa mosqueta		3	2,00	+25	3,00	+20	>10	1 a 5
15	Elaeagnus	arbóreo	1	5,40		9,00		2	18/30
	angustifolia	sombrilla	2	6,00	+11	9,50	+5,6	2	18/30
	O. Bohemia		3	6,00	+0	10,00	+5,3	2	18/30
16	Elaeagnus	arbustivo	1	-----					
	angustifolia	elíptico	2	0,70		1,40		2	2/5
	O. Bohemia		3	1,20	+71	3,20	+129	3	4/7/12
17	Elaeagnus	arbóreo	1	1,20 + 3, 80		2,50		3	8/15/20
	angustifolia	irregular	2	1,30 + 4, 50	+16	4,90	+96	3	10/16/22
	O. Bohemia		3	1,70 + 5,30	+20	5,80	+18	3	10/16/22

**Tabla X: Perfil I.** Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años.



**A**



**B**

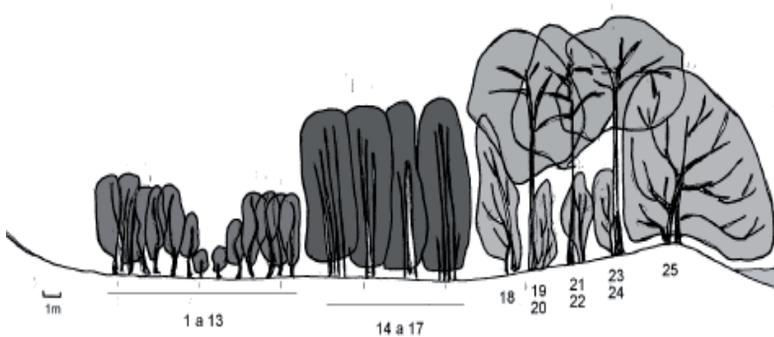
**Figura 51: Perfil II.** Área donde se encuentran ejemplares grandes de *E. angustifolia* que corresponde al lugar donde se detectaron las primeras plantas en la zona. Planicie con paleocauces de poca profundidad. Prácticamente no hay ejemplares nuevos y pocos representantes de otras especies, a excepción de algunos sauces (*S. humboldtiana*). A: Aspecto de área vista desde uno de sus bordes. B: Esquema simplificado del perfil, al final del periodo de observación. Los números corresponden a cada individuo vegetal y se describen en la tabla correspondiente.

N	Especie – nombre vulgar	porte-forma	año	Ø follaje (m)	≠ (%)	altura (m)	≠ (%)	Nº tallos	Ø tallos (cm)
1	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	10		10		3	20/20/25
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	12	+20	10,5	+5	3	20/20/25
	O. Bohemia		3	12	+0	11	+4,7	3	20/20/25
2	<i>Elaeagnus</i>	arbóreo	1	10		10		2	20/28
	<i>angustifolia</i>	sombrilla	2	11	+10	12	+20	2	25/30
	O. Bohemia		3	11	+0	15	+25	2	26/31
3	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	7		8		3	25/20/21
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	8	+14	8,5	+6	3	25/22/24
	O. Bohemia		3	8,5	+6	10	+18	3	25/25/25
4	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	6		9		4	12/21/20/25
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	7	+16	10	+11	4	18/22/20/25
	O. Bohemia		3	8	+14	11	+10	4	20/24/20/25
5	<i>Elaeagnus</i>	arbóreo	1	3		8		2	25/23
	<i>angustifolia</i>	sombrilla	2	5	+67	10	+25	1	29
	O. Bohemia		3	7	+40	13	+30	1	34
6	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	1,5		4		3	8/12/10
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	4	+166	6	+50	3	10/15/13
	O. Bohemia		3	6	+50	8	+33	3	13/18/16
7	<i>Salix</i>	arbóreo	1	7		15		1	28
	<i>humboldtiana</i>		2	7	+0	15	+0	1	28
	Sauce		3	7,5	+7	15	+0	1	28
8	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	6		10		2	20/31
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	7	+16	11	+10	3	22/31/5
	O. Bohemia		3	7,5	+7	13	+18	3	22/3/7

**Tabla XI: Perfil II.** Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años.



**A**



**B**

**Figura 52: Perfil III.** Planicie de 40 metros de ancho entre la terraza y el curso de agua. *E. angustifolia* no logra introducirse entre las poblaciones de *G. decorticans* o de *T. gallica* establecidas con anterioridad y solo es exitosa sobre el albardón o debajo de los sauces. A: Aspecto de área vista desde la terraza. B: Esquema simplificado del perfil, al final del periodo de observación. Los números corresponden a cada individuo vegetal y se describen en la tabla correspondiente.

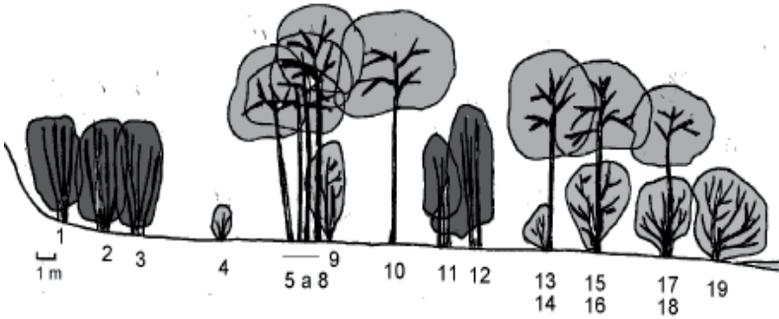
Nº	Especie nombre	porte-forma	año	Ø follaje (m)	altura (m)	Nº tallos	Ø tallos (cm)
13	<i>Geoffrea decorticans</i>	arbustivo	1	0,80	0,90	1 a 3	2 a 13
	2		a	a			
	3		2,00	2,30			
14	<i>Tamarix gallica</i>	arbustivo	1	2,50	4,00	> 5	5 a 25
	2		a	a			
	3		3,50	5,50			
18	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	arbustivo	1	1,00	2,00	3	10/8/12
			2	2,00	4,10	4	15/10/13/4
	O. Bohemia		3	2,50	6,50	4	20/12/16/7
19	<i>Salix humboldtiana</i>	arbóreo	1	6,00	9,00	1	28
			2	6,00	9,00	1	28
	Sauce		3	6,00	9,00	1	28
20	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	arbustivo	1	----	----	----	-----
			2	0,80	1,10	3	2/5/4
	O. Bohemia		3	1,50	3,50	4	4/9/8
21	<i>Salix humboldtiana</i>	arbóreo	1	5,00	10,00	1	31
			2	5,00	10,00	1	31
	Sauce		3	5,00	10,00	1	31
22	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	arbustivo	1	0,30	0,40	3	2/2/2
			2	0,90	1,20	3	4/3/6
	O. Bohemia		3	1,80	3,30	3	6/6/10
23	<i>Salix humboldtiana</i>	arbóreo	1	6,00	10,00	1	33
			2	6,00	10,00	1	33
	Sauce		3	6,00	10,00	1	33
24	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	arbustivo	1	0,60	0,60	3	2/2/3
			2	1,20	1,90	3	5/4/8
	O Bohemia		3	2,00	3,40	4	6/6/10/2
25	<i>Elaeagnus angustifolia</i>	arbustivo	1	1,60 + 2,50	5,00	2	25/33
			2	2,00 + 3,50	6,00	2	28/26
	O. Bohemia		3	2,00 + 4,50	7,00	2	29/29

**Tabla XII: Perfil III.** Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años.



A-1

A-2



B

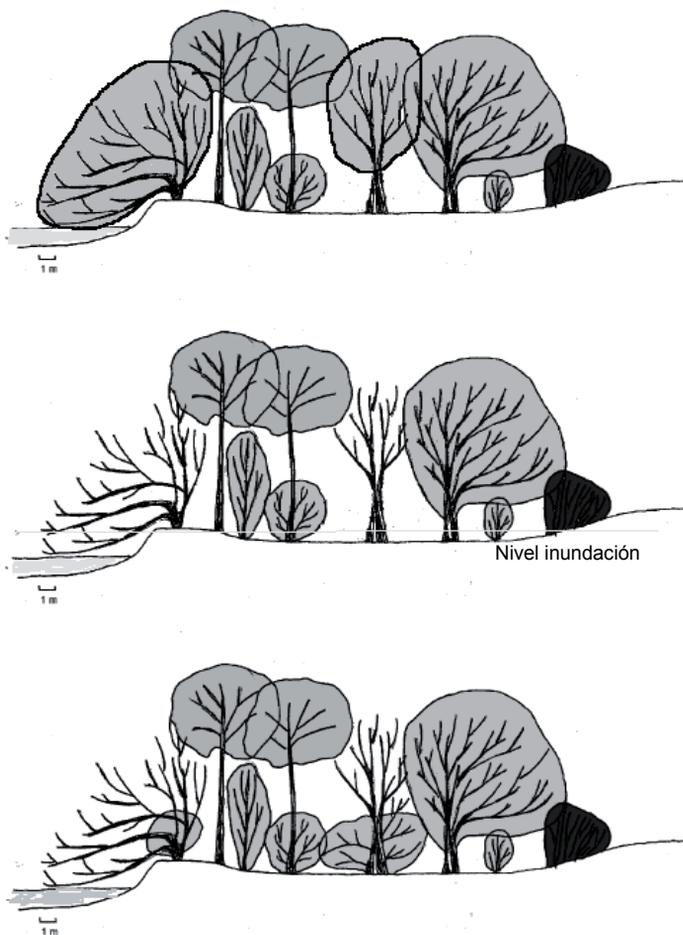
**Figura 53: Perfil IV.** Incluye una planicie en declive, entre el albardón y la terraza en cuya población previa predominaban los sauces (*S. humboldtiana*).

Cuando *E. angustifolia* logra reproducirse debajo de los sauces su crecimiento es muy rápido. A-1 y A-2: Aspecto de área en dos años consecutivos donde puede observarse la base de los sauces y el crecimiento de *E. angustifolia*. B: Esquema simplificado del perfil, al final del periodo de observación. Los números corresponden a cada individuo vegetal y se describen en la tabla correspondiente.

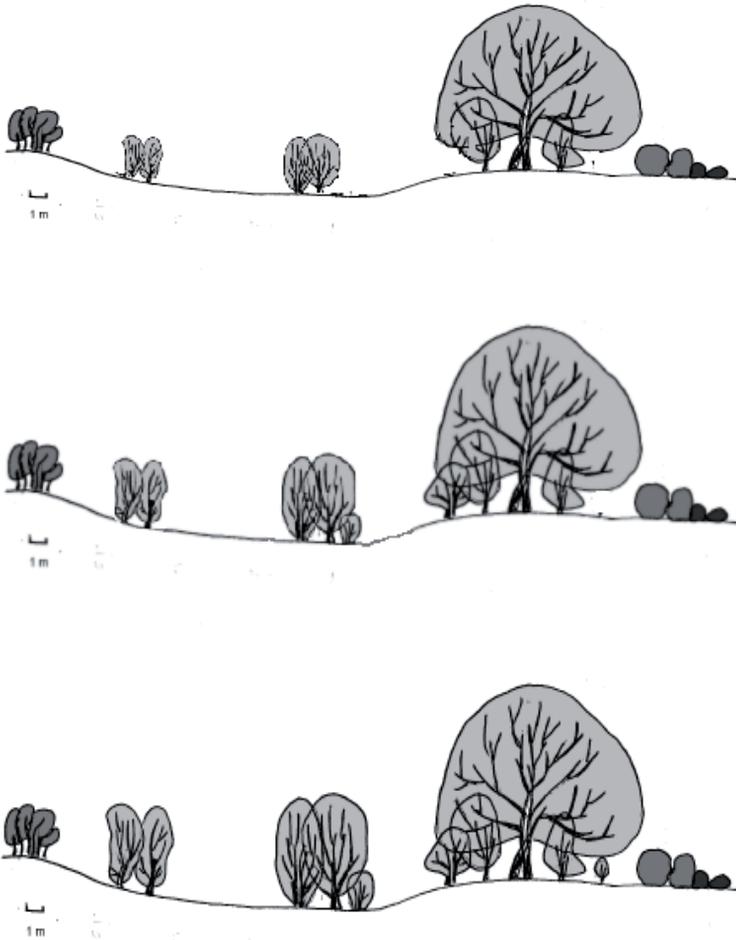
Nº	Especie – nombre	porte-forma	año	Ø follaje (m)	≠ (%)	altura (m)	≠ (%)	Nº tallos	Ø tallos (cm)
1	<i>Tamarix</i>	arbustivo	1	2,50		4,00		>5	6 a 25
	<i>gallica</i>		2	3,50	+40	4,50	+12	>5	6 a 25
	Tamarisco		3	3,50	+0	4,50	+0	>5	6 a 25
2	<i>Tamarix</i>	arbustivo	1	2,50		4,50		>5	6 a 25
	<i>gallica</i>		2	3,00	+20	4,50	+0	>5	6 a 25
	Tamarisco		3	3,00	+0	4,50	+0	>5	6 a 25
3	<i>Tamarix</i>	arbustivo	1	2,50		4,00		>5	6 a 25
	<i>gallica</i>		2	2,50	+0	4,00	+0	>5	6 a 25
	Tamarisco		3	3,00	+20	4,00	+0	>5	6 a 25
4	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	----		----		----	----
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	----		----		----	----
	O. Bohemia		3	1,00		1,20		2	5/7
5 a 8	<i>Salix humboldtiana</i> Sauce	arbóreo	1 2 3	4 a 5		8 a 10		1	25 a 33
9	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	0,80		1,20		3	8/12/12
	<i>angustifolia</i>	elíptico	2	1,20	+50	2,20	+83	3	10/14/15
	O. Bohemia		3	2,00	+67	4,00	+82	4	11/14/18/ 4
10	<i>Salix</i>	arbóreo	1	6,00		9,00		1	31
	<i>humboldtiana</i>		2	6,00	+0	9,00	+0	1	31
	Sauce		3	6,00	+0	9,00	+0	1	31
11	<i>Tamarix</i>	arbustivo	1	2,00		3,00		>5	6 a 25
	<i>gallica</i>		2	2,20	+10	4,00	+33	>5	6 a 25
	Tamarisco		3	2,20	+0	4,00	+0	>5	6 a 25
12	<i>Tamarix</i>	arbustivo	1	2,30		4,00		>5	6 a 25
	<i>gallica</i>		2	2,40	+4	4,50	+12	>5	6 a 25
	Tamarisco		3	2,50	+4	5,00	+11	>5	6 a 25
13	<i>Salix</i>	arbóreo	1	4,00		8,00		1	30
	<i>humboldtiana</i>		2	4,00	+0	8,00	+0	1	30
	Sauce		3	4,00	+0	8,00	+0	1	30
14	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	---		----			

	<i>angustifolia</i>	globoso	2	0,30		0,30		2	2/5
	O. Bohemia		3	1,30	+33 3	1,80	+50 0	3	5/9/3
15	<i>Salix</i>	arbóreo	1	5,00		7,00		1	31
	<i>humboldtiana</i>		2	5,00	+0	7,00	+0	1	31
	Sauce		3	5,00	+0	7,00	+0	1	31
16	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	0,70		0,60		2	3/6
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	1,80	+15 7	2,00	+23 3	3	6/8/2
	O. Bohemia		3	3,00	+66	4,00	+10 0	3	10/9/5
17	<i>Salix</i>	arbóreo	1	4,00		7,00		1	35
	<i>humboldtiana</i>		2	4,00	+0	7,00	+0	1	35
	Sauce		3	4,00	+0	7,00	+0	1	35
18	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	1,60		1,20		2	6/8
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	2,50	+56	2,10	+75	3	8/12/2
	O. Bohemia		3	3,00	+20	3,50	+66	3	16/15/5
19	<i>Elaeagnus</i>	arbustivo	1	1,20		1,80		3	12/16/13
	<i>angustifolia</i>	globoso	2	2,80	+13 3	2,80	+55	3	17/20/14
	O. Bohemia		3	3,50	+25	4,00	+43	3	19/25/17

**Tabla XIII: Perfil IV.** Se identifican cada uno de los individuos numerados en el esquema correspondiente y se adjuntan los datos registrados durante tres años.



**Figura 54: Perfil V.** Los gráficos muestran el perfil en tres años consecutivos. El primero muestra una población ya establecida a la orilla de un curso de agua, el segundo muestra el nivel que alcanzó el agua en la inundación del invierno del 2001 y como afectó a dos árboles de *E. angustifolia* que al verano siguiente no produjeron hojas y estaban aparentemente muertos y el tercero muestra el rebrote en el siguiente ciclo de crecimiento.



**Figura 55: Perfil VI.** Los gráficos muestran el perfil en tres años consecutivo en un área en proceso de invasión correspondiente a un paleocauce con pastizales naturales

## Discusión

La estructura y la dinámica de las poblaciones de *E. angustifolia* en el área de estudio están relacionadas a las características de cada una de las cuatro zonas definidas como favorables para su crecimiento, así como a la demografía previa y a eventos climáticos puntuales.

Las zonas favorables son diferentes en sus características topográficas y edáficas.

Los albardones o bordes cercanos a los cursos de agua (Zona 1) presentan una textura liviana y arenosa en todo su perfil, con un pH ligeramente alcalino y un aumento progresivo de la conductividad eléctrica y el contenido de sodio con la profundidad.

Los paleocauces o canales (Zona 2) formados por antiguos cursos de agua presentan suelos muy pesados predominando la textura arcillosa, aunque con ciertas interestratificaciones arenosas, características de suelos que son predominantemente aluviales, tienen pH ligeramente alcalino y casi un 3 % de materia orgánica en las capas superiores sódicas y son salinos en la capa entre los 20 y 40 cm de profundidad. Se caracterizan por su inundación periódica o al menos por el ascenso de la napa freática hasta niveles cercanos a la superficie, durante los aumentos de caudal del Río Negro.

Las planicies o áreas más planas (Zona 3) tienen un perfil de textura variable, con arcillas en las capas superiores y arena en diferentes proporciones en las capas inferiores, con pH ligeramente alcalino y más del 3 % de materia orgánica en los estratos superiores. No presentan estratos salinos ni sódicos.

Las zonas ubicadas en la base de la terraza (Zona 4) presentan un suelo liviano en las capas superiores pero hacia las

capas inferiores se detectan problemas físicos en forma de agregados en lámina o compactados. No acumulan materia orgánica en superficie.

Analizando la evolución de las poblaciones en los perfiles se pueden sacar conclusiones de los ambientes preferidos por *E. angustifolia*, su adaptación alométrica, su velocidad de crecimiento y sus relaciones y competencias con otras especies de acuerdo a su estado de desarrollo.

A partir de los datos del **Perfil I**, que se extiende desde la margen del curso de agua hasta la terraza e incluye una angosta planicie densamente poblada, o sea que en el se encuentran las zonas 1, 3 y 4 y no incluye la 2 o paleocauce, se puede afirmar que:

- generalmente *E. angustifolia* invade desde los márgenes del río hasta las terrazas que el mismo ha formado al variar su curso.

- la vegetación en la parte superior de la terraza está compuesta principalmente por arbustos xerófitos de crecimiento lento.

- Los representantes de *E. angustifolia* que crecen al pie de la terraza tienen porte arboreo/arbustivo de forma irregular y se desarrollan muy lentamente.

- En la planicie *E. angustifolia* crece inicialmente en forma arbustiva, desarrollándose muy rápidamente aun cuando se encuentra bajo ejemplares de sauces (*S. hulboldtiana*), llegando hasta triplicar su altura y diámetro de copa en un ciclo de crecimiento.

- Los árboles desarrollados en áreas densamente pobladas adquieren gran altura rápidamente, adoptando la ramificación que conduce a la forma “de sombrilla” y posteriormente su crecimiento se hace más lento.

- Los árboles/arbustos que se desarrollan en el albardón adquieren forma irregular desarrollándose principalmente hacia la zona libre de competencia por luz que le facilita el curso de agua.

Como ya expuse en el capítulo de modelos de ramificación, *E. angustifolia* presenta cambios alométricos como respuesta a la disponibilidad de luz. Este tipo de variaciones en la forma de los árboles ha sido ampliamente mencionado en la bibliografía (Koike *et al.* 1990; Umeki, 1995). Si la disponibilidad de luz alrededor de los árboles es horizontalmente heterogénea, la planta produce una copa asimétrica mediante el crecimiento diferencial de sus ramas (Solangaarachchi y Harper, 1989; Novoplansky *et al.* 1990) que se considera una adaptación mediante la cual pueden ubicar su follaje para interceptar más luz. Este es el caso de *E. angustifolia* cuando se desarrolla en los albardones, donde hacia un lado sufren competencia y hacia otro lindan con el curso de agua que les provee un ambiente de alta luminosidad. Una reacción alométrica similar tienen los individuos que se desarrollan al pie de la terraza, que orientan el crecimiento de sus ramas hacia la zona donde crecen solo arbustivas que no interfieren significativamente en la incidencia de la luz. Contrariamente, en la planicie la ramificación es simétrica pero varía con la densidad poblacional llegando al extremo de producirse el fenómeno de purificación del tronco cuando la competencia basal es elevada y crea un efecto de sombra importante.

Cuando se analiza el **Perfil II**, que corresponden al lugar donde se detectaron las primeras plantas durante la invasión de *E. angustifolia*, que topográficamente es una amplia planicie con paleocauces poco profundos, se encuentra una población monoespecífica con ejemplares muy desarrollados, con un

crecimiento actual muy lento, sin variación en el número de tallos, con porte arbustivo globoso o arbóreo en sombrilla. Una de las características más notables es que no se desarrollan individuos nuevos entre la población ya establecida y tampoco se detectaron muertes durante el periodo de observación.

La estabilidad detectada en este perfil probablemente sea consecuencia del corto periodo (3 años) que dediqué a estudiar la dinámica de las poblaciones. Obviamente este tipo de estudios deben incluir datos de muchos años para poder emitir conclusiones (Milchunas y Laurenroth, 1995) y mis resultados solo me permiten establecer tendencias. Sin embargo, aunque no las observé, debo mencionar que siempre se producen alteraciones de la canopia que producen brechas de diferentes tamaños (Sarukhan *et al.*, 1985) por lo que asumo que se van a producir cambios en la estructura de la población, producto, por ejemplo, de la heterogeneidad que se origine por la muerte de algún ejemplar, que permita el desarrollo de nuevas plántulas.

Siempre dentro de este mismo perfil encontré que en las partes mas deprimidas de los paleocauces no hay plantas de *E. angustifolia*. Los paleocauces sufren periódicamente el ascenso de la napa freática y esporádicamente se cubren de agua por las inundaciones. Los resultados de los análisis del suelo demostraron que las capas superiores del mismo tienen características salinas y/o sódicas. Si bien *E. angustifolia* es una planta que la bibliografía cita como resistente a la salinidad (Tashninova, 1991) es evidente que prefiere los suelos sueltos, húmedos pero drenados, sin elevadas cantidades de sales o sodio por lo que en general evita la zona más saturada de los paleocauces y se ubica en los taludes con pendiente. En el próximo capítulo describo el efecto de las

capas salinas y/o sódicas y de la saturación hídrica periódica del suelo sobre la dinámica de crecimiento de las raíces, lo que permite interpretar la tolerancia de *E. angustifolia* a estas condiciones.

El **Perfil III** representa una amplia planicie (zona 3), entre el albardón (zona 1) y la terraza (zona 4), en la cual anterior a la introducción de *E. angustifolia* la población estaba compuesta por chañar (*G. decorticans*), tamarisco (*T. gallica*) y sauces (*S. humboldtiana*). *E. angustifolia* no se desarrolla en los lugares donde crecen poblaciones de chañar (*G. decorticans*) o de tamarisco (*T. gallica*); solo en raras ocasiones se observa algún arbusto de *E. angustifolia* de pequeño porte en la zona marginal de las islas de crecimiento características de estas dos especies. En el mismo perfil *E. angustifolia* se desarrolló rápidamente debajo de los sauces preexistentes.

No he encontrado bibliografía específica sobre la competitividad de *T. gallica*, pero existe un trabajo de Duncan (1997) en otra especie de tamarisco, *T. ramosissima*, que menciona las características de su crecimiento radical. La plántula de esta especie forma inicialmente una raíz primaria que crece derecho hacia abajo hasta alcanzar la zona de alta humedad o tabla de agua. Después de establecer contacto con el agua se ramifica profusamente de manera que en la planta adulta las raíces ocupan toda la zona capilar sobre la tabla de agua mientras otras permanecen en la zona de saturación. De esta forma domina un área y evita la competencia acaparando la luz, la humedad y los nutrientes. El mismo autor, citando a Brotherson *et al.* (1984), afirma que *T. ramosissima* por medio de su sistema lateral de raíces vierte sales al suelo de manera que solo algunas halófitas pueden crecer debajo de su canopia.

En el caso del chañar (*G. decorticans*), en algunas regiones del país se considera como una leñosa arbustiva invasora (Marchi, 1977; Anderson, 1983) ya que debido a sus raíces gemíferas es capaz de formar densas colonias que excluyen a otras leñosas (Roig, 1972, en Mújica *et al.* 1992).

Los datos del **Perfil IV** confirman que *E. angustifolia* crece debajo de los sauces (*S. humboldtiana*), evitando a su vez la reproducción de los mismos (la influencia de *E. angustifolia* sobre la propagación de las Salicáceas se exponen en un próximo capítulo de dispersión). Al analizar esta relación interespecífica creo poder llegar a incluirla dentro del fenómeno de *nursery* o *facilitación* en el cual una especie facilita o ayuda al establecimiento de la otra (Callaway y D'Antonio, 1991; Arriaga *et al.* 1993 en Franco Pizaña *et al.*, 1996), pero es evidente que las condiciones debajo de los sauces son favorables para el olivo de Bohemia. Posiblemente los sauces crean un ambiente en el estrato inferior con menores temperaturas diarias y demandas evaporativas que en las zonas libres de árboles al tiempo que por las características de su follaje permiten, aunque atenuado, el paso de la luz, lo cual sería importante principalmente en la etapa del establecimiento de las plántulas de *E. angustifolia*.

Connell *et al.* 1987 hacen una revisión de los trabajos sobre mecanismos de sucesión y propone el modelo de *facilitación* como aquel en el cual las especies primarias colonizan un área y modifican el hábitat de tal manera que se vuelve accesible para otras especies. Cuando estas nuevas especies se establecen puede cambiar la interacción a *contramensal* ya que pueden desplazar a las especies primarias (Hodge y Arthur, 1996) como ha sucedido con *S. humboldtiana* y *E. angustifolia* en el Valle Medio del

Río Negro. El grado y modo de las relaciones y competencias difiere entre especies y puede cambiar con los diferentes estados de la historia de vida de las plantas (Kubota y Hara, 1996).

En la secuencia esquematizada para el **Perfil V** se visualiza la influencia de una inundación invernal prolongada sobre *E. angustifolia*. Ejemplares que crecían a la orilla de los cursos de agua o en las zonas más bajas, donde el perfil del suelo permaneció saturado, no produjeron hojas en la siguiente estación de crecimiento y aparentaban estar muertos, pero en la próxima primavera retomaron su crecimiento mediante el desarrollo de yemas radicales y caulinares basales.

Las inundaciones prolongadas causan una inadecuada aereación del suelo, originando una rápida disminución del oxígeno que induce cambios fisiológicos y morfológicos en las plantas (Kozlowski, 1984; Kozlowski *et al.* 1991; McKee, 1996). La tolerancia a suelos inundados varía entre las especies leñosas en relación con sus respuestas de fotosíntesis y respiración (van der Moezel *et al.*, 1989; Sun *et al.* 1995). Por ejemplo, el cierre estomático puede ocurrir inmediatamente después de que el suelo se inunde pero en las especies tolerantes los estomas se abren después de un periodo crítico (Sena Gomez y Kozlowski, 1980).

Especies leñosas tolerantes a las inundaciones generalmente presentan variaciones morfológicas tales como tallos con crecimiento hipertrófico o crecimiento de raíces adventicias desarrolladas en la base de los tallos (Kozlowski, 1984; Hock, 1984) como resultado de una alteración en el balance endógeno de hormonas (Terazawa *et al.* 1989; Yamamoto *et al.* 1995).

Evidentemente *E. angustifolia* tolera periodos de inundación relativamente largos y solo encontré individuos que perdían todas

las hojas y yemas en los sitios donde el suelo permanecía anegado después de que bajara el nivel de agua en la zona. Aún así, después de un proceso natural de drenaje y oxigenación del suelo, rebrotaron desde las raíces y la base de los tallos.

La secuencia esquematizada para el **Perfil VI** muestra el progresivo aumento tanto de tamaño individual como de número de individuos en un área en proceso de invasión. Cuando no encuentra competencia de otras leñosas *E. angustifolia* se reproduce y crece rápidamente.

La información recogida en este estudio sobre dinámica poblacional contribuye a predecir la trayectoria que puede seguir la población de *E. angustifolia*, es decir, la tendencia de la densidad de la misma. El examen de la población en el área permite identificar retrospectivamente eventos que pueden coincidir con cambios en la trayectoria.

