

## **Dinámica de bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas**

Héctor Ricardo Grau



## Resumen

Presento una revisión de los trabajos sobre dinámica de bosques en las Yungas del Noroeste Argentino, como base para manejo productivo y conservacionista. Estos bosques se extienden en el rango latitudinal entre 22 y 28 S, en el rango altitudinal entre 400 y 3000 m, y en un rango de precipitaciones de aproximadamente 900 a más de 2000 mm anuales.

Los bosques secundarios originados en áreas abandonadas de agricultura y ganadería representan en muchos casos la zona de transición entre bosques naturales y áreas completamente transformadas. Debido a esto, tienen importancia como áreas de amortiguamiento y de valor recreativo. Potencialmente también pueden ser bosques productores de madera y captadores de carbono atmosférico. Localmente, su composición es influenciada por el uso previo al abandono que controla el mecanismo de dispersión más eficiente para colonizar etapas tempranas. A escala regional, la presencia de especies exóticas invasoras es un factor progresivamente más importante que influye en la composición de estos bosques.

En los bosques diversos de ladera, la dinámica es controlada por factores que operan a distintas escalas de paisaje. Por ejemplo, a escalas de hasta decenas de hectáreas, tienen importancia los deslizamientos de ladera, mientras que a escala de cientos a pocos miles de metros cuadrados predominan factores endógenos como claros por caída de árboles, reproducción asexual, o las interacciones entre especies. La complejidad de estos procesos a distintas escalas debe entenderse para manejar estos bosques en forma sustentable.

Por encima de los 1600 m, el paisaje es un mosaico de bosques, arbustales y pastizales que en parte reflejan la interacción entre factores microambientales asociados a la topografía y distintas historias de disturbios. La interacción entre variabilidad climática, fuego y pastoreo seguramente

influye de manera significativa en la dinámica de estos parches de vegetación. Además de la dinámica interna de estos tres tipos de bosques, el gradiente altitudinal involucra aspectos funcionales a escala regional que deben reconocerse para un manejo racional.

## Introducción

El objetivo de este trabajo es revisar los conocimientos actuales sobre dinámica de los bosques de las Yungas argentinas y proveer bases para su manejo y conservación. Incluyo información anecdótica o puramente descriptiva. Mas que enfatizar la validez de estas generalizaciones, espero estimulen preguntas e hipótesis a evaluar con métodos experimentales y cuantitativos.

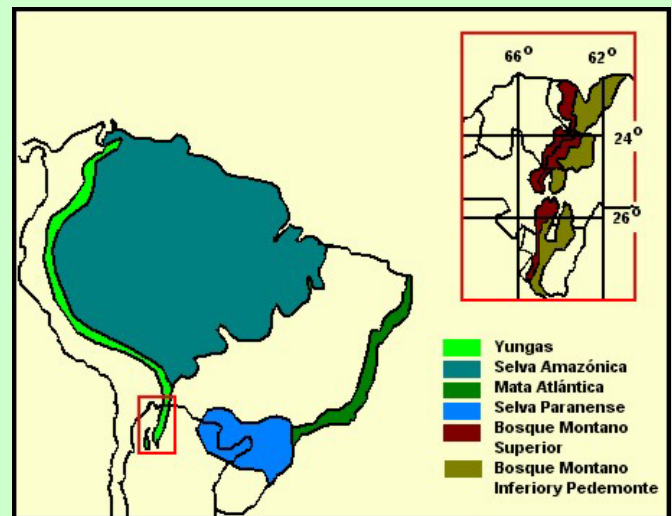


Fig. 1. Mapa de distribución de las Yungas en y de los distintos pisos altitudinales en Argentina.

Las Yungas argentinas o selva tucumano-oranense se localizan en las laderas húmedas del Noroeste Argentino entre los 22 y 28 S, cubriendo un rango altitudinal entre 400 y 3000 m y un rango de precipitaciones de aproximadamente 900 a más de 2000 mm anuales. Se caracterizan por un clima subtropical húmedo con estación seca (régimen monzónico) y una marcada heterogeneidad ambiental asociada a la

topografía montañosa (Fig. 1). Latitudinalmente, las Yungas muestran un empobrecimiento de especies de Norte a Sud. La mayor diversidad se encuentra en los bosques de la alta cuenca del río Bermejo, en el límite con Bolivia ([Grau y Brown](#) 1995a). El gradiente latitudinal de las Yungas, también se asocia con cambios en los patrones de uso de la tierra. El sector Sud, más cercano a centros urbanos, tiene más influencia de la economía de mercado, presenta sistemas de agricultura y ganadería más modernos y ha sufrido una progresiva despoblación en las áreas de montaña. En cambio, en el sector Norte persisten sistemas agrícolas y ganaderos tradicionales y población más dispersa, basada parcialmente en economías de subsistencia ([Brown y Grau](#) 1993). En comparación con otras provincias fitogeográficas de Argentina, las Yungas ocupan una superficie comparativamente chica (alrededor de 2 millones de Has). Sin embargo, albergan una alta biodiversidad, juegan un papel central en la regulación de cuencas hídricas de gran importancia regional, y progresivamente van adquiriendo importancia como centros de recreación y turismo. Localmente, son fuente de producción de madera, ganadería y productos vegetales menores ([Brown](#) 1995a). La producción y persistencia de estos recursos económicos y ecológicos a largo plazo depende estrechamente de la estructura y dinámica de sus bosques.

Hasta mediados de la década del 80, el estudio de las yungas se ha limitado a descripciones estáticas en el tiempo de los patrones de vegetación a escala regional ([Cabrera](#) 1976, [Hueck](#) 1978) y de rodales ([Meyer](#) 1963, [Brown et al.](#) 1985). Estos trabajos presentaban una perspectiva arraigada en los conceptos de sucesión y clímax dominante en Norteamérica y Europa hasta los años 60 ([Clements](#) 1916, [Margalef](#) 1958, [Braun Blanquet](#) 1964, [Odum](#) 1969). Desde este paradigma se enfatizaba la influencia de las condiciones ambientales (asumidas como relativamente constantes) controlando comunidades forestales en equilibrio, y se desestimaba la importancia de los cambios temporales (disturbios, sucesión, cambio climático) y la heterogeneidad

espacial (disponibilidad de semillas, dispersión, dinámica de parches). Es así que en los esquemas fitogeográficos clásicos de las Yungas, se presentaban grandes unidades de vegetación definidas por rangos altitudinales más o menos estrictos, y diferenciaciones a escala de paisaje debidas a diferencias microclimáticas asociadas a las exposiciones de laderas ([Cabrera](#) 1976, [Hueck](#) 1978, [Brown et al.](#) 1985).

En el esquema altitudinal clásico se identifican tres pisos definidos por la topografía. 1) La selva pedemontana se encuentra en las áreas planas por debajo de los 500-600 metros. Fitogeográficamente, esta región muestra afinidades florísticas con otros bosques secos estacionales del trópico de llanuras ([Prado y Gibbs](#) 1993, [Prado](#) 1995). Debido a que se encuentran en condiciones de poca pendiente, suelos ricos, cercanía a las fuentes de agua que permite el cultivo de hortalizas de invierno bajo riego, y condiciones climáticas que permiten agricultura extensiva sin riego, esta región es la que ha sufrido mayor transformación antrópica para agricultura. Las principales producciones agrícolas del noroeste argentino (caña de azúcar, frutales tropicales y subtropicales, y hortalizas de invierno) se asientan en este ambiente. En el sud de las Yungas, prácticamente han reemplazado la totalidad de la selva pedemontana mientras que este proceso de reemplazo continúa activamente en el extremo norte de las Yungas Argentinas ([Castro](#) 1995). Debido a que existen muy pocos de estos bosques en buenas condiciones de conservación y los mismos se encuentran en los sitios más aislados (lo que los ha protegido de la destrucción), las selvas pedemontanas son el ambiente menos estudiado de las Yungas.

2) En las laderas húmedas entre aproximadamente 500 y 1700 m se encuentra el bosque montano inferior. Probablemente debido a mayores precipitaciones y temperaturas menos extremas que a mayor altitud, este piso altitudinal es el de mayor diversidad, incluyendo una combinación de especies arbóreas perennifolias y caducifolias de linaje biogeográfico principalmente amazónico ([Brown](#) 1995), y con un gradiente de especies

tolerantes a pioneras ([Grau y Brown](#) 1998). Debido a las fuertes pendientes y al régimen de lluvias intensas en el verano, el bosque montano inferior no permite agricultura comercial de escala ni explotaciones ganaderas intensivas. Su uso antrópico se restringe a explotación forestal selectiva y ganadería extensiva.

3) El bosque montano superior, por encima de los 1700 m, se intercala con pastizales y arbustales hasta los casi 3000 m. Asociado a un clima más extremo (heladas y nevadas intensas), período seco muy marcado en el invierno, este bosque es mucho menos diverso ([Grau y Brown](#) 1995 a), es disturbado frecuentemente por fuego, con mayor incidencia de linajes holárticos y gondwánicos en la composición de especies ([Brown](#) 1995). Está dominado por especies típicamente intolerantes a la sombra como *Alnus acuminata*, *Podocarpus parlatorei* y *Polylepis australis*. Al tratarse de bosques abiertos en un clima menos riguroso en el invierno, la productividad de forraje accesible al ganado es mayor y la cantidad de parásitos es menor, por lo que la producción ganadera es más importante. Posiblemente desde tiempos históricos este ambiente ha tenido un uso antrópico más intenso que el bosque montano inferior ([Bolsi](#) 1997, [Ventura](#) 1995, [Otonello y Fumagalli](#) 1995).

Desde los años 70, la ecología en general y los estudios sobre dinámica forestal en particular, han cambiado sustancialmente. Disturbios, cambios climáticos y heterogeneidad espacial son hoy reconocidos como factores de gran influencia sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades vegetales, las que frecuentemente no se encuentran en equilibrio composicional ([Pickett y White](#) 1985, [Chesson y Huntly](#) 1997). Propiedades significativas de comunidades y ecosistemas, como diversidad, ciclos biogeoquímicos, ciclos hidrológicos, interacciones planta-animal, productividad, y susceptibilidad a invasiones, son fuertemente dependientes del régimen de disturbios ([Wiens](#) 1989, [Peet](#) 1992, [Borman y Likens](#) 1979, [Huston](#) 1994). Esta perspectiva de no-equilibrio es ventajosa no solo por presentar una visión más realista de la dinámica natural de las

comunidades vegetales, sino también porque ayuda a interpretar y manejar la influencia de las actividades antrópicas. De hecho, el uso de los ecosistemas forestales por parte del hombre, implica esencialmente el manejo del régimen de disturbios y la regeneración asociada ([Attiwill](#) 1994).

Reconocer que los disturbios, la heterogeneidad espacial, y la variabilidad climática son un control importante de la estructura de la vegetación no significa desestimar la importancia de los factores ambientales como clima, topografía y suelo. En muchos casos el ambiente físico es el condicionante del régimen de disturbios por vías directas e indirectas. Tampoco significa que la vegetación nunca se encuentre en equilibrio composicional. Lo que enfatiza la visión dinámica, es la importancia de entender patrones y procesos en determinados contextos definidos por escalas temporales y espaciales ([Pickett y White](#) 1985, [Rahel](#) 1989). Por ejemplo, los gradientes altitudinales de vegetación no solo reflejan la variación climática, sino también la variación en el régimen de disturbios, que a su vez depende de los cambios ambientales y de la vegetación misma ([Harmon et al.](#) 1984, [Veblen et al.](#) 1992).

La percepción dinámica de las Yungas argentinas no comenzó sino hasta mediados de los años 80 y ha sido objeto de estudios cuantitativos recién en los 90, principalmente en el sector más austral. Los vacíos de información, tanto geográficos como temáticos, son aún muy importantes. Idealmente este trabajo debería contribuir a identificarlos y darles prioridad como objetivos de investigación en el futuro.

Si bien los patrones de disturbios y sucesión se correlacionan con el gradiente altitudinal, esta correlación no es estricta. Revisiones recientes ([Brown y Grau](#) 1993, [Brown](#) 1995b) han incorporado la descripción de aspectos dinámicos dentro del esquema de pisos altitudinales. En cambio, esta revisión está primariamente ordenada de acuerdo a los patrones de disturbios y sucesión. Espero con esto enfatizar situaciones reales en vez de potenciales, y establecer relaciones más directas entre procesos ecológicos y

necesidades de manejo e investigación.

