

## ARTICULOS

# Formas de crecimiento en los bosques patagónicos del sur de Argentina y Chile

Growth forms in patagonian forests of southern Argentina and Chile

MARIA A. DAMASCOS

Departamento de Ecología, Universidad Nacional del Comahue,  
Casilla de Correo 1336 (8400) Bariloche, Argentina

### RESUMEN

Se estudiaron los patrones morfológicos y florísticos de las hierbas y arbustos de los bosques perennifolios y caducifolios ubicados a lo largo de un gradiente decreciente de precipitaciones en dirección oeste-este, en la Patagonia austral (51° S). Se analizaron las posibles consecuencias de factores históricos, tales como el diferente régimen de perturbaciones, sobre la composición florística (especies y familias) de los diferentes bosques y el nivel de definición de los patrones morfológicos. Los bosques estudiados difieren en la representación de los caracteres morfológicos de sus especies componentes, así como en la amplitud distribucional de las mismas a lo largo del gradiente analizado. En los bosques perennifolios cuyo dosel está dominado por *Nothofagus betuloides* (Mirbel) Oerst, la morfología dominante está asociada a la menor disponibilidad de luz, menor estrés hídrico y térmico y las especies poseen escasa amplitud geográfica este-oeste. En los bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser o de *Nothofagus antarctica* (Forst. f.) Oerst, las formas de las plantas se relacionan con hábitats abiertos y climas más rigurosos. Sus especies poseen amplios rangos de distribución en el gradiente y son tolerantes a la deficiencia hídrica. Dada su posición transicional, el bosque caducifolio sufre la invasión de especies estrés tolerantes provenientes de comunidades adyacentes y el patrón morfológico está influenciado por el componente herbáceo.

**Palabras clave:** caracteres morfológicos, sotobosque, bosques caducifolios, bosques perennifolios, desertificación.

### ABSTRACT

The floristic and morphological patterns of herbs and shrubs in evergreen and deciduous forests located along a gradient of decreasing precipitation from west to east in Southern Patagonia (51° S) were studied. The consequences of historical factors such as the different disturbance regimes, on the floristic composition (species and families) and on the definition morphological patterns were analyzed. Forests differed in the representation of different morphological attributes and in the geographical and ecological range of their component species along the precipitation gradient. In the evergreen forests with a canopy dominated by *Nothofagus betuloides* (Mirbel) Oerst, the dominant morphology is associated with low light availability, lower thermic and hydric stress and the species have narrow west-east ranges. In deciduous forests dominated by *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser or *Nothofagus antarctica* (Forst. f.) Oerst, the forms of the plants were typical of more open habitat and a more rigorous climate. Species have broader distribution ranges in the east-west gradient and are more tolerant to water deficit. Because of their transitional position between forest and steppe, these deciduous forests suffer the invasion of stress-tolerant species from adjacent communities and the morphological patterns are influenced by the herbaceous component.

**Key words:** morphological traits, understory, deciduous forests, evergreen forests, desertification.

### INTRODUCCION

Varios autores han analizado la correspondencia entre los caracteres morfológicos de las plantas y el ambiente físico en que habi-

tan, considerando uno o más caracteres independientemente o en forma multivariada. Estos estudios se han realizado en comunidades boscosas (Beadle 1966, Webb 1968, Knigh & Louks 1969, Horn 1971, Sejzer

1973, Givnish 1978, 1979, 1984, Givnish & Vermeij 1976, Popma et al. 1992, Turner & Tan 1991) en matorrales y desiertos (Parsons & Moldenke 1975, Kumerow et al. 1981, Steward & Webber 1981, Romane 1987, Floret et al. 1987, Campbell & Werger 1988, Cody 1986, 1989 y 1991) y pastizales (Knight 1965, Golubev 1987, Montalvo et al. 1991).

En otros trabajos un complejo de caracteres ha sido utilizado para la clasificación de grupos funcionales y morfológicos de especies (Raunkiaer 1934, Rauh 1940, Danseureau 1951, Barkman 1987, 1990, Ruthsatz 1978, Hallé et al. 1978, Golubev 1987, Ponce 1982, Halloy 1991, Blanc 1992, Ginocchio & Montenegro 1992, Leishman & Westoby 1992).

El análisis morfológico de las plantas a nivel de comunidades tiene su utilidad como complemento del análisis florístico (Orloci & Stofella 1986, Montalvo et al. 1991, Keddy 1992), y permite realizar inferencias sobre los factores físicos y bióticos que determinan la estructura de una comunidad (Díaz et al. 1992) e identificar caracteres que deberán someterse a mayor investigación (Orsham 1986).

Sin embargo, la búsqueda de diseños morfológicos óptimos para los organismos que habitan cada tipo de ambiente ha sido criticada pues no siempre puede establecerse una relación de causalidad entre la morfología y el ambiente físico. Además, el valor adaptativo de ciertos caracteres es a veces incierto (Montalvo et al. 1991). Según Herrera (1992), además del ambiente, la composición de las floras locales es determinada por factores históricos y filogenéticos.

En el oeste de la Patagonia argentina y en Chile (51° S) se encuentran bosques dominados tanto por especies perennifolias, *Nothofagus betuloides*, como caducifolias, *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica*. Estos bosques se desarrollan en áreas con condiciones diferentes de clima, suelos y altitud (Pisano 1981) y se distinguen no sólo en la periodicidad del follaje arbóreo, sino también en su composición florística (Veblen & Schlegel 1982), productividad y dinámica de nutrientes (Gutiérrez et al. 1991).

Aunque existen estudios de los caracteres foliares de las especies arbóreas domi-

nantes de estos bosques (Mac Queen 1976, Weinberger 1973, Gómez et al. 1987, Rush 1993), de las variaciones en sus hábitos de crecimiento (Ramírez et al. 1985, Prémoli 1991), de las formas de vida (Ambrosetti & Méndez 1983, Pisano 1985) y los tipos de frutos (Armesto et al. 1987), no existe un análisis multivariado de la relación entre las formas de las plantas y el ambiente en las distintas comunidades boscosas de la Patagonia.

En este trabajo se identifican los patrones morfológicos que caracterizan el conjunto de especies que integran los bosques patagónicos a los 51° S y se evalúan los factores que influyen en su definición. Para este análisis se postuló que: 1) los pronunciados gradientes ambientales de precipitación y temperatura en la región patagónica imprimen morfologías particulares al conjunto de especies, que son independientes del tipo forestal dominante, 2) la posición de los bosques caducifolios en esta latitud en zonas más áridas que en otras latitudes de la región patagónica (Schmaltz 1991) afecta la morfología dominante. Se analiza la relación entre las formas de crecimiento dominantes en el conjunto de especies de los bosques y: i) el clima, ii) la posición de la comunidad en el gradiente ambiental y vegetacional, iii) los factores históricos que determinaron cambios en la intensidad de uso, iv) los rangos ecológicos de las especies, v) la semejanza florística entre dos comunidades, y vi) los grupos taxonómicos representados por las especies dominantes a nivel de familias.

## MÉTODOS

### Área de estudio

Se analizaron las características de la flora de los bosques templados de la Región Subantártica (Cabrera & Willink 1980) de Argentina y Chile, en el área comprendida entre los 51° 15'-51° 44' S y los 71° y 75° W, ubicada en Santa Cruz (Argentina) y Última Esperanza y Archipiélago austral (Chile). En esta región, el aumento de precipitaciones hacia el oeste permite el desarrollo de los bosques perennifolios de *Nothofagus betuloides*, mientras que hacia el este, se desa-

rollan los bosques caducifolios de *N. pumilio* y de *N. antarctica*.

Los bosques de *N. betuloides* se presentan en las áreas con menores extremos de temperatura y mayor humedad y muestran cierta tolerancia a suelos saturados de humedad (Frangi & Richter 1992).