La estructura de distribución de edades dentro de una población es simultáneamente una demostración de los eventos demográficos anteriores y un indicador de su futuro demográfico (Bullock et al. 1996). La estructura actual de edades refleja las variaciones temporales previas del establecimiento y la mortalidad y la estructura futura de las poblaciones puede proyectarse a partir de la estructura actual. (Caswell, 1989). Dentro de los eventos que impactan y afectan la estructura poblacional han recibido especial atención la herbivoría, el fuego y la alteración de la canopia y la mayoría de los estudios se han realizado en especies leñosas debido a la facilidad para determinar las edades de los individuos (Frissell, 1973; Crisp y Lange, 1976; Kanzaki, 1984).

El crecimiento vegetativo aéreo de un año en curso, en las plantas leñosas consiste en la elongación y la ganancia de peso

seco del tallo, la ganancia de peso seco de las hojas, el incremento en el diámetro del tronco y de las ramas. (Grossman y Dejong, 1995). A pesar que la extensión del tallo generalmente cesa a mediados del verano, la partición vegetativa continúa durante toda la estación de crecimiento. En la mayoría de las especies perennes, además, la fructificación y el crecimiento vegetativo ocurren simultáneamente, por lo que se asume la existencia de competencia por los recursos (Dejong *et al.* 1987). El balance de todos estos procesos, competitivos o no, y que pueden ser afectados por factores externos a los individuos vegetales, son los que determinan la estructura de la población y proveen pautas importantes para comprender las características que confieren éxito a las especies invasoras.

Cuando se estudia la estructura de una comunidad vegetal es importante considerar la diversidad de especies que la integran pero también el tipo de competencia que existe entre las mismas, la distribución espacial de los individuos, la distribución de tamaños en la etapa del establecimiento y las condiciones limitantes de la introducción y el establecimiento de las especies, ya que todas van a afectar la coexistencia de forma diferente (Hara, 1995; Weiner. 1995).

Para la población de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro se detecta una preferencia por las zonas definidas como de planicie, donde su crecimiento es más rápido y se han establecido comunidades compuestas por individuos de más de 30 años. Las zonas de borde, tanto hacia el lado de la terraza como hacia los cursos de agua no ofrecen las condiciones óptimas para el crecimiento, en el primer caso debido aparentemente a impedimentos físicos en profundidad y en el segundo por estar

influenciada por el nivel de agua del río y los procesos de salinización y sodificación. Los paleocauces tampoco son el lugar apropiado para el desarrollo debido a las constantes elevaciones de la napa freática. Es evidente que *E. angustifolia* prefiere los suelos sueltos y húmedos pero no saturados.

La composición vegetal previa influye en el potencial invasivo de *E. angustifolia*, si bien la cantidad de especies competitivamente exitosas es limitada y la superficie que ocupan no es significativa.

En base a los datos anteriormente expuestos se puede afirmar que el proceso de invasión de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro aún no se ha completado y que en algunos años muchas áreas van a presentar las características de los perfiles del tipo 2 con *E. angustifolia* como especie predominante, mientras que la evolución de las áreas actualmente en proceso de invasión va a depender tanto de la fluctuación del caudal del Río Negro como de las lluvias, ambos factores influyendo sobre el grado de humedad del suelo.

**CAPITULO VII**  
**DINÁMICA DE CRECIMIENTO RADICAL**  
**DE *Elaeagnus angustifolia*.**

**Introducción**

En las plantas terrestres existe una fuerte correspondencia en el crecimiento y desarrollo entre la parte aérea y subterránea, por consiguiente, en un estudio como el que aquí se expone, donde se comprueba que *E. angustifolia* presenta variaciones en el desarrollo de su porción aérea tanto en el tiempo como en el espacio vertical y horizontal como respuesta a los cambios externos, resulta imprescindible investigar el sistema subterráneo, con la intención de establecer una relación temporal y espacial con el sistema superficial.

A pesar que ciertas dificultades prácticas limitan la posibilidad de medir y de predecir la actividad de la raíces, es destacable la importancia de los estudios con plantas enteras, en los cuales se integren los conocimientos fisiológicos a nivel de órgano, con los controles en la asignación de recursos. (Weatherley, 1982; Clarkson, 1985). Si bien es posible predecir las tasas de adquisición de recursos, en la mayoría de los casos no se puede predecir la partición de estos recursos que la planta realizará entre los diferentes órganos (Hilbert y Canadell, 1995).

Existe una relación muy estrecha entre la fotosíntesis, el uso del agua y la asignación hacia las raíces absorbentes. (Givnish, 1986). Los patrones de partición de biomasa y de asignación de recursos hacia los tallos y las raíces son, por lo tanto, críticos en la determinación de la eficiencia fotosintética, la tasa relativa de crecimiento, el tamaño final y el esfuerzo reproductivo de las

plantas. En efecto, modificar los patrones de asignación puede ser uno de los medios más efectivos de las plantas para ajustarse a los estreses ambientales (Chapin *et al.*, 1987), y por consiguiente, el mayor desafío para entender el crecimiento de las plantas es la descripción comparativa del crecimiento de raíces y tallos.

Es sumamente importante comprender la forma en que se distribuyen las raíces en el suelo, conocer su fenología y determinar si existen patrones particulares de crecimiento y desarrollo en correspondencia con fenofases de la planta o como respuesta a variaciones ambientales en el suelo (Fernández *et al.*, 1988). El estudio de las raíces intactas es difícil con cualquiera de los métodos utilizados. Una forma no destructiva de observar y medir las raíces es utilizando cámaras de observación que consisten en un compartimiento subterráneo provisto de una pared transparente ligeramente inclinada, que sirve como ventana de observación (Fernández y Caldwell, 1975). Si bien solamente se puede observar una mínima parte del sistema radical y la pared restringe el crecimiento de la raíz de un lado, permite un registro no destructivo de las raíces más finas, que son las más difíciles de analizar, y recoger información sobre su descomposición y diversas particularidades en la dinámica estacional de su crecimiento. El comportamiento radical puede correlacionarse con los cambios fenológicos de la parte aérea y con factores ambientales como temperatura y contenido de agua del suelo.

El género *Elaeagnus* incluye especies actinorrizicas, es decir que poseen nódulos fijadores de nitrógeno, producto de la simbiosis con el actinomicete *Frankia*.

Las plantas actinorrizicas (inicialmente conocidas como fijadoras de N no leguminosas) son usualmente consideradas

colonizadoras de espacios abiertos y el uso corriente o potencial de las mismas incluye: restauración de suelos, control de erosión, producción de pulpa, madera o combustible, cortinas rompevientos, ornamentación o producción hortícola. A pesar de las posibilidades de su utilización y de que rivalizan con las leguminosas en la cantidad de N global que fijan, los avances en el conocimiento de la biología y de los usos de las plantas actinorrizicas pueden considerarse recientes.

Las plantas actinorrizicas ocupan sitios inicialmente pobres en N, tales como suelos arenosos o pedregosos, minerales o saturados de humedad ya sea en ecosistemas forestales, arbustivos, de praderas o desérticos. Frecuentemente actúan como pioneras en la sucesión vegetal que sigue a disturbios tales como inundaciones, fuegos, derrumbes, actividad glacial y erupciones volcánicas (Visser *et al.*, 1991).

Debido a sus características ecológicas, las plantas actinorrizicas exóticas pueden naturalizarse y algunas veces convertirse en malezas en predios disturbados por actividades urbanas y agrícolas. Este es el caso de algunas especies de *Elaeagnus* que se han convertido en nocivas tanto en el este y oeste de EE.UU. y Canadá, como en la Argentina.

## **Materiales y Métodos**

Cada cámara de observación de raíces consiste en un compartimiento rectangular (100 x 100 x 130 cm.) provisto de una pared inclinada de vidrio de 10 mm de espesor que constituye la ventana de observación de 90 x 90 cm. Las paredes de madera de las cámaras fueron pintadas de negro, y previamente a su colocación se cubrieron externamente por una membrana de

plástico negro. Tienen una tapa rebatible de madera, cubierta a su vez por una tapa metálica colocada con una inclinación que evita la acumulación de agua de lluvia sobre su superficie.

La excavación previa se hizo tratando de causar el menor disturbio en el sistema suelo/raíz, si bien por las características radicales fue necesario cortar algunas raíces de las plantas a observar. El perfil del suelo se cortó de manera de que solo se necesitara una capa de uno o dos cm de suelo para rellenar el vacío entre la superficie externa de la pared de vidrio y el perfil intacto del suelo.

Durante la última semana del mes de agosto de 1997 se colocó una cámara de observación de raíces en cada uno de las cuatro zonas previamente descritas en el capítulo VI, de forma tal que la ventana de observación se ubica a 70 cm. del eje principal de un árbol / arbusto con las siguientes características:

➤ **Zona 1:** la cámara se enfrenta a un árbol bien desarrollado, con aproximadamente 12-15 años de antigüedad ubicado en el albardón junto a un brazo del río Negro, con una profundidad de napa mayor a los 1,20 m. en el momento de la excavación. Alrededor de las plantas se encuentra mucho mantillo formado principalmente por restos de hojas y frutos de los mismos olivos. En el perfil aluvial predomina la arena fina, con un aumento progresivo de la conductividad eléctrica y del contenido de sodio con la profundidad. El frente de observación se orienta hacia el oeste. Para la colocación de las cámaras fue necesario cortar raíces de diferentes tamaños, las más gruesas de aproximadamente 7 cm de diámetro.

➤ **Zona 2:** la cámara se ubica frente a un arbusto de entre 2 y 3 años, desarrollado en la base del talud de un paleocauce a aproximadamente 15 metros del curso de agua y a 7-8 m. de la terraza límite, con probabilidades de inundarse cuando sube el nivel del río. La capa superior del perfil hasta los 20 cm tiene alto contenido de sodio y entre los 20 y 40 cm está salinizado. En el momento de la colocación de la cámara la zona estaba siendo colonizada recientemente por lo que el mantillo presente era muy escaso y la vegetación cubresuelo era únicamente gramilla (*Cynodon dactylon*). Casi todo el perfil estaba mojado y comenzó a aflorar agua a aproximadamente 1 m. de profundidad. Se encontraron pocas raíces y las mayores no superaban los 2 cm de diámetro.

➤ **Zona 3:** la cámara está ubicada junto a un árbol de 7-8 años de edad con el tallo principal derecho y no ramificado en la base, ubicado en la planicie o área plana, a aproximadamente 6 m de la primer terraza que representa el límite de la población de los olivos. La cara de observación de la cámara se orienta hacia el noroeste. La planta esta rodeada por otros individuos de la misma especie, excepto hacia el sur, donde se encuentra un montecito de tamarisco (*Tamarix gallica*) cuyo límite externo llega a 4 m de la planta estudiada. En el momento de la excavación el árbol presentaba un sistema radical muy desarrollado y profundo, ya que incluso que detectaron raíces en la cara basal del pozo. Se encontraron muchas raíces de entre 3 y 5 cm. de diámetro con un sistema de raíces finas muy desarrollado. El perfil del suelo presentaba una capa de mantillo formado por restos de olivo y de tamarisco, muy fina, de no más de 3 cm de espesor. El resto de perfil es muy poco

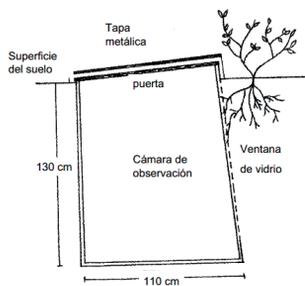
diferenciado, con un aumento de la cantidad de arena a medida que aumentaba la profundidad.

➤ **Zona 4:** Esta cámara está ubicada a solo 8 metros de la anterior, pero exactamente en la parte basal del plano inclinado de la terraza que demarca el área de desarrollo del olivo. La planta tiene un tallo de grosor similar a la de la zona 3 pero está inclinado y de él divergen ramificaciones gruesas cerca de la base, su copa es irregular. No se encuentran otras plantas de olivo (*E. angustifolia*), de tamarisco (*T. gallica*) o de chañar (*Geoffrea decorticans*) en un radio de 4 metros alrededor de la misma. Por sobre la terraza la población de arbustos está compuesta principalmente por jarilla (*Larrea divaricata*). El frente de observación de la cámara está hacia el norte. En el perfil se puede decir que prácticamente no existe mantillo, lo cual es muy lógico, porque la parte basal de la terraza tiene una pendiente que hace que todo el material que se deposita sea arrastrado por el agua hacia zonas más bajas. La superficie apenas si tiene gramilla (*C. dactylon*). No se detecta un horizonte superior con materia orgánica. Hacia abajo, el perfil está totalmente estratificado, evidentemente por material de origen aluvial. Se forman capas arcillosas anchas (aproximadamente 20-30 cm.) que se intercalan con capas finas (3 cm.) de arena pura. En la parte inferior hay una gruesa capa de arcilla y una de piedra. Todo el perfil se notaba seco en el momento de la excavación fueron realmente pocas las raíces de olivo que se encontraron.

Registré el crecimiento de raíces nuevas y la aparición de nódulos sobre hojas de acetato transparentes ubicadas sobre las ventanas de observación, a intervalos de 15 días en los meses correspondientes a dos periodos de crecimiento consecutivos. El

tiempo requerido para cada observación fue de entre 30 minutos y tres horas por cámara, dependiendo de la cantidad de raíces nuevas. No necesité luz suplementaria, ya que la luz indirecta que entra por la ventana superior abierta fue suficiente para calcar las raíces (según Roger, 1939, esta corta exposición a la luz indirecta, a intervalos de dos semanas no tiene ningún efecto perjudicial sobre el crecimiento de las raíces). Registré temperatura y humedad del suelo periódicamente.

La figura Figura 56 muestra un esquema en corte lateral de las cámaras subterráneas de observación radical, la secuencia de instalación en el área de estudio y las características de la ventana de observación.



**A** Diagrama de la Cámara de Observación de Raíces



**B**



**C**



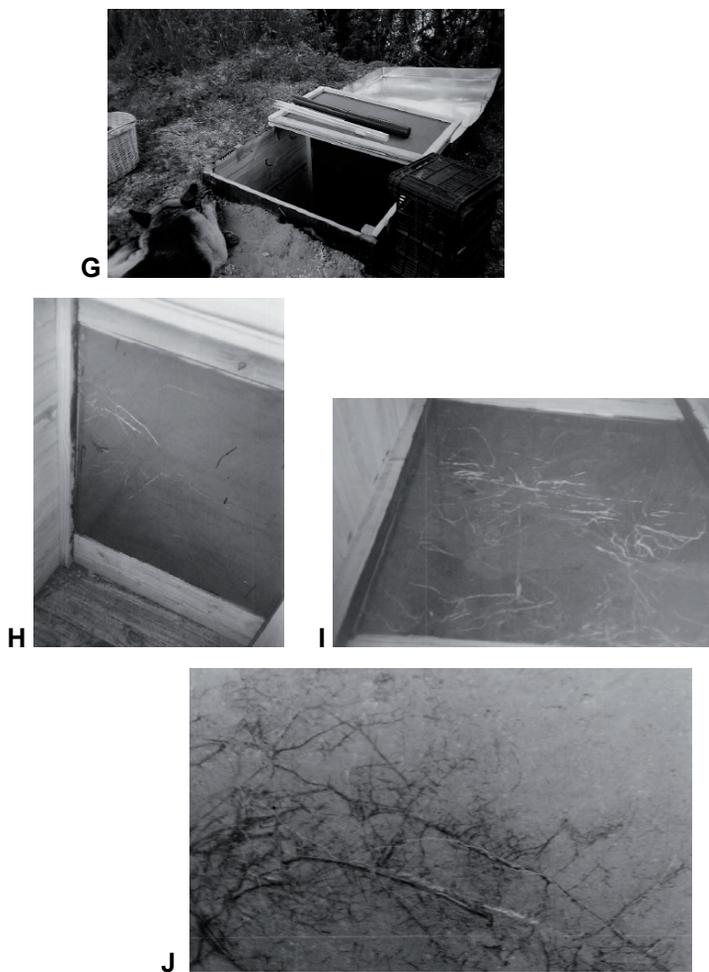
**D**



**E**



**F**



**Figura 56:** A: Esquema de la cámara de observación de raíces, B: Cámara antes de su colocación, C y D: Colocando las cámaras, E: Cámaras cerradas con su tapa de aluminio, F: Ubicación de los geotermómetros, G: Cámara con su tapa abatible abierta, H: Vista de una ventana el primer año, I: La misma ventana el segundo año y J: Detalle de la ventana al final de las observaciones.

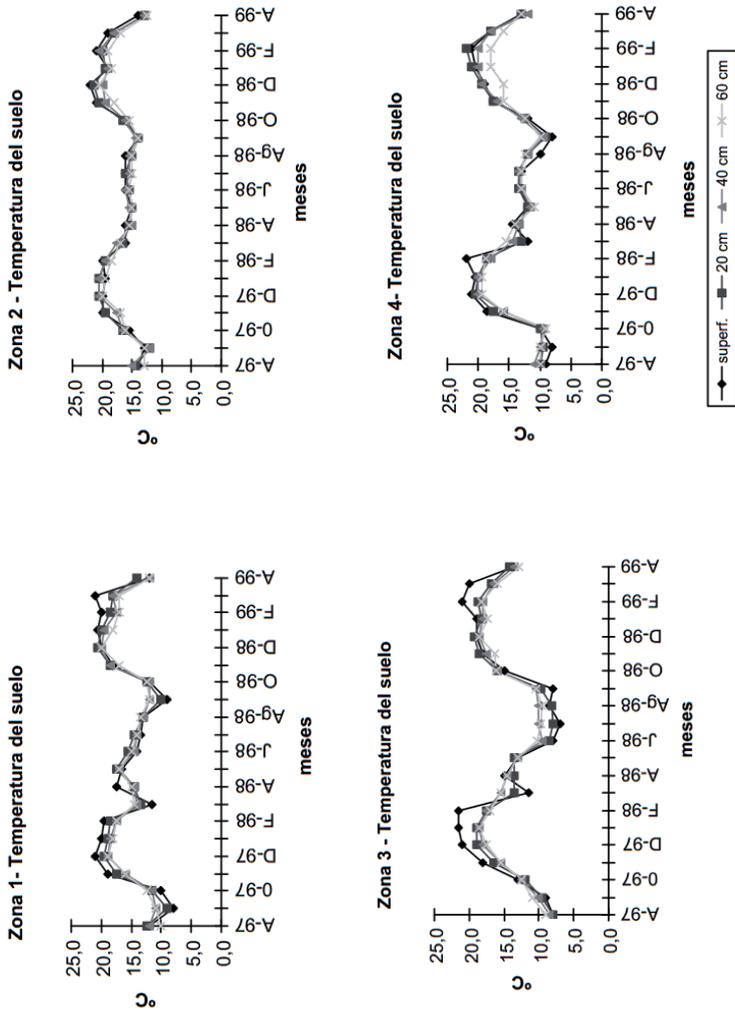
## Resultados

Las figuras 57 y 58 muestran los datos de temperatura y humedad del suelo en los diferentes niveles.

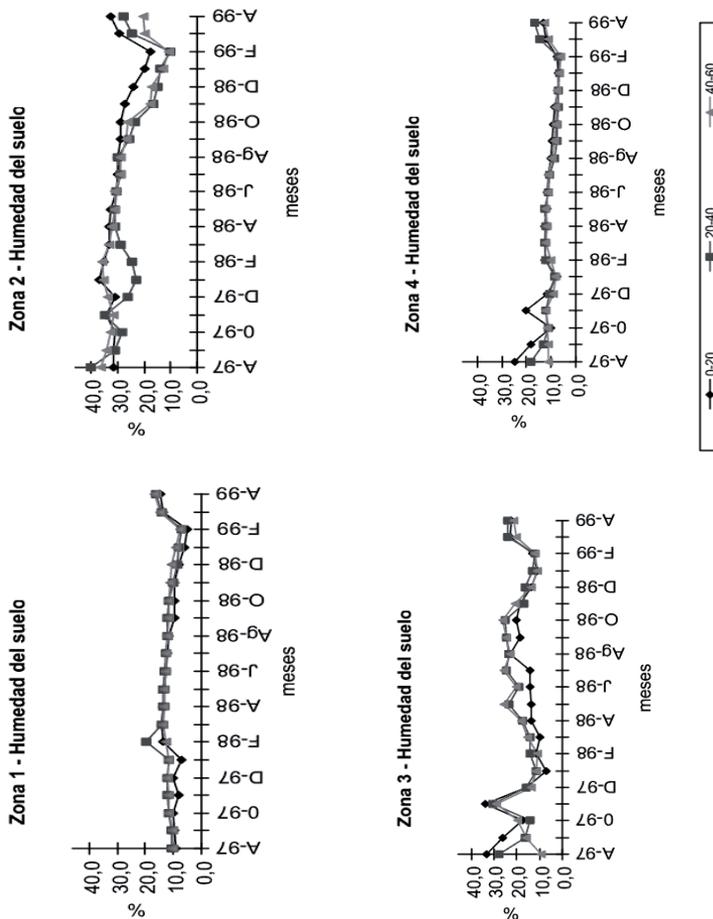
Las figuras 59, 60, 61 y 62 muestran los gráficos que, para cada una de las cámaras de observación ubicadas en las cuatro zonas, representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena (superior e inferior izquierdo), la longitud acumulada de raíces (superior e inferior derecho) durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superiores) y 1998/99 (inferiores) , y las raíces remanentes o sea las que no sufrieron descomposición o daños y permanecieron viables retomando su actividad en el segundo periodo de observación (central).

La tabla XIV muestra el crecimiento diario de raíces medido en las ventanas de las cámaras de observación en cada una de las cuatro zonas expresado en  $\mu\text{m}/\text{cm}^2$  día en los dos periodos de registro.

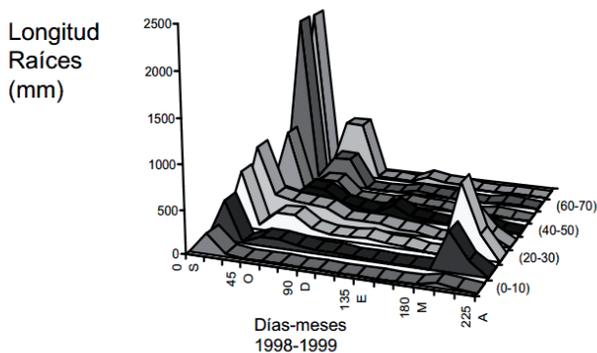
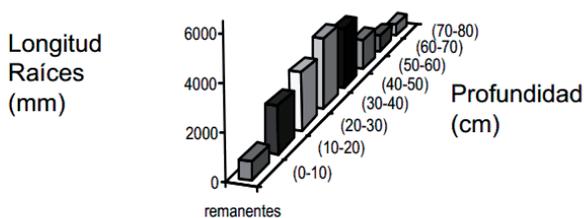
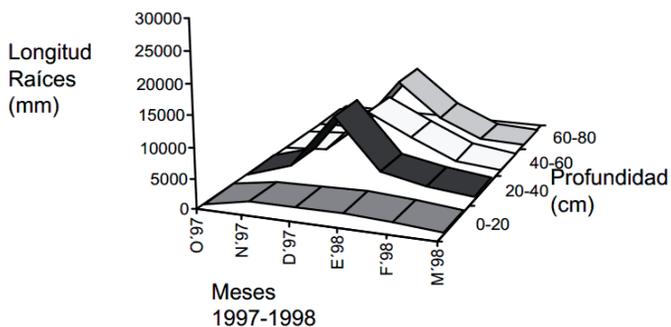
La tabla XV muestra los valores de longitud total de raíces acumulados durante cada ciclo de crecimiento estudiados, expresados en mm y longitud de raíces remanentes vivas, que reiniciaron su actividad en el segundo ciclo de observación y su porcentaje en relación a la totalidad de las raíces formadas durante el primer ciclo después de instaladas las cámaras de observación.



**Figura 57:** Temperatura mensuales promedio del suelo, a diferentes profundidades, durante el periodo de registro de raíces, para las cuatro zonas.

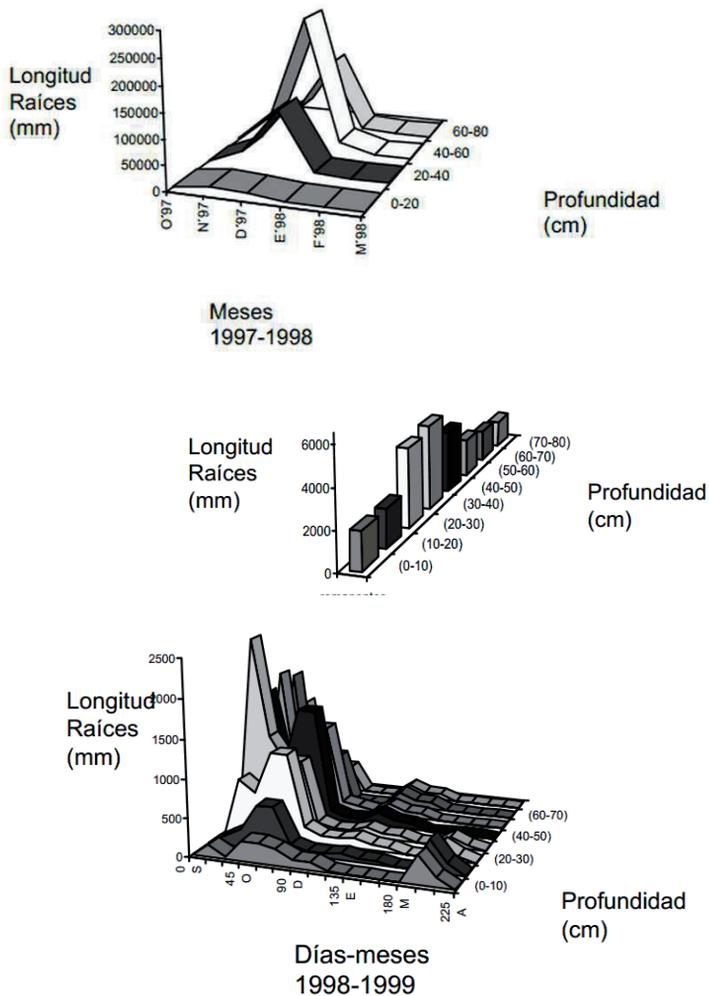


**Figura 58:** Humedad del suelo, a diferentes profundidades, durante el periodo de registro de raíces, para las cuatro zonas.

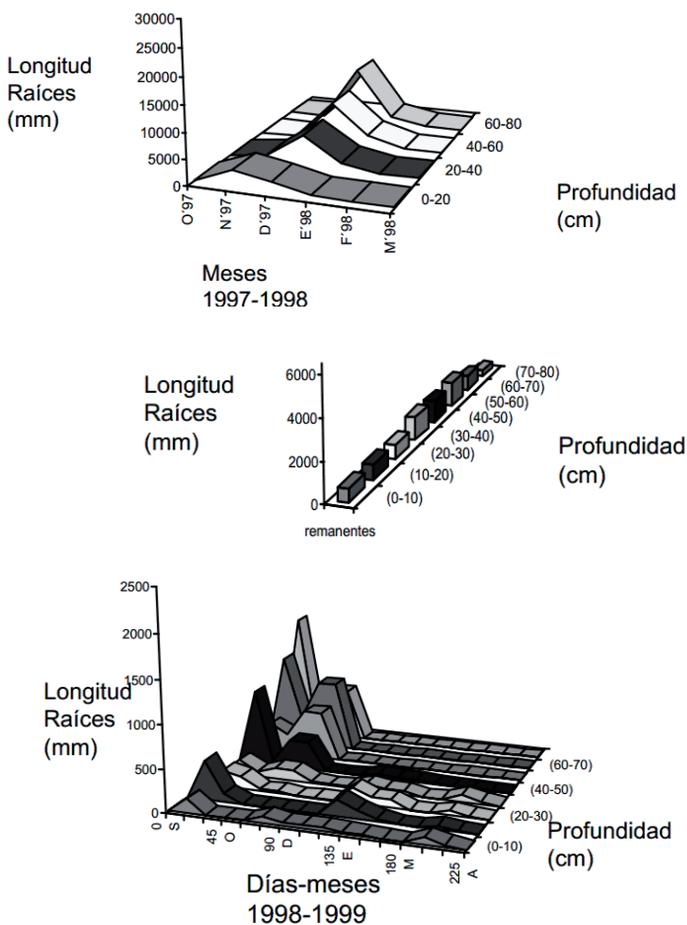


**Figura 59. Cámara Zona 1:** los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes (central).





**Figura 61: Cámara Zona 3:** los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes (central).



**Figura 62: Cámara Zona 4:** los gráficos representan: la longitud de raíces aparecidas en cada quincena durante los periodos de crecimiento estudiados, 1997/98 (superior) y 1998/99 (inferior), y las raíces remanentes (central).

cámara de observación	periodo de crecimiento	
	1997/1998	1998/1999
Zona 1	47,9	14,8
Zona 2	46,6	18,3
Zona 3	66,8	28,8
Zona 4	33,4	11,1

**Tabla XIV:** Crecimiento diario de raíces medido en las ventanas de las cámaras de observación en cada una de las cuatro zonas expresado en  $\mu\text{m}/\text{cm}^2$  día en los dos periodos de registro.

	ciclo 1997/1998 (mm)	remanentes vivas (mm) y (%)	ciclo 1998/1999 (mm)
Zona 1	51.700	14.468 (28)	16.221
Zona 2	49.681	7.553 (15)	19.928
Zona 3	72.186	20.567 (28)	31.413
Zona 4	36.094	7.090 (20)	12.062

**Tabla XV:** Valores de longitud total de raíces acumulados durante cada ciclo de crecimiento estudiados, expresados en mm y longitud de raíces remanentes vivas, que reiniciaron su actividad en el segundo ciclo de observación y su porcentaje en relación a la totalidad de las raíces formadas durante el primer ciclo después de instaladas las cámaras de observación.