### Bosques secundarios: el ecotono entre ecosistemas naturales y antrópicos

La mayor parte del bosque montano inferior se sitúa en las laderas montañosas cálidas y húmedas del Noroeste Argentino, y conserva en buena medida su estructura boscosa. Por el contrario, la mayor parte del bosque pedemontano situado sobre tierras planas ha sido transformado en áreas agrícolas, ganaderas, industriales o urbanas (Fig. 2). En algunas áreas del pedemonte y de valles intermontanos, tierras previamente utilizadas para agricultura han sido abandonadas, dando curso a procesos de sucesión secundaria. Estas áreas se localizan en sectores con pendientes limitantes para agricultura permanente ( $> 5\%$ ), o dentro de áreas protegidas. En general, estos bosques secundarios forman una zona intermedia entre los bosques maduros de ladera y áreas completamente alteradas hacia la llanura, por lo que adquieren importancia conservacionista como áreas de amortiguamiento (Vides-Almonacid 1992). Esta situación de bosques secundarios en el límite entre áreas naturales y antrópicas también se da en zonas de ladera correspondiente al bosque montano inferior, ya sea en áreas residenciales próximas rodeadas de bosque o en poblados aislados con usos agrícolas tradicionales como la agricultura migratoria.



Fig. 2. Reemplazo de los bosques pedemontanos por agricultura en las cercanías de Orán, Salta.

#### *Velocidad de la sucesión secundaria*

En base al estudio de cronosecuencias (Fig. 3) en el pedemonte de la sierra de San Javier, estimamos (Grau *et al.* 1997) que varias características estructurales del bosque maduro (diversidad, riqueza de especies arbóreas, densidad de tallos, y altura del dosel) se alcanzan aproximadamente en 30-40 años de sucesión forestal sobre campos abandonados de agricultura herbácea o árboles frutales. Otras características como el área basal o la complejidad estructural en bosques de 50 años de edad, son aún muy inferiores a las del bosque maduro. En cronosecuencias de sucesión en campos abandonados

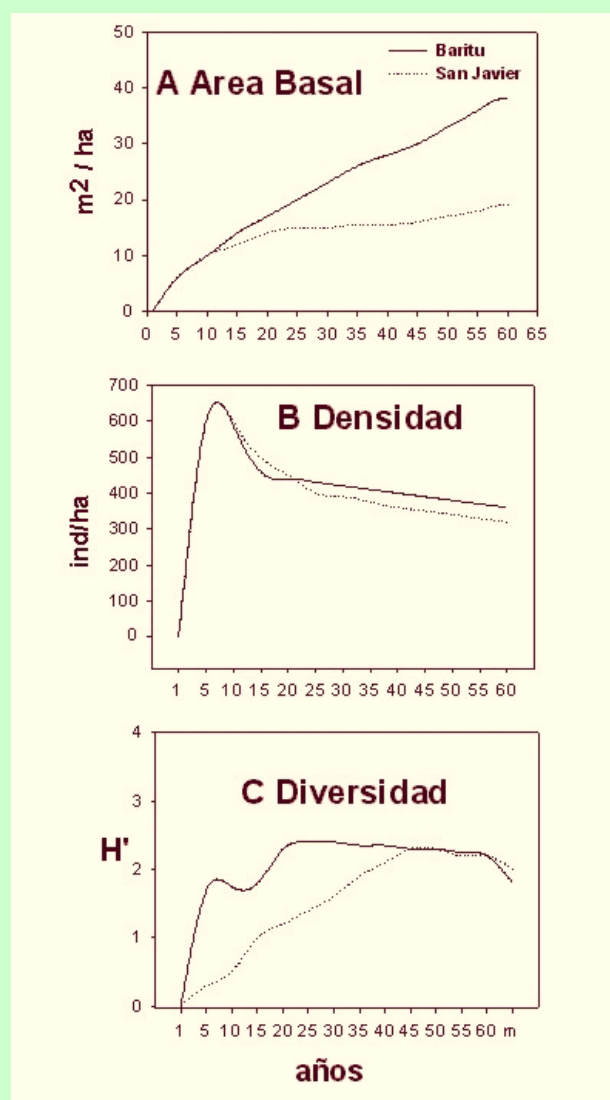


Fig. 3. Variación de parámetros estructurales en cronosecuencias de sucesión secundaria sobre campos abandonados de agricultura permanente en el pedemonte San Javier (Grau *et al.* 1997) y de agricultura migratoria en los bosques montanos de Baritú (Ramadori y Brown 1997).



de agricultura migratoria, [Ramadori y Brown](#) (1997) observaron que los patrones de recuperación de las variables estructurales durante la sucesión son más rápidos: la diversidad de especies se recupera en aproximadamente una década de sucesión, y el área basal de bosques de 60 años es comparable a la de los bosques maduros. En ambos casos bosques secundarios de alrededor de 50 años son comparables al bosque maduro en términos de estructura y diversidad, aunque florísticamente aún contienen numerosas especies pioneras longevas como dominantes. Tanto en San Javier como en Baritu los bosques de 40-60 años de edad muestran levemente mayor diversidad que los bosques maduros lo que puede atribuirse a la coexistencia de pioneras longevas originadas en etapas temprana de la sucesión y numerosas especies del bosque maduro ([Grau et al.](#) 1997). Estos valores de recuperación de variables estructurales también son similares a los observados en sucesiones secundarias en bosques tropicales de llanura ([Brown y Lugo](#) 1990, [Finegan](#) 1996).

Esta recuperación de las características estructurales del bosque, parece producir condiciones de hábitat apropiadas para la fauna nativa. En sucesiones secundarias de la sierra de San Javier, [Bustos](#) (1995) encontró que la composición de roedores en bosques secundarios de 30 años de edad era muy similar a la del bosque maduro, mientras que la densidad de individuos y la riqueza de especies se alcanza en aproximadamente 20 años de sucesión. [Vides-Almonacid](#) (1992) y [Rougés y Blake](#) (2001) encontraron que la diversidad de la comunidad de aves bosques secundarios de 25 años es comparable a la del bosque maduro. La predación de semillas de los bosques maduros se alcanza en los primeros años de sucesión, mientras que el banco de semillas (un potencial indicador de la comunidad de dispersores) alcanza un pico de abundancia y diversidad entre los 20 y 40 años ([Lomascolo](#) 2000). En los bosques secundarios del Parque Nacional el Rey (Salta), son comunes los grandes mamíferos como corzuelas, pecaríes, tapires o felinos, de

modo que puede aceptarse que los bosques secundarios tienen un alto valor conservacionista como calidad de hábitat. Sin embargo, hay que tener en cuenta que tanto el valor conservacionista como económico de los bosques secundarios depende en parte de la composición de especies arbóreas, la que está regulada por los factores que se discuten a continuación.

#### *Historia del sitio, dispersión de semillas, y composición del bosque secundario*

La sucesión vegetal es regulada por factores que controlan la disponibilidad y característica del sitio (tipo de disturbio, condiciones de uso previo al abandono), la disponibilidad de especies (mediada por su mecanismo de dispersión), y la capacidad diferencial de las especies de desarrollarse (historia de vida, ecofisiología, competencia, interacciones con otras especies) ([Pickett et al.](#) 1987). En etapas tempranas de sucesiones secundarias, los dos primeros factores juegan un papel preponderante ([Gleason](#) 1926, [Egler](#) 1954, [Zimmerman et al.](#) 1995, [Finegan](#) 1996). En los bosques secundarios de las Yungas pueden diferenciarse cinco patrones sucesionales definidos por tipo de uso previo al abandono.

#### *Campos de agricultura herbácea*

Áreas que fueron cultivadas durante muchos años y posteriormente abandonadas, es decir, que el banco de semillas del bosque nativo se ha agotado. En estas condiciones suelen dominar las especies dispersadas por viento. Por ejemplo, en el pedemonte de la sierra de San Javier dominan *Tecoma stans*, *Parapiptadenia excelsa*, *Heliocarpus americanus*, *Tipuana tipu*, *Jacaranda mimosifolia* ([Grau et al.](#) 1997). Recién después de algunos años de abandono esta vegetación secundaria tiene una estructura que resulta atractiva para aves dispersoras de semillas permitiendo la llegada de pioneras zoocoras como *Solanum riparium* o *Urera caracasana*.

### *Campos utilizados previamente para ganadería*

En estas condiciones son abundantes las especies dispersadas por el ganado, típicamente caracterizadas por un endocarpo o semilla resistente a la digestión. Esto incluye especies propias de las Yungas como *Juglans australis* o *Enterolobium contortisilicium*, árboles más afines al ambiente chaqueño como especies de los géneros *Prosopis* o *Acacia*, o especies exóticas como *Gleditzia triacanthos*, *Psidium guajaba*, *Piracantha coccinea* o *Crataegus oxiacantha* (Chalukian, 1992, Grau y Aragón 2000, de Viana y Colombo-Speroni 2000). A mayor altitud, las especies que parecen adquirir mayor importancia en sucesiones pos-ganadería son *Podocarpus parlatorei*, *Xilosma pubescens* y *Durandella serratifolia* entre las nativas y *Prunus persica* entre las exóticas (Ramadori 1997, Grau y Aragón 2000). En general se considera que la recuperación del bosque en áreas de pastoreo está limitada por la herbivoría, la competencia con los pastos, mayor predación de semillas por roedores y dificultades para la dispersión (Nepstad *et al.* 1991, Aide y Cavellier 1994). Especies espinosas como la exótica *Piracantha coccinea* parecen favorecer la sucesión la recuperación del bosque dado que proveen protección contra el ganado y perchas para la dispersión (Malizia y Greslebin 2000).

### *Plantaciones frutales abandonadas (típicamente cítricos)*

En estas condiciones la sucesión se caracteriza por la abundancia de especies dispersadas por vertebrados voladores. Esto incluye tanto especies heliófitas como *Solanum riparium*, *Urera caracasana* o *Trema micrantha*, como especies relativamente tolerantes a la sombra y características del bosque maduro como *Myrsine laetevirens*, *Cupania vernalis*, *Blepharocalix salicifolius* o *Cinamomum porphyria*. A estas especies nativas se suman especies exóticas como *Ligustrum* spp o *Morus* spp (Grau *et al.* 1997).

Datos de dietas sugieren que por ejemplo *M. laetevirens*, *C. vernalis*, *L. lucidum*, *M. alba* serían principalmente dispersados por aves (Aragon 1999, Rouges y Blake 2001); mientras que *S. riparium*, *Urera* spp. serían dispersados principalmente por murciélagos (Autino y Barquez 1994, Judica 1995, Judica y Bonaccorso 1997, Giannini 1999).

### *Barbechos de agricultura migratoria*

El sistema de agricultura migratoria consiste en cortar y quemar parches de bosque de alrededor de una hectárea, donde se cultivan plantas anuales por períodos de uno o dos años. En las vecindades del Parque Nacional Baritú (sector Norte de las Yungas) las parcelas son abandonadas para un barbecho forestal que dura entre 30 y 60 años (Ramadori 1995). En estos bosques secundarios, la mayoría de las especies se encuentran presentes desde etapas tempranas de la sucesión siguiendo el esquema de composición florística inicial (Egler 1954). Esto se debe a que una parte muy importante de la regeneración es debida al rebrote de retoños de los árboles cortados y/o quemados de especies como *Tabebuia lapacho*, *Roupala caracatorum* o *Juglans australis*. Por otra parte, como es típico en otros ambientes tropicales (e.g. Guevara *et al.* 1986), quedan árboles quemados en pie, que sirven de perchas para acelerar la llegada de propágulos de especies ornitocoras como *Zantoxylon coco* o *Myrsine laetevirens* (Ramadori y Brown 1997, Ramadori 1997). Estos procesos favorecerían la rápida recuperación de la diversidad y área basal en estos bosques en comparación con la sucesión sobre campos abandonados de agricultura permanente (Fig. 3) donde las especies ornitocoras requieren de una estructura vegetal previa para colonizar, y donde la regeneración de semillas es más lenta que la regeneración asexual.

### *Plantaciones forestales*

Tanto en el pedemonte como en áreas de ladera de las Yungas, los bosques han sido reemplazados por plantaciones

forestales, principalmente de Pinos y Eucalyptus. Las plantaciones monoespecíficas han sido considerada como una alternativa para recuperar tierras degradadas, con potencial a transformarse en bosques diversos a largo plazo ([Lugo 1997](#), [Parrota et al. 1997](#)). En las Yungas es promisorio desarrollar investigaciones en este sentido dado que existen miles de hectáreas de plantaciones forestales a consecuencia de las políticas de créditos forestales principalmente de la década del 70. Observaciones preliminares en plantaciones de Pinos y Eucaliptus en la sierra de San Javier ([Vides-Almonacid 1992](#), Roxana Aragón datos no publicados) sugieren una buena capacidad de favorecer la recuperación del bosque nativo y de proveer habitat para la avifauna.