Según Roig et al. (1985a) los bosques de *N. pumilio* del área considerada en Argentina, se desarrollan entre los 300 a 700 m de altitud, mientras que los del sector chileno se

extienden entre 50 y 900 m. Los bosques de *N. antarctica* ocupan las áreas más bajas y con menor drenaje (Seibert 1985). Roig et al. (1985a, 1985b) identificaron para la zona 13 asociaciones de bosques. Estas asociaciones se enumeran en la Tabla 1 conjuntamente con las correspondientes a estepas, matorrales y comunidades de altura ubicadas a igual latitud, pero entre los 68° y 75° W, consideradas a fin de conocer la amplitud en la distribución de las especies de los bosques.

TABLA 1

Ubicación geográfica y características ambientales de las comunidades analizadas a partir de los datos florísticos de Roig et al. (1985a, 1985b). (n: número de relevamientos; SC: Santa Cruz, Argentina; U: Ultima Esperanza, Chile; A: Archipiélago, Chile).

Geographic location and abiotic features of communities analyzed. Floristic data from the Roig et al. (1985a, 1985b). (n: plot numbers; SC: Santa Cruz, Argentina; U: Ultima Esperanza, Chile; A: Archipiélago, Chile).

| Fisonomía/localidad   | Ubicación     | Precipitación<br>media anual<br>(mm) | Temperatura<br>enero<br>(°C) | Temperatura<br>julio<br>(°C) |
|---|---------------|--------------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| <b>Bosques caducifolios (n=42)</b>  |               |                                      |                              |                              |
| Bosque de <i>N. pumilio</i> , SC  | 72°06'-72°15' | 375-400                              | 8-9                          | 1-2                          |
| Bosque de <i>N. pumilio</i> , U   | 72°20'-72°28' | 400-800                              | 4-6                          | 1-2                          |
| Bosque muy xérico de <i>N. antarctica</i> , SC                                    | 71°56'        | 350-375                              | 10                           | 1-2                          |
| Bosque xérico de <i>N. antarctica</i> , SC  | 72°06'-72°15' | 375-400                              | 8                            | 2                            |
| Bosque húmedo de <i>N. antarctica</i> , U   | 72°20'-72°28' | 400-800                              | 6-8                          | 1-2                          |
| Bosque muy húmedo de <i>N. antarctica</i> , U                                     | 72°25'-72°30' | 800-1 000                            | 5-8                          | 2-4                          |
| <b>Bosques perennifolios (n=43)</b>   |               |                                      |                              |                              |
| Bosque de <i>N. betuloides</i> con <i>Embothrium coccineum</i> , U                | 73°11'        | 2 200                                | 6                            | 4                            |
| Bosque de <i>N. betuloides</i> con <i>Lomatia ferruginea</i> , U                  | 73°11'        | 2 200                                | 6                            | 4                            |
| Bosque de planicie aluvial de <i>N. betuloides</i> y <i>Baccharis nivalis</i> , U | 73°11'        | 2 200                                | 6                            | 4                            |
| Bosque normal de <i>N. betuloides</i> , A   | 74°54'-74°58' | 3 000                                | 7-8                          | 4                            |
| Bosque de <i>N. betuloides</i> con <i>Escallonia serrata</i> , A                  | 74°54'-74°58' | 3 000                                | 7-8                          | 4                            |
| Bosque litoral de <i>N. betuloides</i> y <i>Tepualia stipularis</i> , A           | 74°54'        | 3 000                                | 8                            | 4                            |
| Bosque de drenaje de <i>N. betuloides</i> y <i>Pseudopanax laetevirens</i> , A    | 74°54'-74°56' | 3 000                                | 8                            | 4                            |
| <b>Matorrales (n=56)</b>  |               |                                      |                              |                              |
| Matorral húmedo, U, A   | 73°11'-74°54' | 2 200-2 900                          | 6-8                          | 4                            |
| Matorral de laderas, SC, U  | 68°57'-72°39' | 250-800                              | 4-12                         | 1-2                          |
| Matorral secundario, SC, U  | 71°35'-72°39' | 300-1 000                            | 8-10                         | 0-4                          |
| Matorral estepario, SC  | 68°27'-70°47' | 200-375                              | 9-12                         | 1-2                          |
| <b>Pastizales (n=62)</b>  |               |                                      |                              |                              |
| Pastizales húmedos, SC, U   | 71°28'-72°19' | 200-600                              | 9-10                         | 0-2                          |
| Estepas xéricas, SC   | 68°57'-70°21' | 200-250                              | 10-12                        | 0-1                          |
| <b>Comunidades de altura (n=54)</b>   |               |                                      |                              |                              |
| Murtillar típico, SC  | 60°00'-72°20' | 200-400                              | 6-12                         | 0-2                          |
| Desierto andino, SC   | 72°04'-72°20' | 300-400                              | 6-10                         | 0-1                          |
| Tundra montana pulvinada, U, A  | 73°11'-74°54' | 2 200-3 000                          | 2                            | -1                           |

### *Relevamientos florísticos*

Para determinar la morfología y la distribución del conjunto de especies de los bosques se utilizaron los datos de 260 relevamientos florísticos, 66 correspondientes a bosques y el resto a comunidades de altura, estepas y matorrales, realizados por Roig et al. (1985a, 1985b). Se seleccionó la lista de especies presentes en cada relevamiento y en el caso de los bosques, también la cobertura de cada especie estimada con la escala de Braun-Blanquet (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). En la Tabla 1 se indica el número de relevamientos considerados en cada tipo de vegetación.

### *VARIABLES CLIMÁTICAS*

Los datos de precipitación media anual, temperatura de enero y julio para cada tipo de vegetación, se obtuvieron ubicando cada sitio en los mapas de Burgos (1985).

### *MORFOLOGÍA DE LAS ESPECIES*

Se estudió la morfología de las 150 especies de plantas terrestres, nativas, herbáceas y arbustivas (Angiospermae, Gimnospermae y Pteridophyta) presentes en los bosques.

Para cada especie identificaron 9 caracteres que describen la estructura vegetativa, los órganos fotosintéticos, flores y frutos de la planta (Tabla 2). Los datos provienen de Correa (1984-1989), Moore (1983) y Boelcke et al. (1985). Cuando en la descripción de una especie figuraban varios estados posibles para un mismo carácter, se eligió el mencionado en primer lugar.

Para la definición del tamaño de las hojas compuestas se consideró el folíolo como unidad funcional (Parkhurst & Louks 1972). Como estimador del tamaño foliar se utilizó el ancho promedio de la lámina.

### *Distribución y rango de tolerancia de las especies*

A partir de la presencia de cada especie en los relevamientos correspondientes a la franja comprendida entre el océano Atlántico y el Pacífico, se estimó la amplitud de hábitat en kilómetros lineales y los niveles

de precipitación. Para esto se usaron los datos de 260 relevamientos de vegetación pertenecientes a Roig et al. (1985a, 1985b). Así se estableció también el rango de precipitación correspondiente a las distintas familias de plantas.

A partir de Moore (1983) se determinó el rango altitudinal, el tipo de sustrato preferido y la época de floración de cada especie (Tabla 2).

### *Análisis de los datos*

Para el análisis de la morfología dominante se usó la cobertura como dato cuantitativo. Se construyeron dos matrices de datos: una matriz florística primaria (cobertura de 150 especies x 66 relevamientos) y una matriz morfológica primaria (presencia de 28 estados morfológicos x 150 especies). Ambas matrices fueron multiplicadas, resultando cada especie reemplazada por un vector morfológico constituido por los 28 estados morfológicos en cada relevamiento (morfología de 150 especies x 66 relevamientos). Se sumó la cobertura de cada estado morfológico por relevamiento, obteniéndose una matriz morfológica secundaria (28 estados morfológicos x 66 relevamientos). La cobertura de cada estado morfológico en esta última matriz, fue transformada a porcentaje de la cobertura total del carácter. Los valores de cobertura por carácter se correlacionaron con las variables climáticas usando el Coeficiente de Correlación de Spearman,  $r_s$  (Siegel 1956).

Utilizando el método de Análisis de Componentes Principales, ACP (Reyment et al. 1971), los diferentes tipos de bosques fueron ordenados a partir del porcentaje de especies por familia y de especies por amplitud de tolerancia a la precipitación, altitud, sustrato y a la época de floración. En todos los casos se usaron variables independientes.