## **Otras observaciones**

No detecté metacutización, o sea la aparición de una capa marrón producto de la lignificación y suberización que estaría asociada con el cese del crecimiento durante los periodos de crecimiento, ni aun en la zona 2 donde la saturación con agua del suelo interrumpía temporalmente el crecimiento.

En las zonas 1, 2 y 3 observé la aparición de unas pocas hifas micorrizicas en febrero, como hilos blancos largos acompañando a algunas raíces. No la visualicé en la zona 4.

Sobre las ventanas de observación no se desarrollaron yemas radicales a pesar que en las zonas 1, 2 y 3 detecté reproducción vegetativa en las cercanías de las cámaras de observación.

## **Observaciones de la simbiosis *Elaeagnus -Frankia***

Como ya describí en el capítulo I de Ontogenia encontré nódulos en plantas de *E. angustifolia* que no superan los 10 cm sobre el nivel del suelo (2-3 meses de edad) y los estudié mediante microscopía óptica y electrónica para comprobar que correspondían al tipo característico de la simbiosis de *Frankia* (Figura 63).

Al observar el crecimiento de las raíces en la superficie vidriada de las cámaras de observación, pude comprobar que la aparición de nódulos radicales comienza en el mes de enero, tiene su pico en el mes de febrero y a partir del mes de abril no se detectan nódulos nuevos.

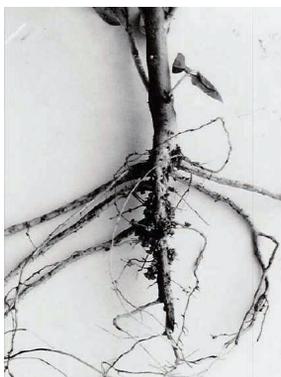
Sobre la ventana de la cámara correspondiente al árbol que se encuentra en el límite de la terraza (zona tipo 4), no se formaron nódulos. Sin embargo, en la cámara que se encuentra en la planicie (Zona tipo 3), observé nódulos en todo el perfil de la ventana, hasta 1 m de profundidad. En las cámaras ubicadas en el paleocauce

(Zona tipo 2) enfrentadas a arbustos jóvenes, la distribución de nódulos sufrió las mismas variaciones que la distribución de raíces y su dinámica. La aparición de nódulos también comenzó en el mes de enero en el primer ciclo de observación, pero en este caso, hasta el mes de diciembre la napa freática había ascendido hasta los 50 cm de profundidad de suelo. Se formaron raíces y también nódulos hasta los 50 cm solamente. A pesar de que en el mes de enero la napa freática bajó y se desarrollaron raíces hasta 1 m de profundidad, en esta franja recientemente poblada de raíces no se desarrollaron nódulos. En el segundo ciclo de observación se formaron nódulos en todo el perfil. En el albardón (zona tipo 1) observé nódulos en todo el perfil, pero en poca cantidad.

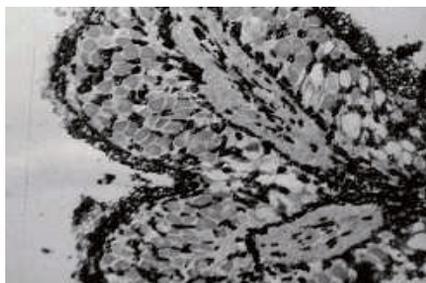
Por el solo hecho de haber colocado cámaras subterráneas, se alteró el sistema radical de las plantas y posiblemente se estimuló la formación de raíces adventicias. En consecuencia no se puede hablar de raíces principales y laterales, pero en las zonas de aparición de nódulos, los mismos se formaron tanto sobre las raíces mas desarrolladas como de sus ramificaciones.



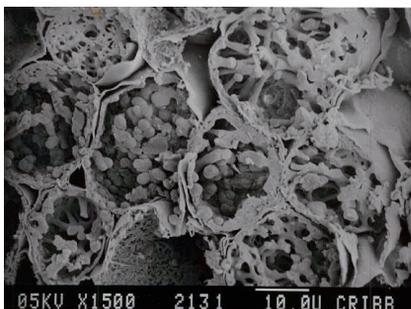
**A**



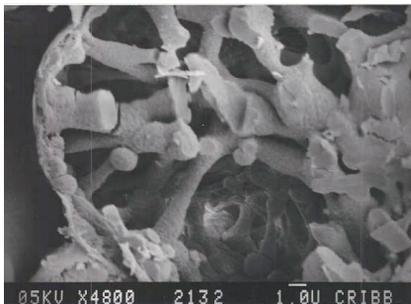
**B**



**C**



**D**



**E**

**Figura 63:** A y B: Presencia de nódulos en las raíces de las plántulas de *E. angustifolia*. C: mediante microscopía óptica. D y E: fotografías de los lóbulos de un nódulo obtenidas con microscopía electrónica de barrido.

## Discusión

Para poder analizar los resultados de los datos expuestos hay que remitirse a la caracterización edáfica de las cuatro zonas y a los datos climáticos registrados durante el periodo de estudio, los cuales ya han sido expuestos anteriormente (Capítulos I, III, V y VI). Para facilitar la interpretación hago un breve resumen de las características destacables que pueden tener incidencia a en desarrollo de las raíces.

La zona 1 es la correspondiente al albardón, es decir que el perfil de este suelo, tan cercano al curso de agua está compuesto principalmente por capas de arena, con un pH ligeramente alcalino, con una capa superficial de suelo con muy poca materia orgánica, a pesar de que se deposita mucho mantillo sobre la superficie. Aumenta la conductividad eléctrica y el contenido de sodio con la profundidad. En la zona 2, correspondiente al paleocauce los suelos también son aluviales pero mucho más pesados, con una alta proporción de arcilla y limo. El pH es ligeramente alcalino y el contenido de materia orgánica en la capa superior es de 2,9 %. Hasta los 20 cm son sódicos y entre los 20 y los 40 cm son salinos. Esta es una zona con probabilidades de inundación por ser mucho mas baja que las restantes. Aun durante el verano la elevación de la napa freática puede saturar el suelo por debajo de los 40 a 60 cm de profundidad. La denominada zona 3 corresponde a la planicie del valle, y su suelo, también típicamente aluvial presenta una capa superior arcillosa pero hacia abajo predomina la arena, es decir son suelos sueltos, con un contenido de materia orgánica en superficie del 3,02 % y un pH ligeramente alcalino. Por último, la zona 4 correspondiente a la pendiente de la terraza que demarca la zona de invasión de *E. angustifolia* presenta una capa superficial de

suelo con una textura buena, un contenido de materia orgánica de 1,57 %, con pH ligeramente alcalino pero hacia abajo, la deposición aluvial ha hecho que alternen gruesas capas de arcilla, que incluso forman bloques con otras finas de arena y hacia los 70 cm de profundidad hay una gruesa capa de arcilla y finalmente piedra.

Climáticamente los dos periodos de registro de datos fueron muy variables. En el verano 1997/98 el mes de enero fue particularmente seco, sin registro de lluvias, pero el invierno precedente había sido lluvioso. Por el contrario en el periodo 1998/99 el invierno fue extremadamente seco, seguido por una primavera húmeda. Diciembre y enero con pocas lluvias y un aumento importante de las precipitaciones desde febrero hasta el otoño.

Las temperaturas estivales promedio fueron mas elevadas en el periodo 1998/99 que en el 1997/98. La humedad relativa del aire fue mas baja en el 98/99 que en el 97/98.

La temperatura del suelo no presentó variaciones importantes entre las diferentes capas de suelo analizadas. La amplitud entre verano e invierno es más notable en la zona 4 que en las restantes. En las zonas 1, 3 y 4 disminuyó marcadamente la temperatura edáfica en marzo de 1998, hecho que no se produjo en el mismo mes de 1999.

En cuanto a la humedad del suelo la zona 2 presentó el suelo saturado durante gran parte del verano 97/98 y durante el ciclo 98/99 siempre sus valores de contenido de agua fueron mayores a los de las otras zonas. La zona 3 tiene un nivel de humedad bueno y relativamente constante, particularmente notable fue que conservara un buen nivel de humedad en todo su perfil durante el

seco invierno de 1998. La zona 1 y la 4 son las de menor contenido de agua.

De los resultados de dinámica de crecimiento expuestos en los gráficos se puede destacar:

En el primer periodo de observación las cámaras se habían colocado en el mes de agosto y las primeras raíces que crecieron sobre la ventana se detectaron en el mes de octubre, o sea que existió un tiempo de reacción a los daños necesariamente producidos en el sistema radical para la colocación de las cámaras. Paralelamente, los cortes producidos en las raíces produjeron un efecto estimulante en la formación de nuevas raíces, ya que los valores totales de formación de raíces del primer periodo superaron ampliamente a los del segundo periodo en las cuatro zonas estudiadas. Sin embargo, esa producción acelerada de raíces disminuye notablemente en enero, coincidentemente con un mes de lluvias nulas. En este primer periodo la formación y el crecimiento de raíces se interrumpen en marzo, cuando se detecta una disminución en la temperatura del suelo.

Al comienzo del segundo periodo de observación se compararon las ventanas de observación con los acetatos conteniendo el mapeo del periodo anterior para determinar qué cantidad de raíces permanecieron sin descomponerse o dañarse durante el invierno y reiniciaban su actividad en el siguiente periodo de crecimiento. En las primeras tres zonas la mayor proporción de raíces remanentes activas se encontraron en las capas de suelos entre los 30 y 60 cm de profundidad mientras que en la zona 4, su distribución fue mas uniforme en el perfil.

En el segundo periodo de observación, la reactivación del crecimiento radical se detectó más temprano que en el ciclo

anterior, ya que a comienzos de septiembre se encontraron raíces nuevas. El crecimiento radical también disminuyó durante los meses más cálidos, pero se observó una reactivación en marzo, posterior a las lluvias que comenzaron en febrero y que se prorrogaron hasta el otoño. El otoño fue por consiguiente más húmedo que el anterior y también más cálido y la actividad del sistema radical se detectó hasta finales de abril.

Durante los periodos de crecimiento no se detecta mortandad de raíces ni aun en las capas superficiales de suelo.

Si se analizan los resultados de dinámica de crecimiento radical por zona, las características fueron las siguientes:

En el perfil poco diferenciado y arenoso del albardón o zona 1 las raíces se distribuyeron uniformemente por debajo de los 20 cm en el periodo 97/98 mientras que el crecimiento primaveral 98/99 se detectó en mayor grado en las capas más profundas y la reactivación otoñal se produjo especialmente en las capas superficiales.

En el caso de la zona 2 o paleocauce el crecimiento de raíces se relaciona con el grado de saturación de agua del suelo. En el periodo 97/98, cuando la zona inferior de la ventana de observación se encontraba anegada no se detectó formación o crecimiento de raíces en esas capas y el mismo se reactivó cuando se retiró la napa freática hacia mayor profundidad. Durante el periodo de anegamiento las raíces previamente formadas permanecieron inactivas pero no se detectó muerte o descomposición de las mismas. En cuanto a la proporción de raíces remanentes activas entre uno y otro periodo de observación, está fue la zona que presentó mayor mortandad, ya que solo se reactivaron el 15 % de las formadas en año anterior. En el periodo 98/99 el mayor

crecimiento primaveral se detectó en las capas profundas y la reactivación otoñal se produjo principalmente entre los 10 y los 60 cm de profundidad.

En la zona 3 la producción de raíces superó ampliamente a la de las otras zonas en los dos periodos estudiados. La mayor proporción se formó entre los 30 y los 70 cm, y las raíces remanentes entre uno y otro periodo alcanzaron al 28 %.

En la zona 4, por el contrario, es donde se detectó el menor crecimiento radical en todo el perfil. Las raíces remanentes alcanzaron el 20 % y se distribuyeron uniformemente en todo el perfil. En el siguiente periodo se observó crecimiento primaveral especialmente en las capas más profundas y a partir de diciembre aparecieron pocas raíces nuevas. La reactivación otoñal del '99, en esta zona fue muy escasa.

Huck (1981), afirma que la distribución del sistema radical a través del tiempo y del espacio está influenciada tanto por las características genéticas como por las condiciones locales del suelo. (Böhm, 1976)

Los factores primarios que controlan el desarrollo radical son la cantidad y la profundidad de la humedad y de los nutrientes, y las propiedades físicas del suelo. (Curl y Truelave, 1986; Feldman 1984, 1988; Richards, 1986; Reynolds y D'Antonio, 1996). Este crecimiento es también influenciado por los factores ambientales a los cuales están sometidas las partes aéreas de las plantas (Burns, 1972). También la competencia entre plantas, ya sea íter o intraespecífica puede afectar el crecimiento y la morfología final del sistema radical (Atkinson et al., 1976).

Es evidente que el desarrollo de las raíces de *E. angustifolia* es afectado por las condiciones ambientales ya que existe

correlación entre el crecimiento de la parte subterránea y la de la parte aérea (Capítulo II: Fenología). En el capítulo anterior (VI: Estructura y Dinámica de la Población) se concluyó que las zonas de tipo 3 o área de planicie de las costas del Río Negro presentaban las mejores condiciones para el desarrollo de *E. angustifolia*. Los datos de formación de raíces confirman que el mejor desarrollo aéreo está acompañado por el mejor desarrollo subterráneo.

Buenas condiciones de crecimiento mejoran la fertilidad y la capacidad de retención de agua de suelos debido al aporte de material de las raíces finas y su descomposición en el suelo. (Ingestad, 1988 en Kätterer *et al.* 1995).

La descomposición de las raíces finas representa la mayor contribución de cada año en la incorporación de nutrientes y carbono al suelo (Persson, 1978, 1983; Santantonio y Hermann, 1985; Arunachalam *et al.*, 1996; Black *et al.*, 1998). La tasa de descomposición de raíces es generalmente mayor que la de las hojas (Swift *et al.* 1979). Según Ashton y Willis, 1982 y Bray y Gorham, 1983, (en Kätterer *et al.*, 1995) en plantaciones maduras de *Eucalyptus*, la cantidad de material orgánico destinado a descomponerse producida por las raíces es al menos igual que la cantidad aportada por las hojas

Hansson *et al.* (1994) concluyeron que la disponibilidad de agua es probablemente el principal factor responsable de los cambios en la estrategia y velocidad de crecimiento radical de una especie. Santantonio y Hermann (1985), trabajando con coníferas, encontraron que en los años con veranos secos, la producción de nuevas raíces era mayor en primavera y otoño, pero estas

diferencias no se detectaban cuando llovía en los veranos usualmente secos.

La cantidad de agua en el suelo es sin duda uno de los factores más influyentes en el crecimiento radical de *E. angustifolia*. El buen desarrollo de raíces en las zonas tipo 3 está relacionado a un buen contenido de agua y la ausencia de impedimentos físicos.

El anegamiento en las zonas tipo 2 produce un cese del crecimiento. Una pobre aereación del suelo debido a la saturación por una napa de agua también puede disminuir la profundidad de las raíces. (Klinge y Herrera, 1978; Rundel y Nobel, 1991). *E. angustifolia* puede resistir un periodo de varios meses con parte de sus raíces en suelos saturados aún a costa de interrumpir su crecimiento. Especies leñosas con este tipo de tolerancia y con alta capacidad de evaporación son usualmente recomendadas para mejorar suelos anegados mediante el descenso que producen en la napa freática. (Greenwood *et al.* 1992, 1995). Paralelamente, al bajar la tabla de agua los árboles pueden ejercer un control sobre la salinidad, por lo que es importante conocer el crecimiento de las raíces y su distribución en el perfil (Sun y Dickison, 1995). Si bien es muy difícil distinguir entre raíces en reposo y raíces muertas en los sistemas de observación no destructivos (Vogt y Bloomfield, 1991), la respuesta al drenaje natural de las zonas de paleocausas de *E. angustifolia* confirma que sus raíces solo entran en latencia por efecto de la saturación de agua del suelo.

En las zonas tipo 1, paradójicamente las más cercanas a los cursos de agua, las plantas se desarrollan sobre un bordo de suelo con textura arenosa por lo que el contenido de agua es bajo, además hay un aumento de la conductividad eléctrica y del contenido de sodio con la profundidad cuyo efecto determina que la

cantidad de raíces que se forman sea menor que en la zona de planicie. Aún cuando se acumula mantillo en la superficie, su descomposición es muy lenta.

En las zonas del tipo 4 el suelo tiene bajo contenido de agua y presenta impedimentos físicos y es donde el crecimiento de la planta entera es más lento y la densidad de raíces es menor. La compactación del suelo y los impedimentos físicos afectan tanto el crecimiento como la morfología de las raíces (Misra y Gibbons, 1996) y ante esas condiciones es importante identificar aquellas especies arbóreas que pueden penetrar estratos duros y evitar que sus raíces queden confinadas a las áreas por arriba de los mismos (Fernández *et al.*, 1995).

La posibilidad de crecimiento en profundidad y de expansión lateral, del tipo encontrado en el sistema radical de *E. angustifolia* se consideran caracteres de utilización eficiente tanto de la humedad superficial como de la del subsuelo (Abbot *et al.* 1991).

La morfología radical (Boot, 1990) puede ser expresada en término de los atributos del sistema radical como ser peso, largo, área superficial o volumen; o como relación entre estos atributos. El largo y el ancho son los mas comúnmente usados; el largo por su significado para la absorción de nutrientes y el ancho por su importancia en los estudios de balance de carbón.

La plasticidad de las raíces puede estudiarse en los diferentes niveles de organización (Trewavas, 1986; Robinson y Rorison, 1988), por ejemplo en su relación con otros órganos (relación raíz/tallo), a nivel del mismo órgano (su morfología, longitud y diámetro) y en lo que se podría considerar a nivel celular, como por ejemplo la longitud y densidad de pelos radicales.

También se puede analizar la plasticidad a nivel de distribución de masa de raíces, como la proliferación de raíces en zonas con alta disponibilidad de nutrientes (Drew *et al.* 1973; De Jager, 1979, Grime *et al.* 1991), o la distribución vertical de la biomasa de raíces en un suelo que se está secando (O'Toole y Bland, 1987).

Están recibiendo especial atención los aspectos funcionales de la morfología, arquitectura y ramificación radical (Fitter, 1985; Atger, 1992; Atger y Edelin, 1994; De Reffye *et al.*, 1995; Taub y Goldberg, 1996).

Mediante modelos de simulación, Fitter *et al.* 1991 han demostrado que los sistemas de raíces que consisten solo de un eje principal y laterales primarias (*herringbone*) son las más efectivas en la adquisición de recursos porque tienden a minimizar la competencia radical entre plantas. Este tipo de arquitectura, sin embargo tiene un costo de formación de raíces mayor porque requiere diámetros más grandes. En contraste, los sistemas de raíces dicotómicos tienen una mayor competencia radical entre plantas, pero menores diámetros medios, y por lo tanto menores costos de construcción o formación de raíces.

Fitter y Stickland (1991) afirman que las especies o genotipos características de las zonas infértiles o áridas muestran una ramificación más *herringbone* que aquellas características de lugares con mayor disponibilidad de recursos y que además existe una respuesta plástica mediante la cual los sistemas radicales de una especie o genotipo dado se vuelven más *herringbone* a medida que disminuyen los recursos en el suelo. Sin embargo las especies provenientes de ambientes pobres no responden a una mayor disponibilidad de recursos (Taub y Goldberg, 1996).

*E. angustifolia* forma generalmente un sistema de raíces principales gruesas que se desarrollan en profundidad y un sistema de raíces laterales. Se han podido observar raíces principales hasta los 3 m de profundidad y un sistema lateral hasta los 4 m del tronco. Lo que realmente se observa en las ventanas de las cámaras de observación de raíces es el desarrollo del sistema lateral en las cercanías de las planta. Los resultados demuestran la gran plasticidad del sistema lateral de raíces de *E. angustifolia* que responde rápidamente a las variaciones del medio. Se puede decir que presenta los dos sistemas básicos de arquitectura y que el desarrollo en mayor o menor grado de cada uno de ellos es una respuesta plástica.

Hay varias razones por las cuales la parte subterránea de los ecosistemas no se han estudiado más enfáticamente. Por un lado hay numerosos estudios sobre la distribución de la biomasa radical que demuestran que la mayoría de la misma se encuentra dentro de los primeros 50 cm de suelo, y que solo una pequeña fracción alcanza profundidades mayores (Jackson *et al.* 1996), por lo tanto se ha asumido que se puede entender el funcionamiento de los sistemas radicales estudiando solo esos 0.5 m. Por otro lado, en el último siglo no han cambiado básicamente los métodos para obtener datos sobre la distribución de raíces, que son las excavaciones manuales, la dinamitación o la utilización de agua a alta presión, y ninguna de esas metodologías permiten el acceso a las capas de suelo mas profundas (Canadell *et al.* 1996).

Por todo lo anterior, el significado funcional de las raíces profundas y su contribución a los procesos globales del ecosistema no son totalmente conocidos. Sin embargo las investigaciones en este área están en aumento, principalmente en lo que se refiere a

los flujos de agua de los ecosistemas y a los ciclos de carbono y de nutrientes. (Nepstad *et al.*, 1994; Fisher *et al.*, 1994; Richter y Markewitz, 1995; Trumbore *et al.*, 1995; Dawson, 1996; Schulze *et al.*, 1996).

Para algunas especies, la habilidad de sobrevivir en sistemas áridos depende exclusivamente de la capacidad de mandar raíces hacia las napas permanentes de agua. En estos casos, aun cuando una pequeña fracción de las raíces puede absorber agua de la napa de agua, la cantidad de agua transferida a la planta es muy grande. Según Reicosky *et al.* (1964), las raíces que absorben agua desde la napa de agua son cientos de veces mas eficientes en la absorción que las raíces de suelos secos, lo cual estaría relacionado a un alto número de vasos por unidad de área, lo que indicaría una mayor función en el transporte de agua.

El significado funcional de las raíces profundas en el flujo de agua en ecosistemas bajo condiciones de alta evaporación ha sido demostrado de acuerdo al mecanismo de ascenso hidráulico, en varias especies (Richards y Caldwell, 1987; Caldwell y Richards, 1989; Dawson, 1993). Durante la noche las raíces absorben agua desde las capas profundas del suelo, la cual es liberada por las raíces superficiales nuevamente al suelo en las capas superiores. El agua es reabsorbida durante el día siguiente por la misma planta y por las raíces superficiales de otras plantas que no tiene acceso a las capas profundas. Este mecanismo tiene un importante significado ecológico ya que permite a las plantas mantener una alta tasa de transpiración durante periodos secos (Caldwell y Richards, 1989).

Analizando los diferentes diámetros de raíces, Boot (1990) concluye que en términos de capacidad de absorción por unidad de

materia seca, las raíces gruesas son ineficientes. Sin embargo las plantas, especialmente las perennes, invierten en la producción de raíces gruesas. Las ventajas de este tipo de raíces parecen ser: 1- En las capas más profundas de suelo, donde puede prevalecer condiciones de inundación, las raíces gruesas, aunque no posean un aerénquima, pueden realizar un transporte longitudinal de oxígeno suficiente para el crecimiento y funcionamiento de la raíz, lo cual no ocurre en las raíces finas. (Van Noordwijk y De Willigen, 1984). 2- El diámetro de la estela, y por ende la capacidad de transporte de la raíz, aumenta con su diámetro. 3- Las raíces gruesas son menos susceptibles a la herbivoría y 4- Las raíces gruesas cumplen una función de anclaje que puede ser de particular importancia en las plantas altas.

Considerando las diferentes condiciones del suelo donde se desarrolla *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro y las variaciones climáticas propias de esa zona semiárida, la presencia de raíces gruesas y profundas debe estar relacionada a las características que analizan los autores antes mencionados. Por otro lado un amplio sistema de raíces laterales finas aumenta la capacidad de exploración de suelo tanto para la obtención de agua como de nutrientes.

Hendrick y Pregitzer, (1996) demostraron que las raíces superficiales son las responsables de la mayor parte de la producción y mortalidad anual de raíces finas. La relación entre los momentos de crecimiento y mortalidad de las raíces y los eventos en la canopia no se han dilucidado aun en la mayoría de las especies forestales, pero el crecimiento temprano de las raíces parece ser una adaptación a los climas estacionales sujetos a sequías periódicas. Según los datos de estos autores la producción

de raíces es mayor en la primavera y el principio del verano, a todas las profundidades de suelo. En todas las profundidades se detecta una disminución o un cese del crecimiento radical después de la senescencia de la canopia. Además, según Lyr y Hoffman (1967) en varias especies de madera dura y en coníferas de zonas templadas el crecimiento de las raíces precede al crecimiento de los tallos por hasta 3 semanas. Estos autores relacionan también el comienzo del crecimiento de las raíces en primavera con un aumento en la temperatura del suelo en todas las profundidades, pero el crecimiento radical puede también ser estimulado por cambios en la fisiología de las yemas y de los tallos, ambientalmente inducidos. Según Nguyen *et al.*, 1991 y Kozlowski, 1992, a pesar que la producción temprana de raíces representa un consumo considerable de las reservas almacenadas, es evidentemente un mecanismo positivo que permite a la canopia en expansión, reunir todas sus demandas de transpiración y asimilación (Teskey y Hinckley, 1981).

Aunque se considera que durante el periodo de crecimiento de las plantas hay siempre mortandad de raíces, esta no es importante en el caso de *E. angustifolia*.

A pesar que en general la mortalidad radical en todas las profundidades es mayor en el momento de la senescencia o de la caída de las hojas, cerca de la superficie del suelo parece ser prácticamente constante durante todo el ciclo de crecimiento (Kasola y Eissenstat, 1994). Es decir que en las capas superiores hay un reemplazo continuo de las raíces durante la época de crecimiento, siendo aumentada la mortalidad por las sequías, ya sean estas cortas o largas. Según los mismos autores esa mortalidad en las capas superiores, dependiente de la sequía, no

se produce si las raíces de las capas mas profundas tienen acceso al agua. Ellos sugieren que si la planta logra mantener vivas las raíces que están creciendo en una capa superior seca, mediante el balance producido por el transporte de agua desde las capas mas profundas, ese costo sería mucho menor que los beneficios que se podrán obtener y que estarán asociados a la habilidad para capturar agua y minerales una vez que se produzcan los eventos de precipitación.

Caldwell (1979) afirma que el costo energético de la actividad de los sistemas radicales es muy alto, y que el sistema subterráneo constituye un gran vertedero de carbono, en muchas comunidades. En el establecimiento de las plantas el costo energético verdadero incluye: el mantenimiento de la respiración, la energía relacionada con los exudados, y aquella cedida a las micorrizas y predadores subterráneos y, de gran importancia, la energía consagrada al reemplazo periódico de los elementos efímeros del sistema radical, junto con el costo respiratorio biosintéticamente asociado. La producción y el recambio anual del sistema subterráneo en la vegetación perenne son notables y pueden llegar al 50-80 % de la producción neta total en una amplia variedad de sistemas vegetales. En algunas especies de la tundra ártica, como por ejemplo *Eriophorum angustifolium* aparentemente se produce un recambio completo del sistema radical, cada año, mientras que en *Carex aquatilis* y *Dupontia fisheri* se ha determinado que la renovación completa de las raíces se produce solo después de 6 a 8 años.

En *E. angustifolia* se determinó que una alta proporción de raíces no reasumen su actividad en el siguiente periodo de

crecimiento y que el mismo se reinicia con la formación de muchas raíces nuevas.

Debido a que los tallos y las raíces compiten por los nutrientes disponibles, el agua y los carbohidratos, los tallos van a crecer en tanto las raíces los provean de agua y nutrientes; o sea que el crecimiento del tallo va a estar condicionado por el nivel de nutrientes, el estado hídrico y la temperatura del suelo. Por el otro lado, las raíces van a crecer en tanto los tallos las provean de carbohidratos, lo cual implica que la raíz va a disminuir su crecimiento como consecuencia de una defoliación o de una baja cantidad de luz. Bajo cualquier conjunto de condiciones se va a establecer un equilibrio funcional entre el crecimiento de la raíz y del tallo (Boote, 1976). Por último es importante considerar la simbiosis de *Elaeagnus* con *Frankia*. A pesar del peligro que puede significar la incorporación de *Elaeagnaceas* a un sistema, se ha determinado que el aporte de nitrógeno que estas plantas pueden realizar debido a su asociación simbiótica con *Frankia*, es importante y beneficioso (Visser *et al.* 1991). Las interacciones positivas entre especies actinorrízicas y plantas asociadas han sido utilizadas para aumentar la producción de estas últimas. Por ejemplo la plantación de *Juglans nigra* con la actinorrízica *Elaeagnus umbellata* aumenta la producción de los nogales (Dawson, 1990) y la interacción con la actinorrízica *Alnus rubra* duplica la producción de madera en suelos con baja fertilidad de *Pseudotsuga menziessi* (Fimbel y Kusser, 1995).

