



BOLETIN TECNICO N° 34

UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE AGRONOMIA

ESTACION EXPERIMENTAL AGRONOMICA

Juan Gastó

COMUNIDADES DE TEROFITAS EN SUBSERES
POSTARADURA Y EN EXCLUSION EN LA ESTEPA
DE *ACACIA CAVEN* (MOL.) HOOK. ET ARN.

ALFREDO OLIVARES Y JUAN GASTO

ALTERACIONES AMBIENTALES Y DEL FRUTO
EN LA GERMINACION DE *ATRIPLEX REPANDA* PHIL.

AGUSTIN CRISTI Y JUAN GASTO

OCTUBRE, 1971

SANTIAGO - CHILE

COMUNIDADES DE TEROFITAS EN SUBSERES POSTARADURA Y EN EXCLUSION EN LA ESTEPA DE *ACACIA CAVEN* PHIL.

Alfredo Olivares E.* y Juan Gastó C.**

INTRODUCCION

Una de las formaciones más características de la zona central de Chile es la estepa de *Acacia cavén* o espinal. Esta formación adquiere un marcado desarrollo en regiones mediterráneas del país, donde se presentan condiciones edáficas caracterizadas por suelos planos o de una escasa pendiente, siendo algunas veces onduladas y de profundidad media o profunda.

El espinal en sí representa, hipotéticamente, una retrogradación de una formación clímax más evolucionada dominada por dos especies arbóreas que generalmente tienen mayor desarrollo y valor de importancia: *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria*. (Schmithuesen, 1956 y Oberdorfer 1960). La permanencia de *Acacia cavén* como especie dominante en ausencia, casi absoluta, de las dos especies latifoliadas recién mencionadas, representa una etapa final de equilibrio natural inferior al clímax climático y constituye por lo tanto un subclímax.

La estrata arbustiva superior domina sobre un horizonte inferior de plantas herbáceas. La estrata inferior aparece como subordinada al horizonte de mayor tamaño constituido por especies leñosas. Estas últimas son de mayor altura, raíces profundizadoras e interceptan la luz y la precipitación, originando microhabitats diferentes y muy variables, lo cual da como resultado un amplio espectro de microcomunidades características.

*Ing. Agr., M. S., Profesor Auxiliar de Manejo de Praderas.

**Ing. Agr. Ph. D., Profesor de Ecología. Casilla 1004, Facultad de Agronomía, Universidad de Chile, Santiago.

Las áreas de muestreo fueron objetivamente elegidas de acuerdo al lapso transcurrido desde la última labor cultural de rotura y preparación de suelo. Cada uno de estos sectores obedecen a intervalos, historia y uso diferentes. El hecho de estratificar el muestreo de cada sector, tiene relación directa con los objetivos del trabajo ya que, desde el punto de vista estadístico, hubiera sido preferible considerar cada sector como una unidad homogénea y muestrearlo al azar de una vez. Los valores promedios obtenidos serían una indicación válida para el total del área, pero indicaría muy poco de las características analíticas y sintéticas de las diferentes microcomunidades que componen cada sector.

Desde el punto de vista ecológico, se manifiesta como un hecho obvio la presencia de microcomunidades en las cuales predominan algunos grupos de especies y se encuentran ausente otros. En diversos trabajos de ecología se prefiere elegir sitios sobre la base de la uniformidad de los dominantes vegetacionales, sin importar mayormente la ubicación geográfica de ellos dentro del área en estudio (Kershaw, 1964). Cada uno de estos sectores de aspecto uniforme muestreados separadamente o en conjunto, representa las características del grupo de organismos que viven en microcomunidad. La división de estas microcomunidades es de por sí arbitraria, pero los valores que se obtienen no lo son por cuanto provienen de muestreos al azar.

A pesar de las imperfecciones que pudiera tener el método, proporciona un tipo de información mucho más realista, desde el punto de vista biológico, que la simple adición aritmética de los componentes estructurales de

varios stands que viven geográficamente muy próximos, pero de composición botánica completamente diferente.

Debe destacarse, sin embargo, que algunos autores consideran que las comunidades de terófitas presentan anualmente variaciones estructurales muy pronunciadas, aun cuando la tendencia general de la sucesión se mantiene. Heady (1956 y 1958) ha concluido que las terófitas constitutivas de praderas mediterráneas presentan modelos característicos de sucesiones vegetales y pueden por lo tanto, ser utilizadas en la evaluación de la condición de la pradera; reconoce también, sin embargo que la composición botánica es muy variable de año en año. Cualquier estudio de estructura de la vegetación terófitica, debe, por lo tanto, incluir en alguna forma esta variabilidad.

MATERIAL Y METODO

El estudio se realizó en la sección Secano de la Hacienda La Rinconada de Maipú, de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile. El clima de este lugar se caracteriza por presentar una precipitación media anual de 304,1 mm y temperatura de 14,5°C (Gastó y Lazen, 1966). La característica principal del suelo donde se hizo el estudio, es su formación aluvial y su topografía plana con escasa pendiente (Figura 1).

El estudio general se dividió en tres partes principales: caracterización de las etapas sucesionales de la sere, determinación de las relaciones interespecíficas entre las terófitas residentes y las herbáceas perennes y descripción de la estrata de terófitas constitutivas de la comunidad arbustiva no modificada o exclusión.

La selección de las áreas que representan las diferentes etapas sucesionales se hizo en forma dirigida. Se seleccionaron sectores con antigüedad de la subserie conocida de: uno, dos, cinco, diez y veinte años desde el momento en que el ecosistema fue alterado mediante labores de destronque y rotura del suelo.

Cada una de estas etapas fue subdividida en sectores que habían sido sometidos a diferentes manejos y utilización. Además, todos estos sectores se mantuvieron antropogénica-

mente desprovistos de la estrata arbustiva mediante la eliminación con herramientas de tipo manual.

Los sectores, uniformes en cuanto a antigüedad, manejo y utilización, fueron estratificados para su muestreo de acuerdo a las microcomunidades más características que presentaban. Para hacer esto último se consideró la estructura de la vegetación herbácea que forma grupos biocenóticos homogéneos, simultáneamente con algunas características físicas del habitat.

La etapa sucesional de un año de antigüedad fue estratificada en dos sectores: uno dominado por *Amsimckia hispida* y *Erodium cicutarium* y otro en el cual además de la Boraginaceae se encontraba *Bowlesia uncinata*. En la correspondiente a dos años se estudió un área con predominancia de *Amsimckia hispida* y otra en la cual *Raphanus sativus* y la Boraginaceae se presentaban como codominantes.

La etapa sucesional de cinco años de antigüedad que se estudió corresponde a la vegetación herbácea de subserie resemebradas cinco años antes con *Lolium rigidum* y *Trifolium subterraneum* de las variedades Clare y Yarloop en la cual las especies introducidas no se establecieron satisfactoriamente. La superficie edáfica se presentaba uniformemente plana con pendiente suave. Sin embargo, ocasionalmente aparecían sectores con un microrrelieve de cavidades semejanado pequeños surcos. Allí se encontró una microcomunidad característica, que fue muestreada separadamente.

El sector de diez años estaba representado por la vegetación natural en terrenos sin microrrelieve. Otro sector contiguo fue manejado en forma diferente y presentaba microrrelieve semejanado pequeños surcos. Dos microcomunidades características se desarrollaban en este habitat general, una en la parte superior del microrrelieve y otra en la inferior. Algunos sectores muy pequeños circundantes a un camino de muy poco uso, presentaban una dominancia de *Trifolium glomeratum*. Estas microcomunidades son poco extendidas y se incluyeron en el presente estudio con el solo objetivo de investigar más profundamente sobre el comportamiento de la Papilionaceae en la pradera.

La subserie de veinte años fue estudiada en un sector originalmente ocupado por espinal que fue habilitado mediante el uso de maquinaria agrícola pesada. Esto trajo como consecuencia la formación de un microrrelieve muy característico. Este sector fue luego utilizado con cultivos y ganadería hasta que finalmente fue reinvasado por especies arbustivas originarias del lugar. Uno y dos años antes de la ejecución de este estudio, la vegetación arbustiva invasora fue nuevamente eliminada pero esta vez con herramientas manuales. Esto significó movimiento del suelo sólo en los sectores circundantes al lugar mismo donde cada uno de los individuos de especies arbustivas arraigaba.

El microrrelieve presentaba en algunas laderas microcomunidades dominadas por especies de menor desarrollo y la superficie del suelo con mayor porcentaje de grava, dando la impresión que se trataba de ambiente más desfavorable. Finalmente fue también analizada la exclusión circundante a los instrumentos meteorológicos, que se mantuvo durante todo este lapso sin la estrata arbustiva y sin pastoreo.

La segunda parte de este estudio, evaluó la influencia interespecífica de algunas especies herbáceas perennes exóticas al lugar que se utilizan comúnmente como cultivos forrajeros. Se determinó la estructura de la comunidad de plantas terófitas residentes en tres sectores en los cuales previamente fueron introducidos *Medicago sativa*, *Dactylis glomerata* y *Atriplex semibaccata*.

La tercera parte del estudio incluyó las mediciones de la vegetación herbácea en una exclusión de catorce años de antigüedad. Este sector previo a la construcción de la exclusión, fue terreno de pastoreo en el cual la estrata arbustiva era la dominante. La información que se dispone permite afirmar que no ha sido roturado anteriormente ni destronado. Al igual que en el caso anterior, esta área fue estratificada para su muestreo de acuerdo a las microcomunidades más características que en él se desarrollan. Se consideró para ello la gradiente biocenótica de acuerdo a su posición con respecto a la distancia del tronco y de la copa, como asimismo en relación a la luminosidad del microhabitat. Posteriormente se

ordenaron esquemáticamente las microcomunidades de acuerdo a la gradación de los dominantes principales.

