

Productividad de hojas, flores y frutos en el Parque Nacional Iguazú

L. Guillermo PLACCI*
Sandra I. ARDITI
Liliana E. CIOTEK

RESUMEN

El objetivo de este trabajo, es comparar la producción de órganos caducos en dos stands de bosque, en el Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina. Mediante un relevamiento estructural, se caracterizaron las siguientes unidades: "Bosque Yacaratia" (B.Y.) con árboles de gran porte y "Bosque Macuco" (B.M.) con individuos de mediano porte. Para estimar la producción, se colocaron en cada ambiente 50 trampas de fruta de 790 cm², ubicados cada 25 m. El material, colectado quincenalmente, fue secado, pesado y separado en los siguientes compartimentos: hojas, ramas, flores, frutos y misceláneas. Los frutos fueron contados e identificados por especie. Ambos bosques produjeron, en un ciclo anual, una cantidad semejante de órganos caducos: 777 g/m²/año (B.Y.) y 731 g/m²/año (B.M.). No se hallaron diferencias significativas al comparar el total anual por compartimento. Las hojas aportaron la mayor biomasa, representando el 67% y 70% de la caída anual para B.Y. B.M. respectivamente. El pico de caída se concentró en septiembre, coincidiendo con el fin de la época de heladas y el comienzo del pico de expansión foliar, registrado por observaciones fenológicas; la ausencia de hojas está limitada a pocas especies y por un tiempo muy breve. La caída de frutos, que representó el 2,8 y 3% (B.Y. y B.M.) del

total anual, presentó picos diferidos. En el B.Y. el pico observado en el verano corresponde principalmente al aporte de frutos de lauráceas, más abundantes en este tipo de bosque, pero con fructificación poco predecible entre años; en tanto que el pico observado en octubre, en el B.M., se debe principalmente al aporte de frutos de *Cupania vernalis*, especie asociada a bosques jóvenes.

Palabras clave: Productividad de hojas, flores y frutos, selva subtropical húmeda, Misiones (Argentina).

SUMMARY

The litterfall of two forests stand in the Iguazú National Park, Misiones, Argentina, was compared. One of them is characterized by the presence of big trees, "Bosque Yacaratia" (B.Y.); and the other by the presence of median size trees, "Bosque Macuco" (B.M.). 50 fruit traps were placed at 25 m distance in each stand. Litterfall was collected each 15 days, and dried and weight by leaf, flowers, fruits and miscellaneous. Both stands dropped similar quantities of annual

* Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de Las Yungas (LIEY). Fac. Cs. Nat. e IML (UNT). CC 34, Yerba Buena, (4107) Tucumán.

litterfall: 777 g/m² (B.Y.) and 731 g/m² (B.M.). Leaf-fall represented 67% and 70% of total annual litterfall for B.Y. and B.M. respectively, with a higher peak in september, at the end of frost season and the beginning of leaf flush. The absence of leaf is reduced to a few species and for a short period of time. Fruit-fall represented 3% of the annual total in both stands but with different peaks of production if dry and fleshy fruit are consider separately. Fleshy fruit production was similar in the two stands (10 g/m²/year) but shows differences in the interannual fluctuation due to the specific composition. So, the coexistence of forest patches with different production patterns, reduce fruit scarcity period for frugivores.

Key words: Leaf, flowers and fruit productivity, subtropical rain forest, Misiones (Argentina).