## RESULTADOS

### *Patrones florísticos*

Las diferencias climáticas que caracterizan las áreas en las que se desarrollan los distintos bosques se reflejan en su composi-

TABLA 2

## Caracteres de las plantas y estados usados para la clasificación ecológica de las especies

Plant attributes and their states used for the ecological classification of the species

| Carácter  | Estado o modalidad   |
|---|--|
| <b>I. Caracteres relacionados con la ocupación del espacio</b>          |  |
| Dirección principal del crecimiento                                     | 1. erecto (tallos verticales desde el comienzo de su desarrollo), 2. césped o mata cespitosa (tallos formando céspedes o matas graminiformes), 3. ascendente (los tallos toman primero dirección horizontal y luego se tornan verticales), 4. rastrera o postrada (plantas adheridas al terreno o formando matas o cojines hemisféricos) |
| Formas de vida  | 1. fanerófito, 2. nanofanerófito, 3. hemicriptófito, 4. caméfito, 5. geófito, 6. terófito  |
| <b>II. Caracteres de los órganos fotosintéticos</b>                     |  |
| Tipo de hoja  | 1. simple, 2. compuesta  |
| Inserción de la hoja  | 1. peciolada, 2. sésil   |
| Margen de la hoja   | 1. liso, 2. aserrado, 3. dentado, 4. crenado   |
| Forma de la hoja  | 1. entera ancha (ovada, oblonga, obovada, orbicular, deltoide, cordada, reniforme)<br>2. entera angosta (lineal, lanceolada, espatulada, falcada, filiforme).<br>3. lobulada (sagitada, hastada, partida, lobada)<br>4. trifoliada<br>5. pinnada   |
| <b>III. Caracteres relacionados con la polinización y la dispersión</b> |  |
| Tipo de flores  | 1. solitarias, 2. inflorescencias  |
| Tipo de fruto   | 1. seco dehiscente (folículo, silicua, legumbre, lomento)<br>2. seco indehiscente (cúpula, aquenio, cariopse)<br>3. carnoso (drupa, baya, semillas con arilos carnosos)  |
| <b>IV. Rango de tolerancia de las especies</b>                          |  |
| Amplitud de su distribución este-oeste                                  | 1. menos de 100 km<br>2. 100-200 km<br>3. 200-300 km<br>4. más de 300 km   |
| Amplitud de tolerancia a la precipitación                               | 1. tolerantes (precipitación < 800 mm)<br>2. intolerantes (precipitación > 800 mm)<br>3. indiferentes  |
| Rango altitudinal   | 1. 0-500 m<br>2. 500-1100 m<br>3. indiferentes   |
| Tipo de sustrato  | 1. orgánicos, húmedos o inundados<br>2. esqueléticos, rocosos, arenosos<br>3. borde de agua (ya sea en ambientes húmedos o xéricos)<br>4. indiferentes   |
| <b>V. Fenología</b>   |  |
| Epoca de floración  | 1. primaveral (hasta el 15 de diciembre)<br>2. estival (15 de diciembre-15 de marzo)<br>3. otoñal (después del 15 de marzo)<br>4. amplia (más de un período)   |

ción por familias. A excepción de las Gramineae y Compositae, familias presentes en todos los bosques, pero con mayor riqueza florística en bosques caducifolios y en comunidades del sector xérico (Apéndice I), la mayoría de las familias está representada por bajos porcentajes de especies en cada bosque. Un 19% de estas (Epacridaceae, Myrtaceae, Winteraceae, Desfontainiaceae, Droseraceae, Araliaceae y Centrolepidaceae) está restringido a los bosques perennifolios del oeste (Apéndice I).

Los grupos ecológicos definidos como conjuntos de especies con requerimientos de hábitat semejante, difieren entre bosques (Tabla 3).

En los bosques caducifolios hay mayor diversidad de modalidades representadas, dominando en ellos las especies con mayor amplitud geográfica e indiferentes al nivel de precipitación y que se desarrollan en sustratos esqueléticos o son indiferentes al tipo de suelo. Las especies de los bosques perennifolios son en su mayoría de escasa

TABLA 3

Rango de tolerancia a diferentes factores ambientales y época de floración de las especies en cada tipo de bosque. Los valores son el porcentaje de especies presentes en cada tipo de bosque. (Np1: *Nothofagus pumilio*, Santa Cruz, Argentina; Np2: *Nothofagus pumilio*, Ultima Esperanza, Chile; Nax: bosques xéricos de *Nothofagus antarctica*, Santa Cruz, Argentina; Nah: bosques húmedos de *Nothofagus antarctica*, Ultima Esperanza, Chile; NbA: *N. betuloides*, Archipiélago chileno; NbU: *N. betuloides*, Ultima Esperanza, Chile).

Range of tolerance to different environmental factors and flowering periods of the species in each forest type. Values are percentage of species in each forest. (Np1: *Nothofagus pumilio*, Santa Cruz, Argentina; Np2: *Nothofagus pumilio*, Ultima Esperanza, Chile; Nax: xeric forests of *Nothofagus antarctica*, Santa Cruz, Argentina; Nah: humid forests of *Nothofagus antarctica*, Ultima Esperanza, Chile; NbA: *N. betuloides*, Archipiélago chileno; NbU: *N. betuloides*, Ultima Esperanza, Chile).

| Categorías descriptivas             | Tipos de bosques |      |      |      |      |      |
|-------------------------------------|------------------|------|------|------|------|------|
|                                     | Np1              | Np2  | Nax  | Nah  | NbA  | NbU  |
| <b>1. Rango altitudinal</b>         |                  |      |      |      |      |      |
| 0 - 500 m                           | 67.0             | 68.4 | 62.0 | 75.0 | 54.0 | 76.0 |
| 500 - 1100 m                        | -                | -    | -    | -    | -    | -    |
| indiferentes                        | 33.0             | 31.6 | 38.0 | 25.0 | 46.0 | 24.0 |
| <b>2. Distribución este-oeste</b>   |                  |      |      |      |      |      |
| < 100 km                            | 16.0             | 22.0 | 31.4 | 41.2 | 55.6 | 76.5 |
| 100 - 200 km                        | 9.4              | 9.4  | 8.0  | 10.0 | 11.1 | 9.0  |
| 200 - 300 km                        | 34.4             | 28.1 | 33.3 | 21.6 | 5.5  | 3.0  |
| > 300 km                            | 37.5             | 28.1 | 27.5 | 20.0 | 28.0 | 12.0 |
| <b>3. Amplitud de precipitación</b> |                  |      |      |      |      |      |
| 200 - 500 mm                        | 19.0             | 19.0 | 29.0 | 16.0 | -    | -    |
| 500 - 1 000 mm                      | -                | 10.0 | 2.0  | 20.0 | -    | -    |
| > 1 000 mm                          | -                | 3.0  | -    | 37.5 | 59.0 | 79.0 |
| indiferentes                        | 78.0             | 56.0 | 69.0 | 26.5 | 41.0 | 21.0 |
| <b>4. sustratos</b>                 |                  |      |      |      |      |      |
| orgánicos                           | 3.0              | 6.0  | 4.0  | 12.0 | 29.4 | 30.5 |
| esqueléticos                        | 25.0             | 9.4  | 21.0 | 10.0 | 15.0 | 17.0 |
| borde de agua                       | -                | 3.1  | 8.0  | 4.0  | 18.0 | -    |
| indiferentes                        | 25.0             | 25.0 | 27.4 | 6.0  | 12.0 | 8.3  |
| <b>5. época de floración</b>        |                  |      |      |      |      |      |
| primaveral                          | 31.2             | 25.0 | 23.5 | 14.0 | 14.0 | 23.5 |
| estival                             | 47.0             | 37.0 | 53.0 | 61.0 | 47.2 | 47.0 |
| otoñal                              | -                | -    | 2.0  | 4.0  | 8.3  | 9.0  |
| amplia                              | -                | 3.1  | 3.1  | 3.1  | -    | 6.0  |

amplitud geográfica y están restringidas a la zona húmeda del gradiente oeste-este. El porcentaje de especies indiferentes a la precipitación es menor que en los bosques caducifolios. Los rangos altitudinales y la época de floración de las especies no difieren entre bosques (Tabla 3).