En la revisión introductoria de su trabajo Zitzer y Dawson (1992) mencionan que la nodulación de *Frankia* es afectada por el pH del suelo (Quispel, 1954), el nitrógeno disponible (MacConnel y Bond, 1957), la temperatura (Wollum y Youngberg, 1969), la

humedad disponible (Righetti *et al.* 1986) y la interacción con otros organismos del suelo (Knowlton *et al.* 1980). En el caso específico de *E. angustifolia*, Zitzer y Dawson (1992) encontraron que en suelos con periódicas insuficiencias de aereación o saturados, la nodulación era mayor que en suelos secos. Según mis observaciones las mejores condiciones para el crecimiento radical fueron las mejores para la nodulación y tanto el anegamiento como el déficit de agua resultaron perjudiciales.

*Elaeagnus* es tan exitosa en la colonización de áreas disturbadas que en numerosas regiones su utilización ha sido prohibida, pero a igualmente las *Eleagnaceas* siguen cultivándose en muchos lugares como ornamentales, medicinales y forestales. Cuando se pretende incorporar especies actinorrizicas a un sistema vegetal se debe prestar especial atención a la forma y dinámica de crecimiento de dicha especie, para no convertir la esperada interacción beneficiosa en una nociva interacción competitiva.

Armson (1978) reflexiona sobre los cambios en el suelo producidos por la implantación de especies forestales, y se puede encontrar una similitud con la introducción de una especie invasora en un área. Una nueva especie, con su correspondiente forma y desarrollo de raíces va a producir una alteración en los procesos del suelo. Esa alteración no va a ser detectada a corto plazo, pero después de un periodo de varias décadas va a ejercer una profunda influencia, no solo en la naturaleza del suelo, sino también en el desarrollo vegetal del área. La influencia producida por la invasión de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro queda demostrada en este trabajo. Sería interesante analizar los cambios que se produzcan en el suelo cuando la población llegue a un equilibrio en la zona.

## **CAPITULO VIII**

### **PATRONES DE DISPERSIÓN DE *Elaeagnus angustifolia***

#### **Introducción**

La introducción de especies foráneas es generalmente la etapa inicial en el establecimiento de especies invasoras. La dispersión y la formación de un banco de semillas, la germinación y la formación de una plántula persistente, determinan el éxito en el establecimiento de las especies (Harper, 1977). Un problema que exige respuesta es porqué ciertas especies establecidas se convierten en dominantes y otras no (Booth *et al.*, 2003).

Aun cuando una especie se halla establezca en un área, su dispersión es importante para lograr su persistencia a largo plazo (Salomen, 1987; Poschlod, 1995). Puede ocurrir que las especies necesiten una continua inmigración desde áreas vecinas para persistir en un área o que presenten una habilidad de dispersión tal que les permita mantener o aumentar su población en el lugar (Cousens y Mortimer, 1995).

No todos los propágulos de una planta madre van a viajar la misma distancia, por lo que una población de propágulos va a resultar en una población de distancias de dispersión (Smith y Kok, 1984; Howard *et al.* 1991; Nadeau y King, 1991). Las semillas, consideradas individualmente, van a diferir en cuanto a su altura de origen, el momento de liberación desde la planta madre, sus características aerodinámicas, las condiciones climáticas en el momento de su liberación y el ambiente al cual descienden. Todos estos factores están sujetos a variación y además, las distancias de dispersión pueden variar en las diferentes direcciones dependiendo de los agentes que causen la dispersión (van der Pijl, 1969).

Considerando que el Valle Medio del Río Negro presenta un mosaico de microhabitat invadidos o en vías de invasión por *E. angustifolia*, que como describí en otros capítulos se pueden agrupar en cuatro tipos de zonas favorables con características diferentes, resulta importante entonces definir la habilidad de los propágulos de la especie para dispersarse dentro y entre estas áreas adecuadas para su crecimiento.

Una de las formas de caracterizar los patrones espaciales de dispersión de propágulos es contando el número de semillas que llegan al suelo, o el número de semillas que emergen (si es que se desea conocer la dispersión efectiva) en círculos concéntricos alrededor de la fuente de producción de semillas (Cousens y Mortimer, 1995; Thompson *et al.* 1996).

Algunas plantas, como es el caso de *E. angustifolia*, tienen la capacidad de propagarse, además, vegetativamente. La reproducción vegetativa puede producirse junto con la generativa o predominar una de ellas de acuerdo a las condiciones del ambiente (Capítulo III: Estrategias de Propagación).

La reproducción vegetativa también presenta sus propias características a evaluar, ya que las especies pueden extenderse según dos estrategias diferentes (Lovett Doust, 1981), por ejemplo sobre un eje principal, invadiendo el área pero no dominándola (estrategia de guerrilla), o en frentes de invasión de manera que van ocupando, consolidándose y dominando un área (estrategia en falange). Una forma de estudio es mediante el análisis secuencial del crecimiento lateral de un clon en un área nueva mediante la determinación de sus límites externos (Horowitz, 1973).

La reproducción vegetativa se podría considerar como una inversión menos riesgosa para la ocupación de un área, que la

dispersión solo por semillas. La progenie vegetativa puede tener una ventaja inicial sobre las plántulas de semilla para competir con otra vegetación, ya que en general tienen acceso a una mayor fuente inicial de energía (Schmid, Bazzaz y Weiner, 1995). Por otro lado, las semillas deben encontrar un sitio adecuado para germinar y establecerse (Grubb, 1977).

Mediante la reproducción vegetativa las invasoras exitosas tienen la posibilidad de poblar el área aledaña a ellas, por lo que a nivel general, en las poblaciones de especies con reproducción vegetativa es de esperar una distribución mas en forma de parches o islotes que en la que presentan únicamente reproducción por semillas.

## **Materiales y Métodos**

Para el estudio de los patrones de dispersión de semillas elegí una planta representativa de cada una de las cuatro zonas anteriormente caracterizadas (Capítulo VI: Estructura y Dinámica de la Población). A partir de cada planta marqué 16 radios equidistantes con hilo plástico y estacas, hasta los 4 metros de distancia del tallo/tallos del árbol/arbusto. Cada dos meses (noviembre, enero, marzo y mayo), durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99 realicé el recuento del número de semillas existente en el mantillo y en el primer centímetro de suelo en un área de 10 por 10 cm a 1, 2, 3 y 4 m de distancia del eje del individuo, en cada uno de los 16 radios demarcados, formando entonces cuatro anillos concéntricos de recuento. Debido al tamaño de las semillas el recuento se realizó produciendo apenas una leve alteración de la capa de suelo y dejando el material en su lugar.

El recuento del total de semillas aparece en los gráficos bajo la denominación de “semillas totales”. Bajo el nombre de “semillas vivas” incluyo todas aquellas que a simple vista no mostraban señales de daños que indudablemente habían afectado su viabilidad, excluyendo las semillas rotas o abiertas, las comidas por insectos o fauna edáfica o deprimidas en sus estrías oscuras, ya que previamente observé que, al abrirlas, estas semillas presentan su interior desintegrado en un polvo negro, posiblemente por efecto de hongos. Finalmente, bajo la denominación de “plántulas” incluyo a las semillas germinadas en diferente grado de desarrollo.

Grafico los datos por fecha de muestreo y por individuo, sobre cuatro anillos concéntricos que representan la distancia desde la base de la planta. Sobre cada uno de los anillos muestro los valores correspondientes a cada uno de los 16 radios de recolección de datos, como ejemplifico en la Figura 64, lo que permite visualizar la distribución alrededor de la planta y exponer todos los resultados en un gráfico comparativo fácil de analizar. Figuras complementarias ubican a la planta tanto topográfica como demográficamente.

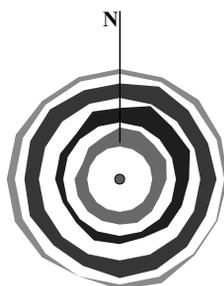
Con la finalidad de evaluar la importancia de las dispersión de semillas por el río, se eligió una zona donde el curso del río hace un codo, o sea donde erosiona y forma una barranca, ya que en ese lugar, durante el verano o cuando baja el caudal queda expuesta una angosta superficie arenosa que permite la deposición de semillas y su germinación. Al aumentar el caudal del río la erosiona y al ciclo siguiente el proceso se repite. Esto permitió contar la cantidad de semillas que se depositaban a la orilla del agua y cuantas germinaban en esa estrecha franja de arena húmeda en un corto tiempo.

Para el estudio de los patrones de dispersión vegetativa se eligieron cuatro arbustos ( 1 a 3 años de edad) que representaban la invasión de *E. angustifolia* en un área hasta el momento libre, o sea fuera de la zona ya colonizada, ubicada entre 400 y 800 m del curso del río. La elección de un quinto punto de estudio fue fortuita ya que se encontró una planta de *E. angustifolia* excepcionalmente creciendo en un recodo protegido de una gran cárcava (15 m ancho por 3 m alto) producida por la erosión hídrica desde las bardas al río, alejado unos 500 m del área colonizada por *E. angustifolia*.

Para graficar el desarrollo de la población se relevaron los individuos y se dibujaron los contornos exteriores del clon periódicamente durante el periodo 1997/98 y 1998/99 pero las observaciones en la zona continuaron hasta el 2004 principalmente con el propósito de determinar el efecto de la inundación del invierno del 2001.

	65+4 m	65	50+3 m	50	35+2 m	35	20+1m	20	5+ 0 m	3
1	(3)68	65	(9)59	50	(9)44	35	(12)32	20	5	3
2	(3)68	65	(12)62	50	(14)49	35	(12)32	20	5	3
3	(4)69	65	(10)60	50	(11)46	35	(10)30	20	5	3
4	(3)68	65	(9)59	50	(12)47	35	(11)31	20	5	3
5	(2)67	65	(10)60	50	(8)43	35	(9)29	20	5	3
6	(1)66	65	(8)58	50	(7)42	35	(7)27	20	5	3
7	(1)66	65	(9)59	50	(7)42	35	(8)28	20	5	3
8	(4)69	65	(10)60	50	(4)39	35	(9)29	20	5	3
9	(3)68	65	(11)61	50	(5)40	35	(8)28	20	5	3
10	(0)65	65	(8)58	50	(6)41	35	(8)28	20	5	3
11	(3)68	65	(8)58	50	(3)38	35	(8)28	20	5	3
12	(5)70	65	(10)60	50	(3)38	35	(8)28	20	5	3
13	(5)70	65	(9)59	50	(5)40	35	(8)28	20	5	3
14	(5)70	65	(10)60	50	(5)40	35	(5)25	20	5	3
15	(3)68	65	(11)61	50	(4)39	35	(7)27	20	5	3
N16	(3)68	65	(9)59	50	(5)45	35	(8)28	20	5	3

Semillas totales mayo 1999 - zona 3



**Figura 64:** ejemplifica como se graficaron los datos para cada planta y fecha. Los recuentos se realizaron a 1, 2, 3 y 4 m de distancia del eje del individuo, en cada uno de los 16 radios demarcados, formando entonces cuatro anillos concéntricos de recuento. Ubicados los radios y los círculos, cada intercepción corresponde a un punto de recuento, y se grafica el resultado obtenido. En la tabla, los números entre parentesis son los datos reales del recuento, en este caso, semillas totales, en la zona 3, en marzo de 1999. El punto de recuento 16 se ubica al norte, por consiguiente pertenece al radio marcado.

## Resultados

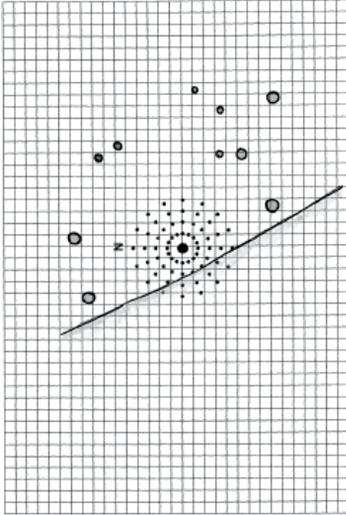
Las Figuras 65, 66, 67 y 68 muestran la ubicación topográfica y demográfica de los árboles utilizados para determinar la dispersión por semillas y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas de las cuatro zonas durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.

Las Figuras 69, 70, 71, 72 y 73 muestran los patrones de dispersión vegetativa en los cinco clones elegidos.

La tabla XVI muestra la cantidad de frutos y semillas depositados por el agua en la orilla del río y el número de plántulas emergidas durante el verano.

Periodo	1999/2000	2000/2001
Número de frutos y semillas	400 a 700	340 a 760
Número de plántulas	2 a 8	5 a 9

**Tabla XVI:** cantidad de frutos y semillas de *E. angustifolia* depositados por el agua en la orillas del río y el número de plántulas emergidas durante el verano. El depósito de semillas y frutos forma una banda de 10 cm de ancho y los datos de la tabla están expresados por metro de área costera.



**Referencias:**

- Puntos de muestreo

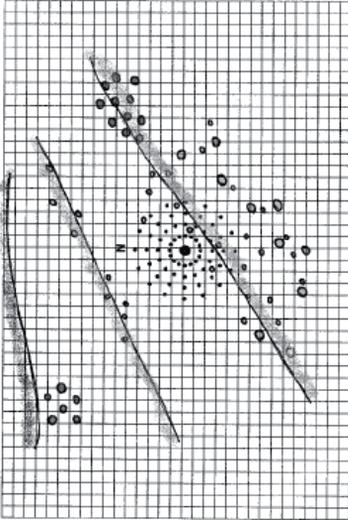
*Elaeagnus angustifolia*

Otros:

- Salix humboldtiana
- Tamarix gallica
- Geoffrea decorticans
- Larrea divaricata
- terrazza
- Borde del paleocauce
- Curso de agua

Nov. '97					
Ene. '98					
Mar. '98					
May. '98		Semillas totales			
Nov. '98					
Ene. '99		Semillas vivas			
Mar. '99					
May. '99					
					Plántulas

**Figura 65: Zona 1, albardón.** Ubicación topográfica y demográfica del árbol utilizado para determinar la dispersión por semillas (1 cuadro = 1m<sup>2</sup>) y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de la planta, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.



**Referencias:**

- Puntos de muestreo

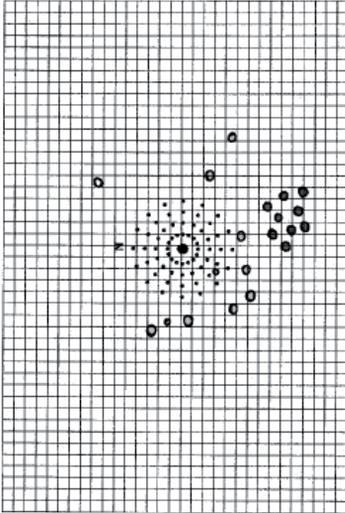
*Elaeagnus angustilolia*

Otros:

- Salix humboldtiana
- Tamarix gallica
- Geoffrea decorticans
- Larrea divaricata
- terrazza
- Borde del paleocauce
- Curso de agua

Nov. '97	May. '98	Mar. '98	May. '98	Nov. '98	Ene. '99	Mar. '99	May. '99
				Semillas totales			
				Semillas vivas			
				Plántulas			

**Figura 66: Zona 2, paleocauce.** Ubicación topográfica y demográfica del árbol utilizado para determinar la dispersión por semillas (1 cuadro = 1m<sup>2</sup>) y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.



**Referencias:**

- Puntos de muestreo

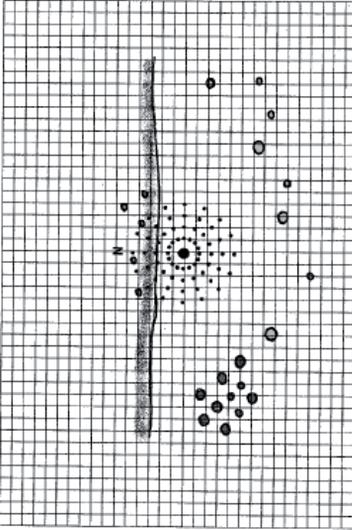
*Elaeagnus angustifolia*

Otros:

- Salix humboldtiana
- Tamarix gallica
- Geoffrea decorticans
- Larrea divaricata
- terrazza
- Borde del paleocauce
- Curso de agua

Nov. '97	Enc. '98	Mar. '98	May. '98	Nov. '98	Enc. '99	Mar. '99	May. '99
				Semillas totales			
				Semillas vivas			
				Plántulas			

**Figura 67: Zona 3, planicie.** Ubicación topográfica y demográfica del árbol utilizado para determinar la dispersión por semillas (1 cuadro = 1m<sup>2</sup>) y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.



**Referencias:**

- Puntos de muestreo

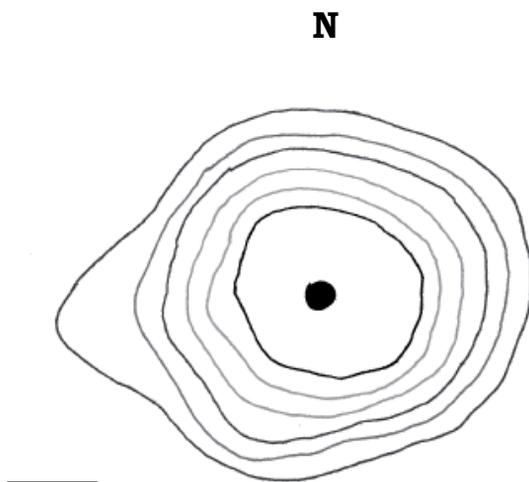
*Elaeagnus angustilolia*

Otros:

- Salix humboldtiana
- Tamarix gallica
- Geoffrea decorticans
- Larrea divaricata
- terrazza
- Borde del paleocauce
- Curso de agua

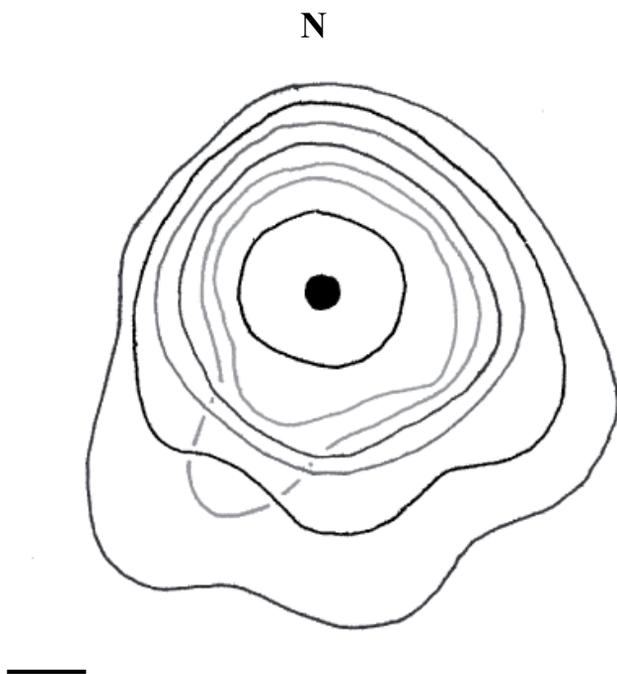
Nov. '97		Semillas totales		Semillas vivas		Plántulas
Enc. '98						
Mar. '98						
May. '98						
Nov. '98						
Enc. '99						
Mar. '99						
May. '99						

**Figura 68: Zona 4, pie de terraza.** Ubicación topográfica y demográfica del árbol utilizado para determinar la dispersión por semillas (1 cuadro = 1m<sup>2</sup>) y los resultados del recuento de semillas totales, semillas vivas y plántulas en anillos concéntricos alrededor de las plantas, durante los periodos de crecimiento 1997/98 y 1998/99.



**Figura 69:** Patrón de dispersión vegetativa del Clon 1: Arbusto de menos de dos años, creciendo solo en la zona de planicie, muy ramificado en la base.

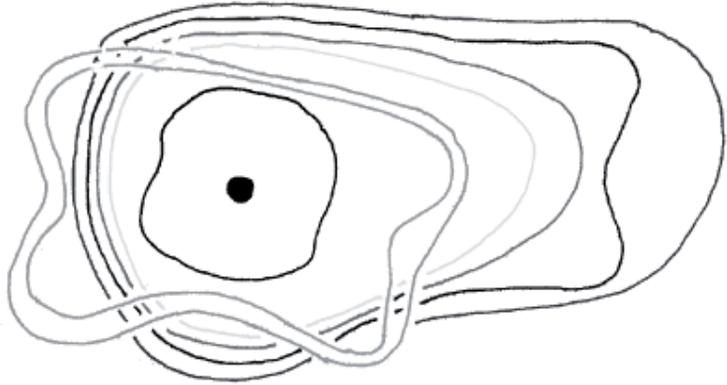
Las líneas representan la posición del límite externo del clon en las sucesivas fechas de observación, la de color negro corresponde al estado inicial (noviembre de 1997), las de diferentes tonos de grises, representan los resultados de las fechas de observación correspondientes al primer ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1998) y las correspondientes al segundo ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1999). (Barra: 1m)



**Figura 70:** Patrón de dispersión vegetativa del Clon 2: Arbusto de dos años, poco ramificado ubicado en el borde de un paleocauce.

Las líneas representan la posición del límite externo del clon en las sucesivas fechas de observación, la de color negro corresponde al estado inicial (noviembre de 1997), las de diferentes tonos de grises, representan los resultados de las fechas de observación correspondientes al primer ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1998) y las correspondientes al segundo ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1999). (Barra: 1m).

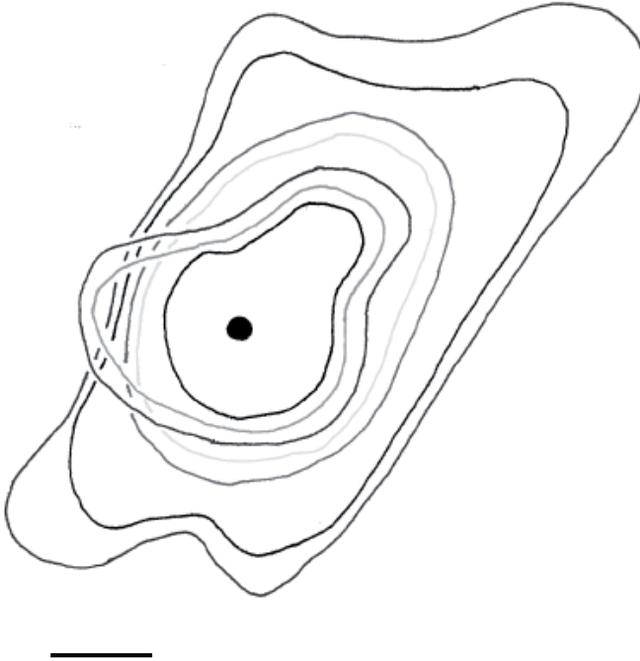
**N**



**Figura 71:** Patrón de dispersión vegetativa del Clon 3: Arbusto de tres años, muy ramificado ubicado en la desembocadura en el río de una cárcava profunda producida por la erosión hídrica desde las bardas.

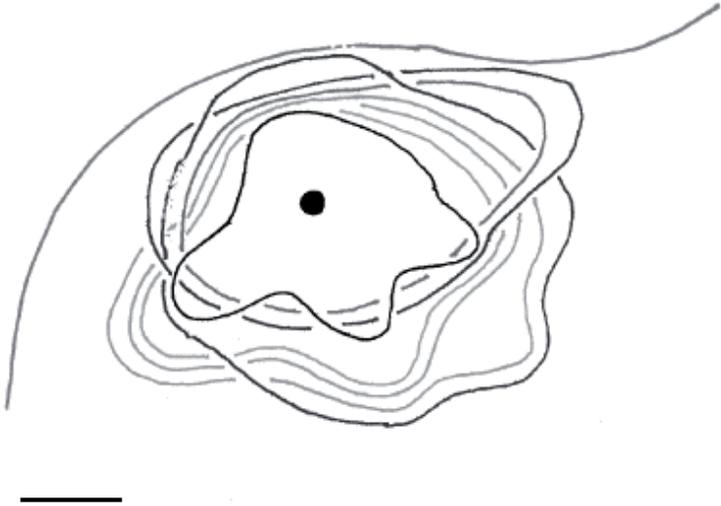
Las líneas representan la posición del límite externo del clon en las sucesivas fechas de observación, la de color negro corresponde al estado inicial (noviembre de 1997), las de diferentes tonos de grises, representan los resultados de las fechas de observación correspondientes al primer ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1998) y las correspondientes al segundo ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1999). (Barra: 1m)

**N**



**Figura 72:** Patrón de dispersión vegetativa del Clon 4: Arbusto de tres años, ubicado en una planicie angosta entre dos paleocauces. Las líneas representan la posición del límite externo del clon en las sucesivas fechas de observación, la de color negro corresponde al estado inicial (noviembre de 1997), las de diferentes tonos de grises, representan los resultados de las fechas de observación correspondientes al primer ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1998) y las correspondientes al segundo ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1999. (Barra: 1m)

**N**



**Figura 73:** Patrón de dispersión vegetativa del Clon 5: Arbusto de tres años, ubicado en un recodo protegido de una cárcava profunda, al pie de las bardas, o sea totalmente fuera de la zona de invasión de *E. angustifolia*.

Las líneas representan la posición del límite externo del clon en las sucesivas fechas de observación, la de color negro corresponde al estado inicial (noviembre de 1997), las de diferentes tonos de grises, representan los resultados de las fechas de observación correspondientes al primer ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1998) y las correspondientes al segundo ciclo de crecimiento evaluado (hasta mayo de 1999). En gris también el borde de la cárcava. (Barra: 1m)

## Discusión

El número de semillas producido por una planta va a depender de su tamaño y de su esfuerzo reproductivo o sea la cantidad de sus recursos invertidos en la producción de semillas. Si bien ambas características son parcialmente propias de cada especie, pueden ser modificadas por factores intrínsecos y extrínsecos a la población (momento de fructificación, proximidad de plantas vecinas, herbivoría, pestes, etc.). La fecundidad puede estar relacionada a las características del lugar, al nivel de humedad del suelo o a la temperatura. La interferencia entre plantas aumenta con la densidad o sea con la proximidad a sus plantas vecinas (Cousens y Mortimer, 1995).

Las semillas pueden sufrir predación pre-dispersión, especialmente las que permanecen en la planta madre por mucho tiempo (Ehrlén, 1996). En *E. angustifolia* la mayoría de los frutos se desprende cuando alcanza la madurez o antes del invierno, pero parte de los mismos puede permanecer en la planta. Cuando aun están en la planta se producen ciertas pérdidas debido a que los pican o comen los pájaros. En realidad los pájaros pequeños solo picotean la parte carnosa de los frutos. Solo he visto comerlos en su totalidad por palomas (*Columba sp.*) o loros (*Cyanoliseus sp.*). Aunque hay estudios que cuantifican la incidencia de los pájaros sobre la dispersión (Kollmann y Schneider, 1997), no me fue posible realizar ninguna estimación. Para el ganado vacuno los frutos resultan muy apetecibles y me consta que constituyen un medio de dispersión ya que se he encontrado semillas germinadas en las heces.

Las semillas pueden permanecer en la planta o desprenderse y pasar a formar parte del banco de semillas. En términos bióticos

amplios las semillas pueden perderse del banco de semillas por germinación, por pérdida de viabilidad o por predación. Si no se cultiva o utiliza un área, muchas semillas pueden permanecer en la superficie del suelo donde quedan expuestas a la predación por pequeños animales, macro y mesofauna edáfica, o simplemente a la descomposición. Los resultados de los relevamientos realizados bajo plantas de *E. angustifolia* demuestran que gran cantidad de las semillas están dañadas por algún u otro factor, a lo que habría que sumarle las que no se encuentran porque fueron comidas por animales.

Las semillas de *E. angustifolia* pueden permanecer viables en el suelo durante varios años (capítulo III). En respuesta al ambiente, la dormancia de las semillas en el suelo suele durante el año. Aun cuando la dormancia fisiológica se interrumpa, puede que la semilla aun así no germine, por ausencia de algún factor requerido para el crecimiento, tal como agua, oxígeno, cierta luz o temperatura (Baskin y Baskin, 1985). Las lluvias inician la imbibición con agua y estimulan un comienzo de la germinación. Si se interrumpe la lluvia y la humedad se evapora rápido las semillas se secan nuevamente. Si las lluvias son suficientes las semillas pasan del punto crítico de desarrollo, después del cual una posterior deshidratación implica la muerte del embrión o plántula.

La germinación significa una disminución en el banco de semillas, sin embargo no pueden ser equiparadas con ganancias en la población, debido a que muchas semillas no son exitosas en el establecimiento de plántulas (Cousens y Mortimer, 1995).

En cuanto a la emergencia producto de un año, la misma es muy difícil de determinar particularmente en especies que tienen semillas que permanecen vivas durante varios años como es el

caso de *E. angustifolia*. Para estas especies la relación entre el banco de semillas y la emergencia anual es variable entre años. Hay que considerar además que la emergencia dependerá de los factores climáticos y del manejo del área. Hay especies que germinan cuando después de un periodo caluroso y seco comienzan las lluvias o baja la temperatura (germinación de otoño), otras que germinan después de terminado el periodo de frío, cuando la temperatura empieza a subir (germinación de primavera) y otras especies que germinan durante todo el año. En *E. angustifolia* los picos de emergencia son principalmente en primavera y otro menor en otoño. En general los periodos de emergencia parecen estar determinados principalmente por eventos de temperatura y de lluvia (Capítulo II: Fenología).

