

## EFFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA REGENERACIÓN DE ESPECIES LEÑOSAS DEL CHACO SERRANO E IMPLICANCIAS EN LA DISTRIBUCIÓN ACTUAL Y POTENCIAL DE BOSQUES

ANA I. PAIS BOSCH<sup>1,3</sup>, PAULA A. TECCO<sup>1,2</sup>, GUILLERMO FUNES<sup>1,2</sup> y MARCELO CABIDO<sup>1,2</sup>

**Summary:** The effect of temperature in the regeneration of Mountain Chaco woody species and implications on the current and potential distribution of forests. Temperature influences the distribution of woody species by acting on processes associated with the regenerative phase of the plants. We analyzed its influence on the altitudinal distribution of the montane Chaco woodland and its potential coexistence with high mountain *Polylepis* woodlands in the Sierras Grandes of Córdoba, at central western Argentina. We evaluated the regeneration of two tree species occurring in the montane Chaco woodland (*Ruprechtia apetala* and *Lithraea molleoides*) and the dominant tree in the high mountain woodlands (*Polylepis australis*), so spanning the complete altitudinal gradient of these mountain ranges (900-2700 masl). Species' potential germination was evaluated in the laboratory by germination essays under four thermo-periods, representing the temperatures along the altitudinal gradient. Seedling emergence and survival was additionally assessed in the field, across seven altitudinal sites. *P. australis* germinated in the four thermo-periods and in the seven altitudinal field levels. *L. molleoides* showed no germination at low temperatures (10/5°C) in laboratory, though germinated and survived throughout the altitudinal gradient in the field. *R. apetala* was the most restricted species, neither settling above 1500 m a.s.l. in the field nor germinating at low temperatures in the laboratory. Our results suggest that, at least in terms of sapling recruitment, the altitudinal belt between 1400-1700 m a.s.l. in the Sierras Grandes of Córdoba, has the potential to host a transitional community, with woody elements of both montane chaco and high mountain woodlands.

**Key words:** Regeneration, temperature, altitudinal gradient, Montane Chaco Woodland, upper limits of forests.

**Resumen:** La temperatura influye sobre los límites de distribución de las especies leñosas, actuando sobre los procesos asociados con la fase regenerativa de las plantas. Nos propusimos analizar su influencia en la distribución altitudinal del bosque chaqueño serrano y su potencial coexistencia con bosquesillos de altura en las Sierras Grandes de Córdoba. Se evaluó la regeneración a campo de dos especies del bosque serrano (*Ruprechtia apetala* y *Lithraea molleoides*) y la dominante en los bosquesillos de altura (*Polylepis australis*) abarcando el gradiente altitudinal completo de estas sierras (900-2700 m s.n.m.). En el laboratorio se evaluó la germinación bajo cuatro termo-períodos representativos de las condiciones del gradiente altitudinal. *Polylepis australis* germinó en los cuatro termo-períodos y en los siete niveles altitudinales en el campo. *L. molleoides* mostró nula germinación a bajas temperaturas (10/5°C) en el laboratorio, pero germinó y sus renovales sobrevivieron en todo el gradiente altitudinal en el experimento de campo. *Ruprechtia apetala* fue la más restringida, no estableciéndose por encima de 1500 m s.n.m. a campo, ni germinando a bajas temperaturas en el laboratorio. Los resultados obtenidos sugieren que, al menos en términos de reclutamiento y establecimiento de renovales, la franja altitudinal de 1400-1700 m s.n.m. de las Sierras Grandes de Córdoba, tiene potencialidad para albergar una comunidad de transición, con elementos leñosos del bosque serrano y de los bosquesillos de altura.

**Palabras clave:** Regeneración, temperatura, gradiente altitudinal, Chaco Serrano, límite superior de bosques.

<sup>1</sup> Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (CONICET-UNC). Casilla de correo 495, CP: 5000, Córdoba.

<sup>2</sup> Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales; Cátedra de Biogeografía; Universidad Nacional de Córdoba. Av. Vélez Sársfield 299, CP: 5000, Córdoba.

<sup>3</sup> Facultad de Ciencias Agrarias, Cátedra de Ecología Agraria. Universidad Nacional de Catamarca (UNCa). M. Quiroga 51, CP: 4700, Catamarca.

E-mail: aipais8@yahoo.com.ar

## INTRODUCCIÓN

El límite altitudinal en la distribución de los bosques (“timberline”, “tree-line”, o “forest line”), es uno de los patrones espaciales más obvios en la vegetación (Körner & Paulsen, 2004). Diferentes factores como la temperatura (Daubenmire, 1954; Ellenberg, 1963; Grace, 1977; Tranquillini, 1979), la longitud de la estación de crecimiento (Baig & Tranquillini, 1976; Hadley & Smith, 1990), la sensibilidad a heladas (Sakai & Larcher, 1987; Körner, 1998), y fallas en la reproducción (Holtmeier & Broll, 1992), han sido relacionados a esos límites. Recientemente Körner (1999) y Körner & Paulsen (2004) han señalado que la temperatura media de la estación de crecimiento es la variable más fuertemente relacionada con el límite altitudinal de los bosques. Las evidencias disponibles parecen sostener la hipótesis de un umbral térmico de 6,7°C para el crecimiento de árboles a grandes altitudes (Körner & Paulsen, 2004) y latitudes (Hobbie & Chapin III, 1998), común a diferentes regiones del mundo.