El ordenamiento de los bosques a partir de la información anterior muestra la separación taxonómica y funcional a lo largo del primer eje (Fig. 1), entre los bosques caducifolios de *N. pumilio* y xéricos de *N. antarctica* (coordinadas positivas) con respecto a los bosques de *N. betuloides* (coordinadas negativas).

Contribuyen al ordenamiento de los bosques las siguientes familias: Cruciferae, Rosaceae, Violaceae y Gramineae, abundantes en los bosques caducifolios del este y las

Ericaceae, mejor representadas en los bosques perennifolios del oeste (Apéndice II).

Los bosques caducifolios se separan de los perennifolios por el mayor porcentaje de especies indiferentes a la altitud, y al tipo de sustrato, de distribución amplia y tolerantes a las bajas precipitaciones (coordinadas positivas). Los bosques perennifolios son más ricos en familias que los caducifolios y la tolerancia ecológica de sus especies es más restringida. La mayoría prefiere los sustratos orgánicos, no tolera las áreas con baja precipitación, posee escasa amplitud geográfica y es de floración tardía (Apéndice II).

El segundo eje separa a los bosques perennifolios entre sí. La mayor proporción de Papilionaceae, Iridaceae y Liliaceae y de especies indiferentes al estrés hídrico se encuentra en los bosques de *N. betuloides* del Archipiélago (coordinadas positivas), mientras la mayor proporción de Umbelliferae y de especies de las zonas bajas, se presentan en los bosques de Ultima Esperanza (Apéndice II).

La separación entre los bosques caducifolios se debe fundamentalmente a la presencia diferencial de ciertas familias y ocurre a lo largo del tercer eje (Anexo II), habiendo mayor proporción de Oxalidaceae y Orchidaceae en los bosques de *N. pumilio* de Ultima Esperanza y de Ranunculaceae en los de *N. pumilio* de Santa Cruz y en los bosques xéricos de *N. antarctica*.

#### Patrones morfológicos

Los bosques estudiados difieren en la importancia de ciertos tipos morfológicos en su flora. A mayor precipitación aumenta significativamente ( $r_s$ ,  $p < 0.05$ ) la cobertura de plantas erectas, caméfitas, nanofanerófitas y fanerofitas, de hojas simples, pecioladas, de margen aserrado y dentado, formas lobuladas, flores solitarias, frutos dehiscentes y frutos carnosos (Tabla 4). De igual forma los bosques caducifolios poseen mayor cobertura de especies cespitosas y de especies de forma ascendente, hemicriptófitas, de hojas compuestas, sésiles, flores en inflorescencias y frutos secos indehiscentes (Tabla 4).

El tamaño foliar de los arbustos se correlaciona positivamente con el aumento de la precipitación ( $r_s$ : 0.60 \*,  $p < 0.05$ ).

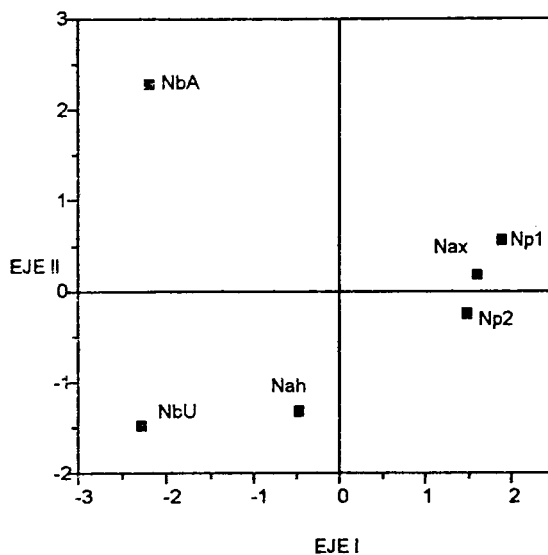


Fig. 1: Ordenamiento de los bosques a partir de las variables florísticas y ecológicas por medio del Análisis de Componentes Principales, ACP. Bosques deciduos de *Nothofagus pumilio* de Santa Cruz (Np1) y de Ultima Esperanza (Np2); Bosques deciduos de *Nothofagus antarctica*, xéricos (Nax) y húmedos (Nah); Bosques perennifolios de *N. betuloides* de Ultima Esperanza (NbU) y del Archipiélago chileno (NbA).

Ordination of forests by floristic and ecological variables using the Principal Components Analysis, PCA. Deciduous forests of *Nothofagus pumilio* of Santa Cruz (Np1) and of Ultima Esperanza (Np2); Deciduous forests of *Nothofagus antarctica*, xeric (Nax) and humid (Nah); Evergreen forests of *N. betuloides* of Ultima Esperanza (NbU) and of the Chilean Archipiélago (NbA).

TABLA 4

Correlación de Spearman de la cobertura relativa de especies representando cada carácter con la precipitación media anual (mm) y la temperatura media del mes de enero (°C). (\*:  $p < 0.05$ ; ns: no significativo).

Spearman's correlation of descriptive attributes of species (assessed by their relative cover) with the annual mean precipitation (mm) and the January temperature (°C). (\*:  $p < 0.05$ ; ns: not significant).

| Carácter                  | Estado            | Variables independientes       |                        |
|---------------------------|-------------------|--------------------------------|------------------------|
|                           |                   | Precipitación media anual (mm) | Temperatura enero (°C) |
| Dirección del crecimiento | erecto            | 0.57 *                         | -0.04 ns               |
|                           | ascendente        | -0.75 *                        | -0.09 ns               |
|                           | postrado          | 0.02 ns                        | -0.05 ns               |
|                           | cespitoso         | -0.53 *                        | -0.37 *                |
| Forma de vida             | hemicriptófito    | -0.74 *                        | 0.19 ns                |
|                           | caméfito          | 0.26 *                         | 0.11 ns                |
|                           | nanofanerófito    | 0.37 *                         | -0.18 ns               |
|                           | fanerófito        | 0.67 *                         | -0.27 ns               |
| Tipo de hoja              | simple            | 0.52 *                         | -0.03 ns               |
|                           | compuesta         | -0.51 *                        | 0.26 *                 |
| Inserción de la hoja      | sésil             | -0.57 *                        | 0.23 *                 |
|                           | peciolada         | 0.45 *                         | -0.27 *                |
| Margen de la hoja         | liso              | -0.43 *                        | 0.35 *                 |
|                           | aserrado          | 0.57 *                         | -0.36 *                |
|                           | dentado           | 0.57 *                         | 0.01 ns                |
|                           | crenado           | -0.59 *                        | 0.07 ns                |
| Forma de la hoja          | entera ancha      | -0.51 *                        | -0.15 ns               |
|                           | entera angosta    | 0.03 ns                        | -0.01 ns               |
|                           | lobulada          | 0.74 *                         | -0.18 ns               |
|                           | trifoliada        | -0.76 *                        | -0.17 ns               |
|                           | pinnada           | -0.38 *                        | -0.21 ns               |
| Tipo de fruto             | seco indehiscente | -0.74 *                        | 0.16 ns                |
|                           | seco dehiscente   | 0.37 *                         | -0.09 ns               |
|                           | carnoso           | 0.56 *                         | 0.30 *                 |
| Tipo de flores            | solitarias        | 0.55 *                         | -0.12 ns               |
|                           | inflorescencias   | -0.60 *                        | 0.10 ns                |

#### DISCUSION

A lo largo del gradiente oeste-este de precipitaciones de la región patagónica austral, los bosques constituyen conjuntos florísticos diferentes (Roig et al., 1985a, 1985b). La similitud florística entre los bosques y entre estos y las estepas, matorrales y comunidades de altura, en ningún caso supera el 50% (Damascos, 1996a). También se distinguen por las familias que los integran y por las características morfológicas y ecológicas de las especies, habiendo una correspondencia

entre la variación de precipitación y temperatura y los patrones morfológicos identificados. Estos últimos patrones dependen también de los cambios florísticos derivados de la diferente accesibilidad y uso antrópico de las áreas de bosques.