INTRODUCCION

El estudio de la periodicidad, es de suma importancia para la comprensión de la dinámica de ecosistemas forestales (Fournier, 1976). La estacionalidad climática (temperatura, humedad, lluvias, vientos, fotoperíodo) condiciona cambios en la cantidad y calidad de recursos para las plantas. Así, unos pocos factores limitantes, regulan los períodos de crecimiento y descanso (Lieberman, 1982). En selvas tropicales de Malasia, donde la estacionalidad climática es poco evidente, también se han detectado importantes fluctuaciones en la producción; esto sugiere que los mismos podrían estar determinados por factores biológicos más que por una respuesta a las variaciones climáticas (Leigh, 1982). Las especies adoptarían estrategias de producción de hojas y frutos con fluctuaciones rítmicas de sobreabundancia y escasez como una eficiente defensa contra los consumidores primarios (Smythe, 1982; Leigh, 1982; Foster, 1982). De esta manera, algunas especies arbóreas concentran su producción de hojas y frutos en períodos de sobreproducción, saciando la demanda de folívoros y frugívoros y asegurando su dispersión; pero la corta duración de estos picos de producción actúa como un factor limitante sobre el crecimiento poblacional de sus consumidores (Milton, 1980; Leigh, 1982; Hladick, 1978).

La cuantificación de la productividad de órganos caducos (hojas, flores y frutos) de los principales componentes arbóreos y arbustivos del bosque, permite evaluar la disponibilidad de recursos alimenticios para los consumidores primarios. De esta manera se pueden interpretar fluctuaciones estacionales identificando las épocas de abundancia y escasez de recursos. Las especies que ofertan recursos en las épocas críticas, constituyen un elemento de importancia en la regulación de las poblaciones de consumidores primarios. Muchos estudios sobre estas temáticas han sido realizados en bosques tropicales (Leigh y Windsor, 1978; Foster, 1982; Janson, 1983; Smythe, 1982; Terborgh, 1983; Hladick, 1978) pero es escaso aún el conocimiento en bosques de nuestro país (Placci et al., 1992; Brown, en prep.; Chediack et al., en consid.; Arturi et al., en prep.; Morales y Bustos, com. pers.).

El objetivo de este trabajo es comparar la producción de órganos caducos en dos unidades de bosque en distinto estado de recuperación, luego de una explotación realizada hace más de 50 años, en el Parque Nacional Iguazú, a fin de evaluar la disponibilidad de recursos para consumidores primarios en ambos ambientes.

MATERIALES Y METODOS

El área de estudio se ubica en el sector de reserva del Parque Nacional Iguazú, Misiones, Argentina (25°36,5'S, 34°34'W). Pertenece a la Provincia Fitogeográfica Paranaense. El terreno es suavemente ondulado (200-300 msnm) con suelos lateríticos.

El clima es templado-cálido, con un balance hídrico constantemente positivo, una temperatura media del mes más cálido de 26 °C y del más frío de 14 °C. Las precipitaciones ocurren durante todo el año, con 2 máximas en los meses de abril y octubre, alcanzando los 1800 mm anuales (Ledesma y Boletta, 1972).

En base a un relevamiento estructural, se caracterizaron dos unidades de bosque. Una dominada por un estrato de árboles de gran porte (con alta representatividad de individuos mayores a 40 cm de DAP: diámetro a la altura del pecho), denominada "Bosque Yacaratiá" (B.Y.) y otra, con un estrato arbó-

reo de individuos de mediano porte (entre 5 y 40 cm de DAP), el "Bosque Macuco" (B.M.) (Placci y Giorgis, este volumen). Ambos tipos de bosques fueron explotados antes de la creación del parque, hace unos 50 años. El bosque Yacaratiá es de estructura heterogénea, con áreas de dosel abierto, resultado de un sistema de explotación selectivo en el que los árboles de gran porte son los que, al momento de la explotación, carecían de valor económico. El bosque Macuco, refleja en su estructura, una vieja capuera en recuperación (Placci y Giorgis, este volumen).

Para estimar la producción de órganos caducos (Newbould, 1970) se colocaron en cada ambiente 50 "trampas de fruta". Estas consisten en canastos plásticos de 790 cm², ubicados cada 25 m (área total muestreada = 7,9 m²). El material, colectado quincenalmente, fue secado, pesado y separado en los siguientes compartimentos: hojas, ramas, flores, frutos, artrópodos, materia fecal y misceláneas. Los frutos fueron contados e identificados por especie y separados por su morfología en secos y carnosos.

RESULTADOS

Ambos bosques produjeron, en un ciclo anual, una cantidad equiparable de órganos caducos: 777,59 g/m²/año (B.Y.) y 731,03 g/m²/año (B.M.). La variación mensual de la caída se expresa en la figura 1.