#### *El Futuro de los bosques secundarios*

Los bosques secundarios tienen un importante valor tanto desde el punto de vista conservacionista como habitat para la fauna silvestre y como barbechos para recuperar suelos con aptitud agrícola. Adicionalmente tienen potencial como áreas de valor recreativo y recientemente se ha comenzado a considerar su importancia como áreas de captación de carbono atmosférico para mitigar las posibles consecuencias sobre el clima global ([Brown y Lugo 1990](#), [Fearnside 1996](#)). Es también posible que los bosques secundarios de las Yungas adquieran importancia económica en el futuro como ocurre con otros bosques secundarios neotropicales ([Finegan 1992](#)). Por ejemplo, algunos bosques secundarios de las Yungas tienen altas densidades de especies de alto valor maderero como *Cedrela lilloi*, *Juglans australis* o *Tipuana tipu* ([Brown y Grau 1993](#), [Grau et al. 1997](#)), y otros presentan buenas cualidades para enriquecimientos forestales ([Marmol 1995](#)). El tipo de uso predominante en de los bosques secundarios depende de factores económicos y sociales a escala regional o global ([Smith et al. 1997](#)).

Mientras los patrones de composición florística a escala local parecen depender de las condiciones previas al abandono, la invasión por exóticas parece ser un proceso a

escala regional de creciente importancia. Por ejemplo, [Malizia y Greslebin \(2000\)](#), encontraron que los arbustos espinosos favorecen la regeneración de especies oritocoras, pero cuando existen fuentes de semillas de especies exóticas (particularmente *Ligustrum* spp) estas dominan la sucesión, probablemente retardando la regeneración del bosque nativo. A escala local las plantaciones cítricas y los cultivos herbáceos originan patrones florísticos distintos ([Grau et al. 1997](#)). Pero a escala de paisaje, incluyendo por ejemplo todo el pedemonte de la sierra de San Javier, el principal factor controlando la composición de los bosques secundarios parece ser la distancia a fuentes de semillas de especies de exóticas ([Aragon 1999](#)).

En síntesis, la composición dinámica y valor de los bosques secundarios es fuertemente afectado por los factores sociales y culturales a escala regional que condicionan el régimen de disturbios y la presencia de especies exóticas con potencial invasor. Para entender y planear el futuro de los bosques secundarios de las Yungas, es prioritario estudiar la interacción entre factores naturales y culturales.

#### **Disturbios y dinámica de regeneración en el bosque montano inferior**

El bosque montano inferior (BMI) se sitúa mayormente entre los 500 y 1700 m de altitud. En general tiene la fisonomía de un bosque continuo semiperenifolio, caracterizado por una diversidad de especies comparativamente alta (Fig. 4). Por ejemplo, en la latitud de Tucumán típicamente coexisten alrededor de 20 especies de árboles por hectárea ([Grau y Brown 1995a](#)), mientras que a menores latitudes estos valores alcanzan alrededor de 35 especies por hectárea ([Brown et al. 1985](#), [Grau y Brown 1995a](#)).



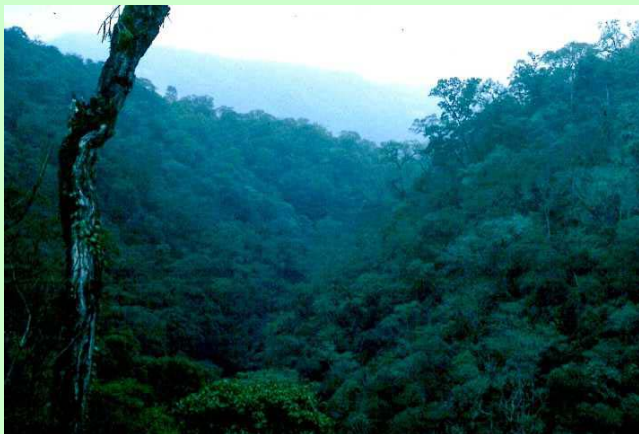


Fig. 4. Bosque montano inferior entre 1000 y 1100 msnm en Salta.

Altitudinalmente se produce un cambio gradual en la composición aunque muchas especies se distribuyen a lo largo de todo el gradiente. Hacia el sector inferior (Selva basal o de “Tipa y Laurel”) dominan las lauráceas y leguminosas, mientras que por encima de los 1000 m (“Selva de Mirtáceas”) se destacan en importancia las mirtáceas (Cabrera 1976, Brown 1995b). La exposición de las laderas también produce un importante efecto en la composición del bosque, con mayor abundancia de caducifolias en las exposiciones norte y de perennifolias en las exposiciones sud (Brown *et al.* 1985, Grau *et al.* 1997). En general, estos bosques pueden considerarse como bosques maduros, en el sentido que no reflejan claramente el efecto de disturbios antrópicos recientes a gran escala como los otros tipos de bosque discutidos en este trabajo. Sin embargo, su estructura recibe la influencia de disturbios a distintas escalas espaciales.

Estos bosques son los de mayor valor de conservación de las Yungas argentinas, tanto por su diversidad como su importancia en la regulación de cuencas, dado que se encuentran en la zona de mayores precipitaciones y tienen un gran atractivo escénico. Son el ecosistema más representado en áreas protegidas en el Noroeste Argentino (Brown 1995a). La mayoría de estos bosques se encuentran sobre áreas de ladera, sin embargo el mismo tipo de fisonomía puede encontrarse en áreas pedemontanas planas

del sector sud de las Yungas (Ayarde 1995). El BMI tiene poca incidencia de especies exóticas con la única excepción notable de *Citrus aurantium* (Grau y Aragon 2000, Tecco y Rouges 2000) que invade exitosamente el sotobosque en todo el gradiente latitudinal de las yungas argentinas y sud de Bolivia. Los bosques pedemontanos del sector Norte de las Yungas, no han sido estudiados en sus aspectos dinámicos y solo serán mencionados lateralmente en esta revisión. La dinámica de regeneración de un bosque es el efecto de los distintos modos de regeneración de las especies presentes, esto es, la escalas espaciales de disturbios a los cuales responden (Veblen 1992). A continuación discutiré los efectos de los principales disturbios que caracterizan al bosque montano inferior y como influyen en la dinámica de regeneración.

#### *Deslizamientos de ladera*

Uno de los disturbios más característicos del bosque montano inferior son los deslizamientos de ladera. Estos disturbios se caracterizan por una remoción completa del suelo y material vegetal, creando un ambiente con marcadas diferencias con respecto al bosque. Este ambiente se caracteriza por una alta irradiación, baja fertilidad orgánica del suelo y mayores oscilaciones de temperatura y humedad (Fernandez y Myster 1995, Scatena y Lugo 1995). En líneas generales pueden distinguirse dos tipos de ambientes en los deslizamientos de ladera, que a su vez muestran diferencias en cuanto a la composición de especies colonizadoras: 1) la zona superior de remoción de material donde frecuentemente queda expuesta la roca madre sin suelo ni materia vegetal, y 2) la zona inferior de acumulación donde se encuentran semillas, suelo y material vegetal transportado desde la zona de remoción. En algunos deslizamientos de gran tamaño (varias hectáreas) también pueden observarse islas remanentes de pocos árboles aislados rodeadas de áreas de remoción.

Dada las características microambientales y la ausencia de atractivo para dispersores, la colonización en la

zona de remoción es dominada por especies heliofitas dispersadas por viento, que no regeneran en el interior del bosque, ni en claros chicos por caídas de árboles. En las laderas de sierra de San Javier, por debajo de los 1100 m de altura, las especies más características de estos ambientes son *Parapitadenia excelsa*, *Tipuana tipu*, *Jacaranda mimosifolia*, *Heliocarpus popayanensis*, y *Tecoma stans*. Todas estas especies también son abundantes en la regeneración del sector de acumulación, pero allí se suman otras especies tal vez presentes en el banco de semillas, o dispersadas por animales como *Solanum riparium*, *Trema micrantha*, *Zantoxylon coco* *Urera caracasana* o *Urera baccifera*. Cuando el sector de acumulación se encuentra próximo a un curso fluvial suelen sumarse especies típicas de bordes de río como *Tessaria integrifolia* o *Salix humboldtiana* (Grau y Brown 1995b). Hacia el extremo norte de las Yungas argentinas se agregan como especies típicas de los deslizamientos de ladera *Croton irucurana* y *Mutingia calabura*. Por encima de los 1000-1200 m. *Alnus acuminata* coloniza frecuentemente estos disturbios (Grau 1985). Es probable que la fijación simbiótica característica de las leguminosas, *Alnus* y *Trema* sea también un factor beneficioso en estos microambientes pobres en Nitrógeno.

#### *Claros por caída de árboles y procesos dinámicos a escala de rodal*

La dinámica de bosques maduros de distintas latitudes es fuertemente influenciada por claros por caída de uno o pocos árboles del dosel. Los claros representan un incremento en la disponibilidad de recursos para el reclutamiento de nuevos individuos, lo que a su vez facilita la coexistencia de distintas especies (Denslow 1987, Veblen 1992). Entre las especies que caracterizan el BMI, varias evidencian un claro patrón de regeneración en claros. Por ejemplo, *Solanum riparium*, *Bohemeria caudata*, *Urera caracasana*, *Sambucus peruviana*, *Zantoxylon coco* o *Carica quercifolia* entre los

arbolitos de menor tamaño y *Myrsine laetevirens* o *Cedrela lilloi* entre los árboles mayores (Grau y Brown 1998, Grau 2000). Como en otros ecosistemas forestales, en el BMI de la sierra de San Javier se ha observado que la caída de árboles ocurre en forma agregada: nuevas caídas de árboles tienden a ocurrir en la proximidad de claros preexistentes (Grau 2002).

Además de los efectos sobre el ambiente físico, los claros producen cambios en la fenología del sotobosque, que puede afectar la dispersión de semillas (Schupp *et al.* 1989). En los bosques de San Javier la producción de frutos del arbusto del sotobosque *Psychotria carthagenensis* se ve incrementada y anticipada durante el invierno, lo que parece favorecer la llegada a claros de especies dispersadas por aves en esa época como *Myrsine laetevirens* (Pacheco y Grau 1997). Dado que la colonización de claros depende en parte de las fuentes de semilla, la ocurrencia de claros en la proximidad de claros preexistentes favorecería la colonización de especies pioneras, mientras que claros aislados tendrían más chances de ser colonizados por especies del bosque maduro que se encuentran en los alrededores (Grau 2002).

A escalas espaciales chicas, otros factores pueden influir sobre los patrones espaciales y temporales del bosque. Entre ellos se destacan las interacciones entre especies. Por ejemplo, Rogues (1996) encontró que la densidad de arbustos del sotobosque influye también sobre la regeneración de algunas especies arbóreas como *Myrsine laetevirens*. Mapeando la distribución de renovales de *Cedrela lilloi* en una parcela de 0.2 has, Grau y Pacheco (1996) encontraron un patrón de repulsión entre renovales y árboles adultos. Este patrón parece también encontrarse a escala de una hectárea en distintos bosques del PN El Rey (Grau 2000), lo que podría asociarse al efecto de mortalidad densodependiente debida a insectos y patógenos como los sugerido por Janzen (1970) y Connell (1971).

#### *Síntesis de Patrones dinámicos a escala de rodal en el BMI*

A escala de varias hectáreas, los patrones de distribución espacial y de tamaños en la selva montana reflejan el efecto combinado de topografía y disturbios. Por ejemplo, en seis hectáreas de la selva montana de San Javier, [Grau y Brown](#) (1998) muestran que existen especies con regeneración asociada a deslizamientos de ladera como *Tipuana tipu*, lo que se refleja en una distribución unimodal de tamaños (sin regeneración) y un patrón espacial agregado en áreas con fuertes pendientes que corresponden con distancias radiales mayores a 40 m (Fig. 5 A, B). Este patrón corresponde a un modo de regeneración catastrófica en disturbios grandes ([Veblen](#) 1992).