#### *Caracterización morfológica de los distintos bosques*

En los bosques comparados, diferentes caracteres son abundantes a nivel comunitario, dado que distintas formas se asocian a las



condiciones de mayor humedad o al sector más xérico del gradiente. En el bosque de *Nothofagus betuloides* los caracteres más abundantes entre las especies del sotobosque se relacionan con menor estrés térmico e hídrico (crecimiento erecto, baja protección de las yemas de renuevo) y con capacidad para usar la escasa disponibilidad de luz bajo el dosel (hojas simples, pecioladas, de forma lobulada, hojas más anchas que en los bosques caducifolios, crecimiento erecto). Estos caracteres se asocian a ambientes sombreados y húmedos (Givnish 1979, Niklas 1992). La mayor proporción de plantas con flores solitarias, comúnmente relacionadas a ambientes boscosos y mayor polinización por insectos (Waller 1988) que en el bosque caducifolio, indica que la fauna juega un papel importante en la polinización de las especies en los bosques húmedos. De igual forma la variedad y abundancia de plantas con frutos carnosos, estas últimas asociadas, según Armesto et al. (1987) y Donoso (1993), al efecto de la gravedad y de las aves en la dispersión de frutos y semillas, evidencian la mayor importancia de agentes de dispersión biótica en estos bosques.

Por el contrario, en los bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* y de *N. antarctica*, las especies del sotobosque poseen en su mayoría crecimiento ascendente y cespitoso, mayor protección de las yemas de renuevo y las formas dominantes en el conjunto de especies parecen estar condicionadas por la rigurosidad climática debida a las bajas temperaturas, la mayor exposición al viento y condiciones más xéricas. La mayor proporción de plantas con hojas sésiles podría responder a la ausen-

cia de limitaciones de luz, mientras que el significativo porcentaje de plantas con hojas compuestas se asocia generalmente a zonas de climas estacionalmente secos (Givnish 1978). Son abundantes las especies con inflorescencias, relacionadas con polinización anemófila (Waller 1988, Fenner 1985) y los frutos secos indehiscentes, preferidos según Armesto et al. (1987) por los mamíferos o también dispersados por el viento. La mayoría de las plantas con frutos indehiscentes asociados a dispersión por el viento, corresponden a dos familias, las Gramineae y las Compositae, que poseen estructuras tales como semillas livianas en las primeras y presencia de papus.

#### *Factores que afectan la relación forma de la planta-ambiente*

Las morfologías asociadas a los bosques caducifolios son similares a las de la vegetación no boscosa de hábitats abiertos y xéricos. En estas comunidades las formas de vida de las plantas no pueden ser sólo interpretadas en términos de un diseño óptimo, sino que dependen también de otros factores: i) la composición taxonómica de las comunidades, ii) los grupos ecológicos de especies presentes, y iii) la posición de la comunidad en el gradiente de precipitación.

Los tipos biológicos del sotobosque difieren entre bosques. En los caducifolios es mayor el número de especies herbáceas, mientras que en los bosques perennifolios tanto de Ultima Esperanza como del Archipiélago chileno hay una riqueza semejante de hierbas y arbustos (Tabla 5).

TABLA 5

Porcentaje de especies de hierbas y arbustos presentes en los bosques

Percent of species of herbs and shrubs present in the forests

| Especies       | Porcentaje de especies |                                      |                                  |
|----------------|------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|
|                | B. caducifolios        | B. perennifolios<br>Ultima Esperanza | B. perennifolios<br>Archipiélago |
| Leñosas        | 10                     | 40                                   | 46                               |
| Herbáceas      | 90                     | 60                                   | 54                               |
| Gramineae      | 34                     | 3                                    | 7                                |
| Otras familias | 56                     | 57                                   | 47                               |

Existe una clara relación entre las familias que componen los bosques caducifolios y las estepas cercanas documentada por la importancia de las Gramineae, que a su vez influyen en el patrón morfológico de los bosques, imprimiéndoles caracteres propios de habitats abiertos y xéricos. Las características morfológicas de las familias influyen sobre el patrón morfológico de las comunidades. Conclusiones similares fueron obtenidos por Simpson & Todzia (1990), quienes analizaron los tipos de propágulos en la flora del páramo, puna y la vegetación austral alpina, y encontraron una alta correlación entre los grupos de plantas (familias) y los modos de dispersión existentes.

A excepción de los bosques xéricos de *Nothofagus antarctica*, la similitud a nivel específico entre los bosques caducifolios y las estepas cercanas es baja (< 10%), por lo cual esta no es la causa de que en ambas floras dominen caracteres morfológicos similares (Damascos, 1996a). La afinidad florística con los pastizales húmedos, podría tener influencia en la morfología dominante entre las especies de los bosques confirmando caracteres de ambientes abiertos. Los pastizales húmedos y las estepas xéricas de la latitud estudiada difieren en la composición de especies pero no en la morfología dominante ni en los grupos ecológicos de especies dominantes (Damascos, 1996a).

Por otro lado, los bosques caducifolios están integrados por especies con amplios rangos de tolerancia a las condiciones ambientales y poseen una posición ecotonal con la estepa. Roig et al. (1985a) y Pisano (1975) han señalado que los bosques de *N. antarctica*, ecotonales con la estepa, son invadidos por especies provenientes de esta última formación. Las causas de esta invasión han sido relacionadas a un proceso de desertificación gradual en los bosques debido a la elevación paulatina de los promedios anuales de temperatura durante el Holoceno, que tendría entre sus consecuencias el avance de la estepa sobre el bosque (Kalela 1941). Alternativamente, este patrón podría ser el resultado de perturbaciones por la actividad humana y del ganado (Veblen & Lorenz 1987, 1988, Veblen & Markgraf 1988). A los 51° S sólo en el área de los bosques caducifolios y algunos perennifolios de la zona más próxima a la

cordillera de los Andes existe intervención humana y los bosques xéricos de *N. antarctica* son los más alterados (Seibert 1985). En consecuencia la aridización motivada por la perturbación humana podría ser la causa indirecta del patrón morfológico dominante en la flora de algunos bosques caducifolios, promoviendo la invasión de especies de las comunidades del sector xérico.

Se ha establecido cierto paralelismo entre las consecuencias del pastoreo de herbívoros sobre la vegetación y la morfología de las plantas asociada a condiciones xéricas (Gouchenour 1985). El pastoreo afectaría los caracteres de mayor plasticidad fenotípica, entre otros la altura de las plantas, el tipo de crecimiento, el tamaño de las hojas, la posición de las yemas de renuevo (Gouchenour 1985, Díaz et al. 1992). Sin embargo varios de los caracteres morfológicos distintivos entre los bosques estudiados, como tipo de hoja, margen de la lámina, inserción, tipos de flores y frutos, no son considerados caracteres plásticos (Bradshaw 1965, Schmid 1992).

Por su posición de transición en el gradiente vegetacional y climático bosque-estepa, y por el efecto de la presión humana, los bosques caducifolios de esta región son susceptibles a la invasión por especies estrés tolerantes (sensu Grime 1979) provenientes de la estepa. Estas especies capaces de soportar las condiciones de clima riguroso y el impacto humano son también capaces de extender sus áreas de distribución a otros ambientes con climas rigurosos o a áreas degradadas. La invasión por especies xeromórficas de habitats alterados en comunidades de la región mediterránea de Chile ha sido señalada por Armesto & Martínez (1978).

En consecuencia, las formas de crecimiento dominantes en los bosques caducifolios estarían en parte determinadas por el proceso de degradación, caracterizado por un desbalance estructural, donde el estrato herbáceo tiene características asociadas a habitats abiertos. Hay una fuerte componente taxonómica en el patrón comunitario, debido a la influencia de los caracteres de las familias dominantes en la flora, a la amplitud geográfica de las especies en respuesta al clima y a los procesos históricos, a nivel regional.