No se hallaron diferencias significativas al comparar el total anual, por compartimento, para ambos bosques.

Las hojas aportaron la mayor biomasa, representando el 67% y 70% de la caída anual para B.Y. y B.M. respectivamente. Analizando la variación mensual, se observa en ambos bosques, un pico entre julio y octubre con valores que superan los 100 g/m²/mes (Fig. 1). La caída de ramitas menores a 1 cm de DAP y los restos de corteza, representaron 19% (B.Y.) y 17% (B.M.) del total, y no reflejaron un patrón de caída definido sino que se observó una gran oscilación en la producción mes a mes.

Las flores, aportaron el 3 y 3,7% del total para B.Y. y B.M. respectivamente. La distribución de esta caída, a lo largo del año, reflejó una época de mínima producción (menor a 1 g/m²/mes) entre marzo y julio, elevándose bruscamente para alcanzar su

pico máximo entre septiembre y noviembre con valores que oscilan entre los 4 y 5 g/m²/mes (Fig. 1).

En ambos bosques, la caída de frutos representó alrededor del 3% del total anual, siendo los valores totales semejantes: 22,1 g/m²/año (B.Y.) y 21,6 g/m²/año (B.M.). La producción osciló entre 0,3 y 1,5 g/m² mensuales entre febrero y agosto de 1991, elevándose bruscamente a partir de septiembre, con un pico de producción en octubre, con 6,9 g/m² en el B.M. y 2,6 g/m² en el B.Y. Al discriminar entre frutos secos y carnosos, se observan picos diferidos entre ambos bosques (Fig. 1); el B.Y. produjo 9,9 g/m² de frutos carnosos y 5 g/m²/año de frutos secos, en tanto que en el B.M. se registró la caída de 10,6 y 15 g/m²/año de frutos carnosos y secos respectivamente.

DISCUSION

La medición de la caída de órganos caducos a través del método empleado, es discutido por algunos autores dada la escasa superficie de muestreo total (Blake et al., 1990). Esto es particularmente importante en selvas de alta diversidad donde existe una baja probabilidad de que cada especie esté muestreada en forma proporcional a su abundancia. Así, en este estudio, la estimación de la caída de frutos es factible sólo para las especies muy abundantes y frecuentes del bosque, mientras que cuantificar la productividad de otras especies no tan comunes, demandaría de una cantidad de trampas prácticamente inmanejable. No obstante esta importante limitación metodológica, los resultados obtenidos permiten una buena estimación de la caída total de cada compartimento (hojas, flores y frutos) y de las tendencias de su fluctuación estacional, de alto valor comparativo con otros ambientes similares.

Los valores de caída anual de hojas (511 y 521 g/m²) en el P. N. Iguazú, están dentro de los valores más bajos obtenidos para bosques tropicales (entre 530 y 760 g/m², tabla 1). Sin embargo, son considerablemente mayores que los valores obtenidos en otras selvas subtropicales. Brown (en prep.) estimó la caída anual de hojas en 389 g/m² para las selvas subtropicales de montaña argentinas. En estas últimas existe una estacio-