Cuando se analiza el banco de semillas en las cercanías de una planta de *E. angustifolia* es importante tener en cuenta que el fruto normalmente cae entero y es grande y pesado, así que la mayoría no se aleja de la planta madre al caer. El viento puede alejar principalmente a los que se desprenden de las ramas superiores, los cursos hídricos a las que caen en ellos y los animales pueden alejarlos de su origen, como ya mencioné, por arrastre de ramas o por consumo como alimento. Al examinar los gráficos por muestreo y por zona se observa lo siguiente:

En la zona 1 o albardón hay una gran cantidad de semillas en el mantillo pero muchas de ellas muertas. La mayor densidad de semillas se encuentra entre el metro y los tres metros de distancia del tronco. Parte de la copa del árbol está sobre el curso de agua así que las semillas correspondientes contribuyen a la dispersión hidrocora. Son muchas las semillas que germinan pero en su mayoría mueren. Por ejemplo, en los gráficos se observa que

después del invierno de 1998, que fue muy seco, prácticamente no se encontraron plántulas en la primavera siguiente. Después de un verano seco y caluroso en 1999, con las lluvias de febrero germinaron muchas semillas pero para mayo eran pocas plántulas las que sobrevivían.

En la zona 2 el paleocause está poblado en su mayoría por arbustos que no producen semillas o que recién comienzan a hacerlo así que en su mayoría las semillas que se encuentran en el suelo provienen de árboles vecinos. La mayoría de las semillas se encuentran en buen estado, o sea no hay mucha diferencia entre los valores de semillas totales y semillas vivas. Para semillas germinadas vale el mismo comentario que para la zona anterior.

En la zona 3 el número de semillas en el suelo alrededor de la planta, disminuye hacia el anillo de registro mas alejado. En el sector NE la cantidad de semillas es mayor, así como las emergentes, lo que puede asociarse a una menor competencia con plantas vecinas. Algunas plántulas sobrevivieron al invierno seco de 1998 pero murieron en el verano caluroso y seco de 1999. En ese mismo año se estimuló la germinación después de las lluvias del mes de febrero.

En la zona 4, como se observa en los gráficos correspondientes, se encuentran pocas semillas alrededor del árbol pero una gran proporción de ellas en buen estado. Se detecta poca germinación y las plántulas que emergen lo hacen hacia la base de la terraza y no perduran.

Evidentemente, aunque la producción de semillas por planta de *E. angustifolia* es muy grande, la formación de plantas nuevas a partir de las mismas dentro de las poblaciones ya establecidas es pequeña.

La eficacia de la dispersión hidrocora depende de la capacidad de flotación de las semillas, del número de semillas y de la distancia desde las fuentes de semilla (van der Pijl, 1982; Coops y van der Velde, 1995) y puede contribuir al transporte a larga distancia de los propágulos (van der Valk, 1987).

La capacidad de flotación de *E. angustifolia* depende de la presencia de la induvia. Si el fruto cae entero al agua puede flotar durante mucho tiempo (meses) debido al tejido aerenquimatoso de la induvia y a las capas de pelos peltados que la recubren. Si han perdido la induvia, la capacidad de flotación de las semillas se reduce a días.

El número de semillas producidas por *E. angustifolia* es enorme (Capítulo I) y muchas plantas se desarrollan en las orillas de los cursos de agua. Si bien algunas lo hacen cerca de los brazos menores del Río Negro, cuyas corrientes de agua pueden ser mínimas durante varios meses de año, otras lo hacen sobre los cursos más importantes del río que se caracterizan por su elevado caudal por lo que las distancias probables de dispersión son grandes. Vale acá incorporar una frase de Silvester y Lovett Doust (1993): "Al igual que el final del arcoiris, el extremo de la curva de dispersión de semillas es imposible de alcanzar".

En cuanto al recuento de semillas a la orilla del río, elegí ese lugar precisamente porque cuando el río sube erosiona y limpia toda el área, o sea que permite conocer la cantidad de semillas que puede depositar el río sobre la orilla cada año y tener una pauta de la importancia del agua en la dispersión de las mismas. Una proporción muy baja de semillas germinan pero considero que la mayoría de los arbustos costeros tienen ese origen.

El régimen de caudal del río y/o de inundación puede también determinar la zonación inicial de la vegetación (Coops y van der Velde, 1995).

Ya mencioné al comienzo de este trabajo (Introducción) que se puede relacionar la introducción y colonización de *E. angustifolia* en el área con los caudales del Río Negro. Aún después de haber terminado el periodo de toma de datos para esta tesis he observado el efecto de la inundación del año 2001. Al año siguiente se establecieron muchas nuevas plantas provenientes de semilla en zonas hasta el momento libres de *E. angustifolia*, principalmente en los taludes de los paleocausas por donde corrió el agua durante el periodo de desborde del río. Esto constata la importancia de la dispersión hidrocora en la introducción de *E. angustifolia* en nuevas áreas.

Las estructuras vegetativas de reproducción se forman bajo o sobre el suelo y actúan como un banco de meristemas similar a un banco de semillas.

Una planta individual puede producir varias estructuras subterráneas y cada una de estas puede a su vez producir un número de vástagos, formando un extenso clon de individuos genéticamente similares, a partir de una sola semilla original (Cousens y Mortimer, 1995).

El 1974, Kays y Harper propusieron una terminología en la cual un tallo individual, que puede ser solo parte de un clon, se denomina *ramet*, mientras que el total del individuo genético se llama *genet*.

El estudio de los genets en *E. angustifolia* fue posible solo en una zona en proceso de invasión donde la densidad de plantas era baja al comenzar las observaciones. En poblaciones ya

establecidas no se puede distinguir entre los diferentes genets ya que no existen diferencias morfológicas notables.

Paralelamente, en las poblaciones densamente establecidas la propagación vegetativa de *E. angustifolia* es muy intensa solamente en los bordes, de manera de invadir nuevas áreas.

Según McMahon y Mortimer (1980) existe un control en las plantas que previene la producción de ramets cuando las condiciones no son favorables, ya sea por interferencias intra o interespecíficas, de manera que se regula la densidad.

La estrategias de propagación vegetativa de *E. angustifolia* varían de acuerdo a la competencia. Los arbustos que utilicé para evaluar el desarrollo clonal crecían inicialmente aislados y en realidad su estrategia (Cousens y Mortimer, 1995) es “de guerrilla”, porque avanzan en diferentes ejes de manera de propagarse en todas las direcciones que le son favorables. Sin embargo, cuando se observa la propagación vegetativa en los bordes de una población la estrategia es “en falange”, porque avanza en frentes densos, dominando antes de continuar la expansión.

La importancia relativa de la reproducción sexual y vegetativa en la producción total de vástagos varía. Aun cuando la producción a partir del banco de meristemas vegetativos sea menor que la que se produce a partir del banco de semillas, los tallos a partir de órganos vegetativos generalmente tienen un desarrollo inicial más vigoroso, debido a sus mayores reservas de energía. y por lo tanto son mas competitivos que los producidos a partir de semillas.

Por el lugar donde se encuentran los arbustos que fueron elegidos para observar la dispersión de propágulos vegetativos, que es una zona sin monte, con pastizales naturales, donde los vacunos se mueven desde zonas invadidas por *E. angustifolia* hacia las

zonas de pastoreo, es muy probable que las semillas que los originaron sufrieran una dispersión endozoa y que algunas de ellas, después de ser transportadas por los animales y depositadas en las heces, hayan encontrado un micrositio adecuado para implantarse.

La elección de arbustos jóvenes creciendo aislados en un área en proceso de invasión tenía el doble propósito de evitar la presencia de plantas provenientes de germinación de semillas y de determinar la edad a la que comienzan a propagarse vegetativamente cuando la activación de yemas no se induce externamente. Los arbustos de *E. angustifolia*, si bien pueden comenzar a propagarse vegetativamente a partir del año de edad, generalmente lo hacen significativamente después de los tres años de edad. En el caso del clon 1 recién se detectó la formación de un propágulo vegetativo al segundo año de observación (3 años de edad) y en el clon 2, el propágulo formado a los 2 años de edad no prosperó al siguiente ciclo de crecimiento.

En todos los casos los hijos de origen vegetativo se produjeron hacia las zonas más bajas o protegidas donde se puede esperar un mayor contenido de humedad en el suelo. La mayoría de las plantas hijas no rebrotaron después del invierno seco del 98 (*E. angustifolia* comienza a rebrotar normalmente cuando aun hace mucho frío) y otras se perdieron durante el verano seco y caluroso del 99. Es evidente que los propágulos radicales de *E. angustifolia* son susceptibles a la sequía, característica que según la bibliografía comparte con la mayoría de los propágulos vegetativos de otras especies (Cousens y Mortimer, 1995). Contrariamente, las lluvias que comenzaron en febrero y se prolongaron durante el otoño de 1999 estimularon la aparición y el rápido crecimiento de los propágulos vegetativos.

Después de las inundaciones del invierno del 2001, en la primavera rebrotaron la mayoría de los ramets de los genets evaluados, es decir que se produjeron pocas muertes como consecuencia de haber permanecido inundados durante 5 meses por agua en movimiento.

El quinto clon que se analizó por curiosidad, y que crece fuera de la zona geográfica probable de invasión, posiblemente se originó de una semilla dispersada por animales y se estableció en un recodo de una cárcava, en un lugar propicio de tierra suelta con permanencia de humedad después de las lluvias. El primer arbusto se reprodujo vegetativamente e incluso había formado una pequeña población, pero algunos de sus ramets no rebrotaron después de la sequía del invierno del 98 y otras perecieron en el verano seco del 99. Después de las lluvias de fines del verano del 99 produjo un nuevo ramet, esta vez cerca de la barranca de la cárcava.

Los datos recogidos sobre el proceso de dispersión de *E. angustifolia*, ya sea por reproducción sexual mediante sus semillas o bien vegetativamente, tienen mayormente el carácter de puntuales y por lo tanto no sujetos a análisis estadístico; sin embargo me permiten enunciar algunas conclusiones.

- Solo un porcentaje bajo de la gran cantidad de semilla producidas por las plantas adultas de *E. angustifolia* está destinado a formar nuevas plantas. La mayoría se pierde por envejecimiento en el banco de semillas o por emigración fuera del sistema.

- El establecimiento de nuevas plántulas está asociada a la presencia de factores ambientales favorables (lluvia, temperatura) y la ausencia posterior de alguna de estas condiciones (sequía, heladas) determina la muerte de las mismas.

- Los datos de los recuentos demuestran que la distancia modal de dispersión se encuentra entre los 2 y 3 m y que la distancia máxima es entre los 8 y 10 m, dependiendo la altura y el ancho de copa de la planta.

- Cuando la población ya está establecida y cercana a su densidad máxima límite, el banco de semillas del suelo tiene poca importancia en el mantenimiento de la misma, al menos que el sistema se altere externamente.

- La dispersión a distancia debe ser atribuida a la persistencia del tejido parenquimático del fruto sobre la semilla, que por un lado le confiere flotabilidad y por otro lado contiene aceites y azúcares que lo hacen apetecible para los animales. Por la ubicación de área colonizada, la dispersión por hidrocora es el método de transporte a larga distancia que más semillas distribuye en la zona costera y son los animales los agentes de distribución de semillas en otros sectores del valle. La dispersión hidrocora es uno de los motivos por los cuales *E. angustifolia* causa también problemas en las áreas de cultivo intensivo, invadiendo los canales de riego y desagües.

- La reproducción vegetativa es importante para conservar el nivel de la población establecida y se manifiesta como exitosa en la colonización de áreas nuevas.

## CONCLUSIONES

Al comienzo de esta tesis expuse como objetivo el estudio de las formas de crecimiento de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro, con la finalidad de comprobar la hipótesis de que su éxito en la introducción, colonización e invasión en este área se debe a la combinación de diversas estrategias ecológicas.

En cada capítulo discutí las características estudiadas y sus posibles significados en la adaptación de *E. angustifolia* al lugar y a las diferentes condiciones ambientales.

Como confirmación de la hipótesis presento a continuación una lista de las características de *E. angustifolia* que pueden considerarse como estrategias ecológicas, y que en conjunto la definen como una especie altamente invasora en áreas similares a las del Valle Medio del Río Negro.

- ♦ Producción de gran cantidad de semillas.
- ♦ Rápido crecimiento inicial de la plántula.
- ♦ Numerosas yemas adventicias en las plántulas.
- ♦ Sistema radical de la plántula de rápido desarrollo.
- ♦ Formación de nódulos de fijación de nitrógeno en etapas tempranas del desarrollo de la plántula.
- ♦ Fase juvenil hasta los 3 años de edad, con gran desarrollo vegetativo.
- ♦ Inflorescencias proliferantes, o sea que no limitan el desarrollo vegetativo.
- ♦ Semilla-fruto protegido por una induvia carnososa persistente.
- ♦ Periodo de latencia invernal corto.
- ♦ Plantas sensibles a la sequía y al frío en los estratos

inferiores, pero tolerantes en los estratos superiores.

- ♦ Plasticidad fenológica en respuesta a cambios de temperatura y humedad.
- ♦ Estrategias de propagación generativa y vegetativa.
- ♦ Alto poder germinativo inicial.
- ♦ Aunque el porcentaje de viabilidad de las semillas disminuye marcadamente con los años, algunas conservan el poder germinativo durante al menos 8 años.
- ♦ Porcentaje y momento de germinación a campo relacionado a las condiciones de luz y espacio.
- ♦ Diferente orientación de las ramas de las plántulas de acuerdo a la disponibilidad e incidencia de la luz.
- ♦ Propagación vegetativa a partir de yemas radicales.
- ♦ Posibilidades de propagación vegetativa radical a partir del año de edad.
- ♦ Aumento de la propagación vegetativa como respuesta a daño en las raíces.
- ♦ Propagación vegetativa predominantemente en poblaciones de baja densidad.
- ♦ Rebrote por desarrollo de yemas caulinares ante daños de la parte aérea (corte, fuego, inundaciones).
- ♦ Sistema de ramificación básica y repetitiva que evita la dominancia apical por eliminación consecutiva de los ejes.
- ♦ Plasticidad alométrica ante la densidad y ubicación de la competencia.
- ♦ Fuerte desarrollo basítono plagiótropo en etapas iniciales o en el estrato inferior o como respuesta a disturbios, que le confiere dominancia del espacio circundante.
- ♦ Heterogeneidad foliar expresada en diferencias en el tamaño y

dimensiones de las hojas, su inclinación, coloración, proporción de tejidos, grado de pubescencia y tipo de pelos, que en conjunto les confieren ventajas para adaptarse al espectro de condiciones al cual están expuestas en el gradiente vertical dentro de la población.

- ♦ Preferencia por suelos arenosos, livianos y húmedos, pero tolerancia a suelos pesados, ya sea secos o con periodos de anegamiento o ascenso de la napa freática, salinos o sódicos.
- ♦ Competidora exitosa de las Salicáceas, se desarrolla rápidamente bajo las mismas e inhibe su reproducción.
- ♦ Pocas especies la superan en la competencia, entre ellas el tamarisco (*Tamarix gallica*) y el chañar (*Geoffrea decorticans*) pero estas forman poblaciones en mosaicos sin ocupar un área significativa en el valle.
- ♦ Un sistema de raíces principales gruesas que se desarrollan en profundidad y un sistema de raíces laterales bien desarrollado.
- ♦ Desarrollo del sistema radical lateral en fuerte concordancia con el desarrollo aéreo, rápida respuesta a condiciones de estrés o de reactivación.
- ♦ Reactivación estacional temprana del sistema radical, coincidente con la aparición de hojas incipientes.
- ♦ Continuidad funcional del sistema radical durante todo el ciclo de crecimiento vegetativo.
- ♦ Latencia radical temporal ante condiciones de anegamiento.
- ♦ Senescencia y muerte de las raíces en concordancia con la latencia invernal de la parte aérea.
- ♦ Renovación anual de la mayoría del sistema de raíces finas.
- ♦ Formación de nódulos radicales cuyo número y distribución

está relacionado al crecimiento vegetativo aéreo y a las condiciones del suelo.

- ♦ Sensibilidad pero tolerancia del sistema radical a condiciones de anegamiento, salinidad o alto contenido de sodio.
- ♦ Plasticidad de la arquitectura radical en respuesta a diferentes condiciones físicas del suelo.
- ♦ Gran esfuerzo reproductivo y adaptación alométrica del mismo.
- ♦ Los predadores pre-dispersión actúan como agentes de dispersión porque consumen la induvia o porque la semilla no es afectada por el sistema digestivo.
- ♦ Si bien una gran parte de las semillas germinadas no son exitosas en el establecimiento de plántulas, el gran número de semillas asegura la persistencia de la especie.
- ♦ La dispersión natural es a corta distancia de la planta madre debido al peso de las semillas por lo que forma un gran banco de semillas dentro de la población.
- ♦ Dispersión hidrocora sumamente exitosa, por la ubicación de muchos especímenes en las cercanías de los cursos de agua, por las características hidrológicas del Río Negro y por la capacidad de flotación que les proporciona la presencia de una induvia aerenquimatosa y pubescente.
- ♦ Gran banco de meristemas subterráneos potenciales.
- ♦ Rápida respuesta de los propágulos vegetativos a buenas condiciones de humedad del suelo y a disponibilidad de espacio.

De acuerdo a los datos expuestos y a las evidencias presentadas se confirma que:

- La introducción de *E. angustifolia* en la zona fue como resultado de la dispersión de las semillas por el río.
- La dispersión tierra adentro se inició por alguna subida del río que hizo correr agua por los zanjones y depositó semillas en las orillas de los mismos. Después se habría producido la reproducción vegetativa y la dispersión de semillas por los animales hacia las playas de pastizales.
- La preferencia en cuanto a las condiciones edáficas son los suelos livianos como los que se encuentran en las playas. Sin embargo sigue avanzando por reproducción vegetativa aún en los taludes de los paleocauces, que tienen suelos arcillosos y napa freática cercana.
- El límite a la invasión lo constituye la primera terraza del valle posiblemente formada por antiguos cursos del río, o las bardas cuando la anterior no está presente.
- Las poblaciones más antiguas se reproducen solamente hacia afuera. Las plantas nuevas que aparecen dentro tienen poco crecimiento y permanecen arbustivas, a menos que se abra una brecha en el estrato superior.
- En la mayoría de los albardones y áreas planas colonizadas la población ya alcanzó su límite superior de densidad, o sea que es tal la interferencia que cualquier ganancia por reproducción va a ser cancelada por las pérdidas por mortalidad.
- En su dispersión a corta distancia la población tiende ahora a ocupar todos los espacios que le quedan disponibles.
- En su dispersión a más larga distancia ha logrado introducirse en áreas de pastizales, implantarse a orillas de antiguos zanjones y reproducirse vegetativamente. Está formando poblaciones satélite que van a aumentar de tamaño, unirse y

terminar por colonizar áreas actualmente libres.

- Entre los factores que pueden influir en el crecimiento de las poblaciones satélite hay que considerar, como negativos los periodos de sequía que podrían matar a los propágulos vegetativos y como positivos los aumentos de caudal del río que podrían hacer que corra agua por los paleocauces, dispersar semillas desde las poblaciones más viejas y originar nuevos focos de invasión.
- De los factores extrínsecos que pueden afectar la densidad de una población, las condiciones ambientales del Valle Medio del Río Negro favorecen a *E. angustifolia*; los competidores vegetales naturales no la afectan significativamente y los animales la favorecen al dispersar sus semillas.
- Frente a la mayoría de condiciones ambientales que no la favorecen, es tolerante.
- El proceso de invasión de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro aún no se ha completado.
- Si no se encuentra un método de control efectivo *E. angustifolia* va a poblar todo el valle.

**ANEXO**  
**ENSAYOS DE CONTROL DE LA POBLACIÓN**  
**DE *Elaeagnus angustifolia***

**Introducción**

Como una consecuencia de haber estudiado durante mucho tiempo las formas de crecimiento de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro, observando las múltiples estrategias ecológicas que le permiten invadir la zona, surge la idea de hacer algunos ensayos de control.

*E. angustifolia* ha invadido otros lugares en el mundo. La historia de su introducción en un área se repite, en muchos casos se la introdujo como ornamental y en otros para formar cortinas de protección contra los vientos o poblar áreas disturbadas. Fue su belleza, el perfume de sus flores, su facilidad para adaptarse a diferentes condiciones ambientales lo que conquistó a las personas que la introdujeron en áreas nuevas. Buscando información la he encontrado en los catálogos de muchos viveros, hasta en uno que ofrece semillas para lograr un Jardín Bíblico ( se considera que es el olivo que se menciona en la Biblia, Isa. 41:19,20 , conocido como *olivo silvestre* en esos tiempos)

En los comunicados del Servicio de Conservación de los Recursos Naturales de Estados Unidos se publican estudios sobre *E. angustifolia* principalmente sobre la secuencia de invasión y los métodos de control. Entre los datos mencionan por ejemplo que en 1924 comenzaba su invasión en UTA, y en 1954 ya se encontraba en todos los estados aledaños (Knopf y Olsen, 1984; Christiansen, 1963). Actualmente se encuentra incluido en la lista de especies

nocivas de muchos estados y está prohibida la venta de semillas o plantas.

Después de analizar los capítulos precedentes en los que se describieron las estrategias ecológicas y de comprobar el éxito de la especie en la colonización del Valle Medio del Río Negro, se puede incluir a *E. angustifolia* en la categoría de maleza.

Las malezas son plantas que crecen en sitios en las que son indeseadas por el hombre. La condición de maleza no es propia de la especie, ya que pueden ser consideradas malezas en determinado sitio y no en otro (Ghersa, 1999).

El hombre trata de controlar las malezas influyendo sobre las características biológicas de las mismas que las ayudan a ser exitosas en determinados sistemas; de ahí la importancia de estudios como el presentado en la tesis precedente.

Los resultados que se presentan a continuación son producto de algunos ensayos realizados, que exceden los objetivos de la tesis, pero se incluyen como anexo ya que tienen el valor de ser datos locales.

## **Materiales y Métodos**

Para conocer la respuesta de regeneración de una población de *E. angustifolia* cuando la misma es alterada artificialmente, en un área de 400 m a lo largo del curso de agua de un brazo del río por 60 m, en el sentido perpendicular, totalmente invadida y colonizada, se eliminaron todos los individuos de la especie por diferentes métodos. Se observó posteriormente su reacción en cuanto a su germinación de semillas y a su reproducción vegetativa.

Los tratamientos fueron: a- Corte mecánico de los tallos a 10-15 cm del suelo, con motosierra, sin extracción de raíces, b- Corte

mecánico de tallos (motosierra) y extracción manual de raíces (pala y pico), c- Remoción y arrastre de toda la planta con tractor y pala frontal. d- Aplicación de un arbusticida (Togar 1:20 en gas-óleo) a la base de la planta entera y e- Corte del tallo con motosierra y aplicación del mismo arbusticida a la superficie de corte inmediatamente después del mismo.

Los efectos del fuego sobre la regeneración se evaluaron sobre una población que se incendió accidentalmente un verano.

## **Resultados**

La respuesta a los intentos de eliminación de una población de *E. angustifolia* en relación a los diferentes métodos aplicados fue la siguiente:

a- Posterior al corte con motosierra de los tallos de árboles y arbustos, realizado en invierno, en el 100 % de los casos se desarrollaron yemas y brotes alrededor de los mismos, la mayoría de los cuales prosperaron y hacia el final de periodo de crecimiento ya tenían aproximadamente 1 m de altura. Los nuevos tallos presentaban una superficie muy pubescente, hojas del tipo de las descritas para la parte superior de la canopia y espinas. En la primavera siguiente emergieron plántulas de semilla y de propágulos vegetativos.

b- Después del corte mecánico de los tallos y la remoción manual de raíces con pala y pico, en la primavera siguiente la mayoría de las plántulas aparecidas provenían de la germinación de semillas. En el albardón se llegaron a contar hasta 200 plántulas por

metro cuadrado, de las cuales permanecían vivas al final del ciclo de crecimiento en promedio 5 plantitas por m<sup>2</sup>. Al final del verano tenían entre 30 y 50 cm de altura, con un único tallo. Una minoría de propágulos vegetativos se desarrollaron comparativamente más rápido que las anteriores y alcanzaron una altura de hasta 80 cm con entre 3 y 5 tallos por individuo.

c- Después de la remoción con tractor y pala frontal de toda la planta durante el invierno, el resultado fue casi exclusivamente (95 %) rebrote vegetativo a partir de yemas radicales en la primavera. El crecimiento de los propágulos fue muy rápido y algunos de los individuos alcanzaron 1 m de altura, y lo más notable, hasta 1,5 m de diámetro en el primer ciclo.

d- La aplicación del herbicida TOGAR 2,4 K diluido en gasoil, en relación 1:20, con una mochila aspersora de forma de rociar y humedecer toda la base del tallo hasta los 40-50 cm de altura produjo resultados disímiles. Independientemente del tamaño o edad del árbol / arbusto el 50 % de los tratados murió y la otra mitad, después de perder gran cantidad de hojas, rebrotaba. La aplicación fue a principios de primavera y en ese ciclo de crecimiento no se encontraron propágulos vegetativos desarrollados en el área.

e- Cuando se aplicó TOGAR 2,4 K en la superficie de corte del tallo inmediatamente después del mismo, se evitaron los rebrotes de tallos y de propágulos vegetativos. Este tratamiento se realizó en primavera y en el verano solo se encontraron plántulas provenientes de semilla.

La observación de una población que se incendió accidentalmente un verano en un islote permitió determinar que el fuego no puede ser considerado como una alternativa para eliminar poblaciones de *E. angustifolia* por varios factores. Si bien las hojas y las ramas pequeñas se consumen rápido, los tallos no se queman fácilmente, posiblemente por su alto contenido de agua. Posterior al incendio fue intensa la reproducción vegetativa a partir de propágulos radicales y el rebrote de la base de los tallos. En aquellos sectores que quedaron más libres, como ser donde se habían quemado sauces, cuya combustión es más fácil, en el otoño, después de una lluvia, aparecieron semillas germinadas de *E. angustifolia*.

## **Discusión**

De los diferentes intentos para eliminar las plantas de *E. angustifolia* de un área ya colonizada se puede decir que si los métodos mecánicos no se combinan con los químicos, no solo no tienen éxito sino que estimulan la germinación de semillas y/o la reproducción por propágulos vegetativos.

Si se sacan cuidadosamente las raíces de los árboles se produce poca reproducción vegetativa, ya que se supone que han quedado pocos trozos de raíces con propágulos, pero se estimula la germinación y aunque la mayoría de las plantulas no tiene éxito en su desarrollo, las que quedan son suficientes para repoblar el área.

Cuando se remueve la planta entera con maquinaria evidentemente se rompe la raíz al extraerla y se estimulan los propágulos vegetativos que quedan en la tierra.

Si se aplica un arbusticida a la planta entera no siempre se tiene éxito en matarla, pero, al menos en el periodo inmediato posterior se disminuye la reproducción vegetativa, de manera que se puede asumir que el mismo afecta la viabilidad de los propágulos radicales.

La mejor combinación parece ser cortar el tallo de la planta y aplicar arbusticida sobre la superficie de corte. Esto elimina el rebrote del tallo y la proliferación de los propágulos radicales. Si bien el banco de semillas tiende a germinar, podría controlarse mediante laboreo o con algún herbicida.

El efecto del fuego se observó circunstancialmente, pero es evidente que si bien afecta la parte aérea de las plantas, su capacidad de reproducción vegetativa se ve estimulada y el monte se regenera después de una quema.

Estos modestos ensayos de los diferentes métodos de eliminación de la población de *E. angustifolia* no resisten un análisis estadístico pero me permiten hacer algunas recomendaciones prácticas de control.

→ No utilizar fuego para controlar la población.

→ Solo utilizar métodos mecánicos si se poseen los medios para la aplicación de arbusticidas. Alterar el sistema únicamente mediante talas o extracción de plantas solo resulta en una estimulación de la reproducción vegetativa.

→ Si se logra controlar la reproducción vegetativa es factible agotar el banco de semillas mediante el laboreo o el uso de

herbicidas en las etapas iniciales de desarrollo de las plántulas. Obviamente siempre seguiría habiendo un aporte externo desde las áreas aledañas que habría que controlar.

→ En el aspecto práctico esto es factible para áreas pequeñas o cuyo uso posterior lo justifique, ya que el costo económico es muy alto y requiere un mantenimiento posterior continuo.

Me permito copiar un párrafo de Stannard *et al.*, 2002: “La erradicación completa del Olivo Ruso (*E. angustifolia*) es frecuentemente impracticable. Sin embargo es factible en áreas pequeñas donde el costo de control y tiempo invertido se justifica. Reducir el crecimiento aéreo y evitar que continúe propagándose es la única medida aplicable en la áreas donde la invasión es grande y el costo de erradicación es prohibitivo.”