Las comparaciones se hicieron mediante mediciones de frecuencia, densidad y dominancia simultáneamente con el cálculo de sus valores relativos respectivos. La suma de estas tres corresponde al índice de importancia relativa *IRI* que frecuentemente se utilizó en el trabajo.

RESULTADOS

Etapas sucesionales de la serie

Las características estructurales de la estrata herbácea varían en relación a la antigüedad de las subserie posteliminación del matorral natural y aradura. El análisis de las características de la vegetación de uno, dos, cinco, diez y veinte años después de la aradura, expresa los cambios ocurridos por la comunidad al desarrollarse las sucesiones vegetales secundarias (Cuadro 1).

Los sectores que fueron sometidos a labores de movimiento de suelo y eliminación de la vegetación en el año anterior, se presentan claramente formando dos stands diferentes en lo que a su dominancia se refiere. Ambas se presentan dominadas por *Amsimckia hispida*, pero en una de ellas la subdominante es *Erodium cicutarium* y en la otra *Bowlesia uncinata*. Existe, sin embargo, una tercera comunidad característica del primer año de la sucesión dominada y representada casi exclusivamente por *Raphanus sativus*. Esta comunidad no fue muestreada al primer año de sucesión por carecer de un área de esa antigüedad; sin embargo, se disponía de una de dos años cuyos resultados aparecen en este trabajo.

La comunidad dominada por *Amsimckia hispida* presenta un índice de importancia (*IRI*) de 251,9 para esta especie y de 48,1 para *Erodium cicutarium*. Los valores obtenidos por el muestreo indican que no se detectó en él ninguna otra especie; sin embargo, observaciones visuales permitieron comprobar la existencia, fuera de los límites de los cuadrantes de otras especies, pero en cantidades tan reducidas que desde un punto de vista sinecológico, resultan de escasa importancia.

La frecuencia de *Amsimckia hispida* fue 90%, indicando que la uniformidad de esta especie en el área muestreada es alta, *Erodium cicutarium* en cambio, presenta frecuencia sólo de 30% y dominancia de 0,48 gr/dm². Por lo tanto la Boraginaceae es dominante ya que, además de encontrarse uniformemente distribuida en el stand, presenta elevada densidad y dominancia.

Otro sector de un año de antigüedad, a pesar de incluir la misma dominante, presenta ocasionalmente *Bowlesia uncinata*. En este caso *Amsimckia hispida* tiene *MDI* muy elevado por cuanto alcanza un valor de 261,8. También su densidad es alta con un promedio de 0,8 individuos/dm² y la uniformidad en la distribución alcanza al 45% de frecuencia en comparación con *Bowlesia* que sólo tiene una frecuencia de 10%. Esto último indica que en solamente uno de cada diez cuadrantes muestreados aparece esta especie, y por lo tanto su presencia es ocasional.

Aquellos sectores en los cuales se eliminó la vegetación natural y se removió el suelo con dos años de anterioridad (Figura 2), presenta dos tipos de comunidad claramente diferentes. En una de ellas se midió *Amsimckia hispida* con *MDI* de 136,9 y *Raphanus sativus* con 163,1. La frecuencia de estas dos especies es 70 y 90%, respectivamente, dando una distribución ligeramente más uniforme para la Cruciferae. La dominancia indica también equiparidad en sus valores y sólo *Raphanus sativus* tiene mayor *MDI* debido a que esta especie contribuye con un peso de 2,38 gr/dm², en cambio *Amsimckia hispida* sólo lo hace con 1,19 gr/dm².

La segunda comunidad perteneciente a esta subserie tiene como especie dominante *Amsimckia hispida* con *MDI* de 283,8 y la frecuencia es de 100% lo cual indica alta uniformidad de distribución. Además su densidad es 2,7 individuos/dm² y su peso es 6,57 gr/dm². La especie subdominante, *Erodium cicutarium*, está representada por valores muy bajos lo cual indica que es acompañante ocasional de *Amsimckia hispida*.

Aquellos sectores cuya subserie se ha prolongado por un espacio de cinco años, presentan una estructura vegetacional característica dominada por *Amsimckia hispida* y *Erodium*

cutarium con *MDI* de 89,4. Entre las introducidas figura como codominante *Lolium rigidum* con *MDI* de 82,4 (Figura 3).

Erodium cicutarium se presenta distribuido uniformemente dado que la frecuencia calculada para esta especie en el stand es de 90%, y la Boraginaceae tiene una frecuencia de 100%, es decir, se encuentran uniformemente distribuidas en todo el stand. La densidad es relativamente alta y corresponde respectivamente a 3,0 y 4,3 plantas/dm². Otras especies que se presentan en el stand son *Trifolium glomeratum* y una Cruciferae, *Rapistrum rugosum*. También se encuentran ocasionalmente *Pectocarya lateriflora*, *Capsella bursa-pastoris* y *Medicago polymorfa* con *MDI* inferior a 5.

Los resultados del análisis vegetacional de esta comunidad indican que cinco años son suficiente para que se establezca un predominio marcado de las especies residentes del lugar. Las especies introducidas, en este caso *Lolium rigidum* y *Trifolium subterraneum*, reaccionan de manera diferente; las gramíneas se establecen en todo el sector, pero la Papilionaceae sólo se establece en condiciones de microrrelieve muy especiales. En las microdepresiones del terreno, donde presumiblemente las condiciones edáficas e hídricas son más favorables, se observa frecuentemente *Trifolium subterraneum*.

La Papilionaceae tiene en las condiciones indicadas *MDI* de 38,2 a pesar de no ser una especie dominante es, sin embargo, una especie fiel para este tipo de condiciones y por lo tanto sólo se desarrolla en ese microrrelieve. La especie dominante es *Lolium rigidum* con *MDI* de 143,4 y las dos especies introducidas suman en conjunto 181,6. Es interesante hacer notar este hecho por cuanto, sólo cuando se generan condiciones microambientales más favorables a las naturales del lugar, es posible introducir exitosa y persistentemente estas especies. *Erodium cicutarium* tiene *MDI* de 29,3 y *Medicago polymorfa* de 26,5. El valor de la Papilionaceae es notablemente superior pues significa un incremento de siete veces en relación al macrorrelieve. Dos especies invasoras que presentan *MDI* de cierta magnitud son *Raphanus sativus* y *Centaurea melitensis* con valores de 15,3 y 15,1,

respectivamente. Ocasionalmente se observa *Oxalis australis*, *Rapistrum rugosum* y *Capsella bursa-pastoris*.

La subserie de 10 años está dominada por *Erodium cicutarium* que presenta un índice de importancia de 300. Esto significa que su frecuencia, densidad y dominancia relativa tiene un valor de 100. Sus valores absolutos son 100%, 8,94 gr/dm² y 13,9 individuos/dm², respectivamente. Las cifras tan elevadas obtenidas para la Geraniaceae no significa necesariamente que se trate de una comunidad monófito, pues ocasionalmente se observan individuos de otras especies aun cuando con densidad, frecuencia y dominancia muy bajos.

En aquellas subseries de 10 años y con microrrelieve, se presentan dos comunidades estructuralmente diferentes. La biocenosis que corresponde a los sectores inferiores del microrrelieve, presenta un α total para *Medicago polymorfa* de 116,4 y en los sectores superiores 97,2. Este resultado está en concordancia con los valores de *Trifolium subterraneum* en la subserie de cinco años, la que también presenta valores de importancia más altos en las posiciones inferiores del microrrelieve. *Erodium cicutarium* tiene un α de 168,5 en la parte inferior y de 184,4 en el sector más alto. Los valores de importancia de *Hordeum murinum* y de *Capsella bursa-pastoris* son ligeramente inferiores en los lugares más bajos. *Amsimckia hispida* se encuentra ocasionalmente presente con valores de importancia muy bajos.

Medicago polymorfa está uniformemente distribuido en los sectores inferiores del microrrelieve, esto lo corrobora la frecuencia que es de 100% en comparación con el sector superior donde es 30%, la densidad de plantas es también mucho mayor alcanzando a 14 plantas/dm², en cambio, en la parte superior del microrrelieve, es de sólo 0,7 plantas/dm². La dominancia presenta resultados opuestos pues el peso por dm² es de 0,10 gr. en la parte inferior y de 2,40 gr. en la parte superior. La dominancia de *Erodium cicutarium* es 6,23 gr/dm² en comparación a los sectores más altos donde sólo alcanza 1,53 gr/dm².

Densidades muy elevadas de plantas son indicativas de una alta producción de diséminulas y de sitios de germinación suficientes

y adecuados para la especie. Cualquiera de estas características actuando independientemente o en combinación produce como resultado densidades muy altas.

El mejor desarrollo de las especies, es decir, la mejor expresión de su capacidad plástica, proviene de la disponibilidad de condiciones ambientales del microhabitat donde se desarrolla el individuo en condiciones más favorables. Esto puede originarse de una menor interferencia por nutrimentos, humedad, luminosidad o exudados. En general un mayor desarrollo plástico del individuo se presenta simultáneamente acompañado de una producción más alta de diséminulas.

Los resultados indican que el habitat es más favorable para el desarrollo de *Erodium cicutarium* en los sectores más bajos, ya que es allí donde alcanza mayor tamaño. No obstante, ya sea por condiciones bióticas de competencia intraespecífica que influye en menor producción de semillas, o bien por modificaciones abióticas de cualquier origen que tengan incidencia en los sitios de germinación y desarrollo de las plántulas, se produce como resultado final una menor densidad poblacional de la Geraniaceae.