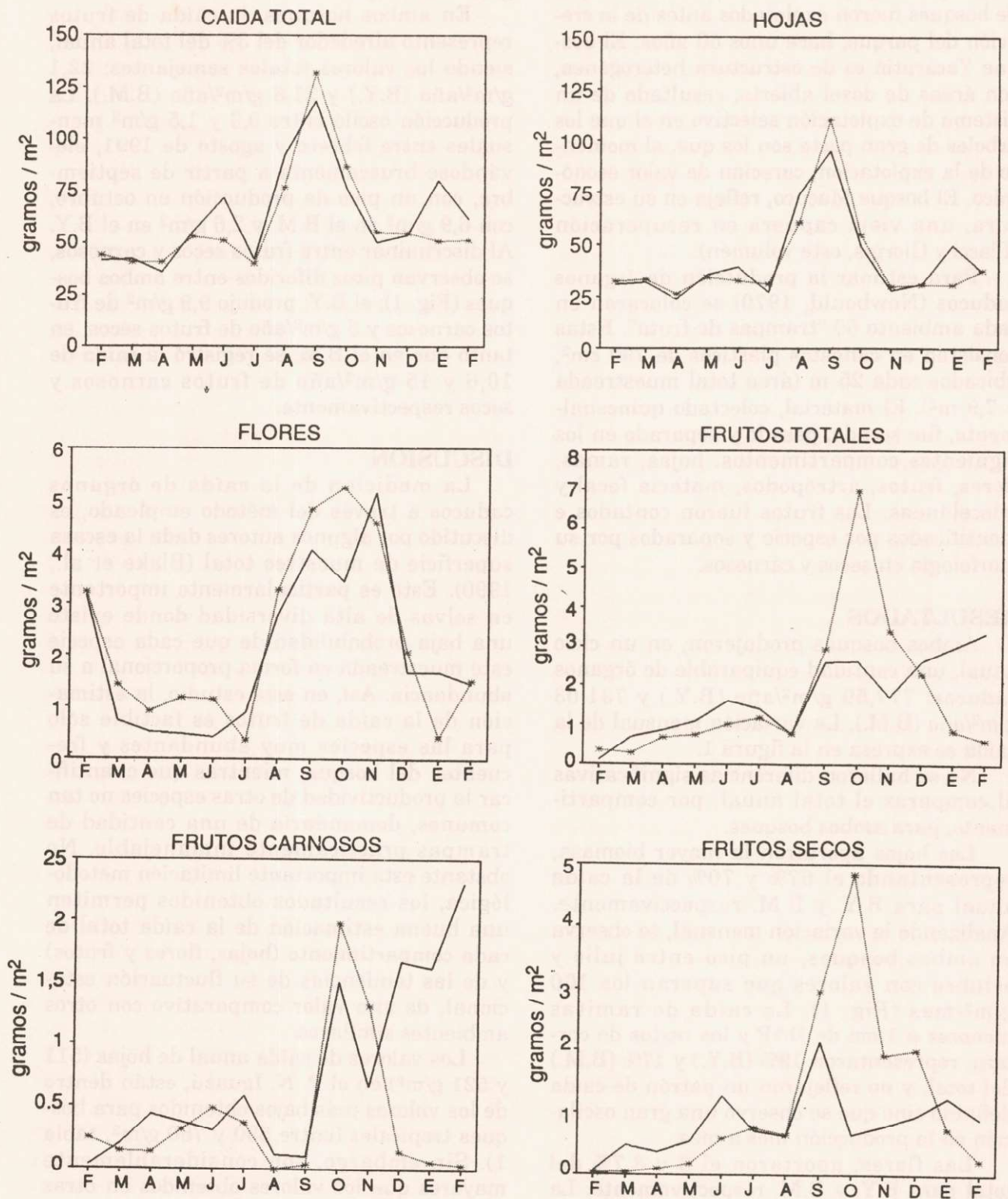


Figura 1. Variación estacional en la caída de hojas, flores, frutos secos y carnosos ($g/m^2/mes$) en dos unidades de bosque del Parque Nacional Iguazú (— Bosque Yacaratiá y —*— Bosque Macuco).

nalidad hídrica muy acentuada, a la que las plantas responden con una elevada sincronización fenológica entre individuos; y el 30% de los árboles pierde su follaje en invierno (Brown, en prep.). En cambio, en la selva de Misiones, si bien existe estacionalidad térmica, no hay una época seca definida. Leigh y Smythe (1982) atribuyen los diferentes niveles de producción de hojas entre sitios a las diferencias climáticas. Así, los valores de caída de hojas para distintos sitios de selvas de tierras bajas son muy similares entre sí a pesar de las grandes diferencias en la composición del suelo. Por el contrario, la producción de frutos está relacionada con la fertilidad del suelo (Leigh y Windsor, 1982). Los valores en la producción anual de frutos para los mismos bosques comparados, presentan diferencias mucho más importantes que los de caída de hojas (entre 20 y 300 g/m²/año) (Tabla 1).