Los estudios sobre la biología y estrategias ecológicas constituyen una etapa inicial e imprescindible para comprender las características de una especie que la convierten en maleza en un determinado lugar y para establecer pautas de manejo que permitan limitar su expansión.

## **BIBLIOGRAFÍA**

### **INTRODUCCIÓN**

- Baker, H.G. 1995. Aspects of the genecology of weeds. En *Genecology and Ecogeographic Races*, Eds. A.R. Kruckeberg, R.B.Walker, y A.E. Leviton, San Francisco, CA, Pacific Division, American Association for the Advancement of Science. pp. 189-224.
- Bazzaz, F.A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic and physiological features, En *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*, Eds. H.A. Moooney y J. Drake. Springer, New York. pp 96-110.
- Fernández, O.A. 1982. Manejo Integrado de Malezas. *Planta Danhina* 5: 69-79.
- Mack, R.N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biol. Conservation* 78: 107-121.
- Mashhadi, H.R. y S.R. Radosevich 2003. Invasive plants. En *Weed Biology and Management*, Ed. Inderjit, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp 1-28.
- Newsome, A.E. y I.R. Noble 1986. Ecological and physiological characters of invading species. En: *Ecology of biological invasions: an Australian perspective*, Ed. R.H. Groves y J.J. Burdon Cambridge Univ. Press, pp 1-20.
- Perrins, J. M. Williamson y A. Fitter 1992. Do annual weeds have predictable characters? *Acta Oecol.* 13: 517-533.
- Rejmánek, M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Aust. Ecol.* 25: 497-506.

Richardson, D.M., N. Allsopp, C. D'Antonio, S.J. Milton y M. Rejmán  
2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biol. Rev.* 75:  
65-93.

**La especie, el área y la invasión de la especie en el área.**

ACGroup. 2003. Maderas. (*Elaeagnus angustifolia*)  
<http://www.acgroup.com.ar>

Burgos, J.J. 1963. El clima de las regiones áridas en la República  
Argentina. *Rev. Invest, Agric. INTA* 17: 385-405.

Cabrera, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia  
Argentina de Agricultura y Jardinería. Segunda Ed, Tomo II.

Cozzo, D. 1956. Cómo utilizar la madera de los árboles cultivados.  
Ed. Cosmopolita. 219 pp.

Dimitri, M.J. 1980. En Parodi, R.P., Enciclopedia Argentina de  
Agricultura y Jardinería. Ed. ACME, B.A. Tomo 1 (2),  
Elaagnáceas: 810-812.

Esteban, M.L., Dorda, J. Muller, A. y Bermúdez de Castro, F. 1987.  
El bosque de *Elaeagnus angustifolia* L. de Valdemoro  
(Madrid). *Boletín de la Estación Central de Ecología* 16 (31):  
83-91.

Gilman, E.F. y D.G. Watson 2002. *Elaeagnus angustifolia*: Russian-  
Olive. Florida Univ., Coop. Ext. Sce.,  
[http://edis.infas.ufl.edu/BODY\\_ST233](http://edis.infas.ufl.edu/BODY_ST233)

Hauman-Merck, L. 1913. Étude Phytogéographique de la Region du  
Río Negro inférieur. *Anal. Mus. Nac. Bs. As.* XXIV: 289-442.

Heinze, M. y Liebmann, H. 1991. Field experiments on revegetation  
of potash spoil heaps in the southern Harz region. *Hercynia* 28  
(1): 62-71.

- Hosseinzadeh, H. y R. Rahimi. 1999. Anti-inflammatory effects of *Elaeagnus angustifolia* L. fruits in mice and rats. *Im. J. Med. Sci.* 24 (3&4): 144-147.
- Iglesias, G.J. y A.A. Pérez, 2001, Patagonia; en *Los Humedales de América del Sur* Eds. Canevari, P., I. Davidson, D.E. Blanco, G. Castro y E.H. Bucher, Wetlands International. Capítulo 14. <http://www.wetlands.org/inventory>
- Knopf, F.L. y T.E. Olson 1984. Naturalization of Russian-olive: implications for Rocky Mountain wildlife. *Wildlife Society Bulletin* 12: 289-298.
- Lane, C.L. 1988. Evaluation of native and exotic non-leguminous nitrogen fixing species for use as soil improvers in South Carolina. *Nitrogen Fixing Tree Research Reports* 6: 24-25.
- Lucchesini, M. y Mensuali-Sodi, A. 1996. In vitro regeneration from different types of explants from Oleaster (*Elaeagnus angustifolia* L.) seedlings. *Gartenbauwissenschaft* 61 (6): 276-280.
- SAGyP-INTA. 1990. Atlas de Suelos de la República Argentina (Tomos I y II). Proyecto PNUD Arg. 85/019. Sec. Agric., Gan. y Pesca – INTA Bs. As.
- Sergeichik, S.A., Gvardiyan, V.N., Sergeichik, A.A., Myshkovets, E.N. y Khodasevich, E.V. 1989. The effect of atmospheric pollutants on the photosynthesis of woody plants. *Botanicheskii Zhurnal*, 74 (5): 736-741.
- Servettaz, C. 1909. Monographie des Eléagnacées. *Belhefte Bot. Centralbl. Bd, XXV. Abt. II. Helf I*: 1-128.
- Shafroth, P.B., Auble, G.T. y Scott, M.L. 1995. Germination and establishment of the native plains cottonwood (*Populus deltoides* Marshall subsp. *monilifera*) and the exotic russian-

olive (*Elaeagnus angustifolia* L. ). Conservation Biology. 9 (5) : 1169-1175.

Shiseido Co. 2001. El Saso, el Olivo Fragante.  
<http://www.shiseido.co.htm>

Tashninova, L.N. 1991. Salt tolerance of planted shrubs in the salinization of soils in Kalmykia. Pochvovedenie 1 :86-93.

Zhang, Y.J., Hou, W.H. y Hou, Y.X. 1988. Ecological and physiological characteristics of several dune-fixing shrubs and trees in the Min-Qin district in Gansu Province. Chinese Journal of Arid Land Research 1 (4): 323-333.

Zitzer, S.F. y Dawson, J.O. 1989. Seasonal changes in nodules nitrogenase activity of *Alnus glutinosa* and *Elaeagnus angustifolia*. Tree Physiology 5 (2): 185-194.

### **FORMAS DE CRECIMIENTO – ESTRATEGIAS ECOLÓGICAS**

Birch, C.P.D. y Hutching, M.J. 1994. Exploitation of patchily distributed soil resources by clonal herb *Glechoma hederacea*. J. Ecol. 82: 653-664.

Grime, J.P., K. Thompsom, R. Hunt, J.G. Hodgson, J.H.C. Cornelissen, I.H. Rorison, G.A.F. Hendry, T.W. Ashenden, A.P. Askew, S.R. Band, R.E. Booth, C.C, Bossard, B.D. Campbell, J.E.L. Cooper, A.W. Davison, P.L. Gupta, W. Hall, D.W. Hand, M.A. Hannah, S.H. Hillier, D.J. Hodgkinson, A. Jalili, S. Liu, J.M.L. Mackey, N. Matthews, M.A. Mowforth, A.M. Neal, R.J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R.E. Spencer, F. Sutton, D.E. Tasker, P.C. Thorpe y J. Whitehouse. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. Oikos 79: 259-281.

- Hooker, J.D. 1894 en Servettaz, C. 1909. Monographie des Eléagnacées. Belhefte Bot. Centralbl. Bd, XXV. Abt. II. Helf I: p. 31.
- Meusel, H., 1951, Die Bedeutung der Wuchsform für die Entwicklung des natürlichen Systems der Pflanzen. Feddes Repert. 54: 137-172.
- Meusel, H., 1952, Über Wuchsformen, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterranmitteleuropäischer Angiospermen-Gattungen. Flora 139: 137-172
- Novoplansky, A. 1996. Developmental responses on individual *Onobrychis* plants to spatial heterogeneity. Vegetatio 127: 31-39.
- Novoplansky, A., Cohen, D. y Sachs, T. 1989. Ecological implication of correlative inhibition in plants. Phys. Plan. 77: 136-140.
- Servettaz, C. 1909. Monographie des Eléagnacées. Belhefte Bot. Centralbl. Bd, XXV. Abt. II. Helf I: 1-128.
- Schneidt, J., U. Stein, B. Furchhhein-Weberling, S. Wiedmann, y F. Weberling 1996. Estudio sobre formas de crecimiento de algunas especies típicas del páramo de Costa Rica. Brenesia 45-46: 51-112.
- Schumacher, E., H. Dietz, K. Fleischmann, C. Küffer y P.J. Edwards. 2003. Invasion of woody plants into Seychelles tropical forest: species traits in the establishment phase. Bull. Geobotanical Institute ETH 69: 77-86.
- Silvertown, J. y Gordon, D.M. 1989. A framework for plant behaviour. Ann. Rev. Ecol. & Syst. 20: 349-366.
- Stuefer, J.F., During, H.J. y de-Kroom, H. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. J. Ecol. 82: 511-518.

## Capítulo I: Ontogenia

- Benson, D.R. y W.B. Silvester 1993. Biology of *Frankia* strains, actinomycete symbiont of actinorhizal plants. Microbiological Rev. 57 (2): 293-319.
- Berry, A.M. y L.A. Sunel 1990. The infection process and nodule development. En The Biology of *Frankia* and Actinorhizal Plants. Eds. Schwinter C.R. y J.D. Tjepkema, Academic Press, Inc. 61-81.
- Chazdon, R.L. 1991. Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma* : are species variations on a theme?. Amer. J. Bot. 78(5):680-694.
- Edelkraut, K., D. Ramseier y S. Güsewell 2000. Competition of wetland plants as affected by shade and nutrient supply. Bull. Geobot. Inst. ETH 66: 61-69.
- Eichler, A.W. 1954. Elaeagnaceae. En Blüthendiagramme, Ed. O. Koeltz, Eppenhain, 494-495.
- Fitter, A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. En Plant Roots, The Hidden Half, Eds.- Waisel, Y., A. Eshel y U. Kafkafi, Books in Soils, Plants and the Environment, Ed. G.Stotzky, Department of Biology, New York University. 3-25.
- Font Quer, P. 1993. Diccionario de Botánica, Editorial Labor, S.A. Tomo II: 774.
- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356.
- Harper, J.L. y J. White 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst.5: 419-463.
- Hegi, G. 1926. Elaeagnáceae. E. Illustrierte Flora von Mittel-Europa , München, V (2): 727-730.

- Higazy, M.K.M. 1962. Shortening the juveniles phase for flowering. Meded. Landbouwhogeschool Wageningen. 62 (8): 1-53.
- Kozowski, T.T. 1971. Growth and development of trees. Vol. I. Seed germination, Ontogeny and Shoot Growth, New York, Academic Press.
- Lovell, P.H. y P.J. Lovell 1985. The importance of plant form as a determining factor in competition and habitat exploitation. En Studies on Plant Demography. Ed. J. White, Academic Press 209-221.
- Matthews, J.D. 1963. Factors affecting the production of seeds by forest trees. Forest. Abst. 24: i-xiii.
- Molisch, H. 1938. The longevity of plants. Transl. E.H. Fulling, New York,
- Pearson, G.A. 1912. The influence of age and condition of the tree upon seed production. En Western Yellow Pine. USDA. Forest Service Circ. 196, pp. 11.
- Servetaz, C. 1909. Monographie des Eléagnacées. Belhefte Bot. Centralbl. Bd, XXV. Abt. II. Helf I: 1-128.
- Sinnot, E.W. 1960, Plant Morphogenesis. Mc. Graw-Hill. New York.
- Troll, W. 1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Math-nat. KL 15.
- Weberling, F. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. Bol. Soc. Arg. Bot. 24 (1-2): 1-28.
- Willis, J.C. 1973. A Dictionary of the flowering plants and ferns. 8<sup>th</sup> Edition, H.K. Airy Shaw, Cambridge.

## **Capítulo II: Fenología**

- Larigauderie, A. y Kummerow, J. 1991. The sensitivity of phenological events to changes in nutrient availability for several plant growth forms in the artic. *Holarctic Ecology* 14: 38-44.
- Pemadasa, M.A. y Lowell, P.H. 1974. Factors controlling the flowering time of some dune annuals. *J. of Ecology* 62: 869-880.
- Pors, B. y Werner, P.A. 1989. Individual flowering time in a goldenrod (*Solidago canadensis*): field experiment shows genotype more important than environment. *Am. J. Bot.* 76: 1681-1688.
- Rathcke, B. y Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Rev. of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Shaver G.R., Fetcher, N. y Chapin, F.S. III. 1986. Growth and flowering in *Eriophorum vaginatum*: annual and latitudinal variation. *Ecology* 67: 1524-1535.
- Walker, M.D., Ingersoll, R.C. y Webber, P.J. 1995. Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs. *Ecology*, 76 (4) : 1067-1083.

## **Capítulo III: Estrategias de Propagación**

- Abrahamson, W.G. 1975. Reproductive strategies in dewberries. *Ecology* 56: 721-726.
- Ackerly, D.D. y F.A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76 (4) : 1134-1146.

- Burke, M.J.W. y J.P. Grime. 1996. An experimental study of plant community invisibility. *Ecology* 77: 776-790.
- Clauss, M.J. y L.W. Aarssen. 1994. Phenotypic plasticity of size-fecundity relationships in *Arabidopsis thaliana*. *J. Ecol.* 82: 447-455.
- Cornelissen, J.H.C., P. Castro Diez y R. Hunt. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *J. Ecol.* 84: 755-765.
- Cousens, R. y M. Mortimer. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge Univ. Press. pp. 331.
- Grime, J.P. 1966. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. En *Light as an ecological factor*. Eds. R. Bainbridge, G.C. Evans y O. Rackham, Blackwell Scientific Publ., Oxford. 187-207.
- Grime, J.P. y D.W. Jeffrey. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.* 53: 621-642.
- Groninger, J.W., J.R. Seiler, J.A. Peterson y R.E. Kreh. 1996. Growth and photosynthetic responses of four Virginia Piedmont tree species to shade. *Tree Physiology* 16: 773-778.
- Gross, K.L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. Ecol.* 72: 369-387.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Rev.* 52: 107-145.
- Grubb, P.J., W.G. Lee, J. Kollmann y J.B. Wilson. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of tes European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *J. Ecol.* 84: 827-840.

- Hill, J.D., C.D. Canham y D.M. Wood. 1994. Patterns and causes of resistance to tree invasion in right-of-way. *Ecological Applications* 5: 25-49.
- Howe, C.D. y R.W. Snaydon. 1986. Factors affecting the performance of seedlings and ramets of invading grasses in an established ryegrass sward. *J. Applied Ecol.* 23: 139-146.
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. En *Plant Ecology*, Ed. M.J. Crawley. Oxford: Blackwell Scientific. 77-96.
- Küffer, C., P.J. Edwards, K. Fleischmann, E. Schumacher y H. Dietz, 2003. Invasion of woody plants into de Seychelles tropical forest: habitat invisibility and propagule pressure. *Bull. Geobot. Inst. ETH* 69: 65-75.
- Landhäusser, S.M., K.J. Stadt y V.J. Lieffers. 1996. Screening for control of forest weed: early competition between three replacement species and *Calamagrostis canadiensis* or *Picea glauca*. *J. Applied Ecology* 33: 1517-1526.
- Lord, J., M. Westoby y M. Leishman. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constrains, niche conservatism and adaptation. *Am. Nat.* 146: 349-364.
- Maschinski, J., T.E. Kolb, E. Smith y B. Phillips. 1997. Potential impacts of timber harvesting on a rare understory plant, *Clematis hirsutissima* Var. *arizonica*. *Biological Conservation* 80: 49-61.
- McComb, W.C. y R.E. Noble. 1982. Response of understory vegetation to improvement cutting and physiological site in two mid-south forest stands. *Castanea* 47: 60-77
- McNellis, T.W. y X-W Deng. 1995. Light control of seedling morphogenetic pattern. *The Plant Cell* 7: 1749-1761.

- Metzger, F. y J. Schultz. 1981. Spring ground layer vegetation 50 years after harvesting in northern hardwood forests. *Amer. Midl. Nat.* 105: 44-50.
- Metzger, F. y J. Schultz. 1984. Understorey response to 50 years of management of a northern hardwood forest in upper Michigan. *Amer. Midl. Nat.* 112: 209-223.
- Namikawa, K. 1996. Stand dynamics during a 12 year period in an old-growth, cool temperate forest in northern Japan. *Ecological Research* 11: 23-33.
- Peterson, C.J. y J.M. Facelli. 1992. Contrasting germination and resource partitioning by *Betula* and *Rhus* subjected to various amounts and types of plant litter. *Am. J. Bot.* 79: 1209-1216.
- Piper, J.K. 1986. Germination and growth of bird-dispersed plants: effect of seed size and light on seedling vigor and biomass allocation. *Am. J. Bot.* 73: 959-965.
- Reader, R.J. 1987. Loss of species from deciduous forest understorey immediately following selective tree harvesting. *Biol. Conserv.* 42: 231-244.
- Reich, P.B., M.B. Walters y D.S. Ellsworth. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Ross M.A. y J.L. Harper. 1972. Occupation of biological space during seedling establishment. *J. Ecol.* 60:77-88
- Saverimuttu, T. y M. Westoby. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *J. Ecol.* 84: 681-689.
- Schmid, B. y J. Weiner. 1993. Plastic relationships between reproductive and vegetative mass in *Solidago altissima*. *Evolution* 47: 61-74.

- Schmid, B., F.A. Bazzaz y J. Weiner. 1995. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Can. J. Bot.* 73: 1831-1837.
- Seiwa, K. y K. Kikuzawa. 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123: 51-64.
- Sibbald, A.R., J.F. Griffiths y D.A. Elston. 1991. The effects of the presence of widely spaced conifers on understorey herbage production in the U.K. *For. Ecol. & Manage.* 45: 71-77.
- Spurr, S.H. y B.V. Barnes. 1980. *Forest ecology*. 3ª Ed. Wiley & sons, New York. pp. 687.
- Streng, D.R., J.S. Glitzenstein y P.A. Harcombe. 1989. Woody seedling dynamics in an East Texas Floodplain forest. *Ecological Monographs* 59 (2): 177-204.
- Taylor, A.H. y Q. Zisheng. 1988. Regeneration from seed of *Sinrundinaria fangiana*, a bamboo, in the Wolong Giant Panda Reserve, Schuan, China. *Amer. J. Bot.* 75: 1065-1073.
- Walters, M.B. y C.B. Field. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rain-forest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72: 449-456.
- Weiner, J. 1988. The influence of competition on plant reproduction. *En Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Eds. J. Lovett Doust y L. Lovett Doust. Oxford University Press. New York. 228-245.
- Welden, C.W., S.W. Hewett, S.P. Hubbell y R.B. Foster. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 1: 393-397.
- Wilson, J.B. 1988. The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos* 51: 19-24

#### **Capítulo IV: Modelos de Ramificación**

- Aarssen, L.W. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos* 74 (1): 149-155.
- Bell, A.D. 1994. *Illustrierte Mophologie der Blütenpflanzen*. UTB für Wissenschaft. pp.335.
- Brien, S.T., S.P. Hubbell, P.Spiro, R. Condit y R.B. Foster. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76 (6): 1926-1939.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory: the dynamics of plant-animal interaction*. Backwell. Oxford. pp. 437
- Cremers, G. y C. Edelin. 1995. Étude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone: vers une révision du modèle de Tomlinson. *Can. J. Bot.* 73: 1490-1503.
- Dickson, W.C. 1997. Comparative morphology, anatomy, and function of the stem and root of the flowering plants. *Progress in Botany*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 58: 86-111.
- Farnworth, K.D. y K.J. Nikla. 1995. Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants. *Functional Ecology* 9: 355-363.
- Fisher, J.B. 1992. How predictive are computer simulations of tree architecture? *Int. J. Pl. Sci.* 153: 137-146.
- Guédès, M. 1982. A simpler morphological system of tree and shrub architecture. *Phytomorphology* 32: 1-14
- Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. En *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Eds. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vasquez-Yañez. Dr. Junk, The Hague. 51-84.

- Hagemann, W. 1990. Comparative morphology of acrogenous branch systems and phylogenetic considerations. II. Angiosperms. *Acta Biotheor.* 38: 207-242.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forest.* Springer Verlag. Berlin.
- Holbrook, N.M. y F.E. Putz. 1989. Influence of neighbors on tree form: effect of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar straciflua* (sweet gum). *Am. J. Bot.* 76: 1740-1749.
- Islam, J. y M.J. Crawley. 1983. Compensation and regrowth in ragwort (*Senecio jacobea*) attacked by cinnibar moth (*Tyria jacobaeae*). *J. Ecol.* 71: 829-843.
- Irwin D.L. y L.W. Aarssen. 1996. Testing for cost of apical dominance in vegetation: a field study of three species. *Ann. Bot. Fennici* 33: 123-128.
- King, D.A. 1986. Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in *Acer sacharum*. *Ecology* 67: 980-990.
- King, D.A. 1991. Tree Size. *National Geographic Research and Exploration* 7 (3): 342-351.
- King, D.A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian Forest. *Am. J. Bot.* 81 (8): 948-957.
- King, D.A. 1997. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiology* 17: 251-258.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404.
- Kohyama, T. 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology* 4: 375-379.

- Kubota, Y. y T. Hara. 1995. Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, Norteen Japan. Ann. Bot. 76: 503-512.
- Kubota, Y. y T. Hara. 1996. Allometry and competition between saplings of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in a sub-boreal coniferous forest, northern Japan. Ann. Bot. 77: 529-537.
- Küppers, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: A question of cost-benefit relationships. Trends in Ecology and Evolution 4: 375-379.
- Niklas, K.J. 1986. Computer simulation of branching patterns and their implications on the evolution of plants. Lectures on Mathematics in the Life Science 18: 1-50.
- Niklas, K.J. 1988. Biophysical limitations on plant form and evolution. En Plant evolutionary biology. Eds. Gottlieb, L.D. y S.K. Jain, Chapman and Hall, London.: 185-200.
- Niklas, K.J. y V. Kerchner, 1984. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. Paleobiology 10: 79-101.
- Rauh, W. 1937. Beiträge zur Morphologie der Holzgewächse. I. Entwicklungsgeschichte und Verzweungsverhältnisse arktisch-alpiner Spähersträucher. Nova Acta Leopold. 5: 249-348.
- Rauh, W. 1938. Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. Hercynia 1 (2): 187-231.
- Rauh, W. 1942. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. II. Morphologische Beobachtungen an Dorngehölzen. Bot. Arch. 43: 111-168.

- Sachs, T y A. Novoplansky. 1995. Tree form: architectural models do not suffice. *Israel J. Plant Sc.* 43: 203-212.
- Sachs, T., A. Novoplansky y D. Cohen. 1993. Plants as competing populations of redundant organs. *Plant Cell Environ.* 16: 765-770.
- Sprugel, D.G., T.M. Hinckley y W. Schaao. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 309-334.
- Takahashi, K. 1996. Plastic response to crown architecture to crowding in understorey trees of two co-dominating conifers. *Ann. Bot.* 77: 159-164.
- Tomlinson, P.B. 1983. Tree architecture. *Amer. Scientist* 71: 141-149.
- Tomlinson, P.B. 1987. Architecture of tropical plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 1-21.
- Troll, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen I. Vegetationsorgane. I. Tei. Berlin. Nachdruck Otto Koeltz. Königstein, Taunus 1967.
- Troll, W. 1950. Über den Infloreszenebegriff und seine Anwendung auf die blühende Region krautiger Pflanzen. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz. Math-nat. Kl.* 15.
- Watkinson, A.R., W.M. Lonsdale y L.G. Firbank. 1983. A neighbourhood approach to self thinning. *Oecologia* 56:381-384.
- Weiner, J. 1984. Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J. Ecol.* 72: 183-195.
- Weiner, J., G.M. Berntson y S.C. Thomas. 1990. Competition and growth form in a woodland annual. *J. Ecol.* 78: 459-469.

Yokozawa, M. y T. Hara. 1995. Foliage profile, size structure and stem diameter-plant height relationships in crowded plant populations. *Ann. Bot.* 76: 271-285.

### **Capítulo V: Heterogeneidad Foliar**

Boardman, N.K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu. Rev. Plant Phys.*, 28: 355-377.

Dilcher, D.L., 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40: 1-157.

Ehleringer, J., 1980. Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. In : Turner, N.C., Kramer, P.J. (Eds.) *Adaptations of plants to water and high temperature stress.* J. Wiley and sons. New York, pp. 295-308.

Fahn, A., 1986. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.-London.* 57: 631-637.

Fahn, A., Cutler, D.F. 1992. *Xerophytes.* Gebrüder Borntraeger. Berlin: 180 pp.

Fernández, O.A., Montani, T., Distel R.A., 1988. El sistema radical de especies de zonas áridas y semiáridas. Algunas estrategias de supervivencia. *Interciencia*, 13 (1): 25-30.

Gates, D.M., 1980. *Biophysical ecology.* New York Springer-Verlag.

Hickey, L.J., 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, XVI: 1-26.

Karabourniotis, G., Kotsabassidis, D. Manetas, Y., 1995. Trichome density and its protective potential against ultraviolet-B radiation damage during leaf development. *Can. J. Bot.* 73: 376-383.

- Kaufmann, M.R., Troendle, C.A., 1981. The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. *Forest Sci.* 27: 477-482.
- Klich, M.G., Didoné, N.G., Fernández, O.A., Mújica, M.B., 1996 a. Response of *Spirodela intermedia* W. Koch to osmotically induced water shortage. *Aquat. Bot.* 55: 107-114.
- Klich, M.G., Mújica, M.B., Brededan, R.E., 1996 b. Effect of soil water deficit on the epidermal characters of some forage grasses. *Biocell* 20: 67-76.
- Klich, M.G., Brededan, R.E., Villamil, S.C., 1997. Leaf anatomy and ultrastructure of *Poa ligularis* after defoliation and water stress. *Proceeding XVIII International Grassland Congress, Canada.*, Vol. I, Session 7: 37-38.
- Kubínová, L., 1993. Recent stereological methods for the measurement of leaf anatomical characteristics: estimation of volume density, volume and surface area. *J. Exp. Bot.* 44: 165-173.
- Lucchesini, M., Mensuali-Sodi, A., 1996. In vitro regeneration from different types of explants from Oleaster (*Elaeagnus angustifolia* L.) seedlings. *Gartenbauwissenschaft*, 61: 276-280.
- McWhorter, C.G., 1993. Epicuticular wax on Johnsongrass (*Sorghum halepense*) leaves. *Weed Sci.*: 41, 475-482.
- Meidner, H., Mamsfield, T.A., 1968. *Physiology of stomata*. McGraw-Hill. England, 179 pp
- Niinemets, U., 1996 a. Plant growth-form alters the relationship between foliar morphology and species shade-tolerance ranking in temperate woody taxa. *Vegetatio* 124: 145-153.

- Niinemets, Ü., 1996 b. Changes in foliage distribution with relative irradiance and tree size: differences between the sapling of *Acer platanoides* and *Quercus robur*. *Ecol. Res.*, 11, 269-281.
- Niinemets, U. , Kull, K., 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecol. and Manag.* 70: 1-10.
- Novoplansky, A., 1996. Developmental responses of individual *Onobrychis* plants to spatial heterogeneity. *Vegetatio* 127: 31-39.
- Premachandra, G.S., Saneoka, H., Hanaya, M., Ogata, S., 1991. Cell membrane stability and leaf surface wax content as affected by increasing water deficit in Maize. *J. Exp. Bot.* 12: 167-171.
- Pyykkö, M., 1966. The leaf anatomy of east patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- Salisbury, E.J., 1927. On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to the woodland flora. *Roy. Soc. (London) Phil. Trans. B.* 216: 1-65.
- Savé, R., Biel, C., Domingo, R. Ruiz-Sánchez, M.C., Torrecillas, A., 1995. Some physiological and morphological characteristics of citrus plants to drought resistance. *Plant Sci.* 11: 167-172.
- Shafroth, P.B., Auble, G.T., Scott, M.L., 1995. Germination and establishment of native plains cottonwood (*Populus deltoides* Marshall subsp. *monilifera*) and the exotic Russian-olive (*Elaeagnus angustifolia* L.). *Conserv. Biol.* 9: 1169-1175.
- Shields, L.M., 1950. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* XVI: 399-447.
- Smith, W.K., Vogelman, T.C., DeLucia, E.H., Bell, D.T., Shepherd, K.A., 1997. Leaf form and photosynthesis. *BioScience* 47: 785-793.

- Vogelman, T.C., 1989. Penetration of light into plants. *Photochem. Photobiol.* 50: 895-902.
- Vogelmann, T.C., 1993. Plant tissue optics. *Annu. Rev. Plant Phys.* 44: 231-251.
- Vogelman, T.C., Martin, G., 1993. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant Cell Environ.* 16: 65-72.
- Yamada, T., Suzuki, E., 1996. Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *J. Plant Res.* 109: 211-217.