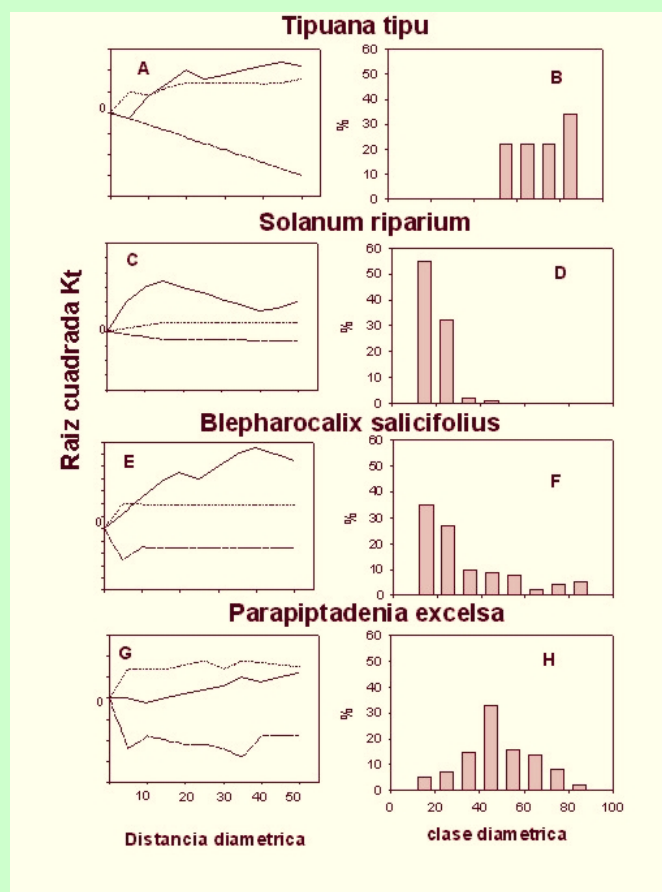


Fig. 5. Distribución espacial y distribución de clases diamétricas en cuatro especies del BMI en seis hectáreas de la sierra de San Javier ([Grau y Brown](#) 1998). El patrón de distribución espacial se expresa como la raíz cuadrada de la función K de Ripley ([Diggle](#) 1983). Valores negativos indican patrón regular de individuos de la misma especie (mayores de 10 cm de DAP) y valores positivos indican agregación. El eje X se interpreta como diámetros de círculos de área creciente centrados en cada individuo. Líneas de trazo y indican respectivamente intervalos de confianza ( $p=0.05$ ) de la desviación positiva y negativa derivados de una randomización por método de Montecarlo. La distribución de diámetros se expresa como frecuencia relativa de clases diamétricas cada 10 cm

Otras especies muestran una regeneración agrupada en claros (distancia de agregación de unas pocas decenas de metros) pero con un patrón de regeneración continua a escala de rodal (Fig. 5 C, D), como *Solanum riparium* (Modo de Regeneración en Fase de Gap, [Veblen](#) 1992). También existen especies con un modo de regeneración continua, es decir que no parecen depender de disturbios como *Blepharocalix salicifolius*, cuyo patrón de distribución espacial a escala comparativamente grande dependería del microambiente asociado a la topografía. Además de la respuesta a disturbios, un factor importante en la dinámica de regeneración de los bosques es la reproducción asexual. Por ejemplo, *Cinamomun porphyria*, una de las especies dominantes presenta tallos múltiples lo que le otorgaría una gran longevidad, dado que aunque algunos tallos pueden caer los individuos generalmente rebrotan o algún tallo sobrevive. *Eugenia uniflora* y *Piper tucumanum*, las dos especies más abundantes del sotobosque, también muestran una gran capacidad de rebrote por tallos múltiples o por retoños radiculares respectivamente, lo que se refleja en patrones agregados pero no dependientes de disturbios. Finalmente se encuentran especies abundantes como *Parapiptadenia excelsa* cuya distribución de tamaños muestra claramente que esta especie no se encuentra regenerando aunque su distribución espacial no se asocia a topografías susceptibles de deslizamientos de ladera (Fig. 5 G, H). Esto sugiere que su abundancia podría explicarse por disturbios en el pasado o a condiciones climáticas diferentes como ser un ambiente con menor humedad dado que *P. excelsa* es una especie más abundante hacia los sectores más áridos de las Yungas.

La principal conclusión emergente de estos estudios es que la dinámica de regeneración del BMI es un proceso complejo, que involucra patrones y procesos a distintas escalas espaciales, y que todos contribuyen a mantener la riqueza de especies de estos bosques ([Denslow](#) 1987, [Huston](#) 1994). Esta complejidad funcional implica que un manejo sustentable de estos bosques debe tener en cuenta distintos

procesos espaciales y temporales. Por ejemplo, *Cedrela lilloi*, la especie de mayor valor maderero del BMI en algunos bosques como los del Parque Nacional El Rey muestra una regeneración en fase de claros, lo que se refleja en un patrón agregado de árboles chicos a escala de pocos metros hasta aproximadamente 25 m. de diámetro, que corresponde aproximadamente al tamaño de claros por caída de árboles (Fig. 6 A). Esto haría practicable un manejo forestal de extracción selectiva que imite la dinámica natural del bosque, y que use los claros de explotación como sitios de regeneración de esta especies. Pero también se observa que existe un patrón de repulsión de brinzales (árboles menores de 10 cm de DAP) con respecto a los árboles adultos. Es decir que la regeneración de *C. lilloi* generalmente no se encuentra debajo de los árboles adultos de la misma especie (Fig. 6 B). Es decir que los claros abiertos al cortar árboles dominantes de *C. lilloi* no favorecerán el crecimiento de renovales de *C. lilloi*, porque tienen poca densidad en esos sitios. Por otra parte, los brinzales de *C. lilloi* si están asociados espacialmente con los adultos a escala de 50-60 metros de diámetro, probablemente debido a la dispersión de semillas desde los árboles adultos. El manejo forestal debe considerar distintos aspectos de las interacciones que ocurren en bosques complejos si se pretende promover un uso sustentable (Grau 2000).

#### Otros disturbios en el Bosque Montano Inferior

En la sección anterior he descripto aspectos dinámicos que han sido objeto de investigaciones cuantitativas. Otros procesos no han sido estudiados en absoluto, aunque su importancia es aparente a partir de observaciones circunstanciales. Entre ellos se destacan los siguientes:

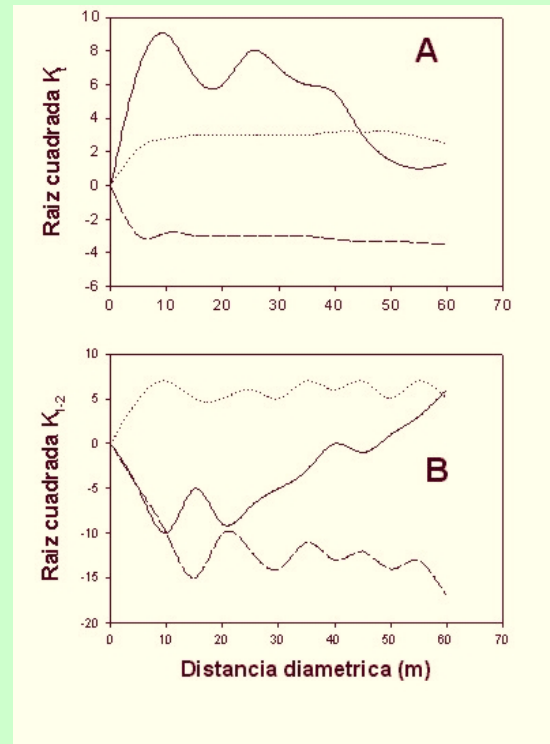


Fig. 6. Agrupamiento espacial utilizando la raíz cuadrada de la función K de Ripley (Diggle 1983). Valores inferiores a cero significan agregación negativa (repulsión o patrón regular). Valores positivos significan agregación positiva (agrupación). Los gráficos son para una parcela de 1.25 has en El Parque Nacional El Rey, considerando sólo individuos de *Cedrela lilloi*. Las líneas de trazo y indican respectivamente intervalos de confianza ( $p=0.05$ ) de la desviación positiva y negativa derivados de una randomización por método de Montecarlo. A: individuos menores de 10 cm de DAP, se observan dos picos de agregación a 7 y 25 metros de diámetro aproximadamente. B: Relación espacial entre árboles mayores de 50 cm de DAP y árboles menores de 10 cm de DAP. Se observa repulsión a distancias diamétricas menores de 15 m y agrupamiento a distancias mayores de 50 m. Modificado de Grau (2000).

#### Cobertura y floración masiva de bambúes

En sectores entre los 1000 y 2300 m. con más de 1200 - 1500 mm de precipitaciones, y especialmente en situaciones con fuerte pendiente, el bambu *Chusquea lorentziana* es dominante casi exclusivo del estrato arbustivo. Esta especie tiene eventos de mortalidad masiva que abarca miles de hectárea (Grau y Grau 1993). En otros bosques húmedos donde los bambúes son dominantes del sotobosque se ha comprobado que tienen una importante influencia en la dinámica del bosque (e.g. Veblen 1982, Taylor y Qin-Zisheng 1988, Nakashizuka 1988), y es probable que también tengan un efecto importante en los bosques de las Yungas.



Por ejemplo, es común ver rodales dominados por *Alnus acuminata* o *Cedrela lilloi* con el sotobosque dominado por *Chusquea lorentziana* y que no parecen mostrar una regeneración continua.

#### *Ataques masivos de Insectos y Patógenos*

Los ataques de insectos y patógenos son un disturbio importante en bosques de poca diversidad ([Oliver y Larson 1996](#)). En las Yungas se ha observado que *Cinammomum porphyria* muestra ataques periódicos de la larva de himenóptero, *Atteva punctella*, que produce defoliación casi completa en algunos años como 1996. Aunque esto no elimina individuos es probable que tenga un efecto en la dinámica del bosque, considerando que *C. porphyria* es la especie dominante del dosel en muchas situaciones. Durante los años 80, se observaron en grandes extensiones de *Podocarpus parlatoresi* una severa defoliación, probablemente causada por un hongo.

#### *Inundaciones*

Las inundaciones probablemente constituyeron el principal agente de disturbios naturales en la selva pedemontana. Por ejemplo en la reserva La Florida o en las selvas pedemontanas del sector Norte de las Yungas es común ver en el interior del bosque evidencia de depósitos fluviales. En la Selva montana las inundaciones se limitan a las margenes de los ríos. *Alnus acuminata* es tal vez la especie mas característica que coloniza terrazas fluviales extensas en la porción superior del gradiente altitudinal (e.g. [Easdale 1997](#)).

En el sector pedemontano dos especies muy características de estos ambientes son *Salix humboldtiana* y *Tessaria integrifolia*. En el extremo tropical de las yungas argentinas (cuenca del Bermejo a menos de 600 m) se observa un patron sucesional similar al que se observa en la alta cuenca del Amazonas (e.g. [Foster 1990](#)), con las etapas iniciales dominadas las gramíneas del genero *Gynerium* de

aproximadamente 4 metros de alto, *T. integrifolia*, *S. humboldtiana* y *Mutingia calabura*. Pero en estas areas, afectadas por ocasionales heladas, no se encuentran dos tipicos generos de pioneras comunes a menores latitudes: *Cecropia* y *Ochroma*.

En la porción intermedia del gradiente suelen agregarse como especies comunes *Pseudocaryophyllus guilli* y *Juglans australis*, mientras que hacia sectores mas aridos domina *Acacia macrantha*.

#### *Fuego*

Los incendios no son frecuentes en la selva, pero ocasionalmente ocurren, afectando toda la vegetacion (a diferencia de los fuegos del Bosque Montano Superior que son fuegos de sotobosque). Por ejemplo en la primavera de 1998 un incendio afectó varios miles de hectáreas en el pedemonte de Calilegua. En setiembre de 2001 un incendio afecto varios miles de hectareas en el sector mas humedo de las Yungas de Tucuman entre 1000 y 2500 m (Cuencas de los rios Los Sosa y Pueblo Viejo). Es probable que los bosques húmedos de las Yungas tengan un régimen de fuegos infrecuentes dependientes de sequías extremas como ocurre en los bosques húmedos tropicales a Sudamérica y Asia en relación a sequías relacionadas con eventos El Niño ([Goldammer 1993](#)). Puede hipotetizarse que la probabilidad de incendios en el BMI aumenta en condiciones de mucho combustible fino seco como consecuencia de explotaciones forestales recientes, vientos intensos, agricultura migratoria o heladas y nevadas intensas.

#### *Pastoreo*

En extensas áreas del BMI se realiza ganadería en el interior del bosque. Dependiendo de sus densidades, es probable que esta actividad tenga un fuerte impacto en la dinámica del bosque y en la invasión de especies exóticas. Estos efectos son mas visibles en áreas que han sido



explotadas forestalmente donde el pastoreo parece limitar seriamente la regeneración del bosque y promover el desarrollo de lianas y apoyantes espinosas como *Celtis iguanae*, *Acacia ferox* o *Rubus bolivianensis*.

#### Explotación forestal

Esencialmente los efectos de la explotación forestal son equivalentes a los de los claros por caída de árboles aunque en general son concentrados en unas pocas especies *C. lilloi* y *J. australis* y con mayor intensidad. Una diferencia potencialmente significativa es que mientras los claros naturales ocurren principalmente en la época húmeda, la explotación forestal se realiza principalmente durante el invierno y primavera. Los efectos de esta diferencia en estacionalidad sobre la regeneración del bosque, juntamente con los efectos de la interacción explotación forestal-ganadería-fuego son prioridades de investigación si se pretende realizar una explotación maderera sustentable del BMI.

#### Viento

En algunos sitios de las Yungas se observan efectos de vientos en extensiones de hasta cientos de hectáreas. Los patrones de regeneración en estos sitios no han sido descritos en absoluto.