Bosques caducifolios dominados por *Nothofagus pumilio* y por *Nothofagus antarctica*, a la latitud 41° S, bajo un clima más lluvioso, no presentan este carácter transicional. Las especies tolerantes a las bajas precipitaciones son poco frecuentes y el patrón florístico-morfológico difiere de los estudiados aquí, siendo más similar al de los bosques perennifolios (Damascos, 1996b).

En resumen, el clima es el factor selectivo de mayor escala que actúa sobre el nivel regional. A nivel comunitario el patrón morfológico del conjunto de especies deriva de la conformación de grupos ecológico-florísticos condicionados por: i) la posición de la comunidad en el gradiente ambiental-vegetacional; ii) la existencia de ecotonos inestables (Pisano 1975), debido a la accesibilidad humana y susceptibilidad a las perturbaciones; iii) la ocupación del gradiente ambiental por familias de plantas cuyo patrón morfológico modula el patrón comunitario en algunas zonas; iv) la invasión de especies estrés tolerantes, provenientes de comunidades cercanas.

Por lo anterior, la relación entre las formas de crecimiento de las plantas y el ambiente físico en comunidades de bosques patagónicos no es el resultado de la formación de ensamblajes estables y fijos de especies adaptadas a un ambiente particular, sino que es un proceso dinámico, dependiente del "oportunismo" de ciertas especies para invadir hábitats rigurosos y cambiantes.

#### AGRADECIMIENTOS

A Eduardo Rapoport, Jorge Frangi y Cecilia Ezcurra por su orientación para la concreción de este trabajo. A Cecilia Ezcurra por la revisión del manuscrito y especialmente a Juan Armesto y a los revisores anónimos de la revista, quienes me ayudaron con sus sugerencias y mejoraron sustancialmente la calidad del manuscrito final.

#### LITERATURA CITADA

- AMBROSETTI J & E MENDEZ (1983) Los tipos biológicos de Raunkiaer en las comunidades vegetales de Río Turbio, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Deserta* 7: 12-39.
- ARMESTO JJ & J MARTINEZ (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.
- ARMESTO JJ, R ROZZI, P MIRANDA, & C SABAG (1987) Plant/frugivore interactions in South American temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- BARKMAN J (1987) Preliminary investigations on the texture of high arctic tundra vegetation. En: Huiskes A, Blom C & J Rozema (eds) *Vegetation between land and sea*:120-132. Dr. W. Junk Publishers, Boston.
- BARKMAN J (1990) A tentative typology of European scrub and forest communities based on vegetation texture and structure. *Vegetatio* 86: 131-141.
- BLANC P (1992) Les formes globales des plantes de sous-bois tropicaux et leur signification écologique. *Revue Ecologique (Terre Vie)* 47: 3-49.
- BEADLE N (1966) Soil phosphate and its role in molding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly. *Ecology* 47: 902-1007.
- BOELCKE O, D MOORE & F ROIG, eds (1985) *Transecta Botánica de la Patagonia austral*. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra. 733 pp.
- BRADSHAW A (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- BURGOS J (1985) Clima del extremo Sur de Sudamérica. En: Boelcke O, D Moore, & F Roig (eds) *Transecta botánica de la Patagonia austral*: 10-38. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra.
- CABRERA A & A WILLINK (1980) *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología, Monografía 13, General Secretariat of the Organization of American States, Washington, D.C.
- CAMPBELL B & M WERGER (1988) Plant form in the mountains of the Cape, South Africa. *Journal of Ecology* 76: 637-653.
- CODY M (1986) Structural niches in plant communities. En: Diamond J & T Case (eds) *Community ecology*: 381-405. Harper & Row, San Francisco.
- CODY M (1989) Growth-form diversity and community structure in desert plants. *Journal of Arid Environments* 17: 199-209.
- CODY M (1991) Niche theory and plant growth form. *Vegetatio* 97: 39-55.
- CORREA M, ed (1969-1984). *Flora Patagónica*. Tomos 2,3,4,5 y 7. Colección Científica del INTA VIII, Argentina.
- DAMASCOS M (1996a) Análisis morfológico-estructural en comunidades vegetales de la Patagonia austral. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina. 160 pp.
- DAMASCOS M (1996b) Patrones morfológicos y florísticos en los bosques andino-patagónicos de Argentina. *Ecología austral (Argentina)* 6:94-100.
- DANSEREAU P (1951) Description and recording of vegetation upon a structural basis. *Ecology* 32: 172-229.
- DIAZ S, A ACOSTA & M CABIDO (1992) Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science* 3: 689-696.
- DONOSO C (1993) Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. *Ecología Forestal*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 484 pp.

- FRANGI J & L RICHTER (1992) Los ecosistemas forestales de la Tierra del Fuego. *Vida Silvestre* (ICONA, España) 72: 36-46.
- FENNER M (1985) *Seed Ecology*. Chapman and Hall, London. 154 pp.
- FLORET C, M GALAN, E LE FLOC'H, G ORSHAN & F ROMANE (1987) Local characterization of vegetation through growth forms: Mediterranean *Quercus ilex* coppice as an example. *Vegetatio* 71: 3-11.
- GINOCCHIO R & G MONTENEGRO (1992) Interpretation of metameric architecture in dominant shrubs of the Chilean matorral. *Oecologia* 90: 451-456.
- GIVNISH T (1978) On adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. En: Tomlinson PB & MH Zimmerman (eds) *Tropical trees as living systems*: 351-380. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- GIVNISH T (1979) On the adaptive significance of leaf form. En: Solbrig O, S Jain, G Johnson & P Raven (eds) *Topics in plant population biology*: 375-407. Columbia University Press, New York.
- GIVNISH T (1984) Leaf and canopy adaptations in tropical forest. En: Medina E, H Mooney & C Vazquez-Yañez (eds) *Physiological Ecology of Plants in the Wet Tropics*: 51-84. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- GIVNISH T & G VERMEIJ (1976) Size and shape of liane leaves. *American Naturalist* 110: 743-777.
- GOLUBEV V (1987) The ecobiological structure of a mediterranean petrophyte steppe on the southern coast of Crimea. *Vegetatio* 71: 21-32.
- GOMEZ I, G GALLOPIN & M GROSS (1987) Predicciones del peso seco y área foliar en tres especies del género *Nothofagus*. *Ecología* (Argentina) 8: 69-80.
- GOUCHENOUR M (1985) Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 852-863.
- GRIME J (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley, England. 221 pp.
- GUTIERREZ E, V VALLEJO, J ROMANA, & J FONS (1991) The subantarctic *Nothofagus* forest of Tierra del Fuego: Distribution, structure and production. *Oecologia Aquatica* 10: 351-366.
- HALLE F, R OLDEMAN & P TOMLINSON (1978) *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer-Verlag, New York. 439 pp.
- HALLOY S (1990) A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science* 1: 291-304.
- HERRERA C (1992) Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446.
- HORN H (1971) *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 144 pp.
- KALELA E (1941) *Über die Holzarten und die durch die Klimatischen Verhältnisse verursachten Holzartenwechsel in die Waldern Ostpatagoniens*. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae, Series A*, 2: 5-151.
- KEDDY P (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- KNIGHT D (1965) A gradient analysis of Wisconsin prairie vegetation on the basis of plant structure and function. *Ecology* 46: 744-747.
- KNIGHT D & O LOUKS (1969) A quantitative analysis of Wisconsin forest vegetation on the basis of plant function and gross morphology. *Ecology* 50: 219-223.
- KUMEROW J, G MONTENEGRO & D KRAUSE (1981) Biomass, Phenology, and Growth. En: Miller P (ed) *Resource use by Chaparral and Matorral. A comparison of vegetation function in two mediterranean type ecosystems*: 69-95. Springer-Verlag, New York.
- LEISMAN M & M WESTOBY (1992) Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits-evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology* 80: 417-424.
- MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) *Catálogo de la flora vascular de Chile*. GAYANA, Botánica (Chile) 42: 1-35.
- MATTEUCCI S & A COLMA (1982) *Metodología para el estudio de la vegetación OEA, Serie de Biología*, 22. Washington, DC. 167 pp.
- MCQUEEN D (1966) The ecology of *Nothofagus* and associated vegetation in South America. *Tuatara* 22: 38-68.
- MONTALVO J, M CASADO, C LEVASSOR & F PINEDA (1991) Adaptation of ecological systems: compositional patterns of species and morphological and functional traits. *Journal of Vegetation Science* 2: 655-666.
- MOORE D (1983) *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson England, Missouri Botanical Garden, USA. 396 pp.
- MUELLER-DOMBOIS D & H ELLENBERG (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons Inc., New York. 547 pp.
- NIKLAS K (1992) Petiole mechanics, light interception by lamina, and "economy in design". *Oecologia* 90: 518-526.
- ORLOCI L & S STOFELLA (1986) A taxon-free numerical approach to the study of plant communities. *Annals of Arid Zone* 25: 111-131.
- ORSHAN G (1986) Plant form as describing vegetation and expressing adaptations to environment. *Annals of Botany* 44: 7-38.
- PARSONS D & A MOLDENKE (1975) Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. *Ecology* 56: 950-955.
- PARKHURST D & O LOUCKS (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* 60: 503-537.
- PISANO E (1975) Características de la biota magallánica derivadas de factores especiales. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Chile) 6: 124-135.
- PISANO E (1981) *Bosquejo Fitogeográfico de Fuego-Patagonia*. Anales del Instituto de la Patagonia (Chile) 12: 159-171.
- PISANO E (1985) Tipos de vegetación y fitoclimas en la transecta botánica de la Patagonia austral. En: Boelcke O, D Moore & F Roig (eds) *Transecta botánica de la Patagonia austral*: 541-556. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra.
- PONCE M (1982) *Morfología ecológica comparada de las Filicopsidas de las Sierras australes de Buenos Aires* (República Argentina). *Revista de la Sociedad Argentina de Botánica* 21: 187-211.
- POPMA J, J BONGERS & M WERGER (1992) Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. *Oikos* 63: 207-214.