### **Capítulo VI: Estructura y Dinámica de la Población**

- Anderson, D.L. 1976. Invasión del chañar (*Geoffroea decorticans* Gill exH et A Burk) en los pastizales de la Provincia de San Luis (Argentina). ALAM-ASAM. III Congreso Asociación Latinoamericana de Malezas. VIII Reunión Argentina de Malezas y su Control. IV: 1-14.
- Arriaga, L., Y. Maya, S. Diaz y J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern México. *J. Veg. Sc.* 4: 349-356.
- Brotherson, J.D. J.G. Carmen y L.A. Szyska. 1884. Stem diameter age relationships of *Tamarix ramosissima* in central Utah. *J. Range. Manage.* 37: 362-364.
- Bullock, J.M., J. Silvertown y B.C. Hill. 1996. Plant demographic responses to environmental variation: distinguishing between effects on age structure and effects on age-specific vital rates. *J. Ecol.* 84: 733-743.

- Burke, I.C. 1989. Control of nitrogen mineralization in a sagebrush steppe landscape. *Ecology* 70: 1115-1126.
- Callaway, R.M. y C.M. D'Antonio. 1991. Shrub facilitation of coast live oak establishment in Central California. *Madroño* 38: 158-169
- Caswell, H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer. Massachusetts.
- Clark D.A. y D.B. Clark. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecol. Monographs* 62: 315-344.
- Connell, J.H., I.R. Noble y R.O. Slatyer. 1987. On the mechanisms producing successional change. *Oikos* 50: 136-137.
- Cousens, R. y M. Mortimer. 1995. *Dynamics of weed populations*. Cambridge Univ. Press. pp. 331.
- Crip, M.D. y R.T. Lange. 1976. Age structure distribution and survival under grazing of the arid zone shrub *Acacia burkitii*. *Oikos* 27: 86-92.
- Daubenmire, R. 1968. Soil moisture in relation to vegetation distribution in the mountains of northern Idaho. *Ecology* 49: 431-438.
- DeJong, T.M., Doyle, J.F. y K.R. Day. 1987. Seasonal patterns of reproductive and vegetative sink activity in early and late maturing peach (*Prunus persica*) cultivars. *Physiol. Plant.* 71: 83-88.
- Duncan, K.W. 1997. A case study in *Tamarix ramosissima* control: Spring Lake, New México. En *Plan Invasions: Studies from North America and Europe*. Ed. Brock, J.H., M. Wade, P. Pysek y D. Green. Backhuys Publ. Leiden. pp. 115-121.

- Drake, J.A., H.A. Mooney, F. di Castri R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek y M. Williamson. 1989. Biological invasions: a global perspective. John Wiley. Chichester.
- Enoki, T. Kawaguchi, H. y G. Iwatsubo. 1996. Topographic variations of soil properties and stand structure in a *Pinus thunbergii* plantation. Ecological Research 11, 299-309.
- Franco-Pizaña, J.G., T.E. Fullbright, D.T. Gardiner y A.R. Tipton. 1996. Shrub emergence and seedling growth in microenvironments created by *Prosopis glandulosa*. J. Veg. Sc. 7: 257-264.
- Frissell, S.S. 1973. The importance of fire as a natural ecological factor in Itasca State Park. Quaternary Research 3: 397-407.
- Greene, S.E. P.A. Harcombe, M.E. Harmon y G. Spycher. 1992. Patterns of growth, mortality and biomass change in a coastal *Picea sitchensis* – *Tsuga heterophylla* forest. J. Veg. Sci. 3: 697-706.
- Grossman, Y.L. y T.M. Dejong. 1995. Maximum vegetative growth potential and seasonal patterns of resource dynamics during Peach growth. Annals of Botany 76: 472-482.
- Halpern, C. B. y T.A. Spies. 1995. Plant species diversity in natural and managed forest of the pacific northwest. Ecol. Applic. 5 (4): 913-934.
- Hara, T. 1995. Dynamic process, spatial pattern and species coexistence in plants. Folia Geobot. Phytotax., Praha, 30: 529-533.
- Herry, J.D. y J.M.A. Swan. 1974. Reconstructing forest history from live and dead plant material – an approach to the study of forest succession in southwestern New Hampshire. Ecology 55: 772-783.

- Hodge, S. y W. Arthur. 1996. Contramensal interactions between species. *Oikos* 77 (2): 371-375.
- Hook, D.D. 1984. Adaptation to flooding with fresh water. In *Flooding and plant growth*. Ed. T.T. Kozlowski. Academic Press. New York. : 265-294.
- Ishikawa, S-I. , A. Furukawa y T. Oikawa. 1995. Zonal plant distribution and edaphic and micrometeorological conditions on a coastal sand dune. *Ecol. Research* 10: 259-266.
- Kanzaki, M. 1984. Regeneration in subalpine coniferous forest: I. mosaic structure and regeneration process in *Tsuga diversifolia* forest. *Botanical Magazine of Tokio* 97: 297-311.
- Kohyama, T. y N. Shigesada. 1995. A size-distribution-based model of forest dynamics along a latitudinal environmental gradient. *Vegetatio* 121: 117-126.
- Kozlowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. En *Flooding and plant growth*. Ed. Kozlowski T.T. Academic Press. New York : 129-163.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer y S.G. Pallardy. 1991. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press, San Diego: 303-337.
- Koike, F., H. Tabata y S.B. Maya. 1990. Canopy structures and its effects on shoot growth and flowering in subalpine forest. *Vegetatio* 86: 101-113.
- Kowarik, I. 1990. Zur Einführung und Ausbreitung der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) in Bradenburg und zur Gehölz Sukzession ruderales Robinienbestände in Berlin. *Vert. Berl. Bot. Ver.* 8: 33-67.
- Kowarik, I. 1996. Funktionen klonalen Wachstums von Bäumen bei der Brachflächen-Sukzession unter besonderer Beachtung

- von *Robinia pseudoacacia*. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie. 26: 173-181.
- Kubota, Y. 1995. Effects of disturbance and size structure on the regeneration process in a sub-boreal coniferous forest, northern Japan. Ecol. Res. 10: 135-142.
- Kubota, Y. 1997. Demographic traits of understory trees and population dynamics of a *Picea-Abies* forest in Taisetsuzan National Park, northern Japan. Ecol. Res. 12: 1-9.
- Kubota, Y. y T. Hara. 1996. Sapling allometry and competition of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in a subboreal coniferous forest, northern Japan. Ann. Bot. 77: 529-537.
- Lang, G.E. y D.H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-years period in a tropical moist forest. Ecology 64: 1075-1080.
- Lawton, R.O. y F.E. Putz. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology 63: 764-777.
- Mack, R.N. 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. Biol. Conservation 78: 107-121.
- Marchi, A. 1977. Introducción. En Limitación en la producción ganadera de San Luis debido a la leñosas invasoras. INTA. San Luis.
- McKee, K.L. 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. Tree Physiol. 16: 883-889.
- Milchunas, D.G. y W.K. Laurenroth. 1995. Inertia in plant community structure state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. Ecol. Applications 5 (2): 452-458.

- Mújica, M.B., L.M. Malla, M.C. Mocchi y M.E. Garcia. 1992. Caracteres fenológicos del Chañar (*Geoffroea decorticans*)(Leguminosae) en Bahía Blanca y áreas adyacentes, Republica Argentina. Rev. Invest. Agr. INTA. XXIII (1): 53-62.
- Novoplansky, A., D. Cohen y T. Sachs. 1990. How *Portulaca* seedlings avoid their neighbours. Oecología 82: 490-493.
- Odgen J. 1985. Past, Present and Future: Studies on the population dynamics of some long-lives trees. En Studies on Plant Demography. Ed. J. White, Academic Press.: 3-16.
- Parikesit, P., D.W. Larson y U. Matthers-Sears. 1995. Impact of trails on cliff-edge forest structure. Can. J. Bot. 73: 943-953.
- Pýsek, P., K. Prach M. Rejmanek y P.M. Wade. (Eds.) 1995. Plant invasions: general aspects and special problems. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Roig, F.A. 1972. Bosquejo fisonómico de la vegetación de la provincia de Mendoza. Bol. Soc. Arg. Bot. 13 (supl.): 49-80.
- Sarukhán, J., D. Piñero y M. Martínez-Ramos. 1985. Plant Demography: A Community-level Interpretation. En Studies on Plant Demography. Ed. J. White, Academic Press.: 17-31
- Schaffner, R. 1999. Regeneration of vegetation on stabilizing and eroding slopes in eastern Nepal: an evaluation 14 years after the first survey. Bull. Geobot. Inst. ETH 65: 43-58.
- Sena Gomez, A.R. y T.T. Kozlowsky. 1980. Growth response and adaptation of *Fraxinus pensylvania* seedlings to flooding. Plant Physiol. 66: 267-271.
- Solangaarachchi, S.M. y J.L. Harper. 1989. The growth and asymmetry of neighbouring plants of white clover (*Trifolium repens. L.*). Oecologia 78: 208-213.

- Sun, O.J., G.B. Sweet, D. Whitehead y G.D. Buchan. 1995. Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiol.* 15: 629-638.
- Takeda, H. y N. Kaneko. 1988. Patterns of soil humus accumulation in forests. Y. Mull and moder types humus in a broad-leaved forest. *Bulletin of the Kyoto University Forest* 60: 33-45 (in Japanese with english summary).
- Tashnina, L.N. 1991. Salt tolerance of planted shrubs in the salinization of soils in Kalmykia. *Pochvovedenie* 1 :86-93.
- Terasawa, K., K. Seiwa, G. Usui y K. Kikusawa. 1989. Responses of some deciduous broad-leaved tree seedlings under water saturated soil conditions. I. Growth and morphological changes in stem and root. *Transact. 10<sup>th</sup> Ann. Meet. Jpn. For. Soc.* Pp 439-440.
- Umeki, K. 1995. Modeling the relationship between the asymmetry in crown display and local environment. *Ecol. Modelling* 82: 11-20.
- van der Moezel, P.G., L.E. Watson y D.T. Bell. 1989. Gas exchange responses of two *Eucalyptus* species to salinity and waterlogging. *Tree Physiol.* 5: 251-257.
- Veblen, T.T. 1986. Treefalls and the coexistence of conifers in a subalpine forests of the central Rockies. *Ecology* 67: 644-649.
- Wade, M. 1997. Predicting plant invasions: making a start. En *Plant Invasions: Studies from North America and Europe*. Ed. Brock, J.H., M. Wade, P. Pysek y D. Green. Backhuys Publ. Leiden.: 1-18
- Weiner, J. 1995. Following the growth of individual in crowded plant populations. *Tree* 10 (10): 389-390.

Yamamoto, F. T. Sakata y K. Terazawa. 1995. Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedling to flooding. *Tree Physiol.* 15: 713-719.

### **Capítulo VII: Dinámica de Crecimiento Radical.**

Abbott, M.L., L. Fraley y T.D. Reynolds. 1991. Root profiles of selected cold desert shrubs and grasses in disturbed and undisturbed soils. *Env. & exp. Bot.* 31 (2): 165-178.

Armson, K.A. 1978. Roots of the new forest. *The Forest Chronicle:* 268-270.

Arunachalam, A., H.N. Pandey, R.S. Tripathi y K. Maithani. 1996. Biomass and production of fine and coarse roots during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in north-east India. *Vegetatio* 123: 73-80.

Ashton, D.H. y E.J. Willis. 1982. Antagonism in the regeneration of *Eucalyptus regnans* in the mature forest. In: E.J. Newman (De.), *The Plant Community as a Working Mechanism.* Sec. Publ. Ser., British Ecological Society. London, pp 113-128.

Atger, C. y C. Edelin, 1994. Premières données sur l'architecture comparée des dystèmes racinaires et caulinaires. *Can. J. Bot.* 72: 963-975.

Atkinson, D. Naylor, D. y G.A. Coldrick. 1976. The effect of tree spacing on the apple root system. *Hortic. Res.* 16: 89-105.

Black, K.E., C.G. Harbron, M. Kranklin, D. Atkinson y J.E. Hooker. 1998. Differences in root longevity of some tree species. *Tree Physiology* 18: 259-264.

Böhm, W. 1976. *In situ* estimation of root length at natural soil profiles. *J. Agric. Sci. Camb.* 87: 365-368.

- Boot, R.G.A. 1990. The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. In: Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants. Lambers, H., M.L. Cambridge, H. Konings y T.L. Pons (Eds.) SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, : 299-311.
- Boote, K.J. 1976. Root:Shoot relationships. Soil and Crop Science Society of Florida. Proceedings. 36: 16-18.
- Bray, J.R. y Gorham, E. 1983. Litter production of the world. Adv. Ecol. Res. 2: 101-157.
- Burns, R.E. 1972. Environmental factors affecting root development and reserve carbohydrates of Bermuda grass cuttings. Agron. J. 64: 44-45.
- Caldwell, M.M. 1979. Root structure: the considerable cost of belowground function. In: Topics in Plant Population Biology. O.T. Solbrig, S. Jain, G.B. Johnson y P.H. Raven (Eds.) Columbia Univ. Press. New York.:408-432.
- Caldwell, M.M. y J.H. Richards 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. Oecologia 79: 1-5.
- Canadell, J., R.B. Jackson, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala y E.D. Schulze. 1996. Maximum rooting depth on vegetation types at the global scale. Oecologia 108: 583-595.
- Chapin, F.S. III, Bloom, A.J. Field, C.B. y R.H. Waring 1987. Plant responses to multiple environmental factors. BioScience 37: 49-57.
- Clarkson, D.T. 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 36: 77-115.

- Curl, E.A. y B Truelave. 1986. The structure and function of roots.  
In: Curl E.A. and B. Truelave (Eds.). The Rhizosphere. Adv.  
Agr. Sci 15: 19-54.
- Dawson, J.O., 1990. Interactions among actinorhizal and associated  
plant species. In: Schwintzer, C.R. , Tjepkema, J.D. (Eds.) The  
biology of *Frankia* and actinorhizal plants. Academic Press, Inc.  
pp. 299-316.
- Dawson, T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants:  
implications of water balance, performance and plant-plant  
interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- Dawson T.E. 1996. Determining water use by trees and forests from  
isotopic, energy balance and transpiration analyses: the role of  
tree size and hydraulic lift. *Tree Physiol.* 16: 263-272.
- De Jager, A. 1979. Localized stimulation of root growth and  
phosphate uptake in *Zea mays* L., resulted from restricted  
phosphate supply. In: The Soil Root Interface. T.L. Hartley and  
R. Scott Russel (Eds.) Academic Press, London. : 391-403.
- De Reffye, P., Houllier F., Blaise F., Barthelemy D., Dauzat, J. y D.  
Auclair. (1995), A model simulating above- and below-ground  
tree architecture with agroforestry applications. *Agroforestry  
Systems* 30: 175-197.
- Drew, M.C. Saker, L.R. y T.W. Ashley. 1973. Nutrient supply and  
the growth of the seminal root system in barley. Y. The effect  
of nitrate concentrations on the growth of axes and laterals. *J.  
Exp. Bot.* 24: 1189-1202.
- Feldman, L.J. 1984. Regulation of root development. *Ann. Rev.  
Plant Physiol.* 35: 223-242.
- Feldman, L.J. 1988. The habits of roots. *BioScience* 38: 612-618.

- Fernández, O.A., Montani, T. y R.A.. Distel. 1988. El sistema radical de especies de zonas áridas y semiáridas. Algunas estrategias de supervivencia. *Interciencia* 13 (1): 25-30.
- Fernández O.A. y M.M. Caldwell . 1975. Phenology and dynamics of root growth of three cool semi-desert shrubs under field conditions. *Journal of Ecology*, 63: 703-714.
- Fernández, R.T., R.L. Perry y D.C. Ferree. 1995. Root distribution patterns of nine apple rootstocks in two contrasting soil types. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120 (1): 6-13.
- Fimbel, R.A. y J.E. Kusser. 1995. Competitive and mutualistic interactions between pitch pine, bayberry and their symbionts. *Soil Sc.* 160 (1): 69-76.
- Fitter, A.H. 1985. Functional significance of root morphology and root system architecture. In: *Ecological Interactions in Soil*. Fitter, A.H., D. Atkinson, D.J. Read y M.B. Usher (Eds.), British Ecological Society Special Publication, 4, Blackwell Scientific Publications. Oxford: 87-106.
- Fitter, A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. *Plant Root: The Hidden Half* . Y.Waisel, A. Eshel y U Kafkafi (Eds.) Dekker, New York.: 3-25.
- Fitter A. H. y T.R. Stickland. 1991. Architectural analysis of plant root systems. 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist* 118: 383-389.
- Fisher M.J., I.M. Rao, M.A. Ayarza, C.E. Lascano, J.I. Sanz, R.J. Thomas y R.R. Vera. 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in South American savannas. *Nature* 371: 236-238.
- Givnish, T.J. 1986. *On the ecology of plant form and function*. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 717 pp.

- Greenwood, E.A.N., A. Milligan, E.F. Biddiscombe, A.L. Rogers, J.D. Beresford, G.D. Watson y K.D. Wright. 1992. Hydrologic and salinity changes associated with tree plantation in a saline agricultural catchment in southwestern Australia. *Agric. Water Manage.* 22: 307-323.
- Greenwood, E.A.N., E.F. Biddiscombe, A.L. Rogers, J.D. Beresford y G.D. Watson. 1995. Growth of species in a tree plantation and its influence on salinity and groundwater in the 400 mm rainfall region of south-western Australia. *Agric. Water Manage.* 28: 231-243.
- Grime, J.P., Campbell, B.D., Mackey, J.M.L. y J.C. Crick. 1991. Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. In. *Plant Root Growth: an Ecological Perspective*. D. Atkinson (Ed.). Blackwell Scientific Publication. Oxford. UK.: 381-397.
- Hansson, A.C., Zhaao, A.F. y O. Andrén. 1994. Fine root growth dynamics of two shrubs in semiarid rangeland in Inner Mongolia. China. *Ambio*, 23 (3): 225-228.
- Hendrick, R.L. y K.S. Pregitzer. 1996. Temporal and depth-related patterns of fine root dynamics in northern hardwood forests. *Journal of Ecology*, 84: 167-176.
- Hilbert, D.W. y J. Canadell. 1995. Biomass partitioning and resource allocation of plant from mediterranean-type ecosystems: possible responses to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. In *Ecological Studies: Global Change and Mediterranean-Type Ecosystems*, Moreno J.M. y W.C. Oechel (Eds.) Springer-Verlag New York, Inc.:76-101.
- Huck, M.G. 1981. Root distribution, growth and activity with reference to agroforestry. *Plant Research and Agroforestry*,

- Proc. of the Consultative Meeting. Nairobi. Huxley, P.A. (De.). :527-542.
- Ingestad, T. 1988. A fertilization model based on the concepts of nutrient flux density and nutrient productivity. Scand. J. For. Res. 3: 157-173.
- Jackson, R.B., J.Canadell, J.R. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala y E.D. Schulze., 1996. A global abalysis of root distributions for terrestrial biomaes. Oecologia 108: 389-411.
- Kätterer, T. ,A Fabião, M. Madeira, C. Ribeiro y E. Steen. 1995. Fine-root dynamics, soil moisture and carbon content in a *Eucalyptus globulus* plantation under different irrigation and fertilization regimes. Forest Ecology and Managemennt 74: 1-12.
- Kasola, K.R. y D.M. Eissenstat. 1994. The fate of surface roots of citrus seedlings in dry soils. Journal of Experimental Botany, 45: 1639-1645.
- Klinge, H. y R. Herrera. 1978. Root biomass studies in Amazon caatinga forest in southern Venezuela. I. Standing crop of composite root mass in selected stands. Trop. Ecol. 19: 93-110.
- Knowlton, S., A. Berry y J.G. Torrey. 1980. Evidence that associated soil bacteria may influence root hair infection of actinorhysal plants by *Frankia*. Can. J. Microbiol. 26: 971-977.
- Kozlowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks inn woody plants. Botanical Review, 58: 107-222.
- Lyr, H. and G. Hoffmann 1967. Growth rates and growth periodicity of tree roots. International Review of Forest Research, 2: 181-236.

- MacConnell, I.T. y G. Bond. 1957. A comparison of the effect of combined nitrogen on nodulation in non-legumes and legumes. *Plant & Soil* 8: 378-388.
- Misra, R.K. y A.K. Gibbons. 1996. Growth and morphology of eucalypt seedling-roots, in relation to soil strength arising from compaction. *Plant & Soil* 182: 1-11.
- Nepstad D.C., C.R. de Carvalho, E.A. Davidson, P.H. Jipp, P.A. Lefebvre, G.H. Negreiros, E.D. da Silva, T.A. Stone, S.E. Trumbore y S. Vieira. 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forest and pastures. *Nature* 372: 666-669.
- Nguyen, P.V., D.I. Dickmann, K.S. Pregitzer y R.L. Hendrick. 1991. Late-season changes in allocation of starch and sugar to shoots, coarse roots and fine roots in two hybrid poplar clones. *Tree Physiology*, 7: 95-105.
- O'Toole, J.C. y W.L. Bland. 1987. Genotypic variation in crop plant root systems. *Adv. Agron.* 41: 91-145.
- Persson, H. 1978. Root dynamics in a young Scots pine stand in Central Sweden. *OIKOS* 30: 508-519.
- Persson, H. 1983. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. *Plant Soil*, 71: 87-101.
- Quispel, A. 1954. The influence of the inoculation density and external factors on the nodulation of *Alnus glutinosa* and its importance to our understanding of the mechanism of the infection. *Acta Bot. Neerl.* 3: 512-532.
- Reicosky, D.C., R.J. Millington, A. Kute, y D.B. Peters. 1964. Patterns of water uptake and root distribution of soybeans (*Glycine max*) in the presence of a water table. *Agron. J.* 64: 292-297.

- Reynolds, H.L. y C. D'Antonio. 1996. The ecological significance of plasticity in root weight ratio in response to nitrogen: Opinion. *Plant and Soil* 185: 75-97.
- Richards, J.H. 1986. Root form and depth distribution in several biomes. In: Carlisle, D., Berry, W.L. Kaplan, IR y J.R. Watterson (Eds.) *Mineral Exploration: Biological Systems and Organic Matter*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.: 83-97.
- Richards J.H. y M.M. Caldwell 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Richter, D.D. y D. Makewitz. 1995. How deep is soil? *BioScience* 45: 600-609.
- Righetti, T.L., C.H. Chard y R.A. Backhaus. 1986. Soil and environmental factors related to nodulation in *Cowania* and *Purshia*. *Plant & Soil* 91: 147-160.
- Robinson, D. e I.H. Rorison. 1988. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecol.* 2: 249-257.
- Roger, W.S. 1939. Root Studies. IX. The effect of light on growing apple trees. *J. Pomol. Hort. Sci.* 17: 131-140.
- Rundel, P.W. y P.S. Nobel. 1991. Structure and function in desert root systems. In: Atkinson D., *Plant root growth: an ecological perspective*. Blackwell. Oxford, pp 349-378.
- Santantonio, D. y R.K. Hermann. 1985. Standing crop production and turnover of fine roots on dry, moderate and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Ann. Sci. For.*, 42: 113-142.
- Schulze E-D, G. Bauer, N. Buchmann, J. Canadell, J.R. Ehleringer, R.B. Jackson, E. Jobbagy, J. Loreti, H.A. Mooney, M. Oosterheld y O. Sala. 1996. Water availability, rooting death,

- and vegetation zones along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108: 503-511.
- Sun, D. y G.R. Dickinson. 1995. Salinity effects on tree growth, root distribution and transpiration of *Casuarina cunninghamiana* and *Eucalyptus camandulensis* planted on a saline site in tropical north Australia. *Forest Ecology and Management* 77: 127-138.
- Swift, M.J., Heal, O.W. y J.M. Anderson. 1979. *Studies in Ecology*. Vol. 5 Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Blackwell, Oxford, 372 pp.
- Taub, D.R. y D. Goldberg. 1996. Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability. *Functional Ecology*, 10 : 258-264.
- Teskey, R.O. y T.M. Hinckley. 1981. Influence of temperature and water potential on root growth of white oak. *Physiologia Plantarum*, 52: 362-369.
- Trewavas, A.J. 1986. Resource allocation under poor growth conditions. A major role for growth substances in developmental plasticity. In: *Plasticity in Plants*. Jennings D.H. y A.J. Trewavas (Eds.) Symposia of the Society of Experimental Biology. Cambridge University Press. Cambridge.: 31-76.
- Trumbore, S.E., Davidson E.A., Barbosa, P.C., Nepstad D.C., y L.A. Martinelli. 1995. Bellowground cycling of carbon in forest and pastures of Eastern Amazonia. *Global Biogeochem Cycles* 9: 515-528.
- Van Noordwijk, M. y P. De Willigen. 1984. Mathematical models on diffusion of oxygen to and within plant roots, with special emphasis on effects of soil-root contact. II Applications. *Plant Soil* 77: 233-241.

- Visser, S., R.M. Danielson y D. Parkinson. 1991. Field performance of *Elaeagnus communata* and *Shepherdia canadensis* (Elaeagnaceas) inoculated with soil containing *Frankia* and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.* 69: 1321-1328.
- Vogt, K.A. y J. Bloomfield. 1991. Tree root turnover and senescence. En *Plant Root: The Hidden Half*. Y. Waisel, A. Eshel y U Kafkafi (Eds.) Dekker, New York.:287-306.
- Weatherley, P.E. 1982. Water uptake and flow in roots. In: *Physiological Plant Ecology II: Water relations and carbon assimilation*, Lange O.L., P.S. Nobel, C.B. Osmond y H. Ziegler (Eds.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 79-109.
- Wollum, A.G. y C.T. Youngberg. 1969. The effect of soil temperature on nodulation of *Ceanothus velotinus* Dougl. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 33: 801-803.
- Zitzer, S.F. y J.O. Dawson. 1992. Soil properties and actinorhizal vegetation influence nodulation of *Alnus glutinosa* and *Elaeagnus angustifolia* by *Frankia*. *Plant & Soil* 140: 197-204.

### **Capítulo VIII: Patrones de Dispersión**

- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds, a continuum. *BioSci.* 35: 492-498.
- Booth, B.D., S.D. Murphy y C.J. Swanton. 2003. Invasive ecology of weed in agricultural systems. En *Weed Biology and Management*. Ed. Inderjit. The Netherlands. Kluwer Academic Publishers. : 29-45

- Coops, H. y G. van der Velde. 1995. Seed dispersal, germination and seedling growth of six helophyte species in relation to water-level zonation. *Freshwater Biology* 34: 13-20.
- Cousens, R. y M. Mortimer. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge Univ. Press. pp. 331.
- Ehrlén, J. 1996. Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. *Oecologia* 108: 708-713.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology in Plants*. London. Academic Pres.
- Horowitz, M. 1973. Spatial growth of *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Weed Research*. 13: 200-208.
- Howard, C.L., A.M. Mortimer, P. Gould, P.D. Putwain, R. Cousens y G.W. Cussans. 1991. The dispersal of weeds - seed movement in arable agriculture. *Proc. Brighton Crop Protection Conf.- Weeds*: 644-673.
- Kays, S. y J.L. Harper. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.* 62: 97-105.
- Kollmann, J. y B. Schneider. 1997. Effects of landscape structure on seed dispersal of fleshy-fruited species along forest edges. *Bull. Geobot. Inst. ETH* 63: 77-86.
- Lovett Doust, L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.* 69: 743-755.
- McMahon, D.J. y A.M. Mortimer. 1980. The prediction of couch infestations – a modeling approach. *Proceedings of the 1980 British Crop Protection Conference – Weeds*: 601-608.

- Nadeau, L. y J.R. King. 1991. Seed dispersal and seedling establishment of *Linaria vulgaris* Mill. Can. J. Plant Sci. 71: 771-782.
- Poschlod, P. 1995. Diaspore rain and diaspore bank in raised bogs and its implication for the restoration of peat mined sites. E. Restoration of Temperate Wetlands. Eds. B.D. Wheeler, S.C. Shaw, W.J. Fojt y R.A. Robertson. Wiley, Chichester: 471-494.
- Salomen, V. 1987. Relationship between the seed rain and the establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. Holarctic Ecol. 10: 171-174.
- Schmid, B., F.A. Bazzaz y J. Weiner. 1995. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. Can. J. Bot. 73: 1831-1837.
- Silvestown, J.W. y J. Lovett Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell. Oxford.
- Smith, L. y L.T. Kok. 1984. Dispersal of musk thistle (*Cardus nutans*) seeds. Weed Sc. 32: 120-125
- Thompson, K., J.P. Bakker y R.M. Bekker. 1996. Soil Seed Banks of North-West Europe: Methodology, density and longevity. Cambridge University Press. Cambridge. U.K.
- Van der Pijl, L. 1969. Principles of Dispersal in Higher Plants. Berlin. Springer Verlag. pp. 210.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Berlin. Springer Verlag. 3º Edición. pp.214.
- Van der Valk, A.G. 1987. Vegetation dynamics of freshwater wetlands: a selective review of the literature. Archiv für Hydrobiologie, Beihefte Ergebnisse der Limnologie. 27: 27-39.

