

## Aspectos de la dinámica de la vegetación de un ambiente de la costa del río de la Plata: patrones fenológicos y evolución del contenido de clorofila

Aymar  GONZ LEZ MURACCIOLE<sup>1</sup>, Humberto F. CAUSIN<sup>2</sup> & Nora MADANES<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecolog a Gen tica y Evoluci n, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, 1428 Buenos Aires, Argentina. noram@ege.fcen.uba.ar <sup>2</sup>Departamento de Biodiversidad y Biolog a Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, 1428 Buenos Aires, Argentina

**Abstract: Aspects of the vegetation dynamics of a coastal environment of the Rio de la Plata: phenological patterns and evolution of chlorophyll content.** The coast of Buenos Aires City and its surroundings have been modified by work of refilling, giving place to the creation of areas colonized by vegetation of continental origin, as well as by species transported by the rivers Paran  and Uruguay. Given that these areas result from the biotic response to human-induced conditions, they may be considered "novel ecosystems". Even though information is available with regards to their structure, no studies have been performed on their dynamics. In the present work, changes of foliar phenology and chlorophyll content were studied during a whole year in twelve representative species of different biotypes at a *Tipuana tipu* wood, growing on landfills. Data were analyzed with multivariate statistical methods. The analysis of leaf phenophases revealed two main strategies of developmental complementarity: in evergreen species, groups were characterized by differences in the relative abundance of the different phenophases across the year; while in deciduous species groups differed on either the period where certain phenophases peaked, and/or on their relative duration. The analysis chlorophyll content revealed five groups of species according to the time period when their foliage was photosynthetically active, and allowed us to characterize the months of maximum productivity in the system.

**Key words:** Anthropic environment, chlorophyll, phenological complementarity, novel ecosystem, biotypes.

**Resumen:** Las costas de la Ciudad Aut noma de Buenos Aires presentan  reas de relleno colonizadas por vegetaci n tanto de origen continental como por especies transportadas por los r os Paran  y Uruguay. Dado que las mismas son el resultado de una respuesta bi tica a condiciones generadas por la actividad antr pica, pueden ser consideradas "neoeosistemas". Si bien existe informaci n sobre la estructura de estas  reas, se carece de estudios sobre su din mica. En el presente trabajo se analiz  la fenolog a foliar y la variaci n del contenido de clorofila a lo largo de un a o, en doce especies representativas de diferentes tipos biol gicos de un bosque costero de *Tipuana tipu*. Los datos fueron analizados con m todos de clasificaci n multivariados. El an lisis de clasificaci n de las fases fenol gicas permiti  identificar dos tipos de estrategias de complementariedad en el desarrollo: las especies perennifolias se agruparon en funci n de los valores de abundancia relativa de las distintas fenofases, mientras que las deciduas evidenciaron una asincron a en los per odos con m ximo porcentaje relativo de ciertas fenofases, o en la duraci n de las mismas. El an lisis de los valores de contenido de clorofila permiti  diferenciar cinco grupos de especies en funci n del per odo fotosint ticamente activo, y caracterizar los meses de m xima productividad del sistema.

**Palabras clave:** Ambiente antr pico, clorofila, complementariedad fenol gica, neoeosistema, tipos biol gicos.

### INTRODUCCI N

La costa de la Ciudad Aut noma de Buenos Aires (CABA) y sus alrededores es el resultado de la acci n de fen menos naturales y del proceso de urbanizaci n. Las obras de relleno realizadas en los  ltimos 200 a os condujeron a la incorporaci n de m s de 2500 Ha (Volpedo, 2007; Marcomi

& L pez, 2011). Este proceso din mico dio como resultado la aparici n de un mosaico de ambientes que constituyen el Corredor Costero Natural (Faggi, 1998; Hoc *et al.*, 1999). Debido a que tales  reas son el resultado de una respuesta bi tica a nuevas condiciones generadas por la actividad humana, las mismas pueden ser consideradas como "neoeosistemas" (Hobbs *et al.*, 2006).

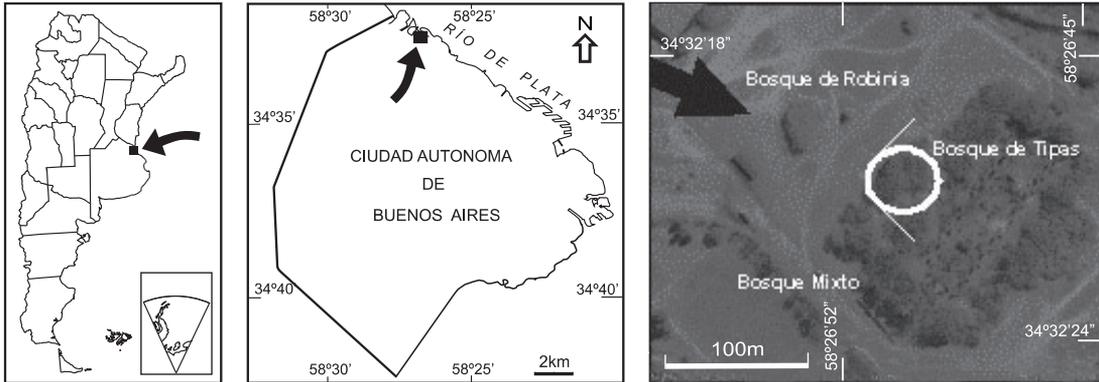


Fig.1. Ubicación del área de estudio.

Las tierras ganadas al río son colonizadas tanto por la vegetación de los alrededores, de origen continental, como por especies transportadas por los ríos Paraná (especies de linaje chaqueño paranaense) y Uruguay (especies de linaje paranaense). Por lo tanto, si bien estos ambientes permiten conservar parte de la biodiversidad característica de las comunidades naturales ribereñas de la Cuenca del Plata, a su vez se han convertido en hábitats para numerosas especies exóticas con las cuales deben interactuar. La variabilidad de las condiciones ambientales a lo largo del año (estacionalidad) ofrece una dimensión importante donde puede operar el proceso de adecuación a la vida comunitaria (Tivy, 1971; French & Sauer, 1974; Madanes, 1999). En este sentido, la complementariedad fenológica, es decir la organización temporal de las fases de desarrollo de las diferentes especies, puede contribuir a optimizar el uso de los recursos (luz, agua, nitrógeno) facilitando la coexistencia de potenciales competidores (Glumon *et al.*, 1983; Rathcke & Lacey, 1985; Hooper, 1998). En efecto, estudios en diferentes ecosistemas naturales han demostrado que la existencia de asincronía en el desarrollo fenológico es un factor relevante para la diversificación del uso de recursos entre especies, y el aumento de la cobertura total anual (estimador de la productividad) (Campanella & Bertiller, 2008; Hooper *et al.*, 2005). Sin embargo, existe poca información sobre el rol que cumpliría la complementariedad fenológica en la dinámica de neoeosistemas. En este sentido, Fridley (2012) señala que el éxito de las especies invasoras en algunos bosques decídulos disturbados se debería en gran medida a que una parte importante de la fotosíntesis realizada por las mismas ocurre durante el otoño, cuando la mayoría de las especies nativas perdieron sus hojas. Esta asincronía en

la fenología afectaría tanto la biodiversidad del sistema como el patrón estacional de la productividad del mismo.

Las comunidades vegetales próximas al Río de la Plata han sido estudiadas en la Reserva Ecológica Costanera Sur por Faggi (1998) y Cavia (2006), en el Refugio Educativo de la Ribera Norte por Kalesnik *et al.* (2005) y Cavia (2006), y en el Parque Natural Ciudad Universitaria por Sartori & Picca (2009). Estos trabajos se centran en la descripción estructural de las comunidades vegetales, pero no abordan el estudio de su dinámica. Sin embargo, Ignatieva (2008) señala que para la implementación tanto de proyectos de restauración como planes de manejo es importante comprender los procesos ecológicos que rigen la dinámica del sistema. La falta de una política clara de planificación y uso de estos ambientes, sumado a la escasa información existente sobre aspectos vinculados a su funcionamiento, conducen a la necesidad de incentivar investigaciones que contribuyan a la comprensión de su estructura y su dinámica, a fin de generar de pautas de manejo.

Con el fin de contribuir al conocimiento de la dinámica de una comunidad producto de una sucesión espontánea sobre tierras de relleno, en el presente trabajo nos propusimos analizar el patrón fenológico vegetativo con el fin de determinar el grado de complementariedad fenológica, y la variación temporal del contenido de clorofila como un estimador de los cambios en la productividad de la comunidad a lo largo del año.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio se encuentra próxima al Río de la Plata en tierras ganadas a éste ubicadas en el predio de la Ciudad Universitaria (S 34° 38´

- O 58° 28') en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires. En dicho predio pueden diferenciarse cuatro ambientes: a) construcciones; b) parquizada; c) isla, constituida por un mosaico de comunidades producto del proceso de invasión riparia y d) mosaico de comunidades producto del proceso de invasión de especies riparias y continentales (Volpedo, 2007). El estudio se desarrolló en el bosque de Tipa (*Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze) del ambiente d, localizado en los terrenos cercanos al río (Fig. 1). En el mismo pueden diferenciarse trestipos biológicos principales (árboles, arbustos y herbáceas), constituidos por especies siempreverdes o deciduas los dos primeros y por especies de ciclo de vida anual o perenne las herbáceas. El clima de la región es templado pampeano, con veranos calurosos e inviernos frescos. La temperatura media anual es de 17° C y la precipitación media es de 1150 mm., siendo las lluvias más frecuentes en otoño, primavera y verano (Servicio Meteorológico Nacional).

### Selección de especies representativas de los distintos tipos biológicos

En base a la abundancia y/o constancia relativa de las especies del bosque de Tipa (Madanes, 2007) se eligieron las siguientes especies representativas de cada tipo biológico:

**Árbóreas:** especies deciduas: *Acer negundo* L. (Aceraceae), *Melia azederach* L. (Meliaceae), *Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze (Fabaceae) y *Morus sp.* L. (Moraceae); especies siempreverdes: *Ligustrum sinensis* Lour. (Oleaceae) y *Ligustrum lucidum* W.T. Aiton (Oleaceae).

**Arbustivas:** especies siempreverdes: *Baccharis salicifolia* (Ruiz & Pav.) Pers. (Asteraceae) y *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae); especie semidecidua: *Abutilon pauciflorum* A. St.-Hil. (Malvaceae).

**Herbáceas:** especies perennes: *Convolvulus arvensis* L. (Convolvulaceae) y *Parietaria debilis* G. Forst. (Urticaceae); especie anual: *Humulus japonicus* Siebold & Zucc. (Cannabaceae).

Para el estudio de las variables que a continuación se indican se eligió como unidad experimental de los tipos biológicos arbóreo y arbustivo, un ejemplar representativo de cada especie. En tanto que para las herbáceas la unidad muestral fue un parche de 1 m<sup>2</sup> designado en forma aleatoria dentro cada población para cada fecha de muestreo.

### Variables analizadas

**Fenología foliar.** Las observaciones fenológicas se realizaron a mediados de la primer (I) y segunda (II) quincena de cada mes, desde septiem-

bre de 2006 hasta agosto 2007. Para todas las especies seleccionadas se establecieron en forma visual tres estadios fenológicos en base a los criterios morfológicos definidos por el tamaño de la hoja y verdor relativo: hojas jóvenes (HJ), hojas maduras (HM) y hojas senescentes (HS). La abundancia relativa de cada fenofase se estimó visualmente como el porcentaje de hojas en dicha fenofase respecto del total de hojas presentes en cada unidad experimental.

En cuatro fechas representativas de las estaciones del año, correspondientes a los muestreos Abr I, Jul I, Oct I y Dic II, se determinó la cobertura foliar total para cada individuo de las especies leñosas analizadas según la escala grafica de Hays *et al.* (1981), y en las herbáceas de acuerdo a la escala de Braun-Blanquet (1979).

**Contenido de clorofila.** Para la estimación del contenido de clorofila se utilizó el medidor SPAD Chlorophyll Meter 502 (Minolta, Japón). En cada fecha de muestreo se eligieron 30 hojas al azar del estadio fenológico dominante por unidad experimental. Las mediciones se efectuaron en las primeras horas de la tarde. Las lecturas se realizaron en la parte central de la lámina en las hojas simples y en el segundo folíolo derecho contando desde la base en las hojas compuestas. Las mediciones fueron sincrónicas con las de fenología. Debido a que en el estadio senescente hay una considerable pérdida de la función fotosintética, las mediciones en una dada unidad experimental se suspendieron cuando el porcentaje de hojas senescentes superó el 80 % de la cobertura foliar. Los valores de contenido de clorofila se expresan como unidades SPAD (Marquard & Tipton, 1987), asignándose valor 0 cuando las mediciones fueron interrumpidas.

### Análisis de los datos

A fin de caracterizar el patrón fenológico y la evolución temporal del contenido de clorofila se realizaron análisis de clasificación empleando la distancia Euclideana y el ligamiento promedio no ponderado (Unweighted pair-group method average, UPGMA), utilizando el programa STATISTICA (Stat Soft Inc., 1995). Para el patrón fenológico se empleó el porcentaje de abundancia relativa de la fenofase juvenil y/o madura de las 12 especies analizadas durante el año de muestreo. Se realizó un análisis en Modo Q y R para clasificar las fases fenológicas y las fechas de muestreo, respectivamente. Para analizar el contenido de clorofila se consideraron los valores promedios de las lecturas SPAD para cada una de las especies seleccionadas.

## RESULTADOS

### Patrón fenológico de la comunidad

Los árboles deciduos presentaron el máximo desarrollo de las hojas juveniles (HJ) en la estación primaveral (período de muestreo comprendido entre Sep I y Nov I; Fig. 2, A-D). Esta fenofase es rápidamente remplazada por el estadio de hojas maduras (HM), siendo ésta la fase dominante hasta mediados del otoño o inicio del invierno, dependiendo de la especie. Dado que en este grupo las fases juvenil y senescente son breves, el solapamiento de fenofases es bajo, limitándose principalmente al inicio y al final del periodo en estudio. La cobertura foliar en octubre fue baja para *Morus sp.* y *M. azedarach*, debido a que solo presentaban HJ, mientras que en *A. negundo* fue mayor debido a la presencia simultánea de HJ y HM. Por el contrario, la cobertura foliar en el mismo período fue nula en *T. tipu* dado que el rebrote ocurre recién a fines de primavera. Cabe señalar que si bien la mayoría de estas especies pierden sus hojas hacia fines de otoño, *T. tipu* mantiene valores altos de cobertura hasta el mes de julio inclusive.

En los árboles y arbustos siempreverdes todas las fenofases por lo general abarcan largos periodos y las HM son las que presentan el mayor porcentaje de abundancia relativa a lo largo del año (Fig. 2, E-H). Si bien en la mayoría de estas especies la cobertura foliar es superior al 85% durante la primavera hasta el inicio del invierno, en *L. lucidum* el valor decae a partir de octubre debido al incremento del porcentaje de hojas senescentes (HS) y juveniles. En la estación invernal la fase senescente cobra importancia en las especies *L. sinense*, *B. salicifolia* y *R. communis*, mientras que en *L. lucidum* mantiene valores relativamente bajos durante la mayor parte del año (Fig. 2, E). *A. pauciflorum*, única especie semidecidua, no presenta una fenofase claramente dominante a lo largo del año como en el caso de las especies siempreverdes, aunque al igual que éstas, la cobertura foliar total disminuye en la estación invernal (Fig. 2, I).

Las herbáceas perennes presentan por lo general largos períodos con solapamiento de fenofases diferentes, sin embargo la abundancia relativa de las mismas difiere entre especies (Fig. 2, J-K). Como consecuencia de esto se observa que, mientras que *P. debilis* registra una alta cobertura foliar durante todo el año, en *C. arvensis* esta disminuye a partir del otoño debido al progresivo aumento de la fase senescente. *H. japonicus*, única herbácea anual dominante en esta comunidad,

se caracteriza por presentar un rápido desarrollo de la fenofase juvenil a principios de noviembre, siendo ésta inmediatamente reemplazada por las HM durante todo el verano y la primera mitad del otoño (Fig. 2, L). En el otoño hay un aumento de HS, las que alcanzan su máxima abundancia en el mes de junio. Tanto en la fecha invernal (Jul I) como en la primaveral (Oct I) *H. japonicus* no presenta cobertura foliar.

A partir del análisis de clasificación de los estadios fenológicos juvenil y maduro de todas las especies analizadas (Fig. 3) se pudieron diferenciar dos grandes grupos, A y B, con dos (AI y AII) y tres (BI, BII y BIII) subgrupos, respectivamente, relacionados con la duración y el grado de abundancia relativa de las fases dominantes (Fig. 4). En el grupo A las distintas especies se asocian principalmente en función del comportamiento temporal de las HJ en tanto que en el B lo hacen en función de las HM. En el grupo A, el período de mayor abundancia relativa de la fenofase juvenil abarca desde el inicio de la primavera hasta mediados del verano (periodos a y b1', según el análisis de clasificación en Modo R, Fig. 3). Dentro del grupo A, las fenofases juveniles que conforman el subgrupo AI presentan la máxima abundancia relativa durante la primavera tardía y verano temprano, mientras que en AII los máximos ocurren durante la primavera temprana (Sep I y Oct II, Fig. 4). Cabe destacar que en este grupo, mientras que los porcentajes de abundancia de dicha fenofase son cercanos al 100% en las especies deciduas (*A. negundo*, *Morus sp.* y *M. azedarach*), en las especies siempreverdes los valores no llegan a ser tan elevados dada la superposición de fenofases.

El gran grupo B se divide en tres subgrupos, BI, BII y BIII, diferenciados por las particularidades que presenta la fenofase madura. El primer subgrupo, integrado por una única especie (*T. tipu*), se caracteriza por presentar baja o nula abundancia de HM durante la primavera y los primeros meses de verano, alcanzando sus valores máximos durante el periodo otoño-invierno (Fig. 4). El subgrupo BII integra a las especies cuyas HM concentran los valores máximos de abundancia durante el verano y el otoño, mientras que en el subgrupo BIII, la abundancia relativa de HM se mantiene elevada durante todo el año (Fig. 4).

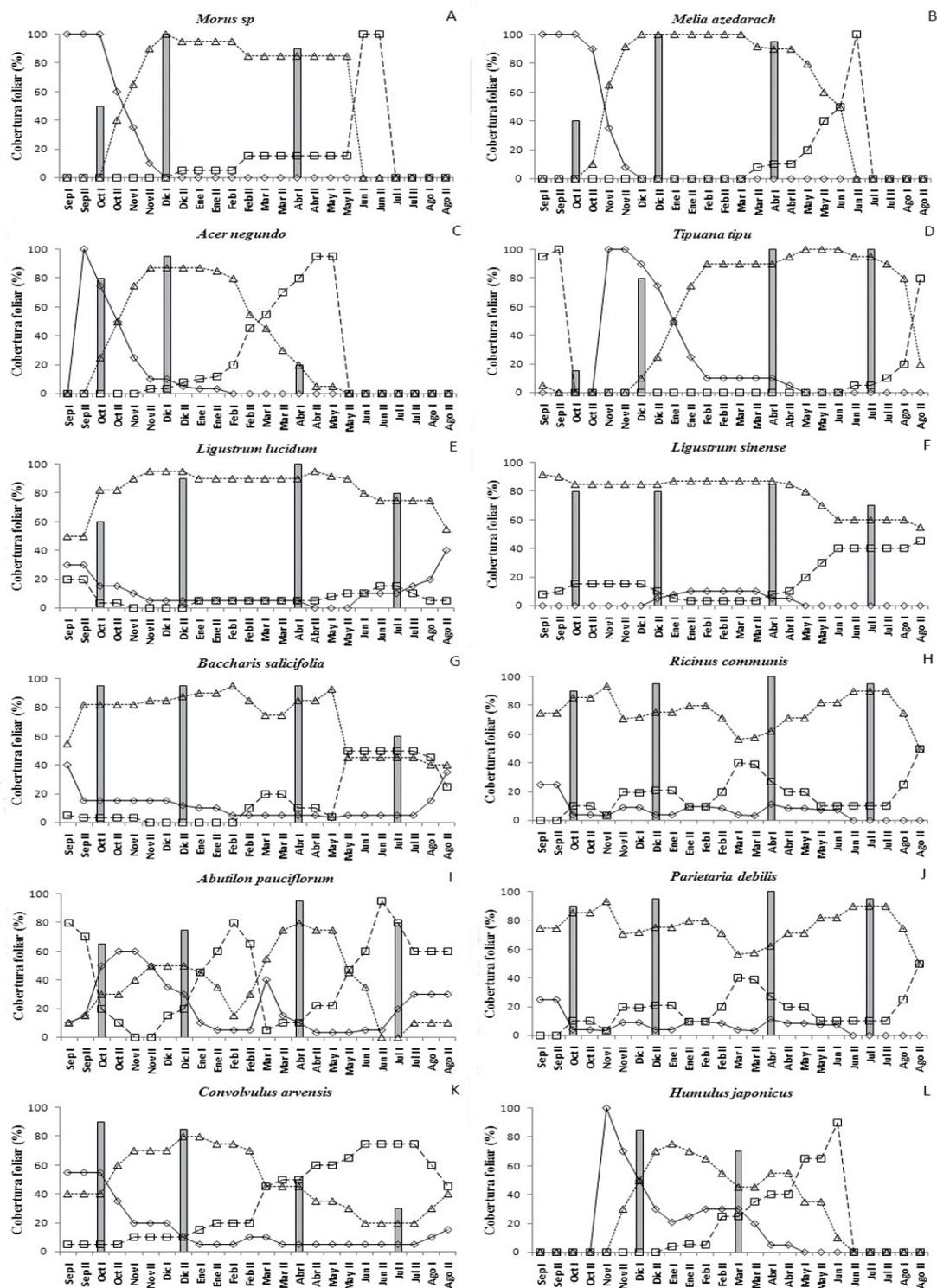


Fig. 2. Abundancia relativa (%) de los diferentes estadios fenológicos a lo largo del año (líneas) y cobertura foliar total (%) en cuatro fechas representativas de cada estación (barras) en las especies estudiadas, agrupadas por tipo biológico. (◇) hojas jóvenes, (△) hojas maduras, (□) hojas senescentes.

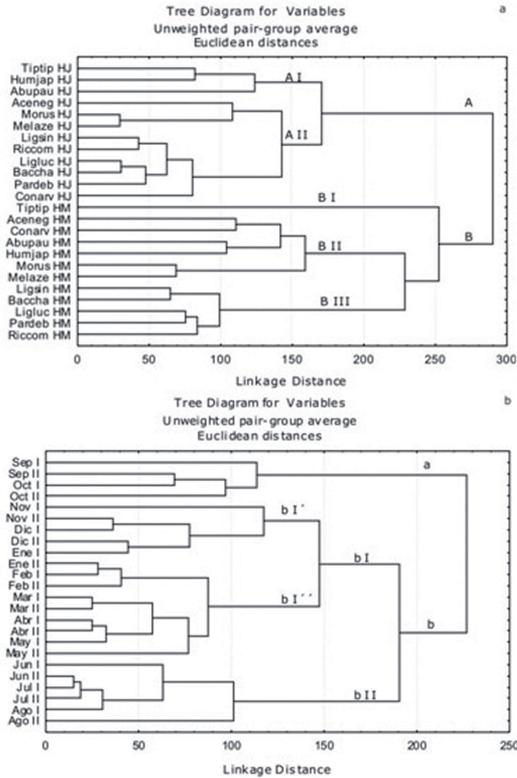


Fig. 3. Dendrogramas del análisis de clasificación de los estadios fenológicos (juvenil y maduro) agrupados por a) especies (Modo R) y b) por fechas (Modo Q). Las especies se abreviaron utilizándose las primeras tres letras de los epítetos genéricos y específicos respectivos. HJ, hojas jóvenes; HM, hojas maduras.

### Evolución de las lecturas SPAD y su relación con el contenido de clorofila

A partir del análisis de clasificación de las lecturas del SPAD (Fig. 5) pudieron diferenciarse dos grandes grupos: uno (grupo A) que incluye a las especies que presentaron valores SPAD bajos o nulos en algún periodo del año (ya sea por el incremento de la fenofase senescente o por la ausencia total de hojas), y otro (grupo B) que reúne a aquellas en las que las lecturas se mantuvieron elevadas durante la mayor parte del año (Fig. 6). A su vez, el gran grupo A se divide en tres subgrupos: el subgrupo AI está constituido por *A. negundo*, diferenciándose del resto por el largo periodo con ausencia de lecturas por entrar tempranamente en senescencia (Fig. 6). En el subgrupo AII, que incluye a *C. arvensis*, *H. japonicus*, *A. pauciflorum*, *P. debilis* y *Morus sp.* la mayoría de las especies no presentan registros SPAD durante gran parte de la estación invernal, con excepción de *P. debilis*,

que por ser una herbácea perenne, no registra interrupciones (Fig. 6). El subgrupo AIII está constituido por *M. azedarach* que si bien tampoco presenta registros en la estación invernal (Jun II a Ago II), se diferencia de las restantes por tener valores SPAD más elevados durante el resto del año (Fig. 6).

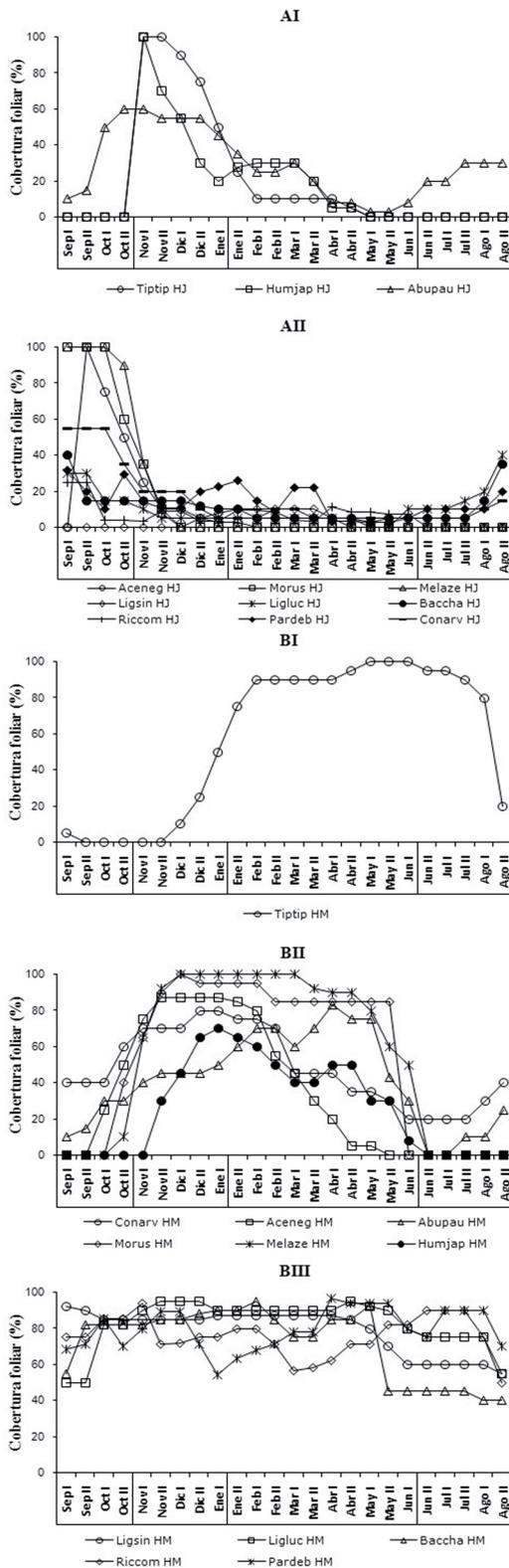
El gran grupo B se divide a su vez en dos subgrupos. El subgrupo BI (que incluye a las especies siempreverdes *L. sinense*, *L. lucidum*, *B. salicifolia* y *R. communis*) se caracteriza por la presencia de valores SPAD elevados y continuos a lo largo del año (Fig. 6). Finalmente, el subgrupo BII, constituido por *T. tipu*, es el único que registra valores SPAD bajos o nulos durante gran parte de la primavera (Ago II a Oct. II), dado que en este período dicha especie pierde la mayor parte de sus hojas o las mismas se hallan en estado avanzado de senescencia (Fig. 6). Cabe señalar que las especies que integran estos dos subgrupos son las únicas que coinciden con dos de los subgrupos generados a partir del análisis de clasificación de las fenofases foliares (BI y BIII, Fig. 4).

### DISCUSIÓN

Tanto a nivel mundial como local, son cada vez más abundantes las zonas donde se desarrollan neoecosistemas, ya sea por la alteración antrópica de regiones naturales como por la generación de nuevos espacios colonizables por la vegetación. Dado que en estos ensamblajes bióticos se generan interacciones entre especies que no coexisten naturalmente, hay un creciente interés por la comprensión de su dinámica en parte para facilitar la implementación de pautas de manejo (Hobbs *et al.*, 2006).

### Patrón fenológico de la comunidad

Teniendo en cuenta que el sitio de estudio se localiza en un área de clima templado pampeano, es de esperar que la estacionalidad constituya una variable clave de ajuste en la fenología de las especies. No obstante, dentro de un mismo tipo biológico es probable que no todas las especies que lo integran en un área dada respondan de manera similar a los mismos factores climáticos (Sarmiento & Monasterio, 1983; Smith-Ramirez & Armesto, 1994). Coincidente con esto, nuestros resultados muestran que las especies pertenecientes a un mismo tipo biológico y fenológicamente caducas presentaron diferencias en sus patrones en cuanto a intensidad y duración de las fenofases. Es así que, si bien los árboles deciduos (*Morus sp.*, *M.*



*azedarach*, *A. negundo* y *T. tipu*) se diferenciaron del resto de las especies por tener un bajo grado de superposición de las distintas fenofases, dentro de este grupo la aparición de hojas jóvenes así como el inicio de la fase senescente varían considerablemente. Por lo tanto, las diferencias en el desarrollo fenológico observadas en las especies deciduas evidencian una asincronía en los momentos en que se alcanzan los porcentajes máximos de abundancia de las distintas fenofases y/o en la duración de las mismas (v.g. alta complementariedad). El ejemplo más extremo lo hallamos en *T. tipu*, única arborea nativa en la comunidad de estudio, en la cual la senescencia y pérdida de hojas se produce en el invierno tardío o inicios de la primavera. Este desplazamiento del período productivo respecto a las otras especies arbóreas podría contribuir a un mayor ajuste en la utilización del recurso lumínico.

Por el contrario, tanto las especies herbáceas como el arbusto semidecídulo presentaron dos o más estadios fenológicos simultáneos durante largos periodos del año como ocurre con las siempreverdes. No obstante, en este grupo existe una complementariedad en el desarrollo que resulta de las diferencias en los valores de abundancia relativa de las fenofases con diferente potencial fotosintético. Estos resultados son coincidentes con el patrón descrito para malezas anuales y perennes de agroecosistemas y de borde de caminos en climas similares al área de estudio (Madanes *et al.*, 1996; Madanes, 1999).

### Evolución del contenido de clorofila en la comunidad

Como era de esperar, el análisis de los patrones temporales del contenido de clorofila evidenció una clara diferencia entre las especies deciduas y las siempreverdes. No obstante, al comparar el contenido de clorofila de las hojas con máximo potencial fotosintético (v.g. HM) de las especies representativas de ambos grupos, no se detectaron diferencias significativas entre los mismos (deciduas:  $45,54 \pm 12,16$  y siempreverdes  $45,82 \pm 12,39$  unidades SPAD). Esto difiere con lo reportado por algunos autores, quienes sostienen que el contenido de clorofila en las hojas de especies deciduas es mayor que en las siempre-

Fig. 4. Evolución temporal de las fenofases juvenil y madura (% cobertura) en las diferentes especies, agrupadas a partir del análisis de clasificación en Modo Q. En el eje de abscisas se indican los agrupamientos de las fechas de muestreo obtenidos a partir del análisis de clasificación en Modo R. Las especies se abreviaron utilizándose las primeras tres letras de los epítetos genéricos y específicos respectivos. HJ, hojas jóvenes; HM, hojas maduras.

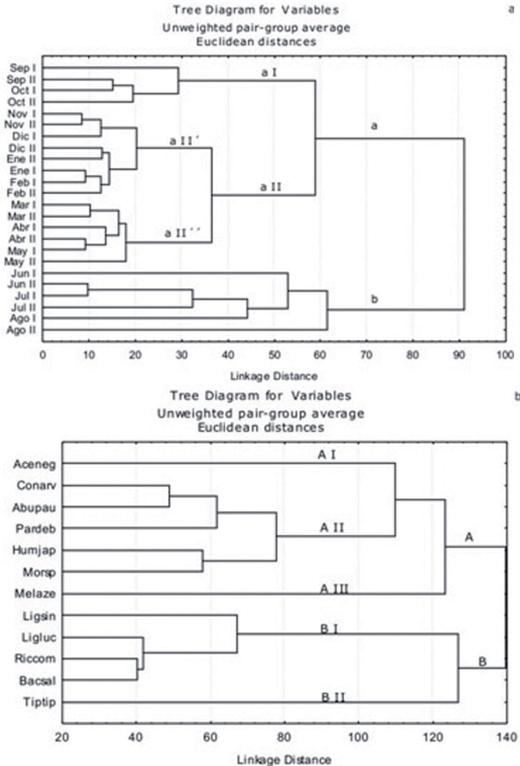


Fig. 5. Dendrogramas del análisis de clasificación de las lecturas SPAD agrupadas por a) especies (Modo R) y b) por fechas (Modo Q). Las especies se abreviaron utilizándose las primeras tres letras de los epítetos genéricos y específicos respectivos.

verdes debido a que en las primeras la actividad fotosintética se concentra en un período acotado del año (Prior *et al.*, 2003). Esta hipótesis, no obstante, se verificaría principalmente cuando se comparan individuos pertenecientes a especies taxonómicamente emparentadas, no siendo generalizable a cualquier ensamble tal como sugieren nuestros resultados.

Ahora bien, cuando se analizan los valores SPAD promedio de las hojas maduras de las especies agrupadas por tipo biológico durante los períodos en que dicha fenofase fue dominante, se observa que el grupo de los árboles (tanto deciduos como siempreverdes) tuvo lecturas más altas que el grupo de los arbustos y éstos, a su vez, que las herbáceas ( $53,46 \pm 7,9$ ;  $43,03 \pm 10,05$ ;  $31,90 \pm 2,5$  unidades SPAD, respectivamente;  $p < 0,001$  en todas las comparaciones). Estas diferencias concuerdan con los datos reportados por D'Antoni *et al.* (2006) en un estudio realizado en un área similar, como así también con observaciones de otros autores en diferentes ecosistemas (Bray, 1960). Dicha

tendencia podría relacionarse en parte al hecho de que en las leñosas existe una elevada proporción de tejido no fotosintético que debe mantenerse en épocas desfavorables (Bray, 1960).

Al promediar los valores SPAD registrados en las distintas especies en cada uno de los períodos obtenidos según el análisis de clasificación en modo R, se observa que el contenido de clorofila en el sistema alcanza su máximo valor en la primavera tardía, verano temprano (Fig. 7). Este resultado puede explicarse a partir del análisis de los datos de fenología. En efecto, desde el inicio de la primavera la producción de hojas jóvenes comienza a incrementarse en la mayoría de las especies, superponiéndose rápidamente con la fenofase madura. Esto produce un aumento en la cobertura foliar total del sistema. Asimismo, el período primavera tardía, verano temprano se caracteriza no solo por presentar a todas las especies con ambas fenofases fotosintéticamente activas, sino que además es uno de los que posee menor proporción de hojas senescentes (Fig. 8). Por lo tanto, podemos concluir que este período correspondería al de mayor potencial fotosintético y, consecuentemente, productividad de la comunidad. En el período verano tardío, otoño temprano la mayoría de las especies presentan una disminución en la abundancia relativa de HJ, sumado al incremento de la fenofase senescente. Estos eventos se asocian con una ligera disminución del valor promedio SPAD en la comunidad. Por último, en el período invernal (otoño tardío-invierno) las HJ tienen los valores más bajos de abundancia relativa, mientras que la fenofase senescente alcanza los niveles máximos, particularmente en las especies deciduas y herbáceas, razón por la cual el sistema evidencia una marcada caída en el contenido promedio de clorofila.

## CONCLUSIONES

Nuestros resultados permitieron identificar dos tipos de estrategias de complementariedad fenológica en esta comunidad: por un lado, las especies perennifolias se agruparon en función de los valores de abundancia relativa de las distintas fenofases, mientras que las deciduas evidenciaron una asincronía en los períodos con máximo porcentaje relativo de ciertas fenofases, o en la duración de las mismas. Así mismo, el análisis de los valores de contenido de clorofila permitió diferenciar cinco grupos de especies en función del período fotosintéticamente activo, y caracterizar al período comprendido entre la primavera tardía y al verano temprano como el de máxima productividad de la comunidad.

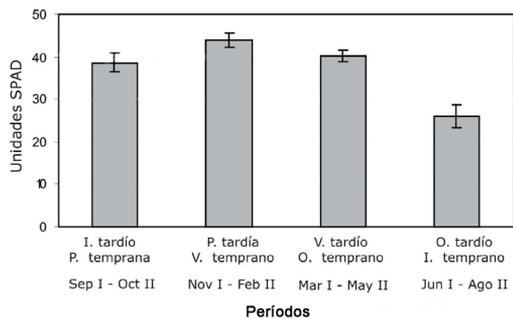
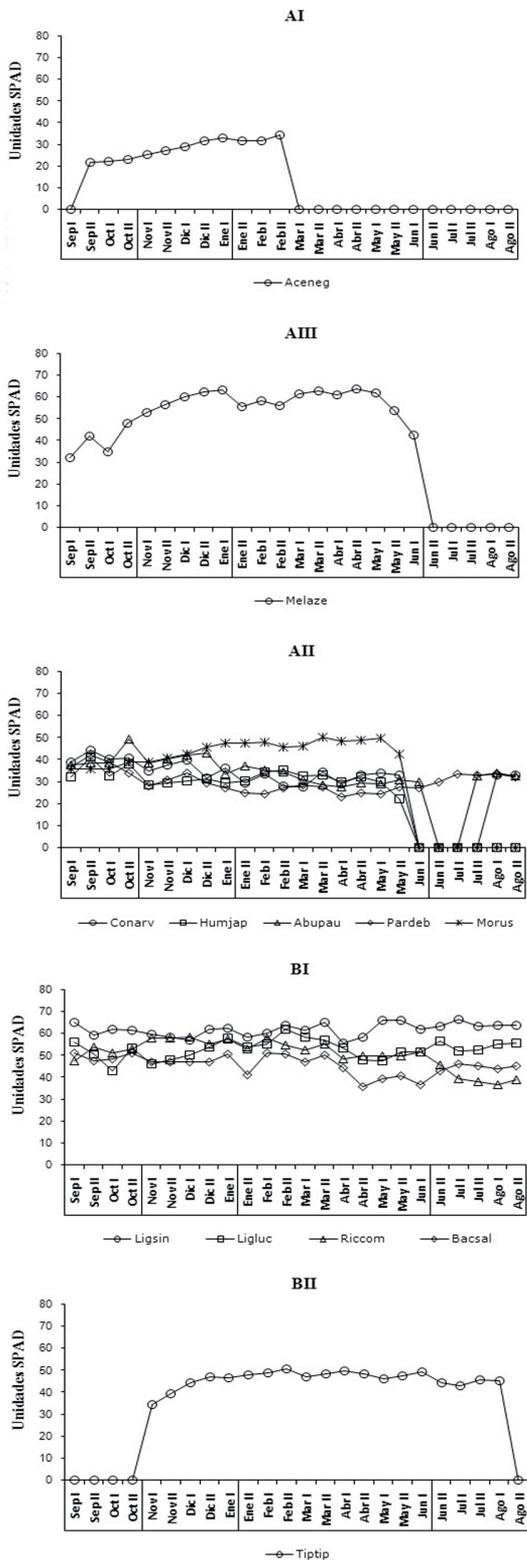


Fig. 7. Valores promedio de las lecturas SPAD de todas las especies estudiadas, para cada uno de los períodos obtenidos a partir del análisis de clasificación en Modo R. Las barras representan medias  $\pm$  d.e. I., invierno; P, primavera; V, verano; O., otoño.

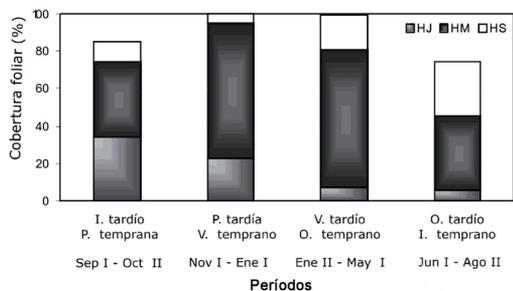


Fig. 8. Abundancia relativa promedio (% cobertura) de las distintas fenofases de todas las especies estudiadas, para cada uno de los períodos obtenidos a partir del análisis de clasificación en Modo R. HJ, hojas jóvenes; HM, hojas maduras; HS, hojas senescentes. I., invierno; P, primavera; V, verano; O., otoño.

## BIBLIOGRAFÍA

Braun-Blanquet, J. 1979. *Fitosociología. Base para el estudio de las comunidades vegetales*. Blume Madrid.

Bray, J.R. 1960. The chlorophyll content of some native managed plant communities in central Minnesota. *Canadian Journal of Botany* 38: 313-333.

Campanella, M.V & M.B. Bertiller. 2008. Plant phenology, leaf traits and leaf litterfall of contrasting life forms in the arid Patagonian Monte, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 19: 75-85.

Cavia, R. 2006. *Los roedores de la ciudad de Buenos Aires: un estudio orientado al control*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Fig. 6. Evolución temporal del contenido de clorofila (unidades SPAD) en las diferentes especies, agrupadas a partir del análisis de clasificación en Modo Q. En el eje de abscisas se indican los agrupamientos de las fechas de muestreo obtenidos a partir del análisis de clasificación en Modo R. Las especies se abreviaron utilizándose las primeras tres letras de los epítetos genéricos y específicos respectivos. HJ, hojas jóvenes; HM, hojas maduras.

- D'Antoni, H.L., J. Skiles, J. Mendonca, C. Schultz, S. Burgess & J. Zamora. 2006. From Earth Science to Astrobiology. *Astrobiology Science Conference*, Washington DC.
- Faggi, A.M. 1998. Monitoreo de la vegetación en áreas protegidas. Su importancia en tareas de restauración. *Seminario Taller sobre Monitoreo Ambiental. Serie Documentos de trabajo N° 31* PROBIDES-UNESCO. Uruguay.
- French, N. & R. Sauer. 1974. Phenological studies and modeling in grassland. *Ecological studies* 8. En: H. Lieth (Ed.), *Phenology and Seasonality Modeling*. pp. 227-236, Spring Verlag. New York.
- Fridley, J.D. 2012. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions. *Nature* 485: 359-362.
- Glumon, S.L., N.R. Chiarello, H.A. Money & C.C. Chu. 1983. Phenology and Resource use in three co-occurring annuals. *Oecologia* 67: 342-351.
- Hays, R.L., C. Summers & W. Seitz. 1981. Estimating wildlife habitat variables. U.S.D.I. pp 111. *Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-81/47*.
- Hobbs, R.J., S. Arico, J. Aronson, J.S. Baron, P. Bridgewater, V.A. Cramer, P.R. Epstein, J.J. Ewel, C.A. Klint, A.E. Lugo, D. Norton, D. Ojima, D.M. Richardson, E.W. Sanderson, F. Valladares, M. Vila, R. Zamora & M. Zobel. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1-7
- Hoc P, N. Madanes & M. Cagnoni. 1999. *Caracterización ambiental de Santa María Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Análisis de la vegetación*. Informe presentado a la Consultora BATEC S.A. para ser presentado al grupo ZHOROS Corporación Puerto Madero.
- Hooper, D.U. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variations in plant diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Hooper D.U., F.S. Chapin III, J.J. Ewel. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75: 3-35.
- Ignatieva, M.E. 2008. Design and future of biodiversity. *Proceedings of International Conference on Urban Biodiversity and Design*, Erfurt, Blackwell.
- Kalesnik, F. M. Cagnoni, P. Bertolini, R.D. Quintana & N. Madanes. 2005. La vegetación del Refugio Educativo de la Ribera Norte, Partido de San Isidro, Pcia. de Buenos Aires, Argentina. Invasión de especies exóticas. En: *Temas de biodiversidad del litoral fluvial argentino II*. Coord. INSUGEO, Miscelánea 14: 8696.
- Lobo J.A., M. Quesada, K.E. Stoner, E.J. Fuchs, I. Herreras-Diego, J. Rojas & G. Saborío. 2003. Factors affecting phenological patterns of bombaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American Journal of Botany* 90: 1054-1063.
- Madanes, N., R. Vicari & S.M. Bonaventura. 1996. Fenología de las especies de los bordes de caminos en agroecosistemas y su relación con los parámetros climáticos (D. Gaynor -Provincia de Buenos Aires). *Parodiana* 9: 149-158.
- Madanes, N. 1999. *Análisis de la dispersión y deposición polínica en un agroecosistema en el sudeste de la Pcia de Buenos Aires (Argentina)*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Madanes, N. 2007. *Absorbancia de clorofila de las especies espontáneas de un ambiente de origen antrópico en la costa del estuario del Río de la Plata*. Informe presentado a la NASA/AMES Research Center.
- Marcomini, S.C. & R.A. López. 2011. Historia de la Costa de Buenos Aires. *Ciencia Hoy* 21: 41-48.
- Marquard, R.D. & J.L. Lipton. 1987. Relationship between extractable chlorophyll and an in situ method to estimate leaf greenness. *Horticultural Science* 22: 1327.
- Prior, L., D. Eamus & D.M.J.S. Bowman. 2003. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology* 17: 504-515.
- Rathcke, B. & E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Sartori, A.D. & P.I. Picca. 2009. Listado preliminar de la flora vascular rioplatense del Parque Natural Ciudad Universitaria (Ciudad Autónoma de Buenos Aires). *Libro Resumen de las XXXII Jornadas Argentinas de Botánica*. pp.223. Córdoba. Argentina.
- Sarmiento, G. & M. Monasterio. 1983. Life-form and phenology. En: F. Bourliere (Ed.), *Ecosystem of the World. Tropical Savanas*, pp. 79-108. Elsevier, Amsterdam.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2009. Características Climáticas de la Ciudad de Buenos Aires. <http://www.smn.gov.ar>.
- Smith-Ramírez, C. & J.J. Armesto. 1994. Flowering and fruit patterns in the temperate rainforest of Chiloe - ecologies and climatic constraints. *Journal of Ecology* 82: 353-365.
- Stat Soft Inc. 1995. *STADISTICA for Windows* (Computer program manual). Tulsa, Okla. USA
- Tivy, J. 1971. *Biogeography. A study of plants in the Ecosphere*. Oliver & Boyd, Edinburg.
- Volpedo, A. 2007. *Propuesta de Plan de Manejo del Parque Natural de Ciudad Universitaria*. FCEN-UBA.
- Williams, R.J., B.A. Myers, W.J. Muller, G.A. Duff & D. Eamus. 1997. Leaf phenology of woody species in a north australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558.