Diversos autores han señalado que la temperatura puede regular los límites de distribución de especies de plantas actuando sobre diferentes procesos asociados con la fase regenerativa (Despland & Houle, 1997; Hobbie & Chapin III, 1998). Esto sugiere que esta fase del ciclo de vida de las plantas puede actuar como la “etapa filtro” (*sensu* Houle, 1995, 1998), determinando la ubicación de las especies en el espacio y, de esta manera, el límite superior de distribución de los bosques.

La germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas son fases del ciclo reproductivo de las plantas de vital importancia para el mantenimiento y regeneración de sus poblaciones (Rees, 1997; Susko & Lovett-Doust, 2000). Dentro de los factores abióticos que controlan la germinación, la luz (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990; Baskin & Baskin, 1998; Kyereh *et al.*, 1999; Pons, 2000; Daws *et al.*, 2002) y la temperatura (Bell *et al.*, 1995; Baskin & Baskin, 1998; Probert, 2000) aparecen como los más relevantes, aunque su importancia relativa podría depender del ecosistema en cuestión.

El Distrito Chaqueño Serrano se presenta en montañas del centro y nor-oeste de Argentina (Cabrera, 1976; Cabido *et al.*, 2010). Se compone de pisos o zonas de vegetación distribuidos a lo largo del gradiente altitudinal de las sierras, entre 500 y

casi 3.000 m de altitud. El piso más bajo es el del Bosque Serrano, por encima del cual se presentan sucesivamente el Matorral Serrano y los Pastizales y Bosquecillos de Altura (Luti *et al.*, 1979). En la provincia de Córdoba el Bosque Serrano se extiende actualmente entre 400 y 1400 m s.n.m., y en su límite superior forma complejos ecotonos con los matorrales y pastizales. Sin embargo, ejemplares aislados de árboles característicos del Bosque Serrano, incluyendo especies arbóreas que dominan los bosques en el piso inferior, pueden observarse esporádicamente por arriba de ese límite. (Cabido *et al.*, 2010; Giorgis *et al.*, 2011a y b). A partir de los 1700 m s.n.m. se extienden los bosques de *Polylepis australis* Bitter, comunes en los niveles superiores del Distrito Chaqueño Serrano. Si bien se observan individuos aislados de esta especie hasta los 900 m s.n.m., sólo forma parches de extensión significativa por encima de 1700 m s.n.m. (Cabido & Acosta, 1985). Marcora *et al.* (2008) han reportado restricciones climáticas por debajo del límite óptimo de distribución de *P. australis* en el centro de Argentina, observándose la disminución de indicadores tales como vitalidad, productividad y masa de semillas, supervivencia de plántulas, crecimiento radial y germinación de semillas.

De lo expuesto se desprende que la franja altitudinal entre 1400 y 1700 m s.n.m. está desprovista de bosques, o al menos de parches más o menos extendidos de ellos. La causa que regula este patrón de distribución es aún motivo de controversia (Cingolani *et al.*, 2008; Giorgis, 2011a). En este trabajo se abordan algunos aspectos regenerativos que aportarían nueva información en relación a la influencia de los controles ambientales en los límites de distribución del Bosque Serrano y su potencial coexistencia con los bosquecillos de altura de *P. australis*. Específicamente, el objetivo del trabajo es analizar el potencial de germinación y establecimiento en dos especies representativas del bosque chaqueño Serrano (*Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. y *Ruprechtia apetala* Wedd.) y la dominante en los bosquecillos de altura (*P. australis*), bajo condiciones ambientales reales del gradiente altitudinal (campo) y frente a condiciones de temperatura y luz extremas (laboratorio). De este modo, nos proponemos responder: 1) si *L. molleoides* y *R. apetala* tienen la potencialidad de germinar y establecerse por encima del límite altitudinal actual del Bosque Serrano, y 2) si las tres

especies tienen el potencial de coexistir en parte del rango altitudinal actualmente desprovisto de bosques.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de estudio y especies*

El área de estudio se sitúa en la ladera oriental de las Sierras Grandes de Córdoba (aprox. 31°35'S, 64°45'O) a lo largo de un gradiente altitudinal ubicado entre 900 y 2700 m s.n.m. A lo largo del gradiente el clima es templado cálido a templado frío, con una marcada disminución de la temperatura media anual con la altitud, desde aproximadamente 15,7°C a 7,4°C (Marcora *et al.*, 2008) respectivamente, no habiendo períodos libres de heladas por arriba de los 1800 m s.n.m. (Cabido, 1985). Consecuentemente, las temperaturas medias anuales del suelo disminuyen progresivamente hacia los extremos superiores del gradiente altitudinal. Las precipitaciones varían entre 750 y 970 mm anuales (Cabido *et al.*, 1998), con concentración de las mismas entre los meses de noviembre y marzo (Capitanelli, 1979).