### Clima, fuego, pastoreo y dinámica del bosque montano superior

Mientras el BMI es en general un bosque continuo, en el bosque montano superior (BMS), situado entre los 1600-1800 y los 2500-2700 el paisaje es un mosaico de fisonomías de vegetación en general dominadas por pocas especies. Los bosques de aliso (*Alnus acuminata*) son los que cubren mayor extensión (Bell 1991) (Fig. 7). Otros bosques típicos son los

de pino (*Podocarpus parlatorei*), queñoa (*Polylepis australis*), *Crinodendron tucumanum* y los bosquecillos de sauco (*Sambucus peruviana*) frecuentemente acompañado por *Dunalia lorentzii* y *Solanum grossum*. *Juglans australis*, *Cedrela lilloi*, *Prunus tucumanum*, *Myrcianthes mato* y *Erythrina falcata* son otras especies abundantes hacia el límite altitudinal inferior del BMS, mientras que *Escallonia migrifera* es un arbolito común en el límite Norte superior. En general, estos bosques alternan con pastizales de gramíneas (principalmente de los géneros *Festuca* y *Deyeuxia*), arbustales dominados por *Lepechinia graveolens*, *Baccharis spp*, *Berberis spp*, o cañaverales de *Chusquea lorenziana* (Bambusoideae). Por debajo de los 2000 metros, en laderas más húmedas pueden encontrarse bosques semiperennifolios más diversos (más de 15 especies).



Fig. 7. Bosques de *Alnus* alrededor de 2000 msnm en Tucumán.

Este nivel altitudinal se caracteriza por un extensivo uso ganadero, lo que hace que el pastoreo sea uno de los disturbios más comunes, llegando en algunos casos a causar importantes procesos erosivos (Fig. 8). Asociado al pastoreo, el fuego también es un disturbio frecuente. El fuego es frecuentemente iniciado para promover el rebrote de pasturas y favorecer pastos sobre arbustos y bejucos (Molinillo y Vides-Almonacid 1989, Bolsi 1997). Aunque menos comunes que en el BMI, los deslizamientos de laderas también son importantes en este nivel altitudinal.



Fig. 8. Areas desmontadas dedicadas al pastoreo en el bosque montano superior en las cercanías de Los Toldos, Salta.



Fig. 9. Poblado de San Francisco en áreas de bosque montano superior en cercanías del Parque Nacional Calilegua, Jujuy

Además del uso ganadero, en este nivel altitudinal se encuentran centros turísticos importantes y tiene gran atractivo desde el punto de vista recreativo y ecoturístico. Los bosques montanos superiores tienen más actividad humana que los bosques de menor altitud, tanto en centros poblados como en puestos dispersos, y tanto en el presente como en tiempos históricos y prehistóricos ([Otonello y Fumagalli 1995](#), [Bolsi 1997](#)) (Fig. 9). Este ecosistema se encuentra muy poco representado en las áreas protegidas, aunque se caracteriza por una alta diversidad de especies herbáceas y de valor etnobotánico ([Molinillo y Vides-Almonacid 1989](#), [Hurrell 1995](#)).

En las descripciones clásicas de la vegetación ([Cabrera 1976](#), [Hueck 1977](#)) la distribución de estos bosques se ha interpretado en función de variables microambientales relacionadas a la topografía. En base a las investigaciones realizadas en la última década puede afirmarse que en buena medida estas fisonomías se relacionan con la dinámica de disturbios, sucesión y cambio climático.

#### *La invasión del *Alnus acuminata* sobre el pastizal y arbustal*

Los pastizales y arbustales son frecuentemente invadidos por *Alnus acuminata*. Comparando fotografías tomadas en distintos sitios desde la década del 40, [Grau \(1985\)](#) sugiere que el fenómeno de expansión de los bosques de *A. acuminata* ha sido bastante generalizado a escala regional durante las últimas décadas. Entre las hipótesis para explicar la expansión del bosque se encuentran: una reciente invasión de la especie en su migración desde el hemisferio Norte, la reducción de la frecuencia de fuego como consecuencia de cambios demográficos en la alta montaña ([Grau 1985](#)), la facilitación por procesos erosivos antrópicos ([Molinillo y Vides Almonacid 1989](#), [Giusti et al. 1997](#)) y el cambio climático.

La hipótesis de una invasión reciente a escala regional debe descartarse, dado que polen de Aliso se encuentra en el Noroeste de Argentina al menos desde durante todo el Holoceno (los últimos 10000 años, [Markgraf 1984](#)).

El fuego en realidad parece facilitar la invasión del bosque sobre el pastizal, seguramente asociado a una disminución de la competencia con pastos y arbustos (Fig. 10 A). *Alnus acuminata* muestra una alta capacidad de rebrote, y menos de la mitad de los individuos mayores de 10 años de

edad resulta afectados por fuegos superficiales característicos de estos ecosistemas (Fig. 10 B). Es decir, que son necesarias frecuencias muy altas de incendios para realmente limitar la invasión del *A. acuminata*, mientras que intervalos de varias décadas, que serían los más característicos de estos ecosistemas (Grau 2001) en realidad favorecerían el avance del bosque sobre el pastizal (Grau y Veblen 2000).

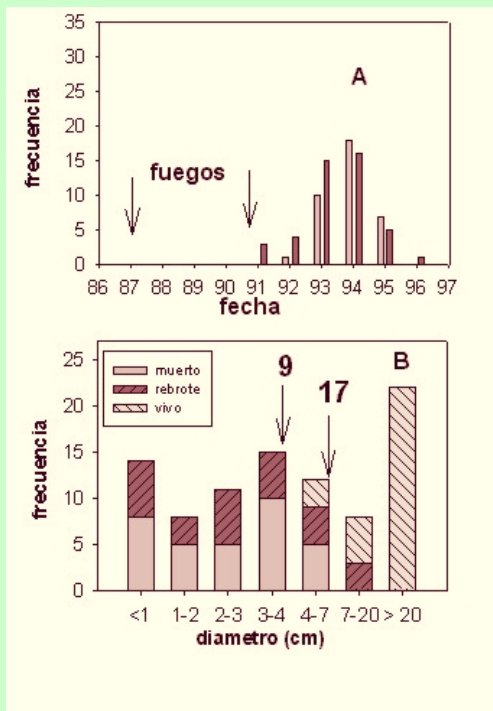


Fig. 10. Respuesta de *Alnus acuminata* al fuego en La Banderita (Tucumán), 1800m. A: reclutamiento post fuego de renovales (negro) y rebrotes (claros). Las flechas indican fechas de fuego datadas con cicatrices de fuego en individuos sobrevivientes. B: Supervivencia y mortalidad luego de un fuego ocurrido en Julio 1996 y remedido un año más tarde. Los números indican edad estimada de tallos de los diámetros señalados en base a regresiones edad/diámetro. Modificado de Grau y Veblen (2000).

También es probable que la erosión originada en la ganadería y los deslizamientos de ladera faciliten la invasión del *A. acuminata*, dado que esta especie muestra buena capacidad de regenerar sobre suelo desnudo (Molinillo y Vides-Almonacid 1989).

Otro factor que debe considerarse es el incremento de las precipitaciones ocurrido durante las últimas décadas en el Noroeste Argentino, que alcanzó su pico durante la década del 70 (Fig. 11 A, Bianchi y Yañez 1992). Minetti y Vargas

(1997) sugieren que un

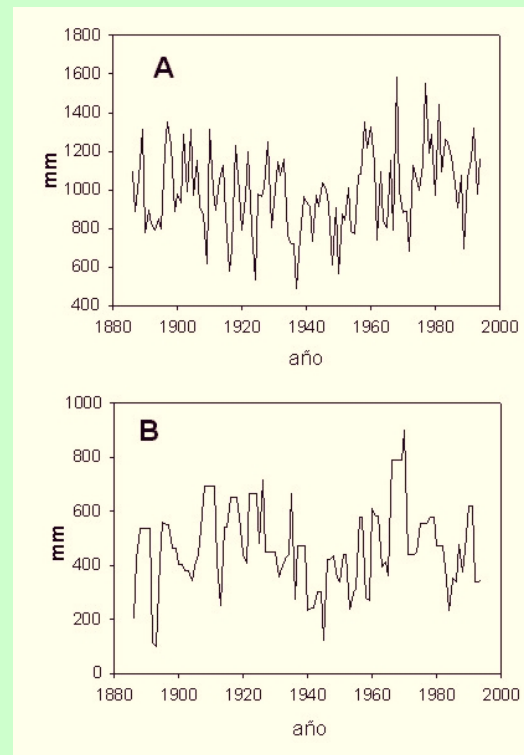


Fig. 11. Precipitación anual (A) y rango de precipitaciones (Max-Min, B) en periodos móviles de cinco años en San Miguel de Tucumán (Estacion Experimental Agrícola Obispo Colombes), desde 1886 hasta 1992.

incremento de más de un 25% en las precipitaciones ocurrió en forma de un salto centrado en el año 1956. Este incremento en precipitaciones en la segunda mitad del siglo XX parece representar un evento sin precedentes al menos en los últimos dos siglos (Villalba *et al.* 1998). Los bosques de Aliso son más comunes en laderas sud, más húmedas (Bell 1992), es decir que podría interpretarse que el incremento en las precipitaciones le permite a *A. acuminata* ocupar áreas de pastizal más fácilmente (Fig. 12). Los disturbios como fuego o erosión de suelo estarían facilitando o acelerando esa invasión sumándose al efecto del incremento de las precipitaciones y probablemente a la disminución del uso de leña y madera en algunas áreas de montaña. Este efecto del fuego es consistente con modelos de poblaciones de árboles a cambios climáticos, interactuando con disturbios (e.g. Overpeck *et al.* 1990). La variabilidad climática es probable que también sea un factor relevante en explicar este proceso,



y también es una variable que parece haber aumentado durante las últimas décadas si se evalúa como el rango de precipitaciones en períodos de 5 años (Fig. 11 B). La variabilidad en precipitaciones implica la ocurrencia de años húmedos (alta producción de combustible, mas deslizamientos de ladera), seguidos de años secos (mayor probabilidad de fuegos, mayor erosión por sobrepastoreo), seguidos nuevamente de años húmedos (mas favorables al establecimiento de renovales) (Grau y Veblen 2000).



Fig. 12. Bosques de *Alnus* en ladera húmedas en Tucumán.

### *Los Bosques de Podocarpus parlatorei desde una perspectiva dinámica*

Al igual que lo que ocurre con los bosques de *A. acuminata*, los bosques puros de *Podocarpus parlatorei* son comunidades sucesionales originadas en disturbios relativamente recientes (Fig. 13). A diferencia de *A. acuminata* que regenera eficientemente en sitios con



Fig 13. Bosque de *Podocarpus* en el Parque Nacional Baritú, Salta.

suelo desnudo, *P. parlatorei* parece favorecerse con la existencia de una estructura arbustiva de la vegetación o con bosques abiertos de *A. acuminata*. En arbustales severamente pastoreados del Alto Bermejo, *P. parlatorei* regenera activamente (Ramadori 1997). Al describir la edad y patrón espacial de renovales de *P. parlatorei* y árboles de *A. acuminata*, Grau y Pacheco (1997) observaron que *A. acuminata* precede en aproximadamente 5 años al establecimiento de renovales de *P. parlatorei* bajo su copa, lo que sugiere un proceso de facilitación al proveer perchas para la dispersión de sus semillas ornitocoras. Sin embargo, aunque su regeneración se facilita con vegetación preexistente, *P. parlatorei* no es una especie muy tolerante a la sombra, y no regenera en condiciones de dosel cerrado (Ramadori 1996, Arturi et al. 1998).

El patrón sucesional del bosque de *P. parlatorei* parece seguir un esquema similar al de numerosos bosques de coníferas y otras especies de ambientes templados de Norte (Oliver 1981) y Sud (Veblen et al., este volumen) América. Este patrón consiste en cuatro fases. (1) Fase de Iniciación

de rodal, sin cobertura arborea, donde se establecerían los arbustos pioneros o *A. acuminata* y posteriormente *P. parlatoarei* (especie tipo B en el esquema de Oliver). (2) Fase de autorraleo donde los árboles se encuentran sometidos a una intensa competencia intraespecífica, el dosel es muy cerrado y no existe regeneración en el sotobosque. (3)- Fase de reiniciación cuando la mortalidad (generalmente en pié) de los árboles dominantes permite la entrada de algo de luz al sotobosque, y (4) Fase de bosque maduro (*old-growth*) cuando se produce ruptura del dosel con claros por caída de árboles donde pueden establecerse especies relativamente intolerantes a la sombra. Los bosques de *P. parlatoarei* muestran un crecimiento acelerado, hasta alcanzar la fase de autorraleo. En las fases de autorraleo y reiniciación el crecimiento es lento, asociado a una intensa competencia que se refleja en una alta área basal y en una escasa regeneración restringida a especies tolerantes a la sombra como las mirtáceas. Finalmente en los bosques maduros, los claros por caída de árboles se van haciendo mayores, dando oportunidades al establecimiento de más renovales. Hay una disminución en el área basal y un incremento en el crecimiento promedio (Fig. 14). No es evidente si *P. parlatoarei* puede regenerar en claros grandes de la etapa de bosque maduro, pero sí puede afirmarse que la mayoría de los bosques de *P. parlatoarei* mencionados como una de las comunidades características del bosque montano, son bosques secundarios mayormente en la etapa de autorraleo y reiniciación, que aparentemente se prolonga por algunos siglos (Grau y Pacheco 1997).