Entre las subseries de 10 años merecen especial atención algunos sectores dominados por *Trifolium glomeratum*. Esta papilionaceae es, a menudo, una especie característica de la estrata herbácea y su importancia sincológica se presenta a veces más destacada por cuanto es la única de este género de amplia distribución en la zona. Se encuentra corrientemente en forma de agrupaciones de plantas aisladas en algunos sectores característicos. Uno de éstos está constituido por los bordes de algunos caminos. A pesar de la poca significación en superficie ocupada por la comunidad dominada por esta especie y a lo errático de su distribución, se le incluyó en el presente estudio debido a su carácter de Papilionaceae y a la importancia de este grupo de plantas en la producción de materia seca y en la economía del nitrógeno.

La dominante principal de esta comunidad es *Trifolium glomeratum* y le corresponde un α de 227,3. En orden decreciente le sigue *Erodium cicutarium* con 38,9 y *Medicago polymorfa* con 28,6. Ocasionalmente se encuen-



Figura 1. Vista general del sector experimental donde se hizo el estudio. La nanofanerófito que aparece en primer plano corresponde a *Proustia cuneifolia* (octubre, 1969).

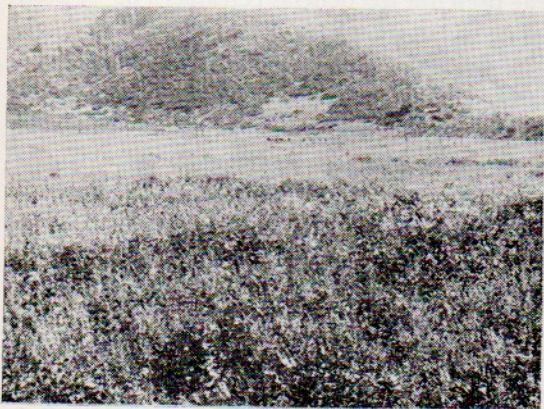


Figura 2. Sucesión vegetal secundaria de dos años dominada por *Raphanus sativus*. En el mismo sector pero más atrás aparece otra comunidad dominada por *Amsimckia hispida* (octubre, 1969).



Figura 3. Sucesión vegetal de cinco años. *Amsimckia hispida* es de menor desarrollo que en las subseres de uno y dos años y al mismo tiempo otras especies aparecen con mltos altos (octubre, 1969).

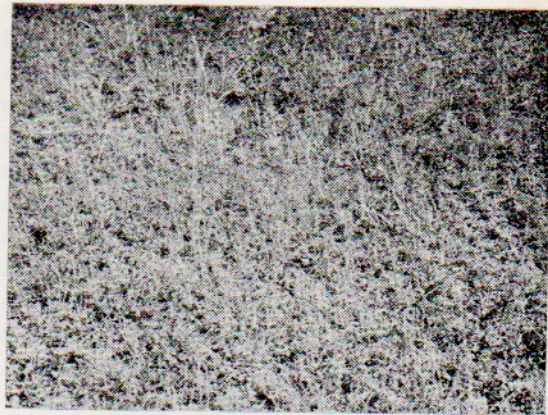


Figura 4. Vista general de la pradera natural de 20 años donde la especie dominante es *Erodium cicutarium* (octubre, 1969).



Figura 5. Subser de 20 años mostrando una microcomunidad de ambiente desfavorable dominada por *Gnaphalium ramosum* (octubre, 1969).



Figura 6. Subser de 20 años mostrando una microcomunidad dominada por *Amsimckia hispida* (octubre, 1969).

tra *Hordeum murinum* en densidades muy bajas. La densidad de la especie dominante alcanza a 27,6 plantas/dm², la frecuencia al 100% y la dominancia a 4,14 gr/dm². *Erodium cicutarium*, en cambio, presenta una densidad de 1,7 plantas/dm², pero su frecuencia es de sólo 60%, lo cual indica una distribución más irregular.

En la subsere de veinte años se puede observar cuatro microcomunidades vegetales diferentes. En una de éstas es notoria la dominancia casi absoluta de *Erodium cicutarium* de tamaño medio en la cual el *IMI* es de 300. Esta comunidad representa el mayor porcentaje de cubierta del suelo y sólo en sectores aislados se observan otras microcomunidades (Figuras 4 y 5).

La densidad de *Erodium cicutarium* es de 27 plantas/dm² y constituye la más alta observada en todos los lugares de muestreo. La uniformidad de esta especie es también alta ya que tiene una frecuencia de 100%. Otras especies también se encuentran presentes dentro del stand, pero sólo en densidades muy bajas, tanto, que no fueron registradas en ninguno de los cuadrantes de muestras. Entre estas plantas ocasionales se debe mencionar *Vulpia dertonensis*.

En zonas aisladas se encuentran sectores de sólo algunos dm² en los cuales se presenta un crecimiento mucho mayor de *Erodium cicutarium*. Aparentemente se trata de condiciones edafológicas más favorables para el desarrollo de esta especie. Su valor de importancia es similar al anterior alcanzando a 286,7, pero tiene además *Erodium moschatum* con un *IMI* de 13,2. La similitud de la composición botánica con la microcomunidad de mayor cobertura de estos sectores aislados, hace pensar en la posibilidad que se trate solamente de condiciones más favorables para el crecimiento en un período muy corto, ya que las densidades poblacionales no varían apreciablemente.

Otra de las microcomunidades está constituida por especies que presentan un desarrollo menor, dando la impresión que se trata de microhabitats desfavorables. Sobre la superficie del suelo se encuentra una concentración de grava mayor que en la generalidad de la superficie, y al mismo tiempo, a la ubi-

cación en las laderas del microrrelieve característico. Este microrrelieve es el resultado del destronque por medios mecánicos que se hizo veinte años antes. La especie dominante es *Gnaphalium ramosum* con un *IMI* de 150,1. Le sigue en importancia *Erodium cicutarium* con 70,6 y *Oxalis australis* con 33,6. Las Gramineae están representadas por *Trisetobromus hirtus* y *Vulpia dertonensis* con *IMI* de 18,2 y 14,8, respectivamente. *Cótula australis* y *Clarcia tenella* se presentan ocasionalmente. *Gnaphalium ramosum* es la especie más característica, dado que presenta una frecuencia de 100% y densidad 18,6 plantas/dm². *Erodium cicutarium* es también conspicuo y alcanza una frecuencia de 80% aun cuando su densidad es de tres individuos/dm². La Gramineae presenta frecuencias cercanas a 60%, pero con densidad muy baja.

Algunos sectores que aparentemente estuvieron cubiertos por plantas adultas de espinos y en las cuales hay síntomas evidentes de reciente remoción de tierra, presentan una composición botánica diferente. La microcomunidad está dominada por *Amsimckia hispida* la cual tiene *IMI* de 205,0; *Erodium cicutarium* presenta 47,4; *Trisetobromus hirtus* 25,1 y *Vulpia dertonensis* 18,3. *Gallium aparine* se presenta ocasionalmente. La frecuencia de *Amsimckia hispida* en esta microcomunidad es de 100% y su densidad 10,9 individuos/dm²; *Erodium cicutarium* presenta una frecuencia de 50% y densidad de 2,5 plantas/dm². *Trisetobromus hirtus* es conspicuo y aun cuando su frecuencia es de 40% y densidad 1,0 planta/dm², su dominancia es sólo de 0,07 gr/dm². *Vulpia dertonensis* tiene una densidad de 20 plantas/dm² y su dominancia es ligeramente superior a la anterior (Figura 6).

La subsere de veinte años en la cual la estrata arbustiva ha sido eliminada y al mismo tiempo se ha mantenido el sector como exclusión de ganado doméstico, está dominada por *Erodium cicutarium* el que presenta *IMI* de 268,2. Sólo una especie aparece como codominante y ésta es *Trisetobromus hirtus*, cuyo *IMI* es 31,2. Esta última especie es, si no la más importante, la más conspicua ya que por su altura sobresale en relación a la *Geraniaceae*.

En síntesis, los resultados generales de las

reacciones de las especies en función de la antigüedad de la cultisere, permite ordenarlas en seis grupos principales.

En primer lugar aparecen obviamente las especies invasoras entre las que se destaca una Boraginaceae, *Amsimckia hispida*. Su IDI es muy alto en las primeras etapas sucesionales, llegando a menudo, a presentarse como una dominante. A simple vista, da la sensación de una comunidad monófito. Esta especie es importante durante los dos primeros años, pero al quinto año su importancia decrece ostensiblemente,

al décimo es nula o accidental. En sólo un caso presentó un valor de importancia alto en la pradera de veinte años, pero esto, como se expuso anteriormente, es la consecuencia de condiciones de microhabitat ocasionada por remoción local reciente de tierra que coinciden con la erradicación de ejemplares de *Acacia caven*, por lo tanto, a pesar que la pradera es de una antigüedad de veinte años, *Amsimckia hispida* representa en realidad una cultisucesión de sólo uno a dos años de antigüedad (Figura 7).

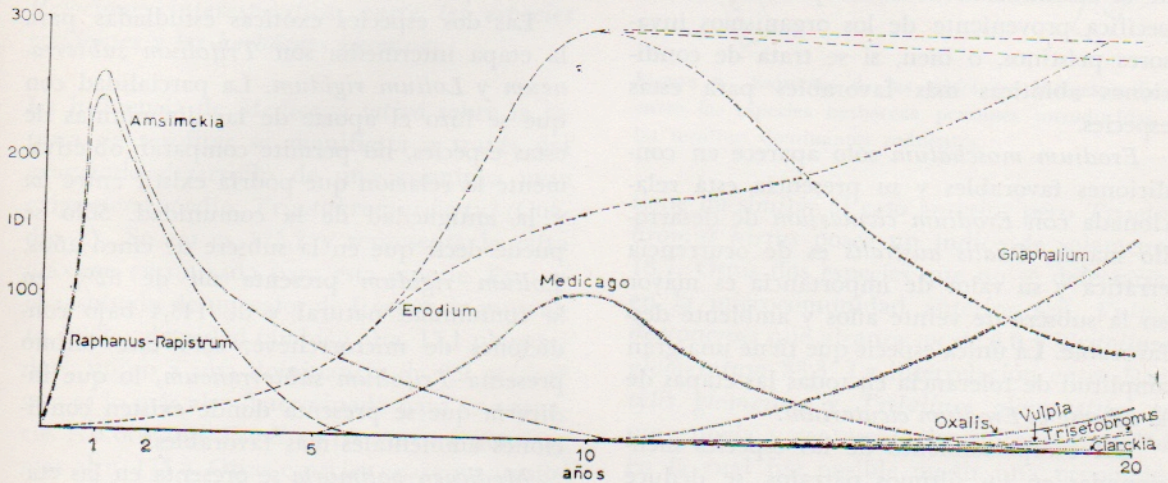


Figura 7. Esquema de las variaciones del índice de importancia de las especies estudiadas de acuerdo a la antigüedad de la subsere y al tratamiento de la pradera.