- PREMOLI A (1991) Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Foster) Oerst. del noreste andino-patagónico. *Bosque* (Chile) 12: 53-59.
- RAMIREZ C, M CORREA, H FIGUEROA, & J SAN MARTIN (1985) Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el centro sur de Chile. *Bosque* (Chile) 6: 55-73.
- RAUH W (1939) Über polsterformigen wuchs. *Nova Acta Leopoldina. Neve Folge* 7: 267-508.
- RAUNKIAER C (1934) The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon, Oxford. 632 pp.
- REYMENT R, R BLACKITH & N CAMPBELL (1971) *Multivariate Morphometrics*. Academic Press, London. 233 pp.
- ROIG F, J ANCHORENA, O DOLLENZ, A FAGGI & E MENDEZ (1985a) Las comunidades vegetales de la transecta patagónica austral. En: Boelcke O, D Moore, & F Roig (eds) *Transecta Botánica de la Patagonia austral*: 350-456. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra.
- ROIG F, O DOLLENZ & E MENDEZ (1985b) La vegetación en los canales. En: Boelcke O, D Moore & F Roig (eds) *Transecta Botánica de la Patagonia austral*: 520-539. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra.
- ROMANE F (1987) Efficacité de la distribution des formes de croissance des végétaux pour l'analyse de la végétation. These Doctoral, Centre d'études phytosociologiques et écologiques L. Emberger, Montpellier, France. 144 pp.
- RUTHSATZ B (1978) Las plantas en cojín de los semidesiertos andinos del Noroeste Argentino. *Darwiniana* 21: 492-539.
- RUSCH V (1993) Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 131-141.
- SCHMID B (1992) Phenotypic variation in plants. *Review. Evolutionary Trends in Plants* 6: 45-60.
- SCHMALTZ J (1991) Deciduous forest of southern south America. En: Rohrig E & D Ulrich (eds) *Ecosystems of the world 7. Temperate deciduous forest*: 557-578. Elsevier, Tokio.
- SEIBERT P (1985) Ordenamiento fitogeográfico y evaluación territorial. En: Boelcke O, D Moore & F Roig (eds) *Transecta botánica de la Patagonia austral*: 520-539. CONICET, Argentina; Instituto de la Patagonia, Chile; Royal Society, Inglaterra.
- SEJZER D (1973) Variación de caracteres estructurales y funcionales en comunidades vegetales chaqueñas. *Ecología* (Argentina) I: 25- 28.
- SIEGEL S (1956) *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Mc Graw-Hill Book Company, New York. 234 pp.
- SIMPSON B & C TODZIA (1990) Patterns and processes in the development of the high andean flora. *American Journal of Botany* 77: 1419-1432.
- STEWART D & P WEBBER (1981) The plant Communities and their environments. En: Miller P (ed) *Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two mediterranean type ecosystems*: 43-67. Springer-Verlag, New York.
- TURNER L & TAN H (1991) Habitat-related variation in tree leaf form in four tropical forest types on Pulau Ubin, Singapore. *Journal of Vegetation Science* 2: 691-698.
- VEBLEN TT & F SCHLEGEL (1982) Reseña ecológica de los bosques del Sur de Chile. *Bosque* (Chile) 2: 73-115.
- VEBLEN TT & D LORENZ (1987) Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forest in northern Patagonia. *Vegetatio* 71: 113-126.
- VEBLEN TT & D LORENZ (1988) Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, 78: 93-111.
- VEBLEN TT & V MARKGRAF (1988) Steppe expansion in Patagonia? *Quaternary Research* 30: 331-338.
- WALLER D M (1988) Plant morphology and reproduction. En: Lovett Doust J & L Lovett Doust (eds) *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*: 203-227. Oxford University Press.
- WEBB J (1968) Environmental relationships of the structural types of australian rain forest vegetation. *Ecology* 49: 296- 311.
- WEINBERGER P (1973) The regeneration of the araucano-patagonic *Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions. *Flora* 162: 157-179.

## APENDICE I

Número de especies de las distintas familias en la vegetación presente a los 51° S. Las familias se ordenaron según su distribución en el gradiente de precipitación entre 74° y 68° W. (Bosques deciduos de *Nothofagus pumilio* de Santa Cruz (Np1) y de Ultima Esperanza (Np2); Bosques deciduos de *Nothofagus antarctica*, xéricos (Nax) y húmedos (Nah); Bosques perennifolios de *N. betuloides* de Ultima Esperanza (NbU) y del Archipiélago chileno (NbA); matorrales húmedos (Mh); matorrales de laderas (Ml); matorrales xéricos (Mx); matorrales secundarios (M2); pastizales húmedos (Ph); pastizales xéricos (E); desiertos andinos (D); murtillares (M); tundra montana pulvinada (T).

Number of species of different families in the vegetation present at 51° S. Families are grouped by their distribution along the precipitation gradient from 74° to 68° W. (Deciduous forests of *Nothofagus pumilio* of Santa Cruz (Np1) and of Ultima Esperanza (Np2); deciduous forests of *Nothofagus antarctica*, xeric (Nax) and humid (Nah); evergreen forests of *N. betuloides* of Ultima Esperanza (NbU) and of Chilean Archipiélago (NbA); humid scrubs (Mh); slope scrubs (ML); xeric scrubs (MX); forest derived scrubs (M2); humid grasslands (Ph); xeric grasslands (E); andean desert associations (D); heathland of *Empetrum rubrum* (M); wet meadows (T).