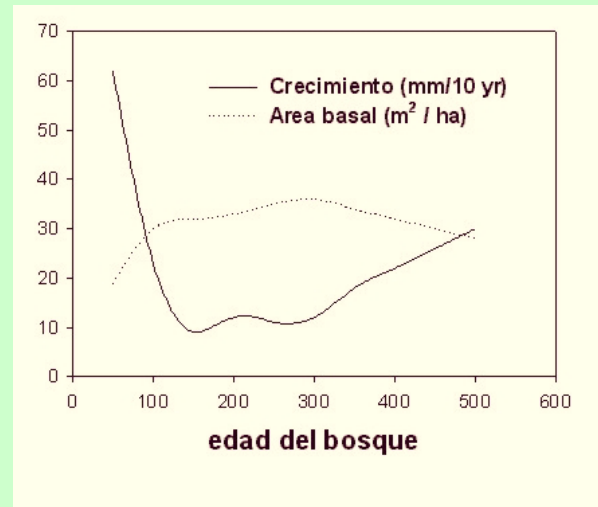


Fig. 14. Crecimiento diamétrico y área basal de individuos de *Podocarpus parlatoarei* a lo largo de una cronosecuencia de parcelas permanentes, remedidas luego de cinco años en la sierra de San Javier, entre 1600 y 1800 m. de altura (Grau y Pacheco 1997).

#### Dinámica del Queñoal

Los bosques abiertos de Queñoa (*Polylepis australis*) no han sido estudiados en Argentina, desde el punto de vista dinámico. En el Sud de Bolivia, [Kessler](#) (1995) mediante mapas de “distribución potencial” en base a algunas características climáticas supuestamente favorables a varias especies del género, llega a la conclusión de que los bosques de *Polylepis* deberían ocupar una área mucho más extensa, y que están limitados por los disturbios antrópicos. Si bien es muy probable que el constante uso de leña y el intenso pastoreo tengan una influencia sobre la distribución y demografía de esta especie, es importante reconocer las limitaciones metodológicas de este estudio. Por un lado, en ambientes marginales para la vegetación arbórea (*Polylepis australis* típicamente se encuentra en el límite altitudinal y de aridez), la demografía de las especies arbóreas, esta fuertemente influenciada por eventos climáticos extremos que producen picos de establecimiento y mortalidad ([Villalba y Veblen](#) 1998, [Swetnam y Betancour](#) 1999). Por esto, interpretar la distribución potencial de una especie en base a condiciones climáticas promedio durante algunas décadas puede ser inadecuado. Por otra parte, también debe



considerarse que en ausencia de disturbios antrópicos, *Polylepis australis* pueda ser reemplazada por otras especies, lo que reduciría su área de distribución. Hacia el límite inferior del bosque montano en Tucumán a veces se observan ejemplares de *P. australis* de gran diámetro con poca o nula regeneración, donde otras especies como *A. acuminata*, *Sambucus peruviana* o *Prunus tucumanensis* parecen estar avanzando. En pastizales de la sierra de Cordoba se observo que los fuegos afectan la regeneración de *Polylepis australis* (Renison *et al.* 2002). Sin embargo, en las Yungas argentinas, los adultos de esta especie parecen tolerar disturbios relativamente intensos y regeneran bien en suelo desnudo, roquedales, y áreas peridomésticas con cosechas periódicas de ramas para leña. En condiciones de disturbios antrópicos reducidos como en las montañas de Tucumán parecen estar cediendo espacio a otras especies. Sólo condiciones de uso antrópico muy intensas pueden explicar por sí solas la ausencia de *P. australis* en áreas extensas. La interacción entre disturbios antrópicos y variabilidad climática es ciertamente un objetivo de investigación prioritario para entender la dinámica y distribución de esta especie.

#### *Bosques de Sambucus, Dunalia y Crinodendron.*

Estos bosques simples parecen ser característicos de situaciones edáficas particulares, asociadas a una fuerte influencia del pastoreo. El Sauco (*Sambucus peruviana*) típicamente forma bosquecillos acompañado de *Dunalia lorentzii* (Perilla sauco) y *Solanum grossum* (Perilla). Estos bosques forman parches de poca extensión (menos de una hectárea en general) en sitios con poca pendiente y suelos húmedos que suelen ser sitios de concentración del ganado. Estas especies también dominan en potreros y puestos abandonados. Es probable que los frutos carnosos de estas especies sean bien dispersados por el ganado y es también claro que aun con pastoreo muy intenso, estas especies no parecen ser forrajeadas. En algunas circunstancias los

bosques de *S. peruviana* muestran una tendencia a ser invadidos por *P. parlatoarei*. *Sambucus peruviana* y *Dunalia lorentzii* colonizan claros en bosques maduros, por lo que pueden considerarse como de una tolerancia intermedia a la sombra.

Los bosques de *Crinodendron tucumanum* también parecen asociarse a situaciones de ganadería intensiva. Esta especie se caracteriza por múltiples tallos con gran capacidad de rebrote. Especialmente en la zona del Aconquija, entre los 1300 y 1800 m. esta especie es el árbol más exitoso en condiciones de pastoreo intenso y suelos anegados buena parte del año. En el Parque Biológico Sierra de San Javier, donde la presión de pastoreo ha disminuido en las últimas décadas, se encuentran bosques mixtos de *C. tucumanum*, *P. parlatoarei* y *A. acuminata*. En bosques maduros de mirtáceas, la especie también se encuentra presente, aunque en general es raro encontrar renovales. La gran capacidad de rebrote hace que esta especie probablemente sea muy longeva, por lo que los individuos que se encuentran en bosques maduros posiblemente sean el remanente de poblaciones establecidas varios siglos antes.

#### *Bosques maduros y sucesión a largo plazo*

La estructura de tamaños de los bosques simples de *A. acuminata*, *P. parlatoarei* o *C. tucumanum*, muestran claramente que estas especies no regeneran en su propia sombra. Aún en claros relativamente grandes en los bosques de *P. parlatoarei*, no se observa regeneración de estas especies. La composición de renovales en los bosques maduros del sector sud de las Yungas es dominada por mirtáceas (*Blepharocalyx salicifolius* y *Myrcianthes mato* principalmente), *Myrsine ferruginea*, *Cedrela lilloi*, *Ilex argentina*, *Sambucus peruviana*, *Dunalia lorentzii* y *Prunus tucumanum* (Arturi *et al.* 1998). En estos bosques existen también ejemplares grandes de *Crinodendron tucumanum*, *Podocarpus parlatoarei* y *Myrcianthes callicoma*, aunque estas especies en general no parecen regenerar en estos

bosques, por lo que es probable que estos árboles sean remanentes de etapas sucesionales más tempranas (Fig. 15). Por ejemplo, estimando en base a tasas de crecimiento y diámetros, los ejemplares mayores de Pino del Cerro en bosques maduros de la sierra de San Javier, tendrían entre 600 y 1000 años (Grau y Pacheco 1997). La dinámica de estos bosques estaría dominada por disturbios endógenos como los claros por caída de árboles en forma similar al BMI, y en términos funcionales es más razonable incluirlos en esta categoría.

Las estructuras de tamaños y los patrones de regeneración de las distintas especies, sugieren que las distintas fisonomías entre 1500 y 2000 metros en las Yungas, son en buena parte el resultado de la historia de disturbios y los patrones sucesionales subsiguientes. A menores altitudes la sucesión es más rápida y por ello los bosques maduros tienden a ser más abundantes que los bosques simples. Sin embargo en sitios con disturbios intensos y frecuentes es común encontrar bosques de *P. parlatorei* o *S. peruviana* hasta los 1300m, o de *C. tucumanum* o *A. acuminata* por debajo de los 1000 m. Estas fisonomías han sido típicamente descritas como el resultado de condiciones microclimáticas, pero es evidente que tienen una estrecha relación con la historia de disturbios y sucesión. Quizás el ejemplo más evidente es el caso de los bosques de *A. acuminata* en playas de ríos y deslizamientos de ladera a baja altura que en los trabajos de Hueck (1977) y Cabrera (1976) son atribuidos a la acumulación de aire frío en los fondos de valle, y hoy sabemos que dependen directamente de disturbios intensos recientes (Grau 1985, Easdale 1997).

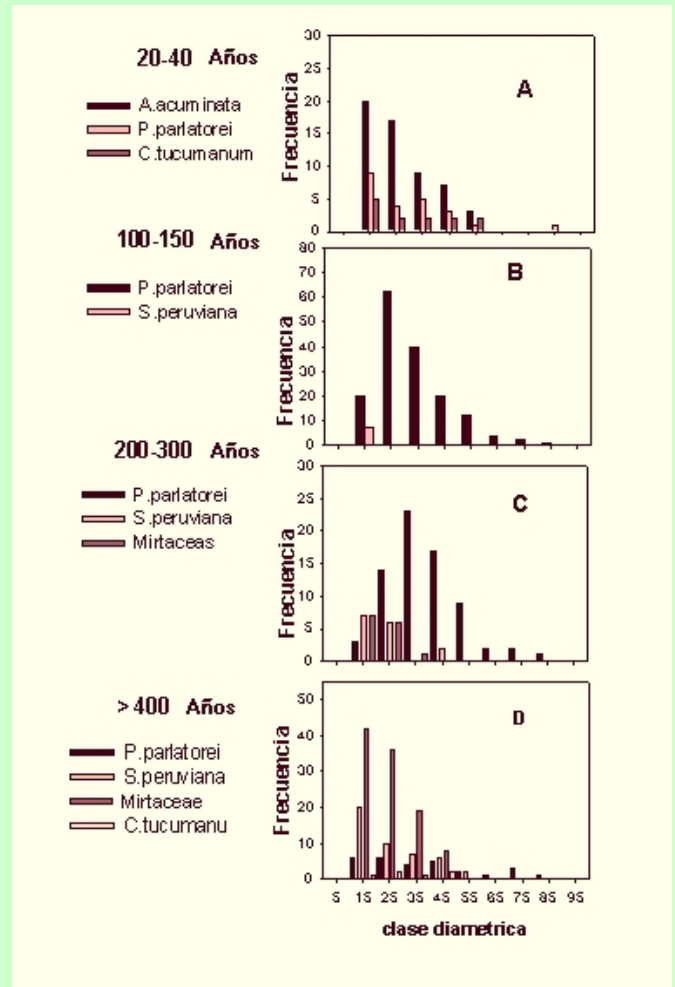


Fig. 15. Estructura de tamaños de las especies más abundantes en cuatro tipos de bosques de la sierra de San Javier, entre 1600 y 1800 m, ordenado de acuerdo a la edad estimada en base al diámetro de los individuos mayores de *Podocarpus parlatorei*.

En áreas con historia prolongada de uso antropico como el valle de Tiraxis en Jujuy (Otonello y Fumagalli 1995) o Los Toldos en Jujuy (Ataroff y Reboratti 1993), los bosques de *Alnus*, *Podocarpus*, *Juglans australis* y *Erytina falcata* se intercalan con pastizales antropicos muy por debajo del nivel altitudinal usual. Estos pastizales tienen fuegos periodicos y suelos aparentemente muy pobres por lo que su presencia podría deberse a una historia de uso de varios siglos sobre áreas que climaticamente podrían soportar bosques diversos, como ocurre en las savanas de montaña de zonas más tropicales (e.g. Cavelier *et al.* 1998, Scott 1975).

El límite entre los bosques diversos y bosques simples que implica una caída dramática en la diversidad de

especies a lo largo del gradiente altitudinal ([Grau y Brown 1995](#)), no debe interpretarse como el resultado exclusivo del gradiente climático, sino como la interacción de clima, variabilidad climática y disturbios naturales y antrópicos.

## Conclusiones

Los bosques secundarios tienen un gran valor conservación, actuando de transición entre las áreas antropizadas y naturales. A esto se le suman usos económicos potencialmente importantes. Su composición, y consecuentemente su valor ecológico y económico a escala local, está controlado por la historia de uso previo al abandono. Sin embargo a largo plazo y en escalas espaciales mayores su estructura parece estar fuertemente controlada por factores culturales que regulen la existencia de plantas exóticas con potencial invasor y que regulen la valoración cultural de estos bosques. Esto definirá si los bosques secundarios se usan para fines de explotación maderera, recreación, conservación de vida silvestre, o si tenderán a ser reemplazados por plantaciones agrícolas o forestales.

El bosque montano inferior es el ambiente más diverso y tal vez el de mayor importancia conservacionista. La dinámica de sus especies arbóreas es un proceso complejo, donde interactúan procesos a distintas escalas espaciales, incluyendo disturbios endógenos, exógenos y variabilidad climática. El manejo sustentable de estos bosques, necesariamente implica una fuerte inversión en investigación destinada a entender la variedad de procesos que regulan las poblaciones de plantas y animales. La explotación de estos bosques, en cualquier caso, debe asumir que el principal capital de estos ecosistemas no es la producción de madera, sino la conservación de la biodiversidad y las funciones ecológicas, como los ciclos hidrológicos.