Raphanus sativus corresponde también a este grupo de plantas pristinas invasoras. Aun cuando los resultados no presentan IDI muy altos para esta especie en subsere de un año de antigüedad. Esto se debe a que en los terrenos disponibles de un año de antigüedad de la subsere no se encontró ningún sector con las características edáficas donde esta especie naturalmente se desarrolla. En subsere de cinco años se la encuentra presente, pero en cantidades mínimas.

Las especies más características de las etapas sucesionales avanzadas o de mayor antigüedad son: *Gnaphalium ramosum*, *Vulpia dertonensis*, *Trisetobromus hirtus*, *Oxalis australis* y *Erodium moschatum*.

Gnaphalium ramosum resalta por su preponderancia bajo condiciones ambientales desfavorables donde el componente abiótico se encuentra poco desarrollado, ya sea por con-

diciones inherentes al sustrato edáfico en el cual se inició la subsere o por razones microambientales y de manejo.

Trisetobromus hirtus es una gramínea que tiene sus meristemas apicales muy elevados y sufre por lo tanto cuando las condiciones de manejo de la pradera dan como resultado una presión de pastoreo muy alta. Esta especie es abundante en subsere antiguas de veinte años, que han sido sometidas a presiones livianas de pastoreo. *Vulpia dertonensis* es similar a la anterior, sólo que no es tan exigente en el habitat y debido a su morfología resiste presiones de pastoreo mayores.

Probablemente, la limitante al incremento del valor de importancia de estas dos gramíneas está centralizada específicamente en la tasa de inmigración y de natalidad de estas especies, puesto que, en la pradera de veinte

años, incluso en aquellos lugares donde se removió el suelo, su *IDI* es mayor. Este fenómeno indicaría que las condiciones para su crecimiento le son favorables. Sin embargo, esta explicación no descarta la hipótesis que a medida que aumenta la antigüedad de la comunidad pratense la densidad y dominancia de estas especies aumenta debido al constante incremento de las tasas de natalidad e inmigración.

Los resultados de este estudio no permiten explicar si este fenómeno es una consecuencia de la disminución de la competencia interespecífica proveniente de los organismos invasores prístinos, o bien, si se trata de condiciones abióticas más favorables para estas especies.

Erodium moschatum sólo aparece en condiciones favorables y su presencia está relacionada con *Erodium cicutarium* de desarrollo mayor. *Oxalis australis* es de ocurrencia errática y su valor de importancia es mayor en la subserie de veinte años y ambiente desfavorable. La única especie que tiene una gran amplitud de tolerancia en todas las etapas de la subserie es *Erodium cicutarium*.

Del comportamiento de las especies mencionadas en los últimos párrafos, se deduce la importancia que tienen las condiciones de manejo de la pradera, el microhabitat y la antigüedad de la sucesión, en la estructura pratense. En las primeras etapas sucesionales la composición botánica es similar, siendo la característica más importante la antigüedad de la subserie. En las últimas etapas, en cambio, los valores de importancia de las especies pueden ser muy diferentes dependiendo del manejo a que haya sido sometida la pradera lo que finalmente se traduce en diversos disclímaxes.

El tercer grupo de especies está representado por una sola, *Erodium cicutarium*. A pesar que se encuentra ocasionalmente en las etapas prístinas de la subserie, su localización es errática y su valor de importancia menor de 50 durante el primero y segundo años; en el quinto se eleva considerablemente y desde el décimo año adelante es preponderante. *Erodium cicutarium* representa una especie adaptada a condiciones ambientales intermedias y sucesiones avanzadas, teniendo a menudo *IDI*

cercanos a 300 y corrientemente superiores a 200. Bajo condiciones desfavorables otras especies aparecen como dominantes y en la subserie de veinte años la reemplaza *Gnaphalium ramosum*.

En aquellos lugares, donde la estrata arbustiva no es muy densa, se encuentra *Erodium cicutarium* a menudo con *IDI* elevados; en sectores con pastoreo en ambiente natural *Erodium* predomina ampliamente, pero en el sector sin pastoreo su presencia está acompañada de una subdominante *Trisetobromus hirtus*, que tiene *IDI*, relativamente bajo.

Las dos especies exóticas estudiadas para la etapa intermedia son *Trifolium subterraneum* y *Lolium rigidum*. La parcialidad con que se hizo el aporte de las diséminulas de estas especies, no permite comparar objetivamente la relación que podría existir entre *IDI* y la antigüedad de la comunidad. Sólo se puede decir que en la subserie de cinco años, *Lolium rigidum* presenta *IDI* de 82% en la comunidad natural y de 143,4 bajo condiciones de microrrelieve; sólo este último presenta *Trifolium subterraneum*, lo que indicaría que se presenta donde existen condiciones ambientales más favorables.

Medicago polymorfa se presenta en las etapas de cinco y diez años de antigüedad. Aun cuando en ninguna de ellas es realmente una especie dominante, en todas ellas es característica y es más abundante cuando existen situaciones microambientales ya sea de microrrelieve u otras. La influencia del manejo del habitat parece ser fundamental en el desarrollo sinecológico de la especie. Es extraña su ausencia en la subserie de veinte años y es posible que esto se deba a una intolerancia poblacional a las condiciones del medio que existe en subseries de esa antigüedad. La metodología del estudio hace pensar sin embargo que podría tratarse de condiciones de manejo del habitat desfavorable para el desarrollo de esta especie. En la subserie de veinte años estudiada no se encontró ningún microhabitat similar a aquellos en los cuales la especie era importante en las etapas de cinco y diez años.

Capsella bursa-pastoris se presenta en aquellas subseries de igual antigüedad a las que se encuentra la Papilionaceae, estando completa-

mente ausente en las otras. Sus valores de importancia son bajos por lo que no parece conveniente en esta ocasión profundizar más sobre su significado sinecológico.

El último grupo de especies representa a las de ocurrencia accidental o errática entre las que sobresalen *Gallium aparine*, *Clarkia tenella*, *Bowlesia uncinata*, *Cotula australis* y *Pectocarya lateriflora*. Se las clasifica dentro de este grupo por estar representadas con valores muy bajos y siguiendo modelos que a la fecha, no permiten explicación lógica.

Relaciones interespecíficas entre las especies residentes y las herbáceas perennes.

La influencia de *Medicago sativa* sobre la estrata de terófitas se manifiesta a través del exagerado desarrollo de una gramínea muy exigente al medio, *Trisetobromus hirtus* (Cuadro 2). Su *IMI* es 125,7 y representa la cifra máxima encontrada para esta especie. Esto es el resultado de un valor de frecuencia muy alto, 80% y densidad también alta, 17,1 plantas/dm², unido a una dominancia de 0,9 gr/dm² que es lo más alto determinado para esta especie. No obstante *Erodium cicutarium* tiene *IMI* más alto, 173,8. Otras especies aparecen acasualmente en el sector pero no fueron detectados en los cuadrantes.

Cuadro 2

INDICE RELATIVO DE IMPORTANCIA (IMI) DE LAS TERÓFITAS RESIDENTES RESULTANTE DE LA INTERFERENCIA INTERESPECÍFICA DE HERBÁCEAS PERENNES INTRODUCIDAS

Especie Terófito Residente	Herbácea Perenne Introducida		
	<i>Atriplex semibaccata</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
Geraniaceae			
<i>Erodium cicutarium</i>	272,2	173,8	192,5
Graminaceae			
<i>Trisetobromus hirtus</i>	27,8	125,7	18,7
Papilionaceae			
<i>Trifolium glomeratum</i>			83,3

Dactylis glomerata presenta un nivel de interferencia opuesto al de la leguminosa perenne recién descrita. *Erodium cicutarium*

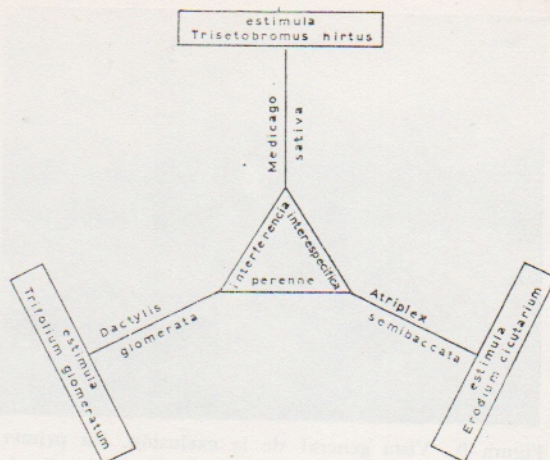


Figura 8. Esquema de las relaciones interespecíficas entre las especies herbáceas perennes introducidas y las terófitas dominantes residentes.

tiene *IMI* similar al caso anterior pero *Trisetobromus hirtus* posee un índice de solamente 18,7. Otras dos especies que no se detectaron en la microcomunidad anterior son, *Vulpia dertonensis* que alcanza *IMI* de 6,0 y *Trifolium glomeratum* 83,3. La interrelación entre *Dactylis glomerata* y *Trifolium glomeratum* es muy obvia y representa la única comunidad en la cual fue posible medir una preponderancia alta de alguna especie del género *Trifolium*. La frecuencia de esta especie es de 60% y su densidad de 4,7 plantas/dm². *Trisetobromus hirtus* sólo tiene frecuencia de 30% y densidad de 0,4 plantas/dm² pero *Erodium cicutarium* presenta valores elevados de frecuencia y densidad y poca dominancia.