A partir de observaciones fenológicas (Placci, datos no public.) conocemos que el pico de expansión foliar en la selva de Iguazú, se presenta inmediatamente después, y en parte superpuesto con el pico de caída de hojas. Esta estrategia, es característica de ambientes con baja estacionalidad hídrica y estacionalidad térmica moderada, interpretado por Jackson (1978) de la siguiente manera: las especies sincronizan la producción de nuevas hojas con el comienzo de la época cálida; las hojas tienden a permanecer en la planta hasta el momento de la expansión foliar de manera de aprovechar

la traslocación de nutrientes desde las hojas viejas a las nuevas; la época fría es desfavorable para el crecimiento por lo que las especies tenderían a voltear sus hojas; así, existe un balance entre costos de mantenimiento de hojas durante la época desfavorable, y beneficios de llegar a la época de crecimiento sin voltear las hojas. Este balance, condicionado por la longitud de la época fría, es diferente para cada especie, determinando su comportamiento fenológico. En el área estudiada, sin períodos de déficit hídrico y con un período de bajas temperaturas restringido a los meses de julio y agosto, las especies más sensibles a las bajas temperaturas, voltean sus hojas a partir de mediados de julio, coincidiendo con la ocurrencia de heladas y condicionando su comportamiento caducifolio. Este comportamiento, aumenta hacia fines de agosto ocasionando el pico de caída de hojas, que en septiembre se superpone con el recambio de hojas de las especies perennifolias. Así, el período de ausencia total de hojas es relativamente corto y limitado a unas pocas especies.

La interpretación de las fluctuaciones estacionales en la caída de cada compartimiento, en relación a la disponibilidad de recursos para consumidores primarios, se interpreta de manera diferente, según se trate de hojas, flores o frutos.

El pico de caída de hojas, representa el momento a partir del cual éstas dejan de estar disponibles. Como ya se dijo, la expansión se produce inmediatamente a la caída,

Tabla 1. Valores de caída de hojas, flores, frutos y total (g/m²/año) para distintas selvas tropicales y subtropicales del mundo (* = datos extraídos de Leigh y Windsor, 1982).

Lugar y autor		Hojas	Flores-Frutos	Total
Barro Colorado, Panamá	(Foster, 1982)*	578-740		1.089-1.340
Barro Colorado, Panamá	(Leigh y Windsor, 1982)*	536-749	11-37 16-112	853-1.200
Belem, Brasil	(Klinge, 1974, 1975)*	670-780	(40-80)	860-1.070
Banco, Costa de Marfil	(Bernhard, 1970)*	730-920	(39-122)	
Yapo, Costa de Marfil	(Bernhard, 1970)*	570-760	(41-132)	
Kade, Ghana	(Jhon, 1973)*	740	(39)	970
Ipasa, Gabón	(Hladik, 1978)*	650	(51)	1.390
Pasoh, Malasia	(Soepadmo, 1972, 1973)*	530-740	(33)	740-1.021
P. N. El Rey, Argentina	(Brown en prep.)*	389	27	
P. N. Iguazú, Argentina	(este trabajo)*	512-522	23-27 22-21	731-777

por lo que se puede inferir que el recurso "hojas" está disponible en cantidad durante todo el año, con un pico de escasez en agosto. Sin embargo, este recurso, muy estable en cantidad, es muy variable en calidad debido a las variaciones en los contenidos de fibras, dureza, compuestos secundarios, palatabilidad y estadio morfológico de cada especie (Freeland y Janzen, 1974; Gautier-Hion et al., 1985; Schowalter et al., 1986; Kursar y Coley, 1992). De esta manera, el método permite una estimación de la cantidad total producida menos lo consumido en la planta (Terborgh, 1983) pero no podemos inferir en qué momento se encontró disponible, como recurso genuino para sus potenciales consumidores.