El área de estudio corresponde al Distrito Chaqueño Serrano y su vegetación se compone de un mosaico de comunidades que conforman pisos o zonas de vida (Luti *et al.*, 1979; Cabido *et al.*, 1998, Giorgis *et al.*, 2011). Entre los 500 y 1400 m s.n.m. se encuentra el Bosque Serrano, que tiene entre sus árboles más representativos a *Lithraea molleoides*, *Zanthoxylum coco* Gill. ex Hook. Et Arn., *Schinopsis haenkeana* Engl., *Acacia caven* Molina, *Condalia buxifolia* Reissek y *Ruprechtia apetala* (Luti *et al.*, 1979; Demaio *et al.*, 2002). A partir de los 1400 m s.n.m. aparece un piso discontinuo de matorrales, posiblemente de origen antrópico, y de composición florística variada. En distintos lugares de las sierras se presentan pastizales y pajonales a partir de los 1000 m de altitud, pero dominan la fisonomía del paisaje de las Sierras Grandes desde los 1500 m s.n.m. (Cabido, 1985; Acosta *et al.*, 1992, Cingolani *et al.*, 2004). Finalmente, los bosquecillos de altura dominados por *Polylepis australis* y, en menor medida, por *Maytenus boaria* Molina, forman parches en las quebradas o en laderas rocosas por arriba de los 1.700 m de altitud (Cabido & Acosta, 1985).

Las especies seleccionadas para abordar el

objetivo del estudio fueron *L. molleoides* y *R. apetala* (características del Bosque Chaqueño Serrano) y *P. australis* (dominante en los bosquecillos de altura de las Sierras Grandes). La recolección de frutos de las plantas adultas se realizó sobre, al menos, 50 individuos de cada especie, seleccionados en recorridos al azar en el área de estudio abarcando toda la variabilidad existente en cuanto a altitud, pendiente, tipos de vegetación, fisiografía y distancias a casas, caminos y ríos. Se extrajeron manualmente las semillas y se almacenaron momentáneamente en heladera (4°C) hasta su utilización en los experimentos de laboratorio y campo. Para cada especie se realizó un *pool* con las semillas provenientes de todos los frutos recolectados a campo. Esto se debe a que, de acuerdo a la distribución actual de las especies, la densidad de individuos adultos (fuentes de semillas) no es homogénea a lo largo del área de estudio. El *pool* de semillas permite estandarizar las diferencias según el lugar de origen y asegurar una mayor variabilidad genética.

### *Experimentos de germinación potencial en el laboratorio*

Se dispusieron semillas de las tres especies en estudio en cajas de Petri de 9 cm de diámetro sobre papel de filtro humedecido con agua destilada (30 semillas por caja). Luego, dichas cajas se colocaron en cámaras provistas de tubos fluorescentes de luz blanca fría de 20 W, con una irradiación (400-700 nm) de aproximadamente 38  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Se evaluó la germinación bajo cuatro termo-períodos (12/12 h luz/oscuridad): 10/5°C, 20/10°C, 25/15°C y 35/20°C. Los tratamientos establecidos simulan los rangos frecuentes de temperatura de diferentes puntos del gradiente altitudinal de las Sierras Grandes de Córdoba. Se establecieron cuatro réplicas (cajas) por especie y por tratamiento. A su vez, los cuatro termo-períodos se replicaron bajo oscuridad permanente, condición que se logró cubriendo las cajas de Petri con papel aluminio (Funes & Venier, 2006). La germinación fue controlada diariamente, con la excepción de las cajas de Petri cubiertas con papel aluminio, las cuales fueron controladas al final de cada experimento. La duración de los experimentos fue de 40 días. El criterio para considerar a una semilla como germinada fue la emergencia de la radícula en 2 mm (ISTA, 1996).

#### *Emergencia y establecimiento de plántulas a campo*

El experimento de emergencia y establecimiento de plántulas se realizó en parcelas permanentes instaladas en siete sitios establecidos a intervalos de 300 m de altitud, abarcando el gradiente altitudinal completo de las Sierras de Córdoba (900 a 2700 m s.n.m.). En cada nivel altitudinal se delimitaron tres parcelas de 4x4 m, en cada una de las cuales se colocó una jaula de acero inoxidable por especie (estructuras cilíndricas de 50 cm de diámetro, 45 cm de alto, recubiertas lateralmente por una malla fina y con una malla de 1cm en la parte superior), con el fin de impedir el acceso de roedores y aves, así como para evitar el lavado de las semillas por escorrentía del agua de lluvia. Se sembró un número constante de semillas de cada especie: 100 semillas por jaula y por parcela en el caso de *R. apetala* y *L. molleoides*, y 200 semillas de *P. australis*. La siembra se realizó en septiembre de 2009, colocándose las semillas en la superficie del suelo y cubriéndolas ligeramente con la broza circundante.

El porcentaje de emergencia de plántulas se registró mensualmente durante 6 meses, permitiendo conocer el porcentaje de establecimiento (germinación + supervivencia), pero no permitió distinguir semillas sin germinar de aquellas germinadas cuyas plántulas no sobrevivieron.

#### *Temperatura del suelo*

Con el fin de caracterizar el ambiente natural en donde permanecieron las semillas de las tres especies, se midió la temperatura del suelo en cada una de las 42 parcelas experimentales (7 niveles altitudinales x 6 parcelas por altitud). La temperatura se registró diariamente, a intervalos de dos horas, desde abril de 2008 a abril de 2011 a través de sensores de temperatura (iButton Viewer32). Los sensores se enterraron a 5 cm de profundidad. A partir de esos registros se calcularon las temperaturas media diaria, media mensual y media de la estación de crecimiento (noviembre a marzo de los tres años registrados).

#### *Análisis de datos*

Para el análisis de los resultados correspondientes a los ensayos de germinación en laboratorio, se realizó un ANOVA de dos factores (termo-período y foto-período) por especie, considerando el porcentaje de germinación como variable

dependiente. En el caso del experimento a campo, se compararon para cada especie los porcentajes de establecimiento de plántulas en las diferentes altitudes mediante un ANOVA de un factor (altitud). Los datos de porcentaje de germinación y establecimiento de plántulas se transformaron previamente a arco-seno para estabilizar las varianzas (Sokal & Rolf, 1995). En ambos casos las diferencias de medias entre tratamientos se compararon con LSD de Fisher.