El mosaico de bosques de alta montaña es el resultado de la interacción entre disturbios, sucesión y variabilidad climática. Entender esas interacciones es un

objetivo de investigación prioritario, por sus implicancias para la conservación de estos bosques, como para el manejo de un sistema con gran potencial para la producción forestal y ganadera. En este sentido, debe enfatizarse un manejo (productivo o conservacionista) que acepte que los factores que regulan la dinámica de la vegetación como el fuego, operan a escalas espaciales de cientos de hectáreas y a escalas temporales de décadas. Propiedades o áreas protegidas pequeñas en relación a los disturbios dominantes (como las existentes en la actualidad), necesariamente tienen que considerarse como parte de unidades de manejo mayores, dado que no pueden mantener poblaciones de las especies dominantes en forma sustentable (e.g. Baker 1992, Turner *et al.* 1994).

La dinámica de los bosques de las Yungas es compleja y caracterizada por patrones y procesos heterogéneos a distancias relativamente cortas, debido a los abruptos gradientes ambientales. Por ejemplo, la dinámica poblacional de *C. lilloi* en un bosque húmedo a 1300 m puede depender fundamentalmente de los claros por caída de árboles, pero 300 m más arriba, en el límite del bosque continuo puede depender de eventos climáticos infrecuentes como años particularmente cálidos o húmedos, o de la floración de *Chusquea lorentziana* cuando esta especie domina el sotobosque. Un bosque de Alisos a 1600 m posiblemente será reemplazado en algunas décadas por un bosque diverso con numerosas especies perennifolias, pero 500 metros más arriba, prácticamente no existen especies arbóreas que puedan reemplazarlo, de modo que probablemente vuelva a transformarse en un pastizal tras un incendio. Una plantación de citrus abandonada en el interior del Parque Baritú puede recuperar la composición de un bosque maduro en pocas décadas, pero en un área con fuente de semillas cercanas, puede transformarse en un bosque de *Ligustrum* que requerirá varias generaciones para ser reemplazado por especies nativas.

Esto pone en evidencia que además de estudios sobre dinámica de comunidades y paisajes, es importante

profundizar en estudios autoecológicos y ecofisiológicos de las especies arbóreas. A su vez, las especies pueden agruparse en grupos ecológicos de acuerdo al tipo y escala de disturbio al que responden, y a sus requerimientos de luz ([Swaine y Whitmore](#) 1988). Estas clasificaciones resultan en tipificaciones de grupos funcionales útiles para predecir cambios ecológicos a escalas grandes ([Smith et al.](#) 1997b). En el apéndice 1 presento un esquema de clasificación de grupos ecológicos de las especies más comunes de las Yungas de Tucumán, basado en mis propias observaciones, como punto de partida para realizar investigaciones cuantitativas sobre estas características.

Los pronunciados gradientes ambientales de las Yungas, además de representar variabilidad espacial, implican aspectos funcionales en la dinámica de los ecosistemas. Las poblaciones animales utilizan el gradiente altitudinal en relación a su oferta de recursos (e.g. [Blake y Rougés](#) 1997). Los pobladores rurales también utilizan el gradiente altitudinal para optimizar el uso de los recursos para el ganado ([Molinillo](#) 1993), y desde tiempos históricos han aprovechado el gradiente altitudinal como mecanismo de diversificación de recursos ([Ventura](#) 1995). En la actualidad el gradiente altitudinal contribuye a hacer de las Yungas uno de los ambientes más ricos en términos de beneficios ecológicos y económicos como la regulación de cursos hídricos o el valor escénico ([Brown y Grau](#) 1993, [Grau y Brown](#) 2000). A escala de varios cientos a miles de años, las especies arbóreas se desplazan a lo largo del gradiente altitudinal de los Andes, permitiendo su persistencia durante condiciones de cambio climático ([Markgraf](#) 1993). Estos aspectos funcionales asociados a la continuidad del bosque a lo largo del gradiente altitudinal deben ser considerados como un punto central en el manejo y conservación de las Yungas. La relación entre los procesos ecológicos a lo largo del gradiente altitudinal y la dinámica de los bosques es sin duda uno de los componentes centrales para entender la ecología del gradiente altitudinal ([Grau](#) 1997).

## Agradecimientos

Muchas de las ideas presentadas aquí se originaron o enriquecieron con numerosas discusiones y observaciones de campo compartidas con colegas del LIEY, particularmente Alejandro Brown y Alfredo Grau. La minuciosa revisión de borradores realizada por Teresita Lomáscolo, Roxana Aragón, Mauro Gonzales y un revisor anónimo han reducido enormemente la cantidad de errores conceptuales, gramaticales y de organización del texto.

**Bibliografía**

- AIDE, T. M. Y J. CAVELIER. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2: 219-229.
- ARAGÓN, R. 2000. Especies exóticas como recursos para las aves en bosques secundarios de las Yungas. Pags 21-35 en H.R. Grau y R. Aragon, Eds. *Ecología de Árboles Exóticos en las Yungas Argentinas*. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas. Tucumán.
- ARAGON, M.R. 1999. Biological invasions by exotic woody species: invader characteristics and community features. MsSc thesis Dept of Zoology, North Carolina State University.
- ARAGON, M.R. y GROOM, M. 2003. Invasión by *Ligustrum lucidus* (Oleaceae) in NW Argentina: early stage characteristics in different habitat types. En prensa en *Revista de Biología Tropical*. 51: 59-70
- ARTURI, M.F.; GRAU, H.R.; ACEÑOLAZA, P.G. Y BROWN, A.D. 1998. Estructura y sucesión en bosque montanos del noroeste argentino. *Revista de Biología Tropical* 46 (3): 525-532.
- ATTAROF, M. Y REBORATTI, C. 1993. Bosques, tierras y erosión en Los Toldos. *Desarrollo Agroforestal y Comunidad Campesina* 2: 2-7.
- ATTIWILL, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems. The ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.
- AUTINO, A. G. Y BARQUEZ, R. M. 1994. Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical* 1: 73-80.
- AYARDE, H. R. 1995. Estructura de un sector de selva pedemontana. Reserva Fiscal Parque La Florida. Pags 69-78 en D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- BAKER, W. L. 1992. The landscape ecology of large disturbances in the design and management of nature reserves. *Landscape Ecology* 3: 181-194.
- BELL, D. A. 1991. Distribución de los bosques de aliso del cerro, *Alnus acuminata* (Betulaceae) en la provincia de Tucumán, Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 27: 21-30.
- BIANCHI, A. R. Y YAÑEZ, C. 1992. Las Precipitaciones del Noroeste Argentino. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Salta, Argentina.
- BLAKE, J. Y ROUGES, M. 1997. Variation in capture rates of understory birds in El Rey National Park, Northwest Argentina. *Ornitología Neotropical* 8: 185-193.
- BOLSI, A. 1997. La sociedad, la naturaleza y sus cambios en el valle de Tafí. En A. Reboratti, ed. *De Hombres y Tierras: una Historia Ambiental de Noroeste Argentino*. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Salta, Argentina. Páginas 76-88
- BORMAN, F. H. Y LIKENS, G. E. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag. New York, USA.
- BRAUN BLANQUET, J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3 rd. ed. Springer-Verlag. Viena, Austria.
- BROWN, A. D. 1995a. Las selvas de montaña del noroeste de Argentina: problemas ambientales e importancia de su conservación. Pags 9-18 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- BROWN, A. D. 1995b. *Fitogeografía y Conservación de las selvas de montaña del Noroeste Argentino*. Pags 663-672 en S. P. Churchill, E. Forero, E. Balslev y J. Luteyn, eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden. Bronx. USA.
- BROWN, A. D. Y GRAU, H. R. 1993. *La Naturaleza y el Hombre en las Selvas de Montaña*. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Salta, Argentina.
- BROWN, A. D.; CHALUKIAN, S. C. Y MALMIERCA, L. M.



1985. Estudio florístico-estructural de un sector de selva semicaducifolia del Noroeste Argentino. I. Composición florística, densidad y diversidad. *Darwiniana* 26: 27-41.
- BROWN, S. Y LUGO, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- BUSTOS, M. 1995. Diversidad de micromamíferos terrestres durante una sucesión secundaria de selva montana. Pags 115-122 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- CABRERA, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1): 1-85. ACME. Buenos Aires, Argentina.
- CASTRO, H. H. 1995. Una aproximación al estudio de las formas de ocupación y uso productivo del sector pedemontano de las Yungas. Pags 215-222 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- CAVELIER, J., AIDE, M. T., SANTOS, C., EUSSE, A. M. & DUPUY, J. M. (1998) The savannization of moist forests in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Journal of Biogeography* 25: 209-221
- CHALUKIAN, S. 1992. Regeneración, Sucesión y Plantas Invasoras en un Bosque de Yungas, Salta, Argentina. Tesis de Magister. Programa de Maestría en Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- CHESSON, P. Y HUNTLY, N. 1997. The role of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist* 150: 519-553.
- CLEMENTS, F. E. 1916. *Plant Succession*. Carnegie Institute. Publication 242. Washington DC, USA.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. Pags 298-312 in P. J. den Boer y G. Gradwell, eds. *Proceedings Advanced Studies Institute*. Wageningen, Holanda.
- DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- DE VIANA, M.Y COLOMBO-SPERONI, F. 2000. Invasión de *Gleditzia triacanthos* L. (Fabaceae) en el bosque de San Lorenzo, Salta, Argentina. Pags 71-84 en H.R. Grau y R. Aragon (Eds). *Ecología de árboles exóticos en las Yungas argentinas*. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas. Tucumán.
- DIGGLE, P. J. 1983. *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*. Academic press.
- EASDALE, T. 1997. Estructura y dinámica de un bosque perifluvial de Alisos (*Alnus acuminata*) en Tucumán, Argentina. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- EGLER, F. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- FEARNSIDE, P. 1996. Amazonian deforestation and global warming: carbon stocks in vegetation replacing Brazil's Amazon forest. *Forest Ecology and Management* 80: 21-34.
- FERNANDEZ, D. S. y MYSTER, R. W. 1995. Temporal variation and frequency distribution of photosynthetic photon flux density on landslides in Puerto Rico. *Tropical Ecology* 36: 87-93.
- FINEGAN, B. 1996. Patterns and process in neotropical rainforests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- FINEGAN, B. 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rainforest. *Forest Ecology and Management* 47: 295-321.
- FOSTER, R. 1990. The floristic composition of the rio Manu floodplain forest. Pages 88-111 in A. H. Gentry (Editor). *Four Neotropical Forests*. Yale University press.
- GIUSTI, L.; SLANIS, A. Y ACEÑOLAZA, P. G. 1997. Fitosociología de los bosques de aliso (*Alnus acuminata* H. B. K. ssp *acuminata*) de Tucumán (Argentina). *Lilloa* 38:

- 93-120.
- GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 1-20.
- GIANNINI, N. P. 1999. La interacción de aves-murciélagos-plantas en el sistema de frugivoría y dispersión de semillas de San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- GOLDAMMER, J. G. 1993. Historical biogeography of fire: tropical and subtropical. Pags 297-314 en P. J. Crutzen y J. G. Goldammer, eds. *Fire in the Environment. The Ecological, Atmospheric, and Climatic Importance of Vegetation Fires*. Wiley. Chichester, UK.
- GRAU, A. 1985. La expansión del Aliso del Cerro (*Alnus acuminata* H. B. K. subsp. *acuminata*) en el noroeste de Argentina. *Lilloa* 237-247.
- GRAU, A. y BROWN, A.D. 1995. Development threats to biodiversity and opportunities for conservation in the mountain ranges of the upper Bermejo river basin, NW Argentina and SW Bolivia. *Ambio* 29: 445-450.
- GRAU, A. Y GRAU, H. R. 1993. Cuando florecerá la caña brava?. *Yungas* 3(1): 2-4.
- GRAU, H. R. 2002. Scale dependent relationships between treefalls and tree species diversity in subtropical montane forests. *Ecology* 89: 2591-2601.
- GRAU, H.R. 2001 Regional-scale spatial patterns of fire in relation to rainfall gradients in subtropical mountains of NW Argentina. *Global Ecology and Biogeography* 9:220-231
- GRAU, H. R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16:227-242.
- GRAU, H. R. 1999. Disturbances and tree species diversity along the elevational gradient of a subtropical montane forest of NW Argentina. PhD. Dissertation. Dept. Geography, University of Colorado. Boulder, Colorado, USA.
- GRAU, H. R. 1997. Ecología del gradiente altitudinal y conservación de las laderas húmedas del noroeste argentino. *Yungas* 4: 3-6.
- GRAU, H.R. y R. ARAGÓN 2000. Árboles invasores de la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Pags 5-20 en H. R. Grau & M. R. Aragón, Editores, *Ecología de Árboles Exóticos en las Yungas Argentinas*. LIEY. PROYUNGAS, Tucumán. 84 pp.
- GRAU, H. R.; ARTURI, M. F.; BROWN, A. D. Y ACEÑOLAZA, P. G. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management* 95: 161-171.
- GRAU, H. R. Y BROWN, A. D. 1998. Structure, composition, and inferred dynamics of a subtropical montane forest of Northwest Argentina. Pags 721-732 in F. Dallmeier y Camiskey, eds. *Forest Biodiversity Measuring and Monitoring in Latin America and the Caribbean Region*. Parthenon publishing group. Londres, UK.
- GRAU, H. R. Y BROWN, A. D. 1995a. Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in the Argentinean Subtropical Montane Forests. Pags 295-300 en S. P. Churchill, E. Forero, E. Balslev y J. Luteyn, eds. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden. Bronx. USA.
- GRAU, H. R. Y BROWN, A. D. 1995b. Los deslizamientos de ladera como condicionantes de la estructura y composición de la selva subtropical de montaña. Pags 79-84 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- GRAU, H. R. Y T. T. VEBLEN. 2000. Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems in north-western Argentina. *Journal of Biogeography* 27: 1107-1121.
- GRAU, H. R. Y PACHECO, S. E. 1997. Regeneration dynamics of *Podocarpus parlatorei* in Argentinean subtropical montane forests. Resúmenes II Southern Connection Congress. Valdivia, Chile, Enero 1997.
- GRAU, H. R. Y PACHECO, S. E. 1996. Crecimiento y