A diferencia de las hojas, cada flor o fruto está disponible como recurso para consumidores, durante un tiempo muy corto de maduración que raramente excede la semana (Placci, obs. pers.). Así, las curvas de caída pueden interpretarse como curvas de disponibilidad, diferidas en unos 15 días. Ya que el material fue colectado quincenalmente y que en el análisis se promediaron las 2 colectas mensuales; tanto el recurso flores como frutos podrían considerarse disponibles, siguiendo la misma curva de caída de estos compartimentos. Así, el recurso flores, se caracteriza por una marcada estacionalidad bimodal, muy similar entre ambos stands estudiados, con un pico desde agosto a diciembre y otro menor de febrero y marzo. Esta curva se correlaciona con la curva de abundancia de insectos (Di Bitetti, datos no public.); así, al igual que lo observado para muchos sitios tropicales, la floración está sincronizada con la abundancia de polinizadores (Janzen, 1967; Lieberman, 1982).

Las tendencias estacionales en la caída de frutos son más complejas. Foster (1982) concluye que el momento de fructificación es el resultado de un balance entre las ventajas de florecer en la época de óptimo crecimiento con las de fructificar en el mismo. En la selva del P. N. Iguazú la fructificación, con un pico desde septiembre a noviembre, parecería depender de la sincronización del período de floración con el óptimo de polinización, al comienzo de la época cálida. El comportamiento durante el resto del año es menos claro. Esto se debe a los múltiples factores

que influyen a lo largo de todo el proceso de formación-maduración de los frutos: clima, polinización, abortos, predación, sincronización con la dispersión, etc. Los frutos secos, energéticamente más económicos, con tiempos de formación-maduración cortos como las sámaras, son los primeros en caer en las trampas; ocasionando que el pico de caída de frutos secos, comience antes que el de frutos carnosos.

Las diferencias observadas en la caída anual de frutos secos entre ambos bosques (15 g/m² en B.M. contra 5 g/m² en B.Y.), se deben a la mayor abundancia de especies productoras de frutos secos en el bosque Macuco (215 Ind./ha) respecto al Yacaratiá (115 Ind./ha) (Placci y Giorgis, este vol.).