Los parámetros de temperatura del suelo de los distintos niveles altitudinales se compararon a través de un ANOVA de un factor (altitud), empleando LSD de Fisher como test *a posteriori*. Finalmente, se evaluó la relación de la temperatura media de la estación de crecimiento con la altitud y con el porcentaje de establecimiento de las tres especies a lo largo del gradiente altitudinal mediante correlaciones de Pearson.

## RESULTADOS

#### *Experimentos de germinación en el laboratorio*

*Ruprechtia apetala* no germinó en el termo-período 10/5°C, pero mostró porcentajes de germinación altos y similares en los restantes rangos de temperatura. La oscuridad permanente no modificó el porcentaje de germinación en los tratamientos de mayor temperatura (25/15°C y 35/20°C) pero sí lo disminuyó significativamente en el tratamiento de 20/10°C (Fig.1a). *Lithraea molleoides* tampoco germinó en el termo-período 10/5°C y, en general, mostró valores de germinación bajos en los restantes tratamientos. Los valores más altos se registraron a 20/10°C, en oscuridad permanente. Por encima de ese termo-período sólo se observó germinación en condiciones de luz (Fig.1b). En *P. australis* se observó germinación en todos los termo-períodos, tanto en luz como en oscuridad, siendo la única especie que germinó en el termo-período 10/5°C. Los mayores porcentajes de germinación se registraron en los tratamientos de 20/10°C y 25/15°C (Fig.1 c).

#### *Emergencia y establecimiento de plántulas a campo*

*Ruprechtia apetala* mostró los valores más altos de emergencia a los 90 días de la siembra (entre 19% y 25%). La mayor altitud a la cual se registraron plántulas fue 2400 m s.n.m. Sin embargo, hubo

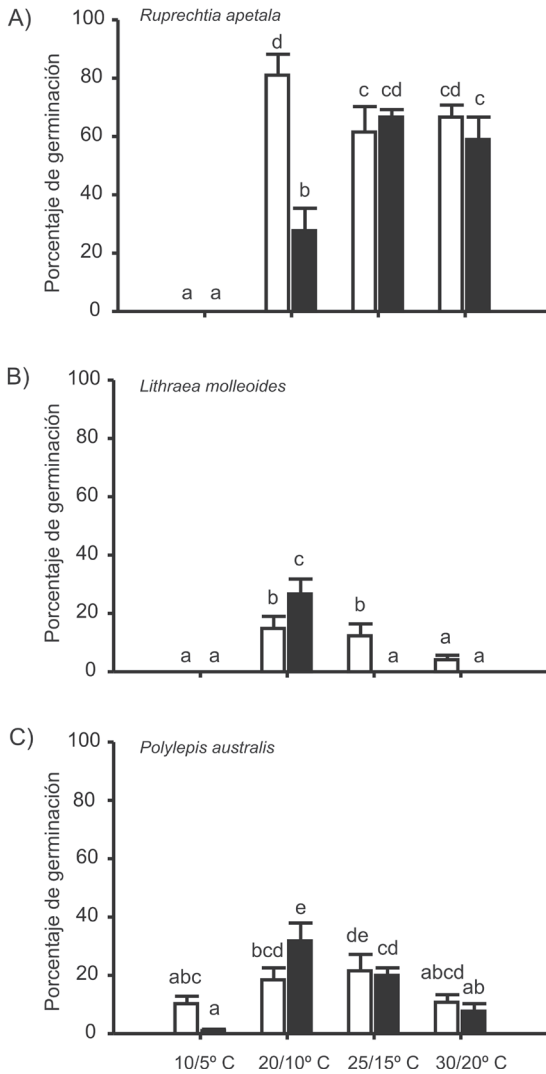
una alta mortalidad de plántulas, por lo cual el porcentaje de establecimiento al final de la estación de crecimiento (marzo 2010) fue inferior al 2% por arriba de los 1500 m s.n.m. (Fig. 2). En *L. molleoides* se registró una emergencia muy baja a los 90 días

a lo largo del gradiente altitudinal, observándose la mayor ( $p < 0,05$ ) emergencia a los 900 m s.n.m. (0 - 5,33%). La emergencia de plántulas en la mayor altitud fue posterior, alcanzando valores de 7,33% a los 150 días de siembra. Hacia el final de la estación de crecimiento, la supervivencia de las plántulas fue del 12% a los 2700 m s.n.m. Los porcentajes de establecimiento fueron muy variables entre los diferentes niveles altitudinales, con registros máximos a los 1200 m s.n.m. (18,67%), nulos a los 1800 m s.n.m. e intermedios en los restantes sitios (Fig. 2).