La influencia de la población de *Atriplex semibaccata* sobre la pradera residente que ocupa los espacios donde no se encuentra la Chenopodiaceae, está dominada por dos especies herbáceas anuales. *Erodium cicutarium* representa 272,3 de *IMI* y *Trisetobromus hirtus* 27,8. La gramínea se encuentra desuniformemente distribuida ya que su frecuencia es de sólo 20%, en cambio, la densidad es de 1,4. *Erodium cicutarium* tiene una frecuencia de 100% y densidad 17,3 plantas/dm² (Figura 8).

Considerando los resultados de este estudio en conjunto, se aprecia que la interferencia proveniente de especies herbáceas perennes no residentes, constituye un mecanismo re-



Figura 9. Vista general de la exclusión. En primer plano aparece *Solanum tomatillo* y de fondo *Acacia caven* y *Proustia cuneifolia* (octubre, 1969).

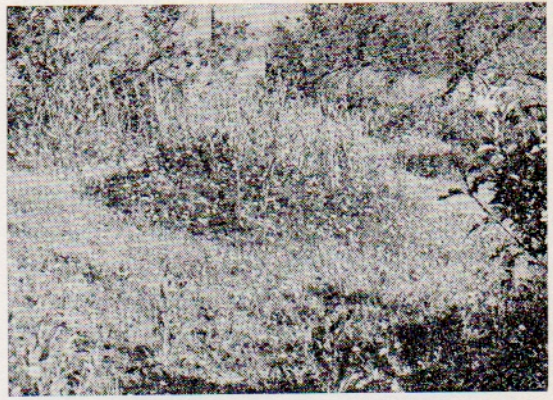


Figura 11. Microcomunidad dominada por *Erodium cicutarium* - *Amsimckia hispida* en un microhabitat favorable dentro de la exclusión (octubre, 1969).



Figura 10. Exclusión. Detalle del sector dominado por *Erodium cicutarium* en un claro del matorral (octubre, 1969).



Figura 12. Exclusión. Microcomunidad dominada por *Erodium cicutarium* en un claro del matorral y su alterno dominado por *Amsimckia hispida* desarrollándose bajo la copa de *Proustia cuneifolia* (octubre, 1969).

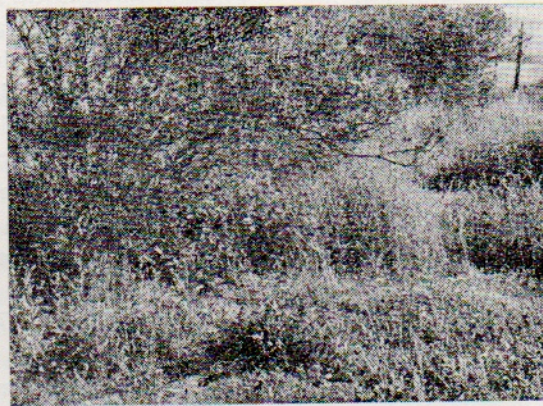


Figura 13. Vista general de la exclusión mostrando algunas microcomunidades características (octubre, 1969).



Figura 14. Detalle de la microcomunidad donde se desarrolla *Gallium aparine* como dominante (octubre, 1969).



Figura 15. Vista general del habitat donde se desarrolla la microcomunidad dominada por *Gallium aparine*.

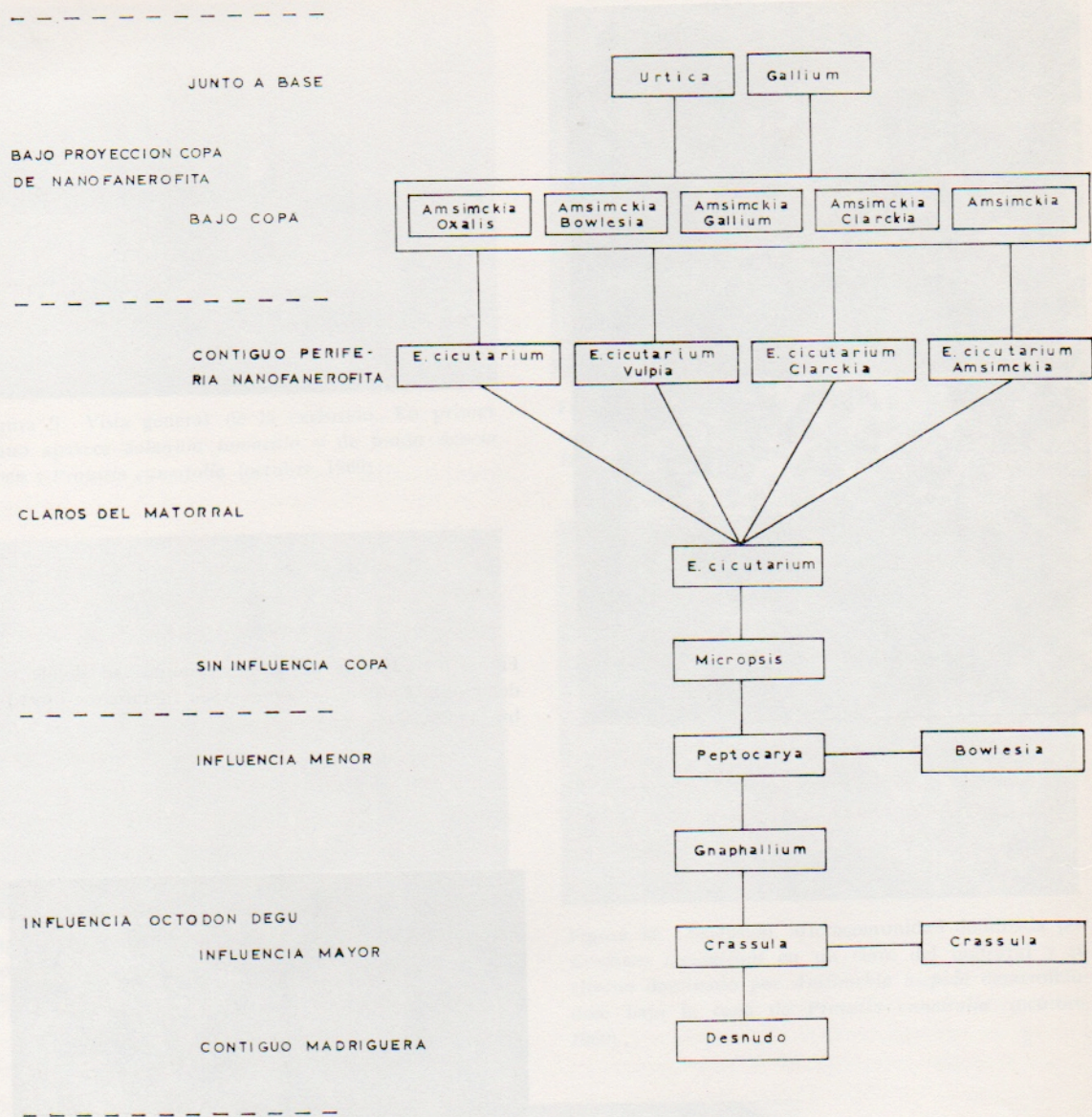


Figura 16. Esquema de las relaciones de las microasociaciones de la estrata herbácea en la comunidad arbustiva no modificada.

gulador de la estructura de la estrata herbácea anual.

La composición botánica se modifica considerablemente, tanto en magnitud de valor de importancia de cada especie, como en la presencia de otras especies.

Dactylis glomerata, gramínea perenne de sistema radicular fibroso, produjo el menor estímulo a *Trisetobromus hirtus*, gramínea anual de alto desarrollo y corrientemente indi-

cadora de buena condición de la pradera. Este aparente efecto negativo sobre la comunidad terofítica es contrarrestado por el incremento de *Trifolium glomeratum*, única Papilionaceae anual encontrada en las tres comunidades comparadas.

Medicago sativa estimula el incremento del m² de la gramínea anual hasta constituir casi el 50% de él. Las Papilionáceae anuales se encuentran totalmente ausentes.

Atriplex semibaccata estimula el mayor desarrollo de la Geraniaceae y la comunidad se encuentra marcadamente dominada por *Erodium cicutarium*. *Trisetobromus hirtus* se presenta conspicuamente aunque en proporción relativamente baja.

Estrata de terófitas constitutiva de la comunidad arbustiva no modificada. Exclusión.

La vegetación del sector no pacido por ganado doméstico presenta dos estratas características, una arbustiva y otra herbácea anual. La especie dominante en altura y densidad es *Acacia caven*, constituida por individuos de mediano desarrollo, comúnmente no mayores de 2,5 m. de altura. Como subdominante de esta estrata aparece *Proustia cuneifolia*, compuesta de menor tamaño que comúnmente no sobrepasa 1,5 m. de altura, pero abundantemente ramificada desde la base. También ocasionalmente se observa la presencia de *Solanum tomatillo* (Figuras 9 a 15).

El porcentaje de cubierta de copa varía considerablemente a través de este sector. Algunas áreas se encuentran con una cubierta cercana al 100%, pero contigua a ellas aparecen claros sin vegetación leñosa, donde la intensidad lumínica es mayor.

La vegetación arbustiva ejerce una influencia marcada sobre la estrata herbácea. Esta estrata inferior es desuniforme y presenta grupos característicos de especies en cada lugar (Figura 16).