| Familia   | T | NbA | NbU | Mh | Nah | Np2 | Np1 | Nax | Mx | Ml | M2 | Ph | E  | D  | M  |
|---|---|-----|-----|----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|
| 1. Familias representadas en la zona xérica a métrica (200-800 mm de precipitación) |   |     |     |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Plumbaginaceae  |   |     |     |    |     |     |     | 1   | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| Rhamnaceae  |   |     |     |    | 1   |     | 2   |     |    | 1  |    |    |    |    | 1  |
| Rubiaceae   |   |     |     |    |     | 1   |     | 1   |    | 1  | 1  |    |    |    |    |
| 2. Familias representadas en la zona húmeda (> 800 mm de precipitación)             |   |     |     |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Araliaceae  |   | 1   | 1   | 1  |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Celastraceae  |   | 1   | 1   |    | 1   | 1   |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Centrolepidaceae  | 1 |     | 1   |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Desfontaineaceae  |   | 1   | 1   |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Droseraceae   | 1 |     | 1   |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Escallonaceae   |   | 1   | 1   |    | 2   | 1   |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Epacridaceae  | 1 | 1   |     | 1  |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Myrtaceae   | 1 | 2   | 1   | 2  |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Onagraceae  |   |     |     |    | 1   |     |     |     |    |    | 1  |    |    |    |    |
| Proteaceae  | 1 |     | 2   | 1  |     |     |     |     |    |    | 1  |    |    |    |    |
| Winteraceae   |   | 1   | 1   |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| 3. Familias representadas a lo largo de todo el gradiente de precipitación          |   |     |     |    |     |     |     |     |    |    |    |    |    |    |    |
| Berberidaceae   | 1 | 1   | 2   | 2  | 2   | 2   | 2   | 1   | 1  | 2  | 1  | 2  | 1  |    | 2  |
| Caryophyllaceae   |   | 1   |     |    |     |     |     |     | 1  | 2  |    |    | 2  |    |    |
| Compositae  | 6 | 3   | 5   | 5  | 12  | 4   | 4   | 11  | 10 | 19 | 18 | 14 | 15 | 13 | 15 |
| Cruciferae  |   |     |     | 2  | 3   | 4   | 4   | 4   | 5  | 5  | 3  | 2  | 5  | 4  | 3  |
| Cyperaceae  | 2 | 1   | 1   | 2  | 3   | 1   | 1   | 1   | 1  | 1  | 2  |    | 1  |    | 2  |
| Empetraceae   |   |     |     | 1  |     |     | 3   |     |    |    | 1  | 1  |    | 1  | 1  |
| Ericaceae   | 1 | 1   | 2   |    | 1   |     |     |     |    |    | 1  |    |    | 1  | 1  |
| Fagaceae  | 1 | 2   | 2   |    | 2   | 2   | 2   | 2   |    |    |    |    |    |    |    |
| Gramineae   | 2 | 4   | 2   | 5  | 9   | 5   | 8   | 14  | 19 | 35 | 20 | 25 | 22 | 10 | 10 |
| Gunneraceae   |   |     | 1   |    |     |     |     | 1   |    |    |    |    |    |    |    |
| Iridaceae   |   | 1   |     |    |     | 1   | 1   | 1   | 3  | 2  | 2  | 2  | 2  | 1  | 1  |
| Juncaceae   | 1 | 1   | 1   | 1  | 1   |     | 2   | 1   |    | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  |    |
| Liliaceae   | 1 | 2   |     | 1  |     |     |     |     |    |    |    |    | 1  |    |    |
| Orchidaceae   |   | 1   |     |    | 1   | 2   |     |     |    | 1  | 2  |    |    |    |    |
| Oxalidaceae   |   |     |     |    | 1   | 1   |     |     | 1  | 2  | 1  | 2  | 1  | 1  | 1  |
| Papilionaceae   | 3 | 1   |     |    |     | 1   | 1   | 1   | 2  | 5  | 4  | 2  | 3  | 4  |    |
| Ranunculaceae   | 2 | 1   | 1   |    | 2   |     | 2   | 3   | 2  | 3  | 5  | 2  | 2  | 2  |    |
| Rosaceae  | 1 |     | 1   | 2  | 3   | 3   | 3   | 5   | 1  | 7  | 5  | 4  | 2  | 1  | 2  |
| Santalaceae   | 1 |     | 1   |    |     |     |     |     |    | 1  |    |    |    |    |    |
| Saxifragaceae   | 1 | 1   | 1   |    | 1   | 1   |     | 1   |    | 1  |    | 1  |    | 1  | 1  |
| Scrophulariaceae  | 1 | 1   | 1   |    | 1   | 2   | 2   |     | 1  | 3  | 3  | 2  | 2  | 1  | 1  |
| Umbelliferae  | 3 |     | 1   |    | 2   | 1   | 1   | 1   | 3  | 8  | 6  | 7  | 5  | 3  | 5  |
| Valerianaceae   |   | 1   |     |    | 1   |     |     |     |    |    | 1  |    | 1  |    |    |
| Violaceae   | 1 |     |     | 1  | 1   | 1   | 2   | 1   | 1  | 1  | 2  |    | 1  |    |    |

## APENDICE II

Correlación (r) de las variables florísticas, ecológicas y fenológicas de los bosques

presentes a los 51° S con los ejes I, II y III del ACP. (\*:  $p < 0.05$ ).

Correlation (r) of floristic, ecological and phenological variables of forest present at 51° S with axes I, II and III of the PCA. (\*:  $p < 0.05$ ).

| Carácter                               | Ejes del ACP |         |          |
|--|--------------|---------|----------|
|  | I<br>r       | II<br>r | III<br>r |
| <b>1. Familias</b>                     |              |         |          |
| Berberidaceae                          | 0.00         | -0.44   | 0.06     |
| Celastraceae                           | -0.16        | -0.48   | 0.63     |
| Compositae                             | 0.12         | -0.68   | -0.48    |
| Cruciferae                             | 0.96*        | -0.09   | 0.02     |
| Cyperaceae                             | -0.20        | -0.44   | 0.16     |
| Empetraceae                            | 0.48         | 0.20    | -0.19    |
| Ericaceae                              | -0.91*       | -0.30   | -0.70    |
| Fagaceae                               | -0.57        | 0.38    | 0.21     |
| Gramineae                              | 0.81*        | 0.10    | -0.47    |
| Iridaceae                              | 0.49         | 0.77*   | 0.36     |
| Juncaceae                              | -0.07        | 0.27    | -0.53    |
| Liliaceae                              | -0.56        | 0.81*   | 0.09     |
| Orchidaceae                            | 0.07         | 0.15    | 0.9*     |
| Oxalidaceae                            | 0.28         | -0.35   | 0.77*    |
| Papilionaceae                          | 0.45         | 0.78*   | 0.40     |
| Plumbaginaceae                         | 0.40         | 0.07    | -0.61    |
| Ranunculaceae                          | 0.21         | 0.09    | -0.96*   |
| Rhamnaceae                             | 0.44         | 0.03    | -0.22    |
| Rosaceae                               | 0.94*        | -0.30   | -0.27    |
| Rubiaceae                              | -0.60        | 0.04    | 0.42     |
| Saxifragaceae                          | 0.40         | 0.07    | -0.61    |
| Scrophulariaceae                       | 0.46         | 0.32    | 0.69     |
| Umbelliferae                           | 0.37         | -0.87*  | 0.14     |
| Valerianaceae                          | -0.58        | 0.41    | 0.01     |
| Violaceae                              | 0.75*        | -0.13   | 0.64     |
| <b>2. Diversidad</b>                   |              |         |          |
| número de especies                     | 0.07         | -0.25   | 0.09     |
| número de Familias                     | -0.95*       | 0.25    | 0.09     |
| <b>3. Precipitación</b>                |              |         |          |
| tolerantes a la baja precipitación     | 0.88*        | -0.23   | -0.13    |
| intolerantes a la baja precipitación   | -0.94*       | 0.01    | 0.01     |
| indiferentes al nivel de precipitación | 0.50         | 0.82*   | -0.14    |
| <b>4. Altitud</b>                      |              |         |          |
| 0-500 m                                | -0.04        | -0.94*  | 0.02     |
| indiferentes                           | 0.84*        | 0.50    | 0.05     |
| <b>5. Sustratos</b>                    |              |         |          |
| orgánicos                              | -0.98*       | 0.50    | 0.10     |
| esqueléticos                           | 0.30         | 0.43    | -0.68    |
| borde del agua                         | -0.39        | -0.67   | -0.24    |
| indiferentes                           | 0.86*        | 0.08    | 0.01     |
| <b>6. Fenología</b>                    |              |         |          |
| floración primaveral                   | 0.63         | -0.20   | 0.40     |
| floración estival                      | -0.22        | -0.42   | -0.15    |
| floración otoñal                       | -0.95*       | 0.01    | -0.22    |
| floración amplia                       | -0.14        | -0.63   | -0.58    |