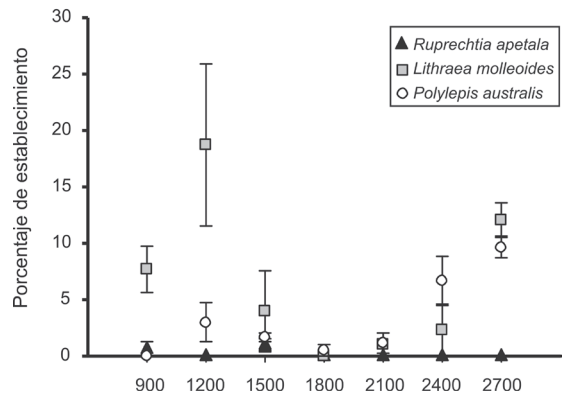
En *P. australis*, se observó un retardo en la germinación a mayores altitudes, por lo cual a los 90 días después de la siembra los valores más altos de emergencia de plántulas se registraron a los 1200 m s.n.m. (5,83%). No obstante, hacia el final de la estación de crecimiento, el establecimiento de plántulas fue mayor a los 2400 y 2700 m s.n.m. (11 y 11,5%, respectivamente), siendo nulos a 900 m s.n.m. y no superando el 3% entre los 1200 y los 2100 m s.n.m. (Fig. 2).

#### Temperatura del suelo

Las temperaturas media, mínima media y máxima media registradas en el suelo durante la estación de crecimiento, variaron significativamente a lo largo del gradiente disminuyendo hacia los sitios de mayor altitud (Tabla 1). Esta significativa y progresiva disminución en la temperatura del suelo



**Fig.1.** Porcentaje promedio de germinación de semillas de (a) *Ruprechtia apetala*, (b) *Lithraea molleoides* y (c) *Polylepis australis* tras 40 días de incubación en 4 termo-períodos (12/12 horas). Las barras blancas corresponden a las medias de germinación bajo condiciones controladas de luz (12hs luz/12hs oscuridad) y las negras bajo oscuridad permanente (24 horas). Las letras indican diferencias significativas entre termo y foto-períodos (LSD Fisher,  $P < 0,05$ ).



**Fig.2.** Porcentaje de establecimiento de plántulas al final de la temporada de crecimiento de las tres especies en estudio en los siete niveles altitudinales. Las figuras indican el establecimiento medio a los seis meses de haber sido sembradas las semillas (septiembre 2009 – marzo 2010).

se hizo particularmente evidente por encima de los 1800 m s.n.m.

En concordancia, se observó una alta correlación negativa entre la altitud y la temperatura media ( $r=-0,97$ ;  $P<0,05$ ). El porcentaje de establecimiento de *P. australis* se correlacionó negativa y significativamente con la temperatura media del suelo de la estación de crecimiento ( $r=-0,85$ ;  $P<0,05$ ). Contrariamente, no se observó relación entre la temperatura del suelo y el establecimiento de las plántulas de las otras especies ( $r=0,09$  y  $r=0,65$  para *L. molleoides* y *R. apetala* respectivamente;  $P>0,05$ ).

## DISCUSIÓN

Las Sierras Grandes de Córdoba presentan, aún en su extremo de mayor altitud, temperaturas superiores al umbral térmico señalado por Körner & Paulsen (2004) como limitante de la distribución de Bosques a escala global. En concordancia, numerosos antecedentes avalan la adecuación climática de los bosquecillos de altura de *P. australis* por encima de los 1700 m s.n.m. (Cingolani *et al.*, 2004; Enrico *et al.*, 2004; Renison *et al.*, 2005; Teich *et al.*, 2005; Marcora *et al.*, 2004). Sin embargo, existe mayor controversia sobre las causas que regulan la ausencia de bosques entre 1400 y 1700 m s.n.m. a lo largo de una franja altitudinal de matorrales y pastizales que representa una discontinuidad entre los bosquecillos de altura y el bosque chaqueño serrano. Los resultados de este trabajo sugieren que, al menos en términos de emergencia y establecimiento de plántulas de las especies estudiadas, esta franja altitudinal tiene el

potencial de albergar una comunidad de transición, con elementos leñosos propios del bosque serrano y de los bosquecillos de altura.

Si bien los porcentajes de germinación en laboratorio de las especies propias del Bosque Serrano, *L. molleoides* y *R. apetala*, fueron nulos en la temperatura más baja (10/5°C), es notable que ambas puedan germinar en los sitios de mayor altitud de las Sierras Grandes donde la temperatura media del suelo es inferior a la temperatura diurna simulada en laboratorio (7,42°C y 9°C para los 2700 y 2400 m s.n.m., respectivamente). La similitud en los porcentajes de supervivencia de renovales de *L. molleoides* con los de *P. australis*, la especie dominante en los bosquecillos de altura, sugiere que el límite altitudinal actual de la primera, no estaría determinado por restricciones climáticas a la germinación, emergencia y establecimiento de sus plántulas, sino probablemente a un estadio posterior de desarrollo y/o a perturbaciones relacionadas al uso de la tierra. Asimismo, los bajos porcentajes de emergencia de plántulas observados para *L. molleoides*, aún dentro de su rango óptimo, como así también el bajo y variable porcentaje de supervivencia de las mismas en el campo, indicarían que, independientemente de la altitud (y disminución de temperatura del suelo), estas fases de regeneración podrían ser un “cuello de botella” para formar poblaciones estables y aumentar su rango de distribución. En el caso de *R. apetala*, los ensayos de laboratorio muestran consistentemente como temperaturas inferiores a los 20/10°C disminuyen la germinación de la especie (en general superior al 60% a temperaturas favorables). Es posible que la ausencia de correlación entre el establecimiento a campo y la temperatura del suelo se deba a que

**Tabla 1.** Temperaturas del suelo a lo largo del gradiente en la estación de crecimiento (noviembre a marzo) de los años 2008, 2009 y 2010. Se detalla la temperatura media, la mínima media y la máxima media de dicho período y se provee el *F* y *P* correspondiente al ANAVA entre sitios altitudinales. Las letras en negrita indican las diferencias significativas entre las medias para cada variable de temperatura (Fisher-LSD,  $P<0,05$ ).