Los resultados de este estudio (Cuadro 3) no permiten dilucidar de una manera objetiva, las verdaderas causas de estas microcomunidades. No obstante, la simple observación de los diversos sectores de la exclusión, permiten comprender que ello obedece a la existencia de varios microhabitat; siendo la vegetación terófitica de cada lugar una consecuencia de ello. En un estudio posterior deberá analizarse la o las relaciones que existen entre el medio físico donde se desarrolla cada microcomunidad.

Octodon degu es un roedor que se alimenta principalmente de vegetales y durante los meses de verano es un ávido consumidor de semillas de algunas especies herbáceas. Por lo tanto, es responsable en parte de estas microco-

munidades, ya que algunos sectores inmediatamente circundantes a las cavidades donde construye su madriguera, se encuentran completamente desprovistos de vegetación.

Inmediatamente contiguo a los sectores desprovistos de vegetación aparece una microcomunidad característica. Esta microcomunidad es de escaso desarrollo y se encuentra dominada por *Crassula closiana*, además de algunos ejemplares ocasionales de *Gnaphalium ramosum* y otras. La especie dominante presenta una coloración rojiza.

Contiguo a estos sectores, se encuentran microcomunidades dominadas por la misma especie de la familia Compositae, pero en sectores aparentemente más favorecidos en las inmediaciones de las cavidades no habitadas de degües. Las subdominantes son *Gnaphalium ramosum* y *Oxalis australis* y ocasionalmente aparecen otras especies. Tanto en esta comunidad como en la anteriormente descrita, la densidad de *Crassula closiana* es muy alta alcanzando en promedio a 110,8 y 115,8 plantas/dm² respectivamente.

La microcomunidad dominada por *Gnaphalium ramosum* se encuentra generalmente contigua a la dominada por *Crassula closiana* anteriormente descrita y tiene como subdominante a *Microopsis nana*, *Pectocarya lateriflora* y *Bowlesia uncinata*, en cambio, *Crassula closiana* se presenta sólo ocasionalmente.

En los lugares abiertos alejados de la proyección vertical de la copa de los arbustos, se presenta en forma característica una microcomunidad dominada por *Pectocarya lateriflora*. Como subdominante se encuentran *Crassula closiana* y *Oxalis australis*. Además aparecen otras especies entre las que destacan *Vulpia dertonensis*, *Gnaphalium ramosum*, *Microopsis nana* y *Sagina apetala*.

En planos abiertos con mayor influencia del arbusto, la microcomunidad característica está dominada por *Bowlesia uncinata*, la que se presenta acompañada de *Erodium cicutarium* y *Clarcchia tenella*, esta última con valores de importancia mucho más bajos.

La microcomunidad dominada por *Microopsis nana* se presenta contigua a la dominada por *Gnaphalium ramosum* y tiene una amplia gama de especies herbáceas acompañantes entre las que sobresalen *Erodium cicutarium*

INDICE DE IMPORTANCIA DE LAS ESPECIES DE LA ESTRATA HERBÁCEA DEL MATORRAL NATURAL LUEGO DE CATORCE AÑOS DE EXCLUSIÓN DE GANADO DOMÉSTICO. LAS MICROASOCIACIONES SE DENOMINAN A MENUDO EN EL CUADRO POR LA ESPECIE DOMINANTE

	Bajo cubierta arbustiva											
	Claros sin cubierta arbustiva					Bajo cubierta arbustiva						
	Inmediato madriguera		Mediato madriguera		Sin influencia de quies		Límite proyección*		Intermedio			
Entrada excavación	Adyacente excavación	Interior excavación	Pectocarya lateriflora	Bowlesia* uncinata	Micropsis nana	Erodium cicutarium	Erodium* Oxalis*	Erodium Volpina	Amsim-ckia hispida	Amsim-ckia oxalis	Clarkia tenella	Gallium aparine
Compositae												
<i>Gnaphalium ramosum</i>	27,3	32,6	222,0	22,8	7,0	2,1	14,6			8,9	11,7	
<i>Micropsis nana</i>	19,2	6,1	24,7	15,5		168,5	11,9				19,0	
<i>Cótula australis</i>						2,2		3,4	5,2	3,7	8,5	
<i>Sativa sessilis</i>			11,4			2,0			17,4	13,8	7,4	6,9
<i>Leuceria oligocfala</i> ?										14,1	6,7	2,2
Geraniaceae												
<i>Erodium cicutarium</i>					35,3	37,3	139,2	76,6		3,6		
<i>Erodium malacoides</i>												
Gramineae												
<i>Vulpia dertonensis</i>	3,1	5,4		16,4		6,7	21,5	21,7	5,9	23,4	10,0	26,4
<i>Trisetobromus hirtus</i>						6,3	9,8	22,8		18,1	7,3	18,5
<i>Koeleria phleoides</i>								10,4				3,2
Oxidaceae												
<i>Oxalis australis</i>	3,6	25,8		24,5		13,5	17,2	65,9	89,2	129,5	22,7	33,8
Boraginaceae												
<i>Amsimckia hispida</i>					7,0	2,0	1,6	18,5	66,0	24,4	14,2	15,2
<i>Pectocarya lateriflora</i>	11,1		17,2	156,0		36,1	37,4	4,5		36,1	11,7	
Papilionaceae												
<i>Medicago polymorpha</i>						2,2		2,9				
Umbeliferac												
<i>Bowlesia uncinata</i>			15,7	3,9	118,0					7,7	16,2	15,2
Onagraceae												
<i>Clarkia tenella</i>												
<i>Oenothera contorta</i>		5,3		5,8	25,6	10,8	3,1	12,7	4,4	8,8	124,6	5,6
Var. <i>apilobioides</i>						4,1					1,6	
Rubiaceae												
<i>Gallium aparine</i>		9,9		2,8		2,1	16,5	8,0		4,5	6,8	171,2
Crassulaceae												
<i>Crassula closiana</i>	228,7	197,8	8,7	31,5			4,7				1,4	
Caryophyllaceae												
<i>Sagina apetala</i>		5,4		12,4			1,6					
Portulacaceae												
<i>Calandrina compressa</i>												
Otras	6,5	11,7		8,6	7,0	6,5	18,9	8,0	11,9	2,8	29,7	2,4

*El valor indicado para cada especie no incluye lo correspondiente a dominancia relativa.

Pectocarya lateriflora, *Oxalis australis* y *Clarkia tenella*.

En los lugares abiertos localizados fuera de la proyección de la copa de los arbustos y más alejados de las cavidades hechas por *Octodon degu* se presentan microcomunidades características dominadas por *Erodium cicutarium* con un promedio de MDI de 139,2. Como codominante están *Pectocarya lateriflora*, *Vulpia dertonensis*, *Gallium aparine* y *Oxalis australis*.

A menudo *Erodium cicutarium* se presenta asociado a otras especies, las cuales alcanzan un desarrollo de su MDI considerable. A este respecto cabe mencionar la microcomunidad de *Erodium cicutarium* con *Oxalis australis* en la cual aparecen además, ocasionalmente, algunos individuos de *Vulpia dertonensis* y *Amsimckia hispida*. A menudo sin embargo, *Erodium cicutarium* se asocia con *Vulpia dertonensis*, la cual llega a valores de MDI tan altos como 150,8 y constituye la dominante principal. Bajo estas condiciones *Trisetobromus hirtus* puede ser también importante simultáneamente con *Oxalis australis* y *Pectocarya lateriflora*.

Erodium cicutarium se presenta además en dos microasociaciones características de escaso desarrollo y por esta razón no fue posible muestrearlas, sin embargo, parece conveniente mencionarlo. Una de las microbiocenosis es la dominada por *Erodium cicutarium*-*Clarkia tenella* y la otra es dominada por *Erodium cicutarium*-*Amsimckia hispida*. Esta última está localizada en sectores bajo la línea de proyección de la copa de los arbustos.

Clarkia tenella aparece como dominante en sectores cubiertos por la copa de los árboles y junto a ella *Micropsis nana* y *Oxalis australis* presentan también valores de importancia.

Oxalis australis alcanza a veces valores de importancia muy altos en los sectores más internamente localizados bajo la proyección de la copa de los arbustos. En estas condiciones se presentan como codominantes *Pectocarya lateriflora*, *Amsimckia hispida*, *Vulpia dertonensis* y *Trisetobromus hirtus*.

Amsimckia hispida está como dominante en otras microcomunidades de mayor tamaño, las cuales no fue posible medir; entre ellas

cabe destacar *Amsimckia-Bowlesia* y *Amsimckia-Clarkia*.

En los lugares más protegidos y cercanos a los troncos de los arbustos en especial de *Acacia cavendishii*, *Gallium aparine* tiene valor de importancia muy alto. La morfología de esta planta que presenta en forma característica tallos muy débiles, requiere para su desarrollo ausencia de pisoteo o de soporte de otros vegetales de mayor firmeza. Bajo estas condiciones *Gallium aparine* tiene valores de importancia de 171 y se encuentra en conjunto con otras especies, cuyos valores de importancia son mucho menores y similares al de *Vulpia dertonensis*. Otras especies presentes son: *Amsimckia hispida*, *Trisetobromus hirtus* y *Bowlesia uncinata*.

Cabe destacar que todas estas especies, posiblemente con la sola excepción de la gramínea, se caracterizan por presentar una morfología no adaptada al pisoteo o daño mecánico proveniente de tránsito de animales mayores.

Trisetobromus hirtus aparece en algunos lugares muy protegidos como dominantes de un tipo de microcomunidades. Igual cosa ocurre con *Urtica dioica*, a pesar que ninguna de estas dos microcomunidades pudieron ser medidas.