### **Anexo: Ensayos de Control**

- Christiansen, E.M. 1963. Naturalization of Russian-olive (*Elaeagnus angustifolia* L.) in Utah. *Am. Midland Nat.* 70: 133-137.
- Fernández, O.A. 1982. Manejo integrado de malezas. *Planta Danhina* 5(2): 69-79.
- Knopf, F.L. y T.E. Olson. 1984. Naturalization of Russian-olive: implications to Rocky Mountains wildlife. *Wildl. Soc. Bull.* 12: 289-298.
- Stannard, M., Ogle, D. Holzworth, L., Scianna, J. y E. Sunleaf. 2002. History, biology, ecology, suppression and revegetation of Russian-olive sites (*Elaeagnus angustifolia* L.) Technical Notes. USDA- Natural Resources Conservation Service. *Plant Materials* 47: 1-14.

## RESUMEN

El estudio las estrategias de adaptación de una especie vegetal introducida en una región, es un requerimiento primordial para predecir su potencial como invasora y establecer pautas de manejo que permitan limitar su expansión.

Los valles conocidos como Alto, Medio e Inferior, concentran las actividades agrícolas y ganaderas más productivas de la provincia de Río Negro.

El Alto Valle y el Valle Inferior se han desarrollado como áreas de explotación agrícola, pero en el Valle Medio, exceptuando algunas zonas destinadas a cultivos intensivos, las tierras aledañas al río son utilizadas con fines ganaderos y, debido a las características semiáridas de la región, sus pasturas naturales son consideradas un aporte muy importante para la alimentación bovina, principalmente durante la época estival.

Actualmente el potencial de producción del Valle Medio, debido a las características de sus suelos, sus historia ganadera, así como las posibilidades de acceso al riego y a la energía, esta siendo considerado y ha interesado a inversores tales como empresas argentinas y extranjeras productoras de semillas, de granos y de otros productos alimenticios. Se vislumbran cambios inmediatos e importantes para esta zona.

*Elaeagnus angustifolia* (olivo de Bohemia) es una especie que fue introducida como ornamental en el Alto Valle y se ha naturalizado en los valles del Río Negro. Cuando comenzaron a aparecer las primeras plantas en las márgenes del río no se programó ningún método de control principalmente debido al desconocimiento de la especie en la región. Las condiciones

ecológicas del lugar y la intervención del hombre, permitieron que la especie se reproduzca llegando a reemplazar, en algunas áreas, a los representantes anteriores del estrato arbóreo. Actualmente, el manejo del valle se dificulta debido a la densidad de plantas de *E. angustifolia*. Paralelamente, las áreas invadidas sufren modificaciones del estrato herbáceo subyacente por el efecto sombra durante el verano. Esta disminución en la productividad ganadera extensiva de los valles implica que los terratenientes catalogan a *E. angustifolia* como indeseable.

El objetivo de este estudio es determinar las estrategias de supervivencia y reproducción de *E. angustifolia*, es decir las formas de crecimiento que se expresan con un grado de plasticidad tal que le han permitido a la especie adaptarse y beneficiarse con las condiciones ambientales del Valle Medio del Río Negro, de manera que puede considerarse actualmente naturalizada.

Con la finalidad de probar la hipótesis de que el éxito de la colonización de *E. angustifolia* en el Valle Medio del Río Negro es el resultado de la expresión conjunta de varias estrategias ecológicas de la especie, se gesta este proyecto que consiste en investigar sus formas de crecimiento, incluyendo la ontogenia, fenología, propagación, tipos de ramificación, características de las hojas, estructura y dinámica de la población vegetal, dinámica de crecimiento radical y patrones de dispersión.

El área de estudio se ubica en el Valle Medio, sobre la margen norte del Río Negro (39° 30' S; 65° 30' W). Este valle se caracteriza por estar limitado por una serie de barrancas altas y continuas que localmente se conocen con el nombre de bardas.

La distancia desde las bardas hasta el brazo norte del Río Negro es en esta zona muy variable. Cuando el valle es ancho, el

río, que circula por cauces mucho menores que los originales y que varía su curso con el transcurso del tiempo, ha formado terrazas. Las plantas de *E. angustifolia* invaden el valle desde los cursos de agua hasta las terrazas. Cuando la terraza no está presente el límite de invasión lo constituyen las bardas.

En el **Capítulo I** se describe el desarrollo ontogénico morfológico de *E. angustifolia* observado en el Valle Medio del Río Negro.

A partir de la germinación, la plántula de *E. angustifolia*, cuando no tiene competencia, se desarrolla muy rápidamente, produciendo hojas y yemas adventicias que le permiten asegurarse su implantación. Este crecimiento aéreo es acompañado por un sistema radical que, por su plasticidad, se adapta a explorar el espacio subterráneo heterogéneo disponible, posibilitando la adquisición de recursos del suelo y el anclaje de la planta.

La aparición de nódulos en las raíces, producto de la simbiosis con *Frankia* suele detectarse tempranamente en el desarrollo de la planta de *E. angustifolia*.

*E. angustifolia* tiene una fase juvenil de tres años en la que se establece y forma la estructura vegetativa necesaria para acumular los recursos que le permiten, posteriormente, la producción de una gran cantidad de frutos por planta.

La posibilidad de propagación vegetativa mediante el desarrollo de yemas radicales es una característica genéticamente establecida, que en *E. angustifolia* se manifiesta bajo determinadas condiciones.

Del estudio fenológico de *E. angustifolia* en el Valle Medio, expuesto en el **Capítulo II**, se deduce que es una especie de crecimiento estival, con un periodo de florecimiento y fructificación

de iniciación temprana y con una latencia invernal breve. Su crecimiento y reproducción son susceptibles a los cambios de temperatura y a la humedad ambiental.

En el **Capítulo III** se exponen los resultados de las estrategias de propagación de *E. angustifolia*.

La gran cantidad de semillas producidas por *E. angustifolia* constituye sin lugar a dudas una característica favorable para su propagación. *E. angustifolia* produce semillas de mayor tamaño que las de otras especies leñosas encontradas en el área. El proceso de germinación es rápido y sus cotiledones persisten en la plántula durante las etapas iniciales. La elongación del hipocótilo es variable y su orientación responde a la disponibilidad de luz. La rápida formación de un sistema radical indica otra ventaja para el establecimiento exitoso de *E. angustifolia*.

En el área de estudio la germinación y el establecimiento de plántulas de *E. angustifolia* tiene lugar bajo diferentes condiciones ambientales. Aún con muy baja luminosidad algunas plántulas logran establecerse y desarrollarse lentamente, lo que la ubica dentro de las especies tolerantes a la sombra.

*E. angustifolia* presenta la estrategia de reproducción vegetativa a partir de la activación de yemas radicales. Este proceso puede tener lugar en individuos de diferentes edades; sin embargo, ocurre preferentemente en plantas que tienen una edad entre 1 y 5 años.

Ante la presencia de factores de disturbio (corte, fuego, inundaciones) que afectan las partes aéreas de las plantas, *E. angustifolia* se regenera mediante la activación de yemas caulinares.

La capacidad de la especie de adaptar las estrategias de propagación a diversos ambientes, en condiciones naturales u ocasionados por disturbios de diversa índole, está asociada a su potencial de supervivencia y colonización en los ambientes nuevos.

El **Capítulo IV** describe los procesos que originan las diferentes formas alométricas de *E. angustifolia*. La capacidad de esta especie para adaptarse a diferentes grados de competencia y a diversas condiciones ambientales se expresa, entre otras características, por medio de sus múltiples formas relativas de ramificación.

*E. angustifolia* presenta una forma de ramificación repetitiva. El modelo básico, que se encuentra desde las plántulas a las plantas adultas, cualquiera sea su forma final, es el resultado de la muerte del meristema apical de un eje y la ramificación basípeta del mismo. Estas ramificaciones sucesivas pueden presentar crecimiento ortótropo o plagiótropo y originar estructuras parciales simétricas o asimétricas dentro de una misma planta, y por ende variaciones alométricas entre individuos.

Las plantas adultas de *E. angustifolia* se adaptan a la heterogeneidad ambiental mediante diferencias en la longitud relativa y orientación de sus ramas, que resultan en diferentes alometrías. Los diseños estructurales de esta especie se describen agrupándolos en cuatro modelos:

*Modelo 1: Crecimiento sin competencia:* Cuando la planta se desarrolla en un medio libre de la competencia se ramifica de forma basi-(meso)-tona y adquiere una forma semi-esférica a globosa.

*Modelo 2: Crecimiento con competencia moderada:* Los arbustos que se desarrollan en lugares protegidos y con competencia moderada, presentan sus tallos y renuevos laterales

desarrollados en función de la disponibilidad de luz. A mayor competencia mayor desarrollo hacia arriba, casi en forma vertical y con las ramificaciones predominantemente ortótropas. A menor competencia (más luz), mayor crecimiento plagiótropo. El resultado final varía entonces entre la forma elíptica y la ovada.

*Modelo 3: Crecimiento con competencia unilateral:* Cuando la planta se desarrolla con una fuerte competencia por luz y/o espacio solamente en uno de sus lados, se ramifica adquiriendo una forma completamente asimétrica. La forma acrótona, resultante de ramificaciones predominantemente ortótropas, la desarrolla hacia la zona con competencia y la forma basi-(meso)-tona, producto de ramificaciones plagiótropas seguidas de ortótropas, hacia la zona libre.

*Modelo 4: Crecimiento con competencia basal:* Cuando la planta se desarrolla en un lugar con fuerte competencia, muy sombreado, tiende a crecer en altura, hacia la zona de mayor luminosidad. El o los tallos y sus ramificaciones tienen una fase de crecimiento ortótropo muy pronunciado, hasta que superan la altura de la vegetación que los rodea, y posteriormente crecen de modo predominantemente plagiótropo. El resultado final es un individuo con forma de sombrilla con porte arbóreo monopodial pero en realidad el tallo representa una sucesión de ramas de crecimiento ortótropo y la alternancia de ramificación horizontal-vertical se produce más arriba.

En el **Capítulo V** se exponen los resultados de los estudios sobre la heterogeneidad foliar de *E. angustifolia*, realizados con la finalidad de comprobar si las variaciones en la anatomía y morfología de las hojas reflejan su estrategia de adaptación a las diferencias de microclima que ocurren dentro de la canopia de un

árbol individual. Se describe la arquitectura foliar y la anatomía epidérmica e interna de la lámina y peciolo de hojas ubicadas en diferentes posiciones de la canopia y se relaciona con las condiciones ambientales. Las hojas superiores están expuestas a mayor radiación solar y menor humedad aérea y son mas pequeñas, mas angostas y mas gruesas que las inferiores, que son las hojas semiexpuestas y las hojas de sombra. El color también varía entre las hojas desarrolladas a diferentes niveles, desde un verde gris-plata en el estrato superior a verde oscuro en el inferior. La bicoloración es más evidente en las hojas semiexpuestas y en las hojas de sombra. Cuando se las compara con las hojas de los estratos inferiores, las hojas superiores tienen una mayor densidad areolar, una mayor proporción de mesófilo y mayor densidad estomática. Los tricomas son multicelulares, con pedestal, ramificados en forma de estrella o peltados y su forma y densidad puede asociarse al color y la apariencia de las hojas. Cuando se observan en sección transversal, los peciolos delgados de las hojas superiores tienen proporcionalmente más epidermis, colénquima y floema, y menos parénquima y xilema que aquellos de las hojas inferiores. La variabilidad foliar tanto anatómica como morfológica de *E. angustifolia* puede considerarse una ventaja de adaptación que le permite a las hojas desarrollarse en ambientes caracterizados por fuertes variaciones de radiación solar y temperatura y humedad del aire.

El **Capítulo VI** contiene los resultados de la dinámica de la población estudiada durante tres ciclos de crecimiento. Se definen cuatro zonas de condiciones favorables para el crecimiento de *E. angustifolia* como representativas de las diversas situaciones que se repiten en el valle; a saber:

*Zona 1- Albardón*, aledaña al curso de agua, , árboles grandes alternando con arbustos asimétricos muy ramificados en la base y de diferentes edades.

*Zona 2- Paleocauce* y zonas de inundación periódica, mas bajas que el resto del perfil. Población de arbustos de diferentes edades, muy ramificados en la base.

*Zona 3- Planicie*. Las plantas de *E. angustifolia* presentan en su mayoría porte arbóreo, dependiendo su modelo de ramificación del grado de competencia con otros árboles.

*Zona 4- Pie de terraza* o base de la pendiente. Marca el límite de la población de *E. angustifolia*. Baja densidad de plantas, en su mayoría árboles y arbustos asimétricos de troncos múltiples y tortuosos. Escasa presencia de arbustos en desarrollo.

Se describe la composición vegetal y el crecimiento de los individuos en cuatro perfiles, cada uno de los cuales abarca diferentes zonas favorables y otros dos perfiles que muestran la respuesta de *E. angustifolia* a una inundación prolongada y la progresiva invasión en un área de pasturas naturales.

A partir de los resultados obtenidos se confirma que:

- La vegetación en la parte superior de la terraza está compuesta principalmente por arbustos xerófitos de crecimiento lento.
- Los representantes de *E. angustifolia* que crecen al pie de la terraza tienen porte arboreo/arbustivo de forma irregular y se desarrollan muy lentamente.
- En la planicie *E. angustifolia* crece inicialmente en forma arbustiva, desarrollándose muy rápidamente, llegando hasta triplicar su altura y diámetro de copa en un ciclo de crecimiento.

- Los árboles desarrollados en áreas densamente pobladas adquieren gran altura rápidamente, adoptando la ramificación que conduce a la forma “de sombrilla”, y posteriormente su crecimiento se hace más lento.
- Los árboles/arbustos que crecen en el albardón adquieren forma irregular desarrollándose rápidamente principalmente hacia la zona libre de competencia por luz que le facilita el curso de agua.
- En el lugar donde se detectaron las primeras plantas durante la invasión de *E. angustifolia*, que topográficamente es una amplia planicie con paleocauces poco profundos, se encuentra una población monoespecífica con ejemplares muy desarrollados, con un crecimiento actual muy lento, con porte arbustivo globoso o arbóreo en sombrilla.
- La especie tiene preferencia por suelos arenosos, livianos y húmedos, pero tolerancia a suelos pesados, ya sea secos o con periodos de anegamiento, salinos o sódicos.
- Es una competidora exitosa de las Salicáceas, se desarrolla rápidamente bajo las mismas e inhibe su reproducción.
- Pocas especies la superan en la competencia, entre ellas el tamarisco (*Tamarix gallica*) y el chañar (*Geoffrea decorticans*).
- Cuando no encuentra competencia de otras leñosas *E. angustifolia* se reproduce y crece rápidamente.

En el **Capítulo VII** se describe la dinámica de crecimiento radical de *E. angustifolia* en cada una de las cuatro zonas anteriormente definidas como favorables, mediante el registro realizado sobre las ventanas de observación de cámaras subterráneas. Los resultados permiten asegurar que:

- *E. angustifolia* forma un sistema radical pivotante profundo y uno lateral bien desarrollado.
- El desarrollo del sistema radical lateral muestra una fuerte concordancia con el desarrollo aéreo; rápida respuesta a condiciones de estrés o de reactivación.
- La reactivación estacional del sistema radical es temprana, coincidente con la aparición de hojas incipientes.
- Existe continuidad funcional del sistema radical durante todo el ciclo de crecimiento vegetativo.
- Presenta latencia radical temporal ante condiciones de anegamiento.
- La senescencia y muerte de las raíces concuerda con la latencia invernal de la parte aérea.
- Renueva anualmente de la mayoría del sistema de raíces finas.
- Forma nódulos radicales mediante simbiosis con *Frankia*.
- El sistema radical tolera condiciones de anegamiento, salinidad o alto contenido de sodio.
- La arquitectura radical presenta plasticidad en respuesta a diferentes condiciones físicas del suelo.

En el **Capítulo VIII** se describen los patrones de dispersión de *E. angustifolia*. Para la propagación reproductiva, los patrones espaciales de dispersión de propágulos se caracterizaron contando el número de semillas y el número plántulas en círculos concéntricos alrededor diferentes plantas. En el caso de la propagación vegetativa se analizó secuencialmente el crecimiento lateral de clones mediante la determinación de sus límites externos.

La dispersión natural es a corta distancia de la planta madre debido al peso de las semillas, por lo que forma un gran banco de

semillas dentro de la población. Si bien una elevada proporción de las semillas germinadas no son exitosas en el establecimiento de plántulas, el gran número producido asegura la persistencia de la especie.

Los predadores pre-dispersión actúan como agentes de dispersión porque consumen la induvia y/o porque la semilla no es afectada por el sistema digestivo.

La dispersión hidrocora es exitosa debido a la ubicación de muchos especímenes en las cercanías de los cursos de agua, a las características hidrológicas del Río Negro y a la capacidad de flotación de los frutos, consecuencia de la presencia de una induvia aerenquimatosa y pubescente.

La propagación vegetativa es muy importante en la dispersión a corta distancia de *E. angustifolia* y la población tiende ahora a ocupar todos los espacios intercalares que le quedan disponibles.

Mediante la dispersión de semillas *E. angustifolia* ha logrado introducirse en áreas nuevas y está formando poblaciones satélite que van a aumentar de tamaño hasta colonizar las zonas actualmente libres.

*Después de estudiar las características de E. angustifolia que pueden considerarse como estrategias ecológicas, y que en conjunto la definen como una especie altamente invasora; se hace evidente que continuará expandiéndose en el Valle Medio del Río Negro y en áreas similares.*

## SUMMARY

The study of the ecological strategies of a plant species introduced to a new region is an initial stage to predict its invasive potential and to establish management methods that can limit its expansion.

The valleys known as Alto, Medio and Inferior concentrate the most productive agricultural and cattle regions of Rio Negro province (Argentina)

Alto Valle and Valle Inferior have developed as agricultural zones but in the Valle Medio, excepting some intensively cultured zones, the lands surrounding the river are used for cattle breeding, and their natural grass vegetation constitute an important supply for bovine feeding, specially during summer time.

At present, the Valle Medio production potential has become important and has interested investors, such as Argentine and foreign seed, grain, and food producer companies, owing to the soil characteristics, their cattle history and the possibilities of energy and water availability.

*Elaeagnus angustifolia* L. (Russian olive) is an ornamental tree introduced to the Alto Valle that has become naturalized along the watercourses in the Río Negro valleys of Argentina.

When the first plants appeared on the river margins, as nobody knew the species, no control method was applied. The ecological conditions of the region and human participation, allowed the species spread so that in some areas it has replaced the previously existing woody plants. *E. angustifolia* invaded areas have changed the understorey grass composition as result of the shade effect during summer. The consequent decrease in extensive

cattle production in the valleys has led land owners to consider *E. angustifolia* as an undesirable species.

This study was conducted to elucidate the growing and reproduction strategies of *E. angustifolia*, namely the growth forms that reflect the plasticity that has allowed the species to adapt and take advantage of Río Negro Valle Medio environmental conditions, so that it may be now considered as naturalized.

The study of the growth form of *E. angustifolia*, including the ontogeny, phenology, propagation strategies, branching types, leaves characteristics, population structure and dynamics, growth root dynamics and dispersion patterns was performed to test the hypothesis that the species' colonization success in the Río Negro Valle Medio is a result of the joint expression various ecological strategies.

The study area locates at the northern margin of the Río Negro, Argentina (39° 30' S, 65° 30' W). The valley is limited by tall gaps, locally known as "bardas".

The distance between the bardas and the river course varies. When the valley is wide, the river has formed terraces as a result of the variability of its course.

*E. angustifolia* invaded the valleys between the terraces and the river course. When the terraces are not present the invasion limits are the bardas.

**Chapter I** describes *E. angustifolia* morphological ontogeny development in the study area.

After germination, when no competitors are present, *E. angustifolia* seedlings develop fast, producing leaves and adventitious buds that facilitate its establishment. Meanwhile growth of a plastic root system takes place, exploring the heterogeneous

available underground space, obtaining soil resources while helping plant anchorage.

Root nodules, formed as result of its symbiosis with *Frankia*, can be early detected during *E. angustifolia* plant development.

*E. angustifolia* has a 3 year *juvenil* phase during which the plant establishes and forms the vegetative structure necessary to accumulate the resources required for a later great fruit production per plant.

*E. angustifolia* has the ability of vegetative propagation by the development of root sprouts under some growth conditions.

From the study of *E. angustifolia* phenology in the Valle Medio, shown in **Chapter II**, it can be concluded that it is a summer season growing species, with an early started flowering and fruiting period and a short winter lag time. Its growth and reproduction are susceptible to temperature and environmental humidity changes.

**Chapter III** includes the results of *E. angustifolia* propagation strategies studies.

The great number of seeds produces by *E. angustifolia* constitutes a favorable propagation characteristic. *E. angustifolia* seeds are bigger than those of other woody species found in the area. The germination process is fast and the cotyledons persist during the initial seedling stages. Hypocotyle elongation varies and its orientation responds to light availability. The fast forming root system becomes another advantage for the successful establishment of *E. angustifolia* seedlings.

In the study area *E. angustifolia* germination and plant establishment takes place under different environmental conditions. Some seedlings prosper even under low light, which makes the species shade tolerant.

*E. angustifolia* may reproduce through root buds development. This propagation strategy takes place in individuals of different ages, albeit it specially occurs in 1 to 5 year old plant.

After disturbing factors (cuts, fire, flooding) affecting plant aerial parts, *E. angustifolia* regenerates by means of shoot buds activation.

The species possibility to adapt its propagation strategies to different environments, derived from natural conditions or disturbing factors, is associated to its successfulness and colonization potential in new places.

**Chapter IV** describes the processes leading to the different allometric forms found in *E. angustifolia*. The species exhibits multiple relative branching forms as an adaptive response to diverse tree competition and environmental conditions. *E. angustifolia* performs a repetitive branching. The basic pattern, found in seedling as well as in adult plants, whatever their shape, originates from the death of the axis apical meristem and the later basipetal branching. The successive branch growth may be orthotropic or plagiotropic, giving rise to symmetric or asymmetric partial structures within the plant, and causing allometric variation between individuals.

Adult *E. angustifolia* plants show different allometries product of changes in the relative length and orientation of their branches in response to environmental heterogeneity. The species structural designs are described grouping them in four patterns:

*Pattern 1: Growth without competition:* when a plant develops without competition it branches out in a basi-(meso)-tonic form and ends with a semi-spherical to globular form.

*Pattern 2: Growth with moderate competition:* the shrubs growing in protected areas, with moderate competition, develop their

stems and lateral sprouts depending on light availability. At higher competition pressure they grow upwards, almost vertical, with orthotropic branches. At lower competence (more light) the branches growth is plagiotropic. The final plant shapes vary between elliptic and ovate.

*Pattern 3: Growth with unilateral competence:* when a plant develops with a high competence pressure only on one side, it branches resulting in a completely asymmetric form. At the side suffering competition pressure it develops in an acrotone form, resulting from the orthotropic branching and at the side free from competition acquires a basi-(meso)-tonic form, resulting from plagiotropic followed by orthotropic branching.

*Pattern 4: Growth with basal competition:* when a plant develops in a very tree competitive shaded place, it tends to grow upwards, to the more lighted zone. The stem/stems and their branches suffer initially an orthotropic growing phase, until they reach the higher storey and exceed the surrounding trees height. Afterwards their branching is plagiotropic. Their final form looks like an umbrella, with a monopodial aspect, but the stem represents the succession of various orthotropic growing branches, and the horizontal to vertical branching alternation is found above.

**Chapter V** includes the results of the studies on foliar heterogeneity, undertaken to determine if the variations in leaf anatomy and morphology of *E. angustifolia* reflect their adaptability to the differences in the microclimate that occur within the canopy of single trees. Foliar architecture, blade and petiole epidermal and internal anatomy were examined in leaves at different canopy positions and related to environmental conditions. Upper sun-leaves are exposed to higher solar irradiance and lower air humidity and

are smaller, slender and thicker than the lower, half-exposed and shade-leaves. Color varies between the leaves at different levels, from silvery-grey green in the upper strata, to dark green in the lower one. Bicolor is more evident in half-exposed and shaded leaves. When compared with the lower half-exposed and shade-leaves, the upper leaves of *E.angustifolia* have a greater areole density, a higher mesophyll proportion and stomatal density. Trichomes are multicellular, pedestalled, stellate-branched or peltate and their form and density can be associated with leaf color and appearance. The slender petioles of the upper leaves have proportionally more epidermis, collechyma and phloem, and less parenchyma and xylem than those of lower leaves, when observed in transverse sections. Foliar morphological and anatomical variability in *E. angustifolia* may be considered an adaptive advantage that enables leaves to develop and function in habitats marked by strong variations of solar radiation, air temperature and humidity.

**Chapter VI** contains the results of population dynamics studied during three growing cycles. Four zones are defined as favorable for *E. angustifolia* growth, and representative of the different conditions found in the valley, namely:

*Zone 1: Saddle:* adjacent to river courses, big trees and asymmetric shrubs branched at the base and of different ages.

*Zone 2: Paleo-waterbeds* and periodically flooded zones. Differently aged shrub populations, vastly branched at the base.

*Zone 3: Plain.* Mainly arboreal *E. angustifolia* plants with different branching patterns, depending on competition pressure by others trees.

*Zone 4: Terrace base.* Delimits *E. angustifolia* population. Low plant density, mainly asymmetric trees and shrubs with multiple tortuous stems. Few developing shrubs.

Vegetal composition and individual tree growth is described for four transects each one including different favorable zones; two other transects include the response of *E. angustifolia* to a long flooding and the progressive invasion to a natural grassland area.

From the results, it is confirmed that:

- Vegetation above the terrace includes mainly slow growing xerophytes.
- *E. angustifolia* growing at the terrace foot are arboreal/shrubby individuals.
- On the plain area, *E. angustifolia* initially grows shrubby, developing so fast that it may triplicate its height and diameter in only one growing cycle.
- Trees growing in dense populated areas, grow fast upwards, branching and acquiring an umbrella shape, and later their growth becomes slower.
- Trees/shrubs growing adjacent to water courses (*saddle zone*) develop asymmetrically growing mainly towards the zone free from competence for light provided by the water courses.
- The first *E. angustifolia* invaded area, a large plain with poorly under leveled paleo-waterbeds, is a greatly developed mono-specific population, composed by actually slow growing big umbrella trees and globular shrubs.
- The species prefers sandy, loose and humid soils, but may tolerate heavy soils, either dry or with periodical flooding, with high salt or sodium contents.

- *E. angustifolia* competes successfully with Salicáceas, developing fast in their understorey and even inhibiting their reproduction.
- Tamarisco (*Tamarix gallica*) and chañar (*Geoffrea decorticans*) are between the few species that succeed when competing with *E. angustifolia*.
- When growing without other woody species competition, *E. angustifolia* develops and reproduces fast.

**Chapter VII** describes *E. angustifolia* root growth dynamics for each of the four favorable growing zones previously detailed, based on the records obtained from the observation windows placed in subterranean chambers.

Results indicate that:

- *E. angustifolia* forms a principal vertical gross root system and a well developed lateral root system.
- The lateral root system develops in great concordance with aerial growth; responding fast to stress or reactivation conditions.
- Root system seasonal reactivation starts early, coincident with first leaves formation.
- The root system functions during all the vegetative growing cycle.
- It responds with temporal root latency periods under flooding conditions.
- Root senescence and death is in concordance with the winter aerial latency period.
- The fine root system is mostly renewed every year.
- It forms root nodules as a result of its symbiosis with *Frankia*.

- The root system tolerates soil flooding and high salt and sodium content.
- Root architecture reacts plastically to different soil physical conditions.

**Chapter VIII** includes the description of *E. angustifolia* dispersal patterns. For the study of reproductive propagation, seed and seedling number were determined on concentric circles around different plants. Vegetative propagation was sequentially analyzed as the clone lateral growth determined by their external borders.

Natural dispersal occurs at a short distance from the mother plant because of the seeds' weight, so that an important seed bank is formed inside populations. Although a high proportion of the germinated seed are not successful in plantlet establishment, the great amount of seed produced, secure the species' persistence.

Pre-dispersal predators act as dispersal agents because they eat only the fruit external tissues and/or because seeds are not affected by their digestive system.

Hydrochore dispersal is specially successful due to the specimens placement near water courses, to the hydrologic characteristics of the Río Negro and to the fruit buoyancy capacity resulting from the presence of an aerenchyma and a pubescent cover.

Vegetative propagation is important in the short distance dispersal of *E. angustifolia*, and the species tends now to occupy all the intercalary available free spaces.

By seed dispersal, *E. angustifolia* introduced to grassland areas, and is forming satellite populations that are going to increase their size and colonize all the actually free zones.

After the study of the *E. angustifolia* characteristics that may be considered as ecological strategies and that altogether define the species as a potential successful invader, it becomes evident that it will continue the expansion in the Valle Medio of Rio Negro and in similar areas.





MoreBooks!  
publishing



# yes i want morebooks!

Buy your books fast and straightforward online - at one of world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at

**[www.get-morebooks.com](http://www.get-morebooks.com)**

¡Compre sus libros rápido y directo en internet, en una de las librerías en línea con mayor crecimiento en el mundo! Producción que protege el medio ambiente a través de las tecnologías de impresión bajo demanda.

Compre sus libros online en

**[www.morebooks.es](http://www.morebooks.es)**



VDM Verlagsservicegesellschaft mbH

Heinrich-Böcking-Str. 6-8  
D - 66121 Saarbrücken

Telefon: +49 681 3720 174  
Telefax: +49 681 3720 1749

info@vdm-vsg.de  
www.vdm-vsg.de