Temperatura (°C)	Altitud (m s.n.m.)							<i>F</i>	<i>P</i>
	900	1200	1500	1800	2100	2400	2700		
Media	16,18 a	14,62 b	15,24 b	13,03 c	11,36 d	9,01 e	7,42 f	115,36	<0,0001
Mínima media	13,37 a	12,43 b	12,64 bc	11,41 c	9,12 d	7,52 e	5,99 f	73,64	<0,0001
Máxima media	19,7 a	17,45 b	18,29 b	15,18 c	14,3 c	10,85 d	9,19 e	66,13	<0,0001

al final de la estación de crecimiento esta especie sólo se encontraba en los tres puntos inferiores del gradiente (por debajo de los 1500 m s.n.m.) donde las diferencias de temperatura son menos marcadas (Tabla 1). En este sentido, se sugiere que el patrón de germinación observado en laboratorio, sumado a la alta mortalidad de sus renovales en general y por encima de los 1500 m s.n.m., avalaría el control climático como causa subyacente a la ausencia de esta especie a mayor altitud en las Sierras Grandes de Córdoba.

Finalmente, en el caso de *P. australis*, los bajos porcentajes de germinación observados en condiciones óptimas en el laboratorio, coinciden con estudios previos de la especie, y podrían relacionarse a que, en promedio, sólo el 10% de las semillas tienen embrión (Renison & Cingolani, 1998; Enrico *et al.*, 2004; Renison *et al.*, 2004; Seltsmann *et al.*, 2007). Los porcentajes de emergencia observados a mayores altitudes y la correlación negativa con la altitud coincide con los patrones descriptos por Marcora *et al.* (2008) en el mismo sistema.

A pesar de que *P. australis* es una especie altamente restringida en su distribución, nuestros resultados a campo y en laboratorio ponen de manifiesto que es capaz de germinar en un amplio rango de condiciones de luz y temperatura. Podría afirmarse que dentro de la fase de regeneración que involucra a la germinación, emergencia y establecimiento de plántulas, esta especie no tendría inconvenientes en mantener sus poblaciones, e incluso, aumentar su rango de distribución hacia altitudes inferiores. En este sentido, Marcora *et al.* (2008) han documentado la presencia de individuos adultos reproductivos hasta los 900 m s.n.m., aunque con menores tasas de crecimiento y reproducción que a mayores altitudes.

En base a los resultados obtenidos en el campo y en laboratorio, sugerimos que tanto *L. molleoides* como *R. apetala*, tienen la potencialidad de germinar por encima del límite altitudinal actual del Bosque Serrano, pero que la supervivencia de los renovales de *R. apetala* estaría significativamente comprometida por encima de los 1500 m s.n.m.. En este sentido, la presencia de individuos aislados de *L. molleoides* por arriba de los 1500 m s.n.m., sugiere que la distribución actual del bosque serrano (por debajo de los 1100 m s.n.m.), sería el resultado de la interacción entre las bajas temperaturas y la historia de uso (fuego y ganadería) (Giorgis *et al.*,

2011a). Esto coincide con resultados reportados para el límite superior de las Yungas en el noroeste de Argentina (Grau *et al.*, 2000) y en numerosas regiones montañosas del mundo (Young, 1993; French *et al.*, 1997; Cavelier *et al.*, 1998; Kramer *et al.*, 2003; Pillar, 2003; Cairns & Moen, 2004; Martín *et al.*, 2007; Sherman *et al.*, 2008; Coop *et al.*, 2010).

Si bien las restricciones climáticas son factores que inciden en la estructura de la vegetación en las Sierras Grandes de Córdoba, una larga historia de uso antrópico ha tenido posiblemente una fuerte influencia sobre la composición, la distribución y la abundancia actual de las comunidades, y los patrones espaciales de las especies (Pucheta *et al.*, 1997; Cingolani *et al.*, 2003, 2004, 2008; Teich *et al.*, 2005; Renison *et al.*, 2006). El diseño experimental de este trabajo no permite concluir sobre la influencia del uso antrópico en el reclutamiento de las especies estudiadas. No obstante, las evidencias obtenidas contribuyen al conocimiento de los factores que controlan la germinación de tres especies leñosas características del Bosque Chaqueño Serrano y bosquecillos de altura de las Sierras Grandes de Córdoba.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por aportes parciales de las siguientes instituciones: SECyT, Universidad de Córdoba, el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRNII-2005, el CONICET (PIP 6196/05), el FONCyT y el Ministerio de Ciencia y Tecnología de la Provincia de Córdoba (Préstamo BID PICT No. 953; Préstamo BID-PID No. 013/2009 y Proyecto PIO).

## BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA, A., S. DÍAZ, M. MENGHI, & M. CABIDO (1992). Patrones comunitarios a diferentes escalas espaciales en pastizales de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 65:195-207.
- BAIG, M.N. & W. TRANQUILLINI (1976). Studies on upper timberline: morphology and anatomy of Norway spruce (*Picea abies*) and stone pine (*Pinus cembra*) needles from various habitat conditions. *Canad. J. Bot.* 54: 1622-1632.
- BASKIN, C.C. & J.M. BASKIN (1998). *Seed Ecology*,

- Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego, Academic Press. 666 págs.
- BELL, D., D. ROKICH, C. McCHESNEY & J. PLUMMER (1995). Effects of temperature, light and gibberellic acid on the germination of seeds of 43 species native to Western Australia. *J. Veg. Sci.* 6: 797-806.
- CABIDO, M. (1985). Las comunidades vegetales de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba Argentina. *Doc. Phytosoc.* 9: 431-443.
- CABIDO, M. & A. ACOSTA (1985). Estudio fitosociológico en bosques de *Polylepis australis* BITT. (Tabaquillo) en las sierras de Córdoba, Argentina. *Doc. Phytosoc.* IX: 385-400.
- CABIDO, M., G. FUNES, E. PUCHETA, F. VENDRAMINI & S. DÍAZ (1998). A chorological analysis of the mountains from central Argentina. Is all what we call Sierra Chaco really Chaco? *Candollea* 53: 321-331.
- CABIDO, M., M.A. GIORGIS & M. TOURN (2010). Guía para una excursión botánica en las Sierras de Córdoba. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 45 (1-2): 209-219.
- CABRERA, A.L. (1976) *Regiones fitogeográficas argentinas*. Ed. ACME. Buenos Aires, Argentina. 85 págs.
- CAIRNS, D.M. & J. MOEN (2004). Herbivory influences tree lines. *J. Ecol.* 92: 1019-1024.
- CAPITANELLI, R.G. (1979). Clima. *En: Geografía física de la provincia de Córdoba*. VÁZQUEZ, J.B., R.A. MIATELLO & M.E. ROQUÉ (Eds.) Ed. Boltdt., República Argentina, págs. 45-138.
- CAVELIER, J., T.M. AIDE, C. SANTOS, A.M. EUSSE & J.M. DUPUY (1998). The savannization of moist forests in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *J. Biogeogr.* 25: 901-912.
- CINGOLANI, A. M., M. CABIDO, D. RENISON & V. SOLÍS NEFFA (2003). Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *J. Veg. Sci.* 14: 223-232.
- CINGOLANI A. M., D. RENISON, M.R. ZAK & M.R. CABIDO (2004). Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using landsat data: an alternative method to define and classify land-cover units. *Remote Sens. Environ.* 92: 84-97.
- CINGOLANI, A. M., D. RENISON, P. A. TECCO, D. E. GURVICH & M. CABIDO (2008). Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *J. Biogeogr.* 35: 538-551.
- COOP, J.D., R.T. MASSATTI, A.W. SCHOETTLE (2010). Subalpine vegetation pattern three decades after stand-replacing fire: effects of landscape context and topography on plant community composition, tree regeneration, and diversity. *J. Veg. Sci.* 21(3): 472-487.
- DAUBENMIRE, R. (1954). *Alpine timberlines in the Americas and their interpretation*. Butler Univ. *Bot. Stud.* 11: 119-136.
- DAWS, M., D. BURSLEM, L. CRABTREE, P. KIRKMAN, C. MULLINS et al. (2002). Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Funct. Ecol.* 16: 258-267.
- DEMAIO, P., U. KARLIN & M. MEDINA (2002). Árboles nativos del Centro de Argentina. Editorial L.O.L.A., Literatura de Latino América. Córdoba.
- DESPLAND, E. & G. HOULE (1997). Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern North America. *Amer. J. Bot.* 84(7): 928-937.
- ELLENBERG, H. (1963). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: in kausaler, dynamischer und historischer Sicht*, Ulmer Verlag, Stuttgart, 943 S.
- ENRICO L., G. FUNES & M. CABIDO (2004). Regeneration of *Polylepis australis* Bitt. in the mountains of central Argentina. *Forest Ecol. Manag.* 190: 301-309.
- FRENCH, D.D., G.R. MILLER & R.P. CUMMINS (1997). Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the northern Cairngorm Mountains, Scotland. *Biol. Conserv.* 79: 133-144.
- FUNES, G. & P. VENIER (2006). Dormancy and germination in three *Acacia* (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Sci. Res.* 16: 77-82.
- GIORGIS M. A., M. CABIDO & A.M. CINGOLANI (2011a). *Caracterización florística y estructural del Bosque Chaqueño Serrano*. Editorial Académica Española (EAE). ISBN 978-3-8443-4123-2.
- GIORGIS MA, A.M. CINGOLANI, F. CHIARINI, J. CHIAPELLA, G. BARBOZA, L.A. ARIZA ESPINAR, R. MORERO, D.E. GURVICH, P.A. TECCO, R. SUBILS & M. CABIDO (2011b). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 36: 9-43.
- GRACE, J. (1977). *Plant response to wind*. Academic Press, London, 204 págs.
- GRAU, H.R. & R. ARAGÓN (2000). Árboles invasores de la Sierra de San Javier, Tucumán Argentina. *In: GRAU, H.R. & R. ARAGÓN (eds.) Ecología de árboles exóticos en las Yungas argentinas*. LIEY, Tucumán.
- HADLEY, J.L. & W.K. SMITH (1990). Influence of leaf surface wax and leaf area to water content ratio on cuticular transpiration in western conifers, USA. *Canad. J. Forest Res.* 20: 1306-1311.
- HOBBIE, S.E. & F.S. CHAPIN III (1998). An experimental test of limits to tree establishment in Arctic Tundra. *J. Ecol.* 86: 449-461.
- HOLTMEIER, F.K. & G. BROLL (1992). The influence of