Considerando los resultados en conjunto, se puede deducir que una de las influencias más importante en el ecosistema es la acción de *Octodon degu*. Este organismo favorece a algunas especies más que a otras. En las cercanías de las excavaciones de este roedor se presenta el suelo desnudo y es aquí donde se manifiesta la mayor aridez, luminosidad e intensidad de la acción del degú. En estas condiciones aparece *Crassula closiana* con densidades muy altas. Las microcomunidades dominadas por esta especie se desarrollan en lugares tan particulares debido a una menor competencia de otras especies de menor desarrollo. La ausencia de estos últimos podría deberse a la falta de semilla por consumo excesivo del roedor en los lugares más frecuentados por él. Sin embargo, es posible también, que la verdadera causa de la presencia de *Crassula closiana* sea de naturaleza abiótica y que sólo se desarrolle donde las condiciones del microhabitat le sean favorables.

Gnaphalium ramosum y *Micropsis nana* se

desarrollan también en microhabitats muy modificados por degú. Otra especie, *Pectocarya lateriflora*, es estimulada en las cercanías a las excavaciones. Sin embargo, sus límites de tolerancia son amplios y se la encuentra con m menores en microhábitats muy variados.

Otro grupo de especies características se relaciona aparentemente con la influencia directa de la estrata arbustiva. *Gallium aparine* sólo presenta gran desarrollo bajo y alrededor de los troncos de los arbustos. Sin embargo, ocasionalmente se presentan algunos individuos de esta especie en condiciones muy variadas de microhabitat.

Otras tres especies, *Oxalis australis*, *Amsimckia hispida* y *Clarckia tenella* parecen estar relacionadas con la densidad de la estrata arbustiva y sólo adquieren más desarrollo bajo estas condiciones, aunque ocasionalmente se les encuentra sin este tipo de influencia. Todas ellas presentan en común características morfológicas definidas esto es, una forma no adaptada al pastoreo y pisoteo: sus tallos son alargados y débiles, con meristemas apicales situados a varios centímetros sobre la superficie del suelo y la ausencia de meristemas basales activados que, además de resistir al pisoteo de herbívoros, pudieran alargarse bajo el estímulo de la remoción del follaje superior. Es posible que presenten también un tercer mecanismo que les favorezca, este es que el grado de aceptabilidad de sus órganos de reproducción sea bajo.

Un tercer grupo de especies se presenta en sectores contiguos al límites de la proyección vertical de la copa de los arbustos, entre ellos puede mencionarse *Erodium cicutarium*, *Vulpia dertonensis* y *Trisetobromus hirtus*. Todos ellos son característicos de condiciones ambientales favorables para el desarrollo de la vegetación, como por ejemplo buena luminosidad y baja influencia del herbívoro silvestre.

El cuarto grupo está constituido por varios organismos que presentan una distribución errática y a menudo m muy pequeño. *Medicago polimorfa*, *Calandrina compressa* y *Sagina apetala* pueden mencionarse entre ellos.

DISCUSION DE LOS RESULTADOS

La vegetación clímax original de la zona co-

rresponde a una fitocenosis compuesta por varias especies arbóreas pequeñas entre las que destacan *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria* (Follman y Matte, 1963; Schmithuesen, 1956 y Oberdorfer, 1960). El matorral característico de lo que Pisano (trabajo no publicado) llama estepa de *Acacia caven* o espinal, es sólo una retrogradación del bosque latifoliado que previamente existía en el lugar (Figura 17). Este matorral de *Acacia caven* puede retrogradar a otro de menor tamaño y desarrollo en el cual intervienen otras especies formando un matorral denso de menor altura. La causa de esta retrogradación es la acción de herbívoros, especialmente a través del pastoreo de animales domésticos y de la tala o corte de las especies que presentan mejores características maderables. Este matorral bajo continua sobre utilización, se transforma primero en un matorral abierto y finalmente se elimina la estrata leñosa. Esto trae como consecuencia la disminución de la competencia interestrata y por consiguiente un mayor desarrollo del horizonte herbáceo.

Si la presión excesiva del ambiente se reduce, las especies herbáceas logran adquirir un mayor desarrollo. todo lo cual, se traduce en cambios sucesionales progresivos de una comunidad dominada por terófitas.

Se puede de esta forma lograr una comunidad disclímax formada sólo por especies anuales, la cual, para mantener este carácter, debe mantenerse alterada antropogénicamente, con el objeto de evitar la invasión y desarrollo de especies leñosas, lo que con el tiempo terminarían por dominar la comunidad.

La sobreutilización continuada de la estepa de terófitas por ganado doméstico o vida silvestre, se traduce finalmente en retrogradación de la pradera. Las sucesiones vegetales deteriorantes que así se producen, pueden llegar a cambios tales, que signifiquen la total destrucción de la vegetación, la pérdida de protección del suelo y destrucción de ésta.

La vegetación arbórea y arbustiva es a menudo destruida por medios mecánicos mediante el empleo de maquinaria u otros medios. El terreno una vez se presenta libre de estos organismos es generalmente sometido a labores de aradura y de cultivadora y corrientemente sembrado de cereales u otros cultivos.

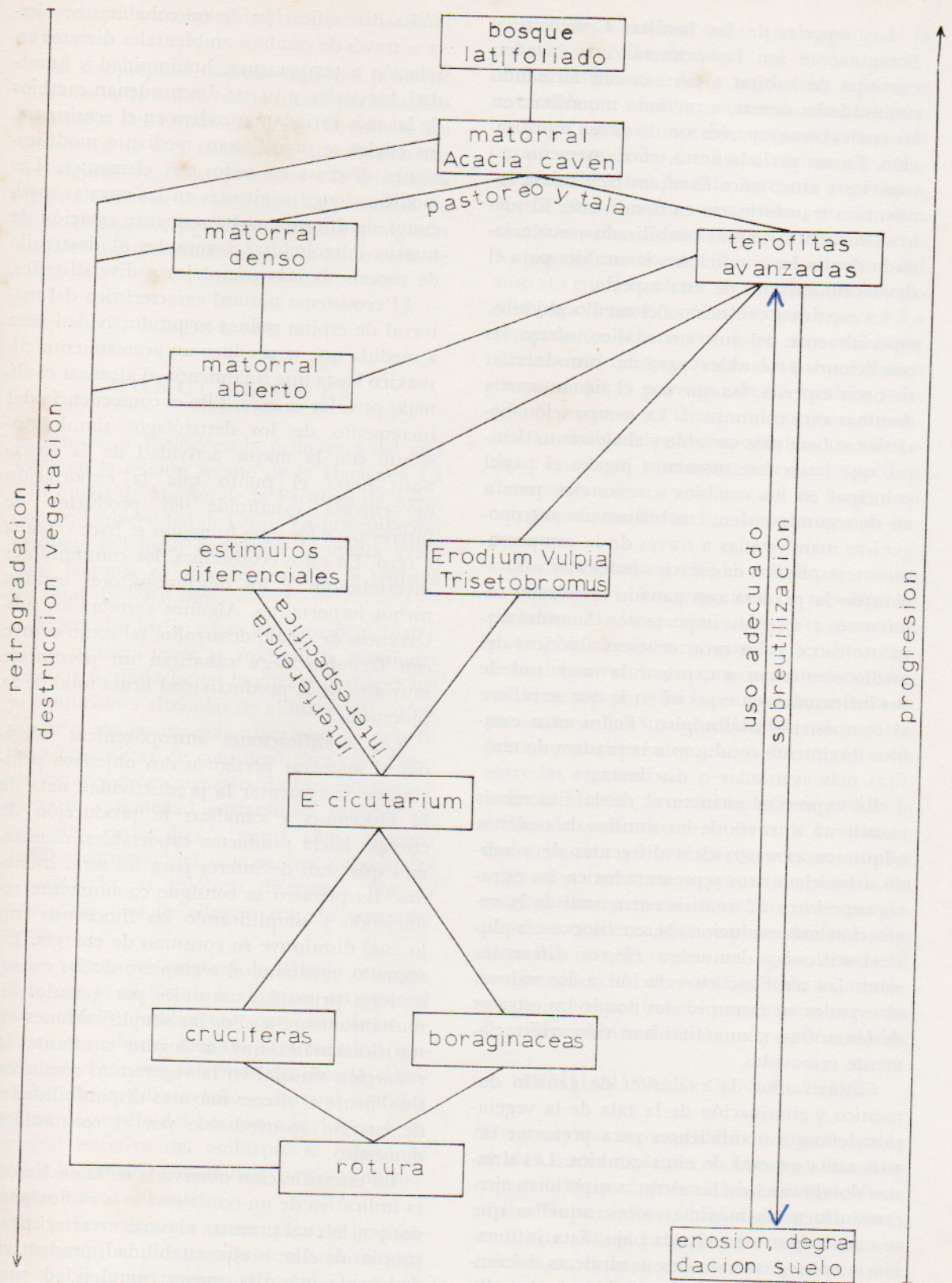


Figura 17. Esquema de las etapas sucesionales del matorral y de su retrogradación por influencia antropogénica.

Las especies de las familias Cruciferae y Boraginaceae son las primeras que invaden este tipo de habitat y permanecen formando comunidades densas, a menudo monófitas, en las cuales otras especies son de escasa significación. En un período corto, corrientemente no superior a cinco años *Erodium cicutarium* comienza a transformarse en dominante. El suelo se encuentra ya más estabilizado y evolucionado dando las condiciones favorables para el desarrollo exitoso de esta especie.

La continua evolución del medio abiótico, especialmente del sustrato edáfico, ofrece las condiciones favorables para la introducción de otras especies, las que con el tiempo van a dominar esta comunidad. La composición botánica se hace más variable y el elemento tiempo, que hasta este momento jugaba el papel principal en los cambios sucesionales, pasa a ser de segundo orden. Las influencias antropogénicas manifestadas a través de la competencia interespecífica de especies exóticas y utilización de la pradera con ganado doméstico comienzan a ser más importantes. Simultáneamente con ello las características abióticas del medio comienzan a expresar la magnitud de sus influencias, en especial en lo que se refiere al componente edafotópico. Todos estos cambios finalmente conducen a la pradera de terófitas más avanzadas o disclímax.