A diferencia de lo observado para frutos secos, la caída anual de frutos carnosos es muy similar entre ambos bosques (10 g/m² en B.M. y 9,9 g/m² en B.Y.) concordando con valores muy similares en su densidad: 219 Ind./ha en B.M. y 258 Ind./ha en B.Y. (Placci y Giorgis, este vol.). Sin embargo, se presentaron diferencias importantes en su fluctuación estacional. En el B.Y., el pico observado en el segundo verano corresponde principalmente al aporte de frutos de Lauráceas, ausentes el verano anterior. Estas especies poseen tiempos de floración y formación-maduración de frutos muy prolongados por lo que estarían expuestas a muchos períodos críticos, con probabilidad de abortar la fructificación completa. Esto, sumado a su elevada densidad en estas selvas (Placci y Giorgis, este vol.), ocasiona diferencias interanuales marcadas en la producción total de frutos carnosos, haciendo poco predecible la disponibilidad de recursos para frugívoros durante los meses de verano. En el bosque Macuco en cambio, la caída de frutos carnosos durante el segundo verano fue prácticamente nula; mientras que durante el primer verano, aunque no muy abundante, estuvo presente. De esta manera, las fuertes fluctuaciones interanuales en la disponibilidad de frutos carnosos se verían, en parte, compensadas por la heterogeneidad ambiental. La coexistencia de parches de bosques con diferentes niveles estacionales en la producción, disminuiría los períodos de escasez del recurso "frutos" para la comunidad de frugívoros de estos ambientes.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue realizado en el marco del proyecto "Primate Social Structure in a Low-Predation Environment: Test of a New Model" financiado por National Science Foundation. Agradecemos especialmente a los directores del proyecto, Dr. Charles Janson y Dr. Alejandro Brown. Colaboraron en la colecta y procesado de muestras los guardaparques W. Maciel, A. Wüthrich, P. Giorgis y C. Saibene, y los Lic. D. Rode, M. Di Bitetti y S. Chediack. Agradecemos también a la Administración de Parques Nacionales, a CONICET y a la Fundación ECO-RED por el apoyo logístico.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- BLAKE, J. G., B. A. LOISELLE, T. C. MOERMOND, D. J. LEVEY y J. S. DENSLOW (1990). Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13: 73-79.
- FOSTER, R. B. (1982). The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. En: *The Ecology of a Tropical Forest, Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Leigh, E. G., A. S. Rand y D. W. Windsor (eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 151-172.
- FOURNIER, L. A. (1976). Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Turrialba*, vol. 26 (1): 54-59.
- FREELAND, W. J. y D. H. JANZEN (1974). Strategies of herbivory in mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108: 269-289.
- GAUTIER-HION, A., J. M. DUPLANTIER, R. QURIS, F. FEER, C. SOURD, J. P. DECOUX, G. DUBOST, L. EMMONS, C. ERARD, P. HECKETSWEILER, A. MOUNGAZI, C. ROUSSILHON y J. M. THIOLLAY (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- HLADICK, A. (1978). Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: Distribution and Composition of food for folivores. En: *The ecology of the arboreal folivores* (G. G. Montgomery, ed.). The Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution, pp. 51-71.
- JACKSON, J. F. (1978). Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotrópica* 10 (1): 38-42.
- JANZEN, D. M. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- JANSON, C. H. (1983). Adaptations of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- KURSAR, T. A. y P. D. COLEY (1992). Delay greening in tropical leaves: an antiherbivore defense? *Biotrópica* 24 (2b): 256-262.
- LEDESMA, N. R. y P. E. BOLETTA (1972). Clima de las regiones forestales argentinas. *Actas del VII Congreso Forestal Mundial*, Buenos Aires. Nº 136.
- LEIGH, E. G. (1982). Estructura y clima de la pluviselva tropical. En: *Evolución en los trópicos*. G. A. de Alba y R. W. Rubínoff, eds. Smithsonian Tropical Research Institution. Editorial Universitaria, Panamá. pp. 161-175.
- LEIGH, E. G. y N. SMYTHE (1978). Leaf production, leaf consumption and the regulation of folivores on Barro Colorado Island. En: *The ecology of arboreal folivores*. (G. G. Montgomery ed.). The Symposia of the National Zoological Park. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 33-50.
- LEIGH, E. G. y D. W. WINDSOR (1982). Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. En: *The Ecology of a Tropical Forest, Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Leigh, E. G., A. S. Rand y D. W. Windsor (eds.), Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 111-122.
- MILTON, K. (1979). Factors influencing leaf choice by howler monkeys: A test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.* 114: 362-378.
- NEWBOULD, P. J. (1970). Methods for estimating the primary production of forest. *IBP Handbook Nº 2 International Biological*

programme. Blackwell scientific publications. Oxford and Edinburgh. 60 pp.

PLACCI, L. G. y P. GIORGIS (este volumen). Estructura y diversidad de la selva del Parque Nacional Iguazú, Argentina.

PLACCI, L. G., S. I. ARDITI, P. A. GIORGIS y A. A. WUTHRICH (1992). Estructura del palmital e importancia de *Euterpe edulis* como especie clave en el Parque Nacional "Iguazú", Argentina. *Yvyraretá* 3 (3): 93-108.

SCHOWALTER, T. D., W. W. HARGROVE y D. A. CROSSLEY Jr. (1986). Her-

bivory in forested ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 177-196.

SMYTHE, N. (1982). Relaciones entre las épocas de abundancia de frutos y los métodos de dispersión de las semillas de un bosque neotropical. En: *Evolución en los trópicos*. G. A. de Alba y R. W. Rudinoff, eds. Smithsonian Tropical Research Institution. Editorial Universitaria, Panamá. pp. 77-83.

TERBORGH, J. (1983). Five New world primates: a study in comparative ecology. *Monographs in behavior and ecology*, Princeton University Press, N.J.