- demografía de renovales de *Cedrela lilloi*, durante dos años en un bosque subtropical de montaña de Tucumán, Argentina. *Ivyraretá* 6: 45-50.
- GUEVARA, S.; PURATA, S. E. Y VAN DER MAAREL, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- HARMON, M. E.; BRATTON, S. P. Y WHITE, P. S. 1984. Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetatio* 55: 129-139.
- HUECK, K. 1977. Los Bosques de Sudamérica. Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Berlín, Alemania.
- HURRELL, J. 1995. Ecología biocultural. Etnomedicina y adaptación en Santa Victoria e Iruya (Salta, Argentina). Pags 223-230 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- HUSTON, M. A. 1994. Biological Diversity. The Coexistence of Species in Changing Landscapes. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- IUDICA, C. A. 1995. En Brown AD y Grau HR. Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas subtropicales de Montana. Frugivoría en murciélagos: el frutero común (*Sturnira lilium*) en las Yungas de Jujuy, Argentina. Pags 123-128
- IUDICA, C. A. Y BONACCORSO, F. J. 1997. Feeding of the bat *Sturnira lilium* on fruits of *Solanum riparium* influences dispersal of this pioneer tree. *Studies on Neotropical Fauna and its Environment* 32: 4-6.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-527.
- KESSLER, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. Pags 281-294 en S. P. Churchill, E. Forero, E. Balslev y J. Luteyn, eds. Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden. Bronx. USA.
- LOMASCOLO, T. 2000. Secondary forest dynamics in the subtropics. MsSc thesis Dept. of Biology, University of Puerto Rico.
- LUGO, A. E. 1997. The apparent paradox of reestablishing species richness on degraded lands with tree monocultures. *Forest Ecology and Management* 99: 9-19.
- MALIZIA, L. Y GRESLEBIN, A. 2000. Reclutamiento de especies arbóreas bajo arbustos exóticos en la sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Pags 47-58 en H.R. Grau y R. Aragon, Eds. Ecología de Árboles Exóticos en las Yungas Argentinas. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas. Tucumán.
- MARGALEF, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3: 36-71.
- MARKGRAF, V. 1993. Climatic history of Central and South America since 18,000 yr B.P.: Comparison of pollen records and model simulations. Pags 357-385 en Wright, H. E.; Kutzbach, J. E.; Webb, T.; Ruddiman, W. F.; Street-Perrot, F. A y Bartlein, P. J., eds. Global Climates since the last Glacial Maximum. University of Minnesota press. Minneapolis, USA.
- MARKGRAF, V. 1985. Paleoenvironmental history of the last 10,000 years in northwestern Argentina. *Geological Paleontology* 11/12: 1739-1749.
- MARMOL, L. A. 1995. Enriquecimiento forestal de selva degradada en las Yungas de Yuto (Prov. de Jujuy). Pags 85-92 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- MEYER, T. 1963. Estudio sobre la selva de Tucumán. La selva de Mirtáceas de Las Pavas. *Opera Lilloana* 10: 1-144.
- MINETTI, J. L. Y VARGAS, W. M. 1997. Trends and jumps in the annual precipitation in South America, south of the 15° S. *Atmósfera* 11:205-221.
- MOLINILLO, M. F. 1993. Is traditional pastoralism the cause of erosive processes in mountain environments?. The case of the Cumbres Calchaquies in Argentina. *Mountain*

- Research and Development 13: 189-202.
- MOLINILLO, M. F. Y VIDES-ALMONACID, R. 1989. Uso de los recursos naturales en el bosque de Aliso de la provincia de Tucumán. *Avances de Investigación INGEMA* 1: 1-20.
- NAKASHIZUKA, T. 1988. Regeneration of Beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research* 3: 21-35.
- NEPSTAD, D. C.; UHL, C. Y SERRAO, E.A.S. 1991. Recuperation of a degraded amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.
- ODUM, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- OLIVER, C. D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153-168.
- OLIVER, C. D. Y LARSON, B. C. 1996. *Forests Stand Dynamics*. 2<sup>nd</sup> ed. Wiley. New York, USA.
- OTTONELLO, M. Y FUMAGALLI, M. 1995. El uso del espacio a travez del tiempo en un sector de las Yungas de la provincia de Jujuy. Pags 191-204 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- OVERPECK, J.; RIND, D.; Y GOLDBERG, R. 1990. Climate induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* 343: 51-53.
- PACHECO, S. E. Y GRAU, H. R. 1997. Fenología del sotobosque y ornitocoria en relación a claros en una selva subtropical de montaña del Noroeste argentino. *Ecologia Austral* 7: 35-41
- PARROTA, J. A.; TURNBULL, J. W.; JONES, J. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.
- PEET, R. K. 1992. Community structure and ecosystem function. Pags 103-151 in D. C. Glenn-Levin, R. K. Peet y T. T. Veblen, eds. *Plant Succession. Theory and Prediction*. Chapman y Hall. Londres, UK.
- PICKETT, S. T. A.; COLLINS, S. L. Y ARMESTO, J. J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335-371
- PICKETT, S. T. A. Y WHITE, P. S. (Eds.) 1985. *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic press. Orlando, USA.
- PRADO, D.E. 1995. Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. Pags 19-52 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- PRADO, D.E. Y GIBBS, P.E. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- RAHEL, F. J. 1989. The hierarchical nature of community persistence. A problem of scale. *American Naturalist* 136: 329-344.
- RAMADORI, D. E. 1997. Sucesión secundaria en Bosques Montanos del NOA. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina.
- RAMADORI, D. E. 1995. Agricultura migratoria en valle del río Baritú, Santa Victoria, Salta. Pags 205-214 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- RAMADORI, D. E. Y BROWN, A. D. 1997. Agricultura migratoria y sucesión secundaria en bosques nublados del noroeste de Argentina. Pags 113-127 en M. Lieberman y C. Baied (eds). *Desarrollo sostenible de Ecosistemas de Montaña - Manejo de Áreas Frágiles en los Andes*. Universidad Naciones Unidas.
- RENISON, D.; CINGOLANI, A.M. Y SUAREZ, R. 2002. Efectos del fuego sobre un bosquecillo de *Polylepis australis* (Rosaceae) en las montañas de Córdoba, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 719-727.

- ROUGES, M. 1996. Informe beca de Iniciación, CIUNT. Universidad Nacional de Tucumán. Inedito.
- ROUGES, M. Y BLAKE, J. 2001. Tasas de captura y dieta de aves del sotobosque en el Parque Biológico Sierra de San Javier. *El Hornero* 16: 7-15.
- SCATENA, F. Y LUGO, A. 1995. Geomorphology disturbance and the soil and vegetation of two subtropical steepland watersheds in Puerto Rico. *Geomorphology* 13: 199-213.
- SCHUPP, E. W.; HOWE, H. F.; AUGSPURGER, C. K. Y LEVEY, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- SCOTT, G. A. J. (1977) The role of fire in the creation and maintenance of savanna in the Montaña of Peru. *Journal of Biogeography* 4: 143-160.
- SMITH, J.; SABOGAL, C.; DE JONG, W. Y KAIMOWITZ, D. 1997a. Bosques secundarios como recursos para el desarrollo rural y la conservación ambiental en los trópicos de América Latina. Pags 79-106 en Memorias del Taller Internacional sobre el Estado Actual y Potencial de Manejo y Desarrollo del Bosque Secundario Tropical en América Latina. Pucallpa, Perú, Junio 1997.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H. Y WOODWARD, F. I. (Eds) 1997b. Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- SWETNAM, T. Y BETANCOUR, J.L. 1999. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American Southwest. En prensa en *Journal of Climate*. 11: 3128-3147
- SWAINE, M. D. Y WHITMORE, T. C. 1988. On the definition on ecological groups of tropical rainforest trees. *Vegetatio* 75: 81-86.
- TAYLOR, A. H. Y QIN-ZISHENG. 1988. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *Journal of Ecology* 76: 1204-1218.
- TURNER, M. G.; ROMME, W. H. Y GARDNER, R. H. 1994. Landscape disturbance models and the long-term dynamics of natural áreas. *Natural Áreas Journal* 14: 3-11
- VEBLEN, T. T. 1982. Growth pattern of *Chusquea* bamboos in the understory of Chilean *Nothofagus* forests, and their influence in forest dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 474-487.
- VEBLEN, T. T. 1992. Regeneration dynamics. Pags 152-186 in D. C. Glenn-Levin, R. K. Peet y T. T. Veblen, eds. *Plant Succession. Theory and Prediction*. Chapman y Hall. Londres, UK.
- VEBLEN, T. T.; KITZBERGER, T. Y LARA, A. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- VENTURA, B. 1995. Modelo preliminar de uso del espacio en los valles orientales a las serranías de Zenta, Salta. Pags 191-198 en A. D. Brown y H. R. Grau (eds). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY-Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.
- VIDES-ALMONACID, R. 1992. Estudio comparativo de la taxocenosis de aves de los bosques montanos de la sierra de San Javier, Tucumán. Bases para su manejo y conservación. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán.
- VILLALBA, R.; H.R. GRAU; J. BONINSEGNA, G. JACOBY & A. RIPALTA. 1998. Tree-ring evidence for long-term rainfall changes in subtropical South America. *International Journal of Climatology* 18: 1463-1478.
- VILLALBA, R. Y VEBLEN, T.T. 1998. Climatic influences on episodic tree mortality at the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Ecology*, 79: 2624-2640.
- WIENS. J. A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge University press. Cambridge, UK.
- ZIMMERMAN, J.K.; AIDE, T.M.; ROSARIO, M.; SERRANO, M. Y HERRERA, L. 1995. Effects of land management and a recent hurricane on forest structure and composition in the Luquillo experimental forest, Puerto



Rico. *Forest Ecology and Management* 77: 65-76.

## Apéndice 1:

Clasificación subjetiva en grupos ecológicos de regeneración de árboles del sector sud de las Yungas argentinas. (\*) son especies exóticas.

### PIONERAS LONGEVAS

*Tipuana tipu*  
*Parapiptadenia excelsa*  
*Podocarpus parlatorei*  
*Crinodendron tucumanum*  
*Juglans australis*  
*Anadenanthera macrocarpa*

### PIONERAS INTERMEDIAS

*Heliocarpus americanus*  
*Jacaranda mimosifolia*  
*Alnus acuminata*  
*Morus alba\**  
*Gleditzia triacanthos\**  
*Bahuinia candicans\**

### PIONERAS EFIMERAS

*Trema micrantha*  
*Tecoma stans*  
*Psidium guajaba\**  
*Piracantha coccinea\**  
*Bocconia pearcei*  
*Prunus persica\**

### SEMITOLERANTES

*Cedrela lilloi*  
*Myrsine laetevirens*  
*Myrsine ferruginea*

*Pisonia ambigua*  
*Chrysophyllum marginatum*  
*Ligustrum lucidum\**  
*Ziagrus romanzofianum\**

### TOLERANTES DEL DOSEL

*Cinamomum porphyria*  
*Terminalia triflora*  
*Blepharocalyx salicifolius*  
*Ilex argentina*  
*Myrcianthes pseudo-mato*  
*Myrcianthes pungens*

### TOLERANTES DEL SOTOBOSQUE

*Piper tucumanum*  
*Allophylus edulis*  
*Eugenia uniflora*  
*Cupania vernalis*  
*Myrcianthes mato*  
*Prunus tucumanensis*  
*Citrus aurantium\**

NOMADES (arbolitos dependientes de claros por caída de árboles)

*Solanum riparium*  
*Zantoxylon coco*  
*Carica quercifolia*  
*Ligustrum sinensis\**