La expresión estructural de la fitocenosis manifiesta a través de las sinusias de terófitas adquieren características diferentes de acuerdo a los elementos representados en las estratas superiores. El análisis estructural de la vegetación más evolucionada, en fitocenosis pluriestratificadas demuestra efectos diferentes sobre las terófitas, en relación a los valores observados en comunidades donde las estratas de fanerófitas y caméfitas han sido arbitrariamente removidas.

Catorce años de exclusión de ganado doméstico y eliminación de la tala de la vegetación leñosa son suficientes para presentar un panorama general de estos cambios. Las sinusias dominantes de las estratas superiores ejercen influencias máximas sobre aquellas que se encuentran a nivel más bajo. Esta influencia es obviamente de dos naturalezas diferentes: diversificación de microhabitats e interferencia interespecífica.

La diversificación de microhabitat se ejerce a través de cambios ambientales directos en relación a temperatura, luminosidad y humedad, los cuales, a su vez desencadenan cambios de las más variada naturaleza en el ecosistema, los cuales se manifiestan mediante modificaciones diversas en todos sus elementos. Las modificaciones originadas en las estratas superiores significan simultáneamente creación de nuevos microhabitat favorables al desarrollo de zoocenosis más complejos y diversificados.

El ecosistema natural característico del matorral de espino reduce su productividad neta a medida que se produce un acercamiento climático hasta que finalmente, al alcanzar el clímax, su valor es cero. Ello es consecuencia del incremento de los detritófagos simultáneamente con la mayor actividad de la zoocenosis hasta el punto que la exportación de energía canalizada en productos de interés para los seres humanos se hace cercana a cero. En estos ecosistemas, los consumidores invertebrados y los descompositores ocupan nichos importantes. Algunos vertebrados subterráneos de escaso desarrollo, tal como ocurre con *Octodon degu* canalizan un porcentaje muy alto de la productividad bruta total de la biocenosis.

Las modificaciones antropogénicas inferidas al matorral persiguen dos objetivos principales: incrementar la productividad neta de la biocenosis y canalizar la producción de energía hacia productos exportables, ecosistemas que sean de interés para los seres humanos. Lo primero se consigue comúnmente reduciendo y simplificando las fitocenosis con lo cual disminuye su consumo de energía. Lo segundo, mediante el reemplazo de los consumidores primarios naturales por ganado. Simultáneamente a ello, las simplificaciones estratificacionales que se logran mediante la reducción sinusial en la vegetación, conducen finalmente a ofrecer mayores disponibilidades de energía aprovechable por el consumidor doméstico.

La estratificación observada en la exclusión es indicativa de un ecosistema más evolucionado, por lo cual presenta algunas características propias de ello: mayor estabilidad, productividad bruta más alta, mayor complejidad, productividad neta consumible por el hombre

muy baja y complejidad microasociacional muy alta.

La complejidad microasociacional proviene también de la interferencia intraespecífica. Los resultados del estudio indican claramente las relaciones de esta naturaleza que existen entre algunos vegetales perennes y la estructura de la fitocenosis de terófitas. La presencia de algunas especies perennes estimula a algunas anuales simultáneamente con la inhibición de otras.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

El estudio se realizó en la primavera del año 1969, en la sección secano de la Hacienda La Rinconada de Maipú, de la Facultad de Agronomía, Universidad de Chile. La precipitación mediana del lugar es 288,6 y la media 275,6 mm. Durante el año del estudio se registró un total de 168,6 mm.

El estudio incluye tres aspectos principales. En la primera parte se analizan la sucesiones vegetales secundarias en la estrata herbácea bajo condiciones alteradas de eliminación antropogénica de las sinusias superiores de caméfitas y fanerófitas. Se consideró para ello diversos sectores experimentales de historia conocida y de antigüedad postaradura variable de uno, dos, cinco, diez y veinte años. Algunos de ellos corresponden a presiones ambientales y características abióticas diferentes, por lo cual, cada uno de ellos es tratado separadamente.

La vegetación original de la zona retrogradada por la acción de herbívoros, en especial por animales domésticos y por corta de las especies que tienen mejores características maderables. En casos extremos significa la eliminación de la estrata leñosa, lo cual significa mayor desarrollo del horizonte herbáceo. Si la presión excesiva del ambiente se reduce, se puede lograr una comunidad disclímax formada por especies anuales.

La sobreutilización continuada de la estrata de terófitas por ganado doméstico o vida silvestre produce retrogradación de la pradera, y las sucesiones vegetales deteriorantes pue-

den llegar a cambios tales, que signifiquen la total destrucción de éste.

La destrucción de la vegetación arbórea y arbustiva por medios mecánicos, corrientemente para sembrar cereales, origina la invasión de pioneras de las familias Cruciferae y Boraginaceae. En un período corto no superior a cinco años *Erodium cicutarium*, comienza a transformarse en dominante. La continua evolución del medio abiótico, especialmente del sustrato edáfico, ofrece las condiciones favorables para la introducción de otras especies. La composición botánica se hace más variable y el elemento tiempo, que en los primeros años juega un papel principal en los cambios sucesionales, pasa a ser de segundo orden, en cambio las influencias antropogénicas manifestadas a través de la competencia interespecífica de especies exótica y utilización de la pradera con ganado doméstico comienza a ser más importante.

En la segunda parte del estudio se analiza la interferencia interespecífica de tres especies perennes: *Medicago sativa*, *Dactylis glomerata* y *Atriplex semibaccata*, con las terófitas residentes. Los resultados presentan ordenamientos diferentes para las fitocenosis de anuales en presencia de las introducidas, lo cual se interpreta como diferentes grados de interferencia entre las especies.

En la última parte del trabajo se estudia la estrata de terófitas constitutivas de la comunidad arbustiva no modificada o exclusión. La vegetación herbácea se presenta ordenada en microasociaciones características. La complejidad fito y zocenoética se presenta desarrollada al máximo, lo cual es una consecuencia de la diversificación de habitats y de la interferencia interespecífica. Se presenta un esquema de ordenamiento de estas microcomunidades.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The study was accomplished during the spring of 1969 under dryland conditions at "La Rinconada", Maipu, of the School of Agriculture of the University of Chile. During the year's study the annual precipitation registered was 168,6 mm, while the median is 288,6 mm and the mean, 275,6 mm.

The study includes three main parts. In the

first part, the secondary plant succession of the herbaceous strata are considered after the upper synusias of chamaephytes and phanerophytes have been anthropogenically removed. Several experimental areas of known history and age after plowing of one, two, five, ten and twenty years have been studied. Some of them have received several biocoenotic treatments and developed under different edaphotopic environments. Because of this, each one is analyzed separately.

The original vegetation is now retrograded under the influence of herbivores, especially domestic animals and by man cutting of the woody species. Under extreme conditions this means the elimination of the woody strata of vegetation and thus a greater development of the herbaceous layer of vegetation. If the excessive environmental pressure is later reduced, it could develop into a disclimax biocoenosis formed mainly by annuals.

Continued overgrazing of the therophytes by domestic livestock or wildlife causes range retrograding, and deteriorating ecological successions could finally cause the complete destruction of the ecosystem.

Mechanical destruction of shrubby vegetation, to seed cereals, causes the invasion of pioneers of the *Cruciferae* and *Boraginaceae* families. After a short period of time, in less than five years, *Erodium cicutarium* begins to be dominant. The continuous evolution of the abiotic environment, especially edaphotopic, produces favorable conditions for the invasion of other species. Botanic composition starts increasing in variability. The time factor, which during the first years is the main factor controlling successional changes, starts being of second importance. Anthropogenic influences, expressed through interspecific competition of exotic species, as well as the utilization and management of the range with domestic livestock, starts being more important.

The second part of the study analyses the interspecific interference of the resident therophytes with three perennials: *Medicago sativa*, *Dactylis glomerata* and *Atriplex semibaccata*. The results show different arrangement of the biocoenosis of resident annuals in presence of the introduced perennials. This is

interpreted as having a different degree of interference among the species.

The last part of this work studies the therophytes strata in non-modified biocoenosis or enclosure. The herbaceous vegetation is arranged in micro-associations well characterized. The biocoenotic complexity is developed to its maximum degree and this is a consequence of the microhabitat diversification as well as the interspecific interference. A scheme of the ordering of these microcommunities is presented.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la colaboración prestada en la clasificación de las especies al profesor Eugenio Sierra Rafols y al Práctico Agrícola señor Jorge Valdivia quien colaboró en la realización de este estudio.

Los autores desean dejar constancia y agradecen la participación del Ingeniero Agrónomo, M. S., don Edmundo Pisano V. quien inició la primera etapa de este trabajo sin la cual habría sido imposible realizar este estudio.

LITERATURA CITADA

- FOLLMAN, G. y V. MATTE. 1963. Estepas sin jirafas. Bol. 42. Universidad de Chile. 4 pp.
- KERSHAW, K. 1964. Qualitative and dinamic ecology. American Elsevier Publishing. N. Y. 183 pp.
- HEADY, H. 1956. Evaluation and measurement of the California annual type. Journal of Range Management 9: 25-27.
- . 1958. Vegetation change in the California annual type. Ecology 39: 402-416.
- OBERDORFER, F. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile. Flora et Veg. Mund. (Weinh) 2, 1.
- PISANO, E. Las comunidades vegetales de Chile. Mecanografiado, no publicado.
- SCHMITHUESSEN, J. 1956. Die raumliche Ordnung der Chilenischen Vegetation Bonn, Geogr. Abh, 17, 1.
- TALBOT, M., H. BISWELL, y A. HORMAY. 1939. Fluctuations in the annual vegetation of California, Ecology 20. 394-402.