## A.I. Pais Bosch *et al.* - Efecto de la temperatura en regeneración de especies leñosas

- tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, USA. *Artic Alpine Res.* 24: 216-228.
- HOULE, G. (1995). Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Ecoscience* 2: 238-244.
- HOULE, G. (1998). Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: Spatial inconsistency in time. *Ecology* 79(3): 807-818.
- INTERNATIONAL SEED TESTING ASSOCIATION (1996). *International rules for seed testing*. Rules Zürich, Switzerland, 335 págs.
- KÖRNER, C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115: 445-459.
- KÖRNER, C. (1999). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer, Berlin: 338 pp.
- KÖRNER, C. & J. PAULSEN (2004). A World-wide study of high altitude treeline temperatures. *J. Biogeog.* 31: 713-732.
- KRAMER, K., T.A. GROEN & S.E. VAN WIJEREN (2003). The interacting effects of ungulates and fire on forest dynamics: an analysis using the model FORSPACE. *For. Ecol. Manag.* 181: 205-222.
- KYEREH, B., M. SWAINE & J. THOMPSON (1999). Effects of light on the germination of forest trees in Ghana. *J. Ecol.* 87: 772-783.
- LUTI, R. et al. (1979). Vegetación. En: *Geografía Física de la Provincia de Córdoba*. VÁZQUEZ, J.B., R.A. MIATELLO & M.E. ROQUÉ (Eds.) Ed. Boldt., República Argentina, págs. 297-368.
- MARCORA, P., I. HENSEN, D. RENISON, P. SELTMANN & K. WESCHE (2008). The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: implications of climate change for their conservation. *Div. Distrib.* 14(4): 630-636.
- MARTIN, P.H., R.E. SHERMAN & T.J. FAHEY (2007). Tropical montane forest ecotones: climate gradients, natural disturbance, and vegetation zonation in the Cordillera Central, Dominican Republic. *J. Biogeog.* 34: 1792-1806.
- PILLAR, V.D. (2003). Dinamica da expansão florestal em mosaicos de floresta e campos no sul do Brasil. In: CLAUDINO-SALES, V. (ed.) *Ecosistemas Brasileiros: Manejo e Conservacao*. pp. 209-216. Expressao Gráfica, Fortaleza.
- PONS, T. (2000). *Seed responses to light*. pp. 237-260. En: FENNER, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plants communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- PROBERT, R. (2000). The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination. pp. 261-292. En: FENNER, M. (ed.) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- PUCHETA E., M. CABIDO & S. DÍAZ (1997). Modelos de estados y transiciones para los pastizales de altura de las Sierras de Córdoba, Argentina. *Ecotropicos* 10: 151-160.
- REES, M. (1997). *Seed dormancy* – In: CRAWLEY, M. (Ed.): *Plant Ecology* – Blackwell Science, London, págs. 214-238.
- RENISON, D. & A.M. CINGOLANI (1998). Experiencias en germinación y reproducción vegetativa aplicados a la reforestación con *Polylepis australis* (Rosaceae) en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. *AgriScientia* 15: 47-53.
- RENISON, D., I. HENSEN & A.M. CINGOLANI (2004). Anthropogenic soil degradation affects seed viability in *Polylepis australis* mountain forests of central Argentina. *Forest Ecol. Manag.* 196: 327-333.
- RENISON, D., A.M. CINGOLANI, R. SUÁREZ, E. MENOYO, C. COUTSIERS, A. SOBRAL & I. HENSEN (2005). The restoration of degraded mountain woodlands: effects of seed provenance and microsite characteristics on *Polylepis australis* seedling survival and growth in central Argentina. *Restor. Ecol.* 13(1):129-137.
- RENISON, D., I. HENSEN, R. SUÁREZ & A.M. CINGOLANI (2006). Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *J. Biogeog.* 33: 876-887.
- SAKAI, A. & W. LARCHER (1987). Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. *Ecological Studies series* 62. Springer, Berlin, 332 págs.
- SELTSMANN, P., I. LEYER, D. RENISON & I. HENSEN (2007). Variation of seed mass and its effects on germination in *Polylepis australis*: implications for seed collection. *New Forest* 33: 171-181.
- SHERMAN, R.E., P.H. MARTIN, T.J. FAHEY & S.D. DEGLORIA (2008). Fire and vegetation dynamics in high-elevation Neotropical Montane Forests of the Dominican Republic. *Ambio* 37(7-8): 535-541.
- SOKAL, R. & F. ROLF (1995). *Biometry* (eds. Freeman W & Cia), Freeman & Company, New Cork.
- SUSKO, D.J. & L. LOVETT-DOUST (2000). Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Amer. J. Bot.* 87: 56-66.
- TEICH, I., A.M. CINGOLANI, D. RENISON, I. HENSEN & M.A. GIORGIS (2005). Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *Forest Ecol. Manag.* 219: 229-241.

- TRANQUILLINI, W. (1979). *Physiological ecology of the alpine timberline*. Tree existence at high altitudes with special references to the European Alps. Ecological Studies 31. Springer-Verlag, Berlin, 137 págs.
- VÁZQUEZ-YANES, C., A. OROZCO-SEGOVIA, E. RINCÓN, M. SÁNCHEZ-CORONADO, P. HUANTE et al. (1990). Light beneath the litter in a tropical forest: Effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- YOUNG, K.R. (1993). Tropical treelines: Changes in forest structure and regeneration between two Peruvian timberline margins. *Arctic Alpine Res.* 25: 167-174.

Recibido el 12 de octubre de 2011, aceptado el 17 de abril de 2012.