

Serie: Documentos de Trabajo – N° 20

CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DEL MATORRAL PSAMÓFILO

**Universidad de la República
Facultad de Ciencias**



**GLOBAL
ENVIRONMENT
FACILITY**

Julio Campo, Andrea Bacigalupe, Beatriz Costa y Gabriela Pistone
Unidad de Ecología Funcional, Facultad de Ciencias

Conservación y restauración del matorral psamófilo

Rocha, agosto de 1999

CATALOGACIÓN EN PUBLICACIÓN (CIP)

Campo, Julio.

Conservación y restauración del matorral psamófilo / Julio Campo, Andrea Bacigalupe, Beatriz Costa, Gabriela Pistone.- Rocha, UY : PROBIDES, 1999.

20 p.: tpls., graf. (*Documentos de Trabajo; 20*)

Incluye bibliografía y anexos.

TABLA DE CONTENIDOS

PRESENTACIÓN	4
INTRODUCCIÓN	5
1. MÉTODOS.....	7
1.1. Sitios de estudio.....	7
1.2. Diseño experimental.....	7
1.3. Colecta de muestras de suelo y análisis químicos.....	7
1.4. Análisis de muestras de tejido vegetal en laboratorio	8
1.5. Análisis estadístico	8
2. RESULTADOS.....	9
2.1. Composición y estructura del matorral psamófilo	9
2.2. Capacidad de regeneración del matorral psamófilo	9
2.3. Suelo.....	9
3. DISCUSIÓN	12
4. CONCLUSIONES	17
5. BIBLIOGRAFÍA.....	18
ANEXO 1. TABLAS	
ANEXO 2. FIGURAS	

PRESENTACIÓN

El presente trabajo es el primer resultado de un convenio entre el Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable en los Humedales del Este (PROBIDES) y la Unidad de Ecología Funcional de la Facultad de Ciencias, establecido en febrero de 1998. El mismo tiene como objetivo investigar la estructura y funcionamiento de las formaciones vegetales de la costa atlántica de la Reserva de Biosfera Bañados del Este.

Las costas atlántica y lagunares están sometidas a procesos de fragmentación de hábitat, determinados por el desarrollo urbano impulsado por la actividad turística, la realización de obras de infraestructura (carreteras, puentes, canales) y la forestación con especies alóctonas (pinos y eucaliptos principalmente).

La vegetación autóctona que estructura los hábitats costeros, juega un rol importante en los procesos de fijación de dunas. En ese sentido, cuando nos alejamos desde la playa hacia el continente encontramos una sucesión espacial de formaciones vegetales.

La primera es una comunidad herbácea caracterizada por plantas de gran desarrollo radicular que se comportan como pioneras e inician los procesos de fijación de arenas y edafización. Entre las especies que la caracterizan se destacan por su abundancia, pasto dibujante (*Panicum racemoso*), redondita de agua (*Hydrocotyle bonariensis*) y senecio (*Senecio crassiflorus*).

La segunda comunidad que se desarrolla en suelos arenosos es arbustiva y está sometida a la acción de los vientos costeros, lo que determina su fisonomía achaparrada y espinosa. Presenta una composición florística variable. Por un lado, en la porción de costa atlántica comprendida entre la Laguna Blanca en Maldonado y la Laguna de Rocha, se desarrolla como una matriz de espina de la cruz (*Colletia paradoxa*) y molles rastros (*Schinus engleri* var. *Uruguayensis*) identificado por Alonso (1995) en la cual están incluidas numerosas cactáceas de los géneros *Opuntia* y *Cereus*. Por otro lado, el resto de la costa atlántica de la Reserva de Biosfera Bañados del Este, presenta una fisonomía rala y la especie dominante es la envira (*Daphnopsis racemosa*).

Por último, en la zona de lomadas costeras, se desarrolla el bosque psamófilo, de aspecto también achaparrado, que alcanza unos 4 m de altura (Alonso 1995) y las especies arbóreas que lo caracterizan por su abundancia son: coronillas (*Scutia buxifolia*), canelones (*Rapanea laetevirens*) y arueras (*Lithraea brasiliensis*).

Estos estudios permitirán valorar el rol que desempeñan estas formaciones vegetales en la conservación de los ecosistemas costeros.

INTRODUCCIÓN

El cambio de la cobertura vegetal es el mejor conocido y más significativo componente del cambio ambiental global. Se estima que entre un tercio y la mitad de la superficie terrestre ha sido alterada directa y substancialmente por la actividad humana (Vitousek 1994). Muchos ecosistemas han sido reducidos a fragmentos y numerosas especies y poblaciones genéticamente distintas han sido perdidas en este proceso (Ehrlich y Wilson 1991, Myers 1993, Pimm *et al.* 1995). Estos cambios en la cobertura de la tierra reducen la biodiversidad y modifican los capitales de nutrientes del suelo, lo cual tiene importantes consecuencias en la conservación de sitios próximos y en la restauración de sitios transformados (Bradshaw 1997, Parker y Pickett 1997).

En nuestro país, existen extensas dunas y suelos que evolucionaron a partir de aquellas. Estos sistemas de dunas costeras se caracterizan por gradientes geoquímicos y geomorfológicos pronunciados. Algunas de sus especies son endémicas (Chebataroff 1942, 1972) y otras presentan formas de crecimiento muy diferentes al observado en otros ambientes (Alonso 1994). Todas estas especies están amenazadas de riesgo debido principalmente a la extensión del turismo y a la forestación costera. Este riesgo se ha acentuado debido a los planes de forestación con pinos (*Pinus ellioti* y *P. Taeda*). Según datos del Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP) de 1995, la superficie forestada con pinos en los departamentos costeros del Uruguay (Colonia, San José, Canelones, Maldonado y Rocha) se ha incrementado en ≈ 50 veces en el período 1990 a 1994. Particularmente, estos cambios han fragmentado y reducido la extensión del ecosistema costero denominado matorral psamófilo.

Es de notar que en suelos arenosos los cambios en la cobertura pueden producir marcadas modificaciones en el carbono (C) y nitrógeno (N) del suelo en períodos de pocos años (Nonrberg *et al.* 1993), e incluso imposibilitar la restauración de comunidades nativas (Witowski 1991). Además, se producen diferencias en el secuestro de C por parte de las estructuras subterráneas y en los patrones de asignación del mismo por parte de las plantas en respuesta a la disponibilidad de nutrientes y/o de agua (Vogt *et al.* 1986, Caldwell 1994, Lynch 1995). Por ejemplo, para ambientes de dunas se han descrito marcados cambios en las propiedades del suelo y en las tasas de circulación y conservación de nutrientes (Alpert y Mooney 1996), como consecuencia del cambio de cobertura vegetal natural a monocultivos. Estos cambios en los recursos del suelo tienen importantes efectos en el restablecimiento de plantas en estos ambientes (Willis 1963, Kachi y Hirose 1983). Debido a ello, los estudios biogeoquímicos constituyen una herramienta adecuada en el entendimiento holístico de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas y en la evaluación de los impactos de los cultivos, siendo esto último crítico para establecer los mecanismos de una posible restauración.

El objetivo primario de este trabajo fue determinar la composición y estructura del matorral psamófilo, como un principio para comprender las características generales de su funcionamiento y con ello contribuir a futuras actividades para la conservación y restauración del ecosistema. En este marco se plantearon también las siguientes preguntas:

- (1) ¿qué especies podrían ser utilizadas para la regeneración de sitios?
- (2) ¿cuales son los cambios que ocurren en el suelo superficial como consecuencia de la transformación de matorral a plantaciones de pinos?

Las características estructurales del matorral, de la capacidad de regeneración vegetativa de sus especies y de los efectos de la conversión de la cobertura vegetal permitirán enfocar la investigación futura y diseñar experimentos sobre la naturaleza de los mecanismos fisiológicos de sus plantas. Un adecuado conocimiento del funcionamiento de este ecosistema permitirá evaluar su fragilidad y desarrollar estrategias apropiadas para la conservación del mismo. Por último, se sugieren algunas aproximaciones experimentales para implementar el restablecimiento de la vegetación.

1. MÉTODOS

1.1. Sitios de estudio

Los sitios de estudio están ubicados en zona costera del departamento de Rocha, localidad El Caracol. El clima se caracteriza por 1128 ± 20 mm de lluvia anual; enero es el mes más seco (43 mm) y marzo el más húmedo (165 mm; datos correspondientes al período 1994 a 1997 proporcionados por la Dirección Nacional de Meteorología). La estación de crecimiento se extiende desde setiembre hasta marzo. La temperatura media mensual máxima se registra entre los meses de diciembre a febrero ($21,6^{\circ}\text{C}$) y las más bajas ($10,9^{\circ}\text{C}$) entre junio y julio (datos correspondientes al período 1994 a 1997). Los suelos son Quartzipsamments (Entisoles; Buol *et al.* 1989), poco profundos y con poco desarrollo del perfil donde el horizonte *A* es delgado o puede faltar; su textura es arenosa y su capacidad de retención de agua muy baja.

La extensión del matorral psamófilo en el sitio de estudio es de 44 hectáreas. El ecosistema se caracteriza por el crecimiento achaparrado de diferentes especies leñosas a las que acompañan cactáceas. Desde 1940, no ha sido perturbado, y con anterioridad solamente se realizaron pequeñas intervenciones. Contiguamente, entre la laguna Garzón y el matorral psamófilo, se ha transformado la cobertura vegetal mediante la forestación con pinos. El área forestada supera las 150 hectáreas y la edad de la plantación es de 25 a 30 años.

1.2. Diseño experimental

Cuatro transectas paralelas al mar fueron establecidas en el matorral en el mes de marzo de 1998. La distancia entre transectas fue de 40 m. En cada transecta y de forma sistemática se establecieron cinco parcelas de 2×5 m, siendo su eje mayor perpendicular a la línea de costa (en total 20 parcelas). La distancia entre cada parcela de una misma transecta fue de 200 m. De cada parcela se registró la composición de especies, altura y cobertura vegetal. Posteriormente, en cada parcela se cortó la vegetación al ras del suelo, la que fue colectada y acondicionada para su posterior análisis en laboratorio.

Las 20 parcelas de 10 m^2 establecidas en marzo de 1998 fueron utilizadas para el estudio de capacidad de regeneración de las especies leñosas del sitio. Dentro de cada parcela se ubicaron dos cuadros pequeños (1×1 m) los que fueron muestreados en abril del mismo año. En cada cuadro se identificó, midió y etiquetó a cada individuo que rebrotaba. En los 40 cuadros (dos cuadros \times 20 parcelas) se realizaron subsecuentes mediciones de los rebrotes en los meses de julio y octubre.

1.3. Colecta de muestras de suelo y análisis químicos

En abril de 1998 se colectaron en cada parcela del matorral psamófilo muestras compuestas del suelo a seis profundidades: 0-10 cm, 10-20 cm, 20-40 cm, 40-60 cm, 60-80 cm y 80-100 cm. También, en el mismo mes, se colectaron de forma sistemática muestras compuestas del suelo a dos profundidades, 0 a 10 cm y 10 a 20 cm en la plantación de pinos. La distancia entre las muestras se realizó tomando en cuenta el diseño utilizado en el matorral, es decir, en una matriz de distancias entre muestras de 200×40 m.

Si bien los pinos presentan una importante biomasa radical por debajo de los primeros 20 cm del suelo, el criterio de muestrear solamente esta parte del perfil se estableció con base en la concentración de la biomasa de raíces del matorral psamófilo. Ésta representa el principal mecanismo de conservación de la fertilidad, en un sitio con baja capacidad de retención por coloides inorgánicos considerando su textura. Esta potencial conservación de nutrientes hace, además, que esta parte del perfil del suelo sea de gran interés para la restauración.

Las muestras de suelos fueron tamizadas y la fracción fina (malla < 2 mm) se utilizó para el análisis químico, el que fue realizado en la Dirección de Suelos del MGAP. El pH del suelo fue determinado en agua y en cloruro de potasio (KCl). Las determinaciones de C del suelo fueron realizadas mediante el método de Walkley y Black (Nelson y Sommers 1982). El fósforo (P) disponible fue analizado por Bray (Bray y Kurtz 1945). Los cationes intercambiables fueron extraídos con acetato de amonio (NH₄OAC, pH 7) 1 N. El potasio (K) y el sodio (Na) fueron analizados por emisión de flama, y el calcio (Ca) y magnesio (Mg) por absorción atómica.

1.4. Análisis de muestras de tejido vegetal en laboratorio

En laboratorio el tejido vegetal aéreo fue fraccionado y clasificado en cactáceas y no cactáceas. Las raíces fueron separadas en finas y gruesas mediante extracción seca utilizando tamices de malla < 2 mm y malla < 0,5 mm. Todas las muestras de tejido vegetal fueron secadas a 60°C hasta la obtención de peso constante y posteriormente pesadas para determinar la biomasa aérea y subterránea.

1.5. Análisis estadístico

El efecto de la variación espacial en la altura y biomasa aérea fue analizado mediante la prueba de varianza de Kruskal y Wallis. Mediante el análisis de componentes principales (ACP) se exploró el agrupamiento de las parcelas en función de la composición de especies. Los efectos de la profundidad, posición y cambio de la cobertura en la biomasa de raíces y características químicas del suelo fueron analizados mediante ANOVA (Statistica 1993).

2. RESULTADOS

2.1. Composición y estructura del matorral psamófilo

Se registraron 13 especies pertenecientes a ocho familias (Tabla 1). El porcentaje de especies cactáceas respecto al total de especies fue de 33%, y su frecuencia como grupo 70%. Tres especies presentaron una frecuencia mayor de 50%, apareciendo *Colletia paradoxa* (espina de la cruz) como especie dominante y *Schinus engleri* (molle) y *Ephedra tweediana* (efedra), como especies codominantes 1 y 2, respectivamente. El análisis por composición de especies no demostró patrones claros en función de la distancia al mar (Fig. 1).

La altura de la vegetación fue de $1,00 \pm 0,09$ m. La misma aumentó en función de la distancia al mar (Fig. 2A; $P < 0.05$). La cobertura vegetal promedio fue de 79%, siendo menor en la transecta más cercana al mar (Fig. 2B). La biomasa aérea de especies leñosas no suculentas, de cactáceas y total de la comunidad fue de 1366 ± 242 g/m², 121 ± 45 g/m² y 1487 ± 258 g/m², respectivamente. Las cactáceas representaron $9.5 \pm 3.0\%$ de la biomasa aérea total. Las biomásas aéreas no presentaron variaciones espaciales significativas.

2.2. Capacidad de regeneración del matorral psamófilo

Colletia paradoxa, *Ephedra tweediana*, *Schinus engleri*, *Lithraea brasiliensis* (aruera) y *Scutia buxifolia* (coronilla), presentaron capacidad de regeneración vegetativa. El número de individuos registrados para estas especies fue de 209, 29, 23, 2 y 1, respectivamente. La tasa media de crecimiento para *Colletia paradoxa*, *Ephedra tweediana* y *Schinus engleri* fue de 0.24 ± 0.02 mm/día, 0.19 ± 0.05 mm/día y 0.24 ± 0.08 mm/día, respectivamente. No se encontraron efectos de la distancia al mar en el crecimiento de *Colletia paradoxa*, única especie para la cual se realizó el análisis. Los valores fueron 0.22 ± 0.04 mm/día, 0.31 ± 0.03 mm/día, 0.21 ± 0.04 mm/día, y 0.21 ± 0.04 mm/día, en las transectas 1, 2, 3 y 4, respectivamente.

2.3. Suelo.

Matorral psamófilo. La biomasa de raíces en el matorral fue de 2602 g/m² (0 a 1 m de profundidad). La abundancia de raíces del matorral en el perfil del suelo presentó una gran concentración en el suelo superficial (0 a 20 cm de profundidad; Fig. 3) donde se registró más del 65% de la biomasa radical (1712 g/m²). La diferencia entre los primeros 10 cm del perfil (0 a 10 cm) y los siguientes 10 cm del suelo (10 a 20 cm), no fue significativa (Tabla 2). En el suelo superficial (0 a 20 cm de profundidad), el efecto del gradiente de distancia al mar presentó variaciones significativas aumentando las raíces en las posiciones intermedias. La biomasa subterránea está asignada principalmente a raíces gruesas (Fig. 4A, $F = 8.747$, $P < 0.005$); siendo sus patrones de variación correlacionados con los de las raíces finas ($r = 0.56$, $P < 0.05$).

Los suelos del matorral son ácidos, con bajos contenidos de materia orgánica y de P (Tabla 3). La materia orgánica y el Na disminuyeron significativamente con la profundidad. Sin embargo, no se observaron cambios en el pH, P, Ca, K y Mg.

La variación del pH en el gradiente fue significativa; la acidez del suelo aumentó con la

distancia al mar. Estos cambios en el pH no fueron acompañados por ningún otro elemento mineral. La fracción fina representó el $97.9 \pm 0.2\%$ y $98.8 \pm 0.2\%$ de la masa total del suelo, de 0 a 20 cm y de 0 a 100 cm de profundidad, respectivamente.

El contenido de P, Ca, K y Mg del suelo estuvo correlacionado con la cantidad de materia orgánica del suelo ($r=0.41$ a $r=0.64$, $P<0.01$). Llamativamente el P aprovechable no presentó relación con la materia orgánica y sí correlación positiva con el K y el Mg ($r=0.40$ y $r=0.46$, respectivamente, $P<0.01$). La concentración de los cationes estuvo fuertemente correlacionada entre sí, incluyendo al Na ($r=0.54$ a $r=0.91$, $P<0.001$).

La biomasa de raíces finas estuvo correlacionada de forma positiva con el contenido de materia orgánica, Ca, K, Mg y Na intercambiable del suelo (Tabla 4). Las raíces gruesas y la biomasa total de raíces presentaron relaciones positivas con las mismas variables químicas del suelo, aunque sus valores de significancia fueron menores.

Plantación de pinos. La biomasa total de raíces en la plantación de pinos fue de 834 g/m^2 (0 a 20 cm de profundidad). No se observaron efectos de la profundidad del suelo y ni del gradiente ambiental (Tabla 5). Sí, en cambio, la abundancia de raíces finas y la de gruesas presentó correlación positiva para las diferentes posiciones del gradiente ($r=0.51$, $P<0.05$). La importancia de las raíces finas presentó variación de acuerdo con la profundidad, siendo 64% y 23% de la biomasa radical del suelo más superficial (0 a 10 cm) y del más profundo (10 a 20 cm), respectivamente (Fig. 4B). Como consecuencia de este patrón, las diferencias entre las biomásas radicales finas y gruesas en los primeros 20 cm del perfil no resultaron significativas ($F=1.055$, $P=0.311$).

Los suelos son ácidos y con bajos contenidos de materia orgánica (Tabla 3). El contenido de materia orgánica y de Ca, K, Mg y Na disminuyeron con la profundidad del suelo. La variación espacial del pH, materia orgánica y Na fueron significativas. El pH disminuyó y la materia orgánica aumentó con la distancia al mar. Los contenidos de Na fueron mayores en las posiciones más cercanas al mar. La fracción fina del suelo fue $98.9 \pm 0.2\%$ del total de la masa del suelo.

El pH del suelo presentó correlación negativa y significativa con el contenido de materia orgánica del suelo ($r=0.48$, $P=0.005$). En cambio, el contenido de P, Ca, K, Mg y Na del suelo estuvo correlacionado de forma positiva con la cantidad de materia orgánica del suelo ($r=0.41$ a $r=0.62$, $P<0.01$). El P aprovechable no presentó correlación significativa con ningún catión del suelo ($r=0.01$ a $r=0.15$); mientras que la concentración de los cationes estuvo fuertemente correlacionada entre sí, incluyendo al Na ($r=0.61$ a $r=0.89$, $P<0.001$).

Las raíces finas presentaron correlación positiva y significativa con la materia orgánica del suelo y los cationes intercambiables (Tabla 4). Las raíces gruesas, en cambio, no presentaron relaciones significativas. Solamente el Na presentó correlación significativa con la biomasa subterránea total de la plantación.

Efectos del cambio de cobertura vegetal. En la zona de estudio el cambio de cobertura vegetal disminuyó significativamente la biomasa radical en el suelo superficial (0-20 cm; Fig. 4 y Tabla 6). Este efecto se debió a la reducción en raíces gruesas, no observándose cambios en las

raíces finas.

La conversión también redujo la acidez del suelo (pH en agua, Tabla 5, $F=9.656$, $P<0.005$) y los contenidos de Ca y K intercambiable ($F=6.995$ y $F=12.820$, respectivamente, $P<0.05$). Las relaciones Ca:Mg y Mg:K, pasaron de 3.7 y 5, respectivamente, en el matorral, a 1.8 y 12, en la plantación de pinos. Estos cambios sugieren inmovilización de Mg y una mayor pérdida de K. La concentración de Na en el suelo, sin embargo, aumentó ($F=10.436$, $P<0.005$), y su participación en el complejo intercambiable pasó del 7% (matorral) al 15% (plantación). Este aumento produjo la salinización del suelo, y podría ser efecto de un mayor trapeo de aerosoles marinos por parte de la plantación de pinos y/o de mecanismos de concentración tisular y excreción de sales por parte del matorral. La fuerte correlación entre el contenido de Na del suelo y la biomasa radical fina de los pinos (Tabla 4) sugiere la posible retención del mineral por parte de la vegetación en el cultivo.

3. DISCUSIÓN

El ensamble de especies en el matorral psamófilo tiene mucho en común con los bosques psamófilos descritos en la región (Porcile 1988). Algunas especies como *Scutia buxifolia*, *Celtis spinosa*, *Rapanea laetevirens* (canelón), *Schinus engleri* y *Colletia paradoxa*, ocurren también en ecosistemas de serranías y en ecosistemas de bosques riparios. La ocurrencia de las mismas especies en varios ecosistemas puede ser posible debido a una gran flexibilidad fenotípica o a diferenciación poblacional. Ninguno de estos aspectos ha sido estudiado al presente.

Otras especies como *Ephedra tweediana* y muchas de las especies de cactáceas sí bien no están restringidas a la zona costera, son aquí más frecuentes. Es de notar, particularmente, la elevada frecuencia de *Colletia paradoxa*, 100%, lo cual sugiere que pudiera tener un papel como planta nodriza (individuo adulto que ofrece protección y condiciones favorables a individuos de otras especies) para la organización de la comunidad.

En los ambientes de dunas, la disponibilidad de N limita la producción primaria (Sprent 1993). La colonización de sitios oligotróficos exige, por ello, la existencia de fijadores de N como cianobacterias, fijación libre que ha sido ampliamente documentada en dunas (Sprent 1993).

En El Caracol, sin embargo, la abundancia de arenas y los bajos contenidos de cationes en el suelo (Tabla 3) podrían limitar la actividad de la nitrogenasa, dada la influencia de los factores texturales y de la capacidad de intercambio catiónico en la capacidad de la enzima (Skujins *et al.* 1987). Por otra parte, la existencia de matas microbianas en la superficie del suelo (datos no presentados) podría ser, en cambio, un mecanismo de fijación libre de N asociada a cianobacterias, las cuales son muy resistentes a la desecación (Scherer *et al.* 1984). El total de N fijado por esos organismos podría ser pequeño por deficiencia de fuentes utilizables de C y no estar disponible para las plantas; este N podría ser lixiviado como consecuencia de los ciclos de desecación-humedecimiento, o incluso perdido por desnitrificación. Así, la presencia de estas cianobacterias no aseguraría la construcción de un capital de N para el ecosistema. Por otra parte, el suplemento de N proveniente de otras fuentes, como son la lluvia y los aerosoles marinos, podría estar sujeto a los mismos mecanismos de pérdidas.

Este escenario sugiere que aquellas especies vegetales que pudieran contender con una limitada disponibilidad de N se verían favorecidas como colonizadoras. *Colletia paradoxa* corresponde a un grupo de plantas para las que se ha descrito su capacidad simbiótica de fijar N mediante la asociación con actinomicetos del género *Frankia* (Huss-Danell 1997). Este mecanismo sugiere que esta planta pudiera tener un papel clave en el funcionamiento del ecosistema matorral psamófilo.

Es interesante notar que si bien la presencia de plantas con capacidad simbiótica de fijar N es elevada en todas las seres (77%), las mismas dominan en solamente en un 28% de los casos (Walker 1993). Estas especies pueden tener un papel facilitador en el crecimiento de otras especies asociadas. Sin embargo, las generalizaciones sobre su papel facilitador deben ser analizadas con detenimiento debido a que estas plantas son exitosas en la competencia por recursos, lo cual puede inhibir el crecimiento de especies asociadas y enlentecer el renuevo de especies. Debido a ello, son necesarios futuros estudios para poner a prueba la hipótesis del posible papel como nodriza de esta

planta, así como para proponer a la misma como planta ingeniera para la restauración de sitios. Un ingeniero ecosistémico es un organismo que, directa o indirectamente, modula la disponibilidad de recursos para otras especies mediante el cambio del estado físico de los materiales bióticos o abióticos, conduciendo a la modificación, mantenimiento y/o creación de hábitats (Jones *et al.* 1994).

La fijación de dunas puede observarse como un sistema de alta estabilidad. Los efectos de los vientos severos son disminuidos por la vegetación cultivada. La fijación de dunas móviles debido a los cultivos de especies con ese fin, no solo produce la fragmentación del ecosistema, sino que también puede detener procesos de sucesión (De Raeve 1989) como consecuencia de la eliminación de un factor de evolución del paisaje. Si bien no se conoce la sucesión en estos ecosistemas, se piensa que podría ocurrir la pérdida de los estados pioneros. Esta pérdida conduciría, como otra consecuencia de la transformación, al empobrecimiento de la biodiversidad y a limitar el establecimiento de los estados sucesionales.

Los suelos de dunas pueden ser calcáreos o relativamente ácidos, dependiendo del contenido inicial de cal. Los suelos jóvenes generalmente son calcáreos (Ernst *et al.* 1996). En el presente caso, el suelo es ácido. Considerando que la acidez en suelos arenosos está vinculada con una mayor antigüedad en su evolución (Sival 1996), podríamos estar en presencia de una vegetación desarrollada sobre suelos más antiguos.

El crecimiento en forma arbustiva representa una forma de vida resultante de un estrés múltiple. Las especies del matorral psamófilo tienen que contender con un ambiente pobre en nutrientes (Tabla 3), de baja a nula capacidad de ingreso de minerales por intemperización y con reducida disponibilidad de agua. El estrés hídrico parece resuelto por la forma de crecimiento (suculencia) y la estrategia fotosintética CAM de muchas de sus especies (Tabla 1).

La presencia de especies con potencial capacidad simbiótica para fijar N (*Colletia paradoxa*, *Senna corymbosa*) es usualmente asociada con algún tipo de estrés ambiental como la baja disponibilidad de agua. Otras leñosas, no suculentas y con baja eficiencia de uso de agua debido a su estrategia fotosintética C₃, presentan reducción del área foliar (por ej. *Schinus engleri*, *Ephedra tweediana*, *Celtis spinosa*) o esclerofilia en sus hojas (por ej. *Lithraea brasiliensis*, *Scutia buxifolia*), lo cual si bien limita la fotosíntesis, asegura una reducción en la pérdida de agua (Mooney y Dune 1971). A nivel ecosistémico, la vegetación asigna 1487 g/m² en biomasa aérea y 2602 g/m² a raíces.

Considerando que en el presente trabajo se muestreó el suelo de 0 a 1 m de profundidad y que los arbustos en ambientes con estrés hídrico presentan un sistema dual de raíces, es decir, concentración de raíces en superficie y raíces profundas (tap roots; Hellmers *et al.* 1955), el valor de biomasa radical podría representar una subestimación del C subterráneo asociado a plantas. Así, la relación biomasa subterránea/biomasa total podría superar el 60% que indican los datos obtenidos. Este valor es mayor a los reportados para especies leñosas cuyos porcentajes máximos varían entre 40 y 45% del C total de la planta (Cairns *et al.* 1997), y sugiere un ambiente de estrés múltiple y más acentuado, en el caso del matorral psamófilo respecto a otros ambientes adversos.

Las raíces en el matorral se concentran en los primeros 20 cm del suelo (>65%), lo cual asegura una rápida toma del agua de lluvia. La elevada asignación de C a la biomasa radical y su

concentración superficial sugiere, también, una rápida captación de los nutrientes mineralizados y disueltos en el agua de lluvia antes de que los mismos abandonen el ecosistema por lixiviación o percolación. La asociación entre los contenidos de nutrientes catiónicos del suelo y la biomasa de raíces finas, las más activas fisiológicamente, es consistente con la idea de un ciclo cerrado de nutrientes, donde se minimizarían las pérdidas.

La descomposición de la materia orgánica determina el reciclamiento de nutrientes en los ecosistemas y el desarrollo del suelo. El alto contenido de tejidos senescentes pertenecientes a *Colletia paradoxa* (datos no presentados), produce un retorno de hojarasca con elevado contenido de tejidos lignificados, lo que sugiere una descomposición lenta en la superficie del suelo. En cambio, la elevada biomasa radical fina, la mayoría de la cual senesce en un período de un año, representa una importante fuente de nutrientes de origen orgánico para el ecosistema.

El suelo, en el matorral psamófilo, presenta un alto contenido de materia orgánica para el tipo de suelo (Quartzipsamments). Su contenido varía entre 1.8 y 1% (0 a 10 cm y 10 a 20 cm, respectivamente) y presenta una gran variación espacial. Como consecuencia de ello, los niveles de materia orgánica son similares a los encontrados en la plantación de pinos (Tabla 3). Sin embargo, sus valores superan los reportados para Quartzipsamments típicos de la zona (Formación Angostura), los que alcanzan a 0.4% bajo vegetación de pastos (MGAP 1981).

Los contenidos de Ca y K en el matorral superan a los de la plantación de pinos (Tabla 3) y no difieren con los reportados para el suelo superficial de la pradera (Ca 2.5 meq/100 g, K 0.1 meq/100 g, Mg 0.5 meq/100 g; MGAP 1981). Esto indica la creación de una elevada fertilidad por parte del matorral para las condiciones de estrés del ambiente.

Considerando que la masa de la fracción fina del suelo (<2 mm) en el matorral psamófilo es de 216 y 222 kg/m², de 0 a 10 cm y de 10 a 20 cm de profundidad, respectivamente, y la concentración de materia orgánica del suelo (Tabla 3), se puede estimar el contenido de materia orgánica en 3.89 y 2.22 kg/m², en el suelo más superficial y en el más profundo, respectivamente. Aplicando el factor de conversión de materia orgánica en C del 58% (Flanagan y Ehleringer 1998), el contenido de C en los primeros 20 cm del suelo es de 35.4 mg/ha. La fracción fina del suelo en la plantación de pinos son de 222 y 234 kg/m², de 0 a 10 cm y 10 a 20 cm, respectivamente. Utilizando el mismo procedimiento descrito para el caso de matorral, el contenido de C en los primeros 20 cm de suelo es de 31.5 mg/ha.

Nuestras estimaciones a partir de los datos de raíces superficiales en el matorral psamófilo y en la plantación de pinos indican que ha disminuido la biomasa radical en 3.77 mg/ha y 5.01 mg/ha, de 0 a 10 cm y de 10 a 20 cm de profundidad, respectivamente. Estos cambios representan una pérdida de ≈51% del carbono asociado a las plantas en los 20 cm más superficiales del perfil. Considerando un factor de conversión de materia orgánica en C para los tejidos vegetales de 42% (Flanagan y Ehleringer 1998), la pérdida en los primeros 20 cm del suelo sería de 3.69 mgC/ha. Tomando en cuenta los valores de C en suelo presentados anteriormente, la pérdida neta en los primeros 20 cm del suelo es de 7.6 mgC/ha, lo cual representa una disminución de ≈20% del capital de carbono en el suelo superficial del matorral. Estos cambios podrían retardar o incluso limitar la capacidad de regeneración de los sitios, debido a la dependencia de las reservas de materia orgánica del suelo en el éxito del establecimiento de plántulas (Fuller 1975).

No existen estudios previos sobre el restablecimiento de la vegetación a partir de semillas en dunas costeras. Los datos disponibles han sido generados a partir de experimentos realizados a pequeña escala. Estos estudios evidencian diferentes limitantes para la restauración, como por ejemplo falta de germinación (Brightmore y White 1963) y dificultades en el mantenimiento de las poblaciones (White 1967). El éxito del restablecimiento puede estar asociado a la composición textural del sustrato y a su capacidad de retención de agua (Fuller 1987). Sin embargo, *in situ*, solo se disponen de estudios sobre el establecimiento de plántulas. Éstos indican la importancia del aumento de la materia orgánica (Randall 1992) así como la existencia de sustratos finos (Scott y Randall 1976). En general, en ambientes arenosos costeros el establecimiento de plántulas es pobre y la mortalidad alta (Wamsley y Davy 1997). Se carece, en cambio, de estudios que permitan evaluar los efectos de los cambios químicos del suelo generados por el cultivo de pinos en la potencial regeneración de la vegetación natural (ver efectos del cambio de cobertura vegetal).

Las evidencias existentes para ambientes oligotróficos y de baja disponibilidad de agua, sugieren que los cambios en los recursos del suelo pueden condicionar el éxito del restablecimiento de las plantas (Willis y Yemm 1961, Atkinson 1973, Gutiérrez *et al.* 1993).

Las especies a establecerse en las dunas necesitan acumular grandes cantidades de reservas para resistir estrés ambientales como la alta temperatura y desecación del suelo superficial, los aerosoles marinos y la erosión del viento. El uso de cajas de crecimiento de plantas podría resolver los problemas del establecimiento de las plantas y mejorar el desarrollo de las mismas en los suelos arenosos. Estudios en especies leñosas demuestran que el establecimiento es más exitoso transplantando de cajas de crecimiento que plantando semillas (Packham *et al.* 1995). Muchas especies leñosas nativas han sido exitosamente reintroducidas de esta forma para estabilizar las dunas costeras por ejemplo en Queensland, Australia (Beach Protection Authority, Queensland 1991).

Numerosos factores son relevantes para el restablecimiento. Entre ellos, la disponibilidad de N y el contenido de materia orgánica tienden a ser importantes en limitar el crecimiento de plantas en dunas costeras (Lee *et al.* 1983). La zonación de las plantas en hábitats costeros está relacionada con la cercanía al mar.

En El Caracol, si bien no hay cambios en la composición de especies en función de la distancia al mar, sí se observan diferencias en el desarrollo de la vegetación (cobertura y altura) y en la biomasa radical. La movilidad del sustrato, erosión y demanda evaporativa, son mayores próximos al mar; éstos afectan la zonación de plantas en las costas (Scott 1963). También, afectan la probabilidad de éxito de las plantas en los diferentes sitios del perfil de las dunas y suelos arenosos. Todos estos factores, junto con las variaciones texturales del suelo y variaciones geoquímicas del mismo deben ser tomados en cuenta para establecer la estrategia de restauración de sitios con el fin de asegurar la retención de semillas y la germinación y supervivencia de plántulas.

Por otra parte, la elevada capacidad de regeneración vegetativa de algunas especies, por ejemplo *Colletia paradoxa*, *Ephedra tweediana* y *Schinus engleri*, posiblemente vinculada con sus elevadas reservas subterráneas, sugiere un gran potencial en la utilización de estacas para la restauración de sitios. A las mismas, se puede agregar *Opuntia arechavaletae*, especie que si bien no apareció en los cuadros experimentales, presenta en el campo capacidad de regeneración

vegetativa a partir de cladodios (datos no presentados). El uso de una matriz de estacas de especies selectas resulta, entonces, muy prometedor, acompañando la introducción de otras especies en cajas de crecimiento.

4. CONCLUSIONES

Los resultados de estos estudios preliminares han permitido: (1) identificar características de la composición y estructura del ecosistema matorral psamófilo, y (2) determinar los efectos que produce la conversión de la cobertura vegetal nativa a plantaciones de pinos en el suelo.

- La frecuencia de especies en el matorral psamófilo evidencia la dominancia de *Colletia paradoxa*, a la que acompañan en frecuencia *Ephedra tweediana* y *Schinus engleri*.
- Estructuralmente el ecosistema se caracteriza por una altura media de 1.00 m, la cobertura de $\approx 80\%$ del suelo y la asignación a estructuras subterráneas de más del 60% del capital de C de las plantas. La biomasa radical se concentra en los primeros 20 cm del suelo, siendo las raíces gruesas más abundantes que las finas.
- La distancia al mar genera cambios en la altura, cobertura y biomasa de raíces de la vegetación. Sin embargo, no se observaron cambios en la composición de especies a medida que las plantas están más lejos del mar.
- Los suelos son ácidos, poco desarrollados, de textura arenosa, con un horizonte de acumulación de materia orgánica delgado y ricos en Na. Sus niveles de materia orgánica superan entre tres y cuatro veces los correspondientes a suelos arenosos costeros desarrollados bajo pradera.
- La conversión de la cobertura vegetal de matorral psamófilo a plantaciones de pinos produjo la salinización del suelo superficial y disminuyó la fertilidad del suelo y la biomasa radical. Como consecuencia de la pérdida de materia orgánica del suelo y la menor biomasa de raíces, el C total del suelo superficial (0 a 20 cm) se redujo en 7.6 mg/ha. Este valor representa una pérdida de $\approx 20\%$ del capital de carbono existente en los primeros 20 cm del suelo bajo matorral.
- La elevada capacidad de regeneración vegetativa de algunas especies nativas del matorral psamófilo (*Colletia paradoxa*, *Ephedra tweediana* y *Schinus engleri*) permitiría su utilización como estacas en experimentos de restauración ecológica de la costa.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, E. 1994. **Monte psamófilo espinoso. Una imagen de lo que fue la costa uruguaya.** Bañados del Este **2**:12. PROBIDES, Rocha, Uruguay.
- Alpert, P., y H.A. Mooney. 1996. **Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes.** Vegetatio **122**:83-93.
- Atkinson, D. 1973. **Observations on the phosphorus nutrition of two sand dune communities at Ross Links.** Journal of Ecology **61**:117-133.
- Beach Protection Authority, Queensland (1980-1990). 1991. **Dune stabilization and management research program. Report 1.** Government Printer, Queensland, Australia.
- Bradshaw, A.D. 1997. **The importance of soil ecology in restoration science.** En: Restoration ecology and sustainable development. K.M. Urbanska, N.R. Webb y P.J. Edwards, eds. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra. p.33-64.
- Bray, R.H., y L.T. Kurtz. 1945. **Determination of total, organic and available phosphorus in soils.** Soil Science **59**: 39-45.
- Brightmore, D., y P.H.F. White. 1963. **Biological flora of British Isles. *Lathyrus japonicus*.** Journal of Ecology **51**:795-801.
- Buol, S.W., F.D. Hole, y R.J. McCracken. 1989. **Soil genesis and classification.** Iowa University Press, Iowa, Estados Unidos.
- Cairns, M.A., S. Brown, E.H. Helmer, y G.A. Baumgardner. 1997. **Root biomass allocation in the world's upland forests.** Oecologia **111**:1-11.
- Caldwell, M.M. 1994. **Exploiting nutrient in fertile microsites.** En: Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above- and belowground. M.M. Caldwell y R.W. Pearcy, eds. Academic Press, Londres, Inglaterra. p. 325-347.
- Chebataroff, J. 1942. **La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con el resto de América del Sur.** Revista de Geografía del Instituto Panamericano de Geografía e Historia **2**:49-89.
- Chebataroff, J. 1972. **Costas platenses y atlánticas del Uruguay.** Talleres Gráficos Bouzot. Montevideo, Uruguay.
- De Raeve, F. 1989. **Sand dune vegetation and management dynamics.** En: Perspectives in Coastal Dune Management. F. Van der Meulen, P.D. Jungerius, J.H. Visser, eds. SPB Academic Publishing, La Haya, Holanda. p. 99-109.
- Ehrlich, P.R., y E.O. Wilson. 1991. **Biodiversity studies: science and policy.** Science **253**:758-762.
- Ernst, W.H.O., Q.L. Slings, y H.J.M. Nelissen. 1996. **Pedogenesis in coastal sand dune after sod-cutting in relation to revegetation.** Plant and Soil **180**:219-230.
- Flanagan, L.B., y J.R. Ehleringer. 1998. **Ecosystem-atmosphere CO₂ exchange: interpreting signals of change using stable isotope ratios.** Trends in Ecology and Evolution **13**:10-14.
- Fuller, R.M. 1975. **The Culbin shingle bar and its vegetation.** Transactions of the Botanical Society of Edinburgh **42**:293-305.
- Fuller, R.M. 1987. **Vegetation establishment on shingle beaches.** Journal of Ecology **75**:1077-1089.
- Gutiérrez, J.R., P.L. Meserve, L.C. Contreras, H. Vásquez, y F.M. Jaksic. 1993. **Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile.** Ecologia **95**:347-352.

- Hellmers, H., J.S. Horton, G. Juhren, y J. O'Kleff. 1955. **Root systems of some chaparral plants in southern California.** Ecology **36**:667-678.
- Huss-Danell, K. 1997. **Tansley Review No. 93. Actinorhizal symbioses and their N₂ fixation.** The New Phytologist **136**:373-405.
- Jones, C.G., J.H. Lawton, y M. Schachak. 1994. **Organisms as ecosystem engineers.** Oikos **69**:373-386.
- Kachi, N., y T. Hirose. 1983. **Limiting nutrient for plant growth in coastal and dune soils.** Journal of Ecology **71**:937-944.
- Lee, J.A., R. Harmer, y R. Ignaciuk. 1983. **Nitrogen as limiting factor in plant communities.** En: Nitrogen as an Ecological Factor. J.A. Lee, S. McNeil y I.H. Rorison, eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. p. 95-112.
- Lynch, J. 1995. **Root architecture and plant productivity.** Plant Physiology **109**:7-13.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. 1981. **Carta de reconocimiento de suelos del Uruguay. Tomo III. Descripciones, datos físicos y químicos de los suelos dominantes.** MGAP, Montevideo, Uruguay.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. 1995. **Superficie forestada bajo proyecto.** MGAP, Montevideo, Uruguay.
- Mooney, H.A., y E.L. Dunn. 1971. **Photosynthetic systems in Mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile.** American Naturalist **104**:447-453.
- Myers, N. 1993. **Question of mass extinction.** Biodiversity and Conservation **2**:2-17.
- Nelson, D.W., y L.E. Sommers. 1982. **Total carbon, organic carbon and organic matter.** En: Methods in soil analysis Part 2. A.L. Page, ed. ASA y SSSA, Wisconsin, Estados Unidos. (Agronomy Monographs; 9). p. 539-589.
- Nornberg, P., L. Sloth, y K.E. Nielsen. 1993. **Rapid changes of sandy soils caused by vegetation changes.** Canadian Journal of Soil Science **73**:459-468.
- Packham, J.R., E.V.J. Cohn, P. Millett, y L.C. Trueman. 1995. **Introduction of plants and manipulation of field layer vegetation.** En: The ecology of woodland creation. R. Ferris-Khan, ed. John Wiley & Sons, Londres, Inglaterra. p. 129-148.
- Parker, V.T., y S.T.A. Pickett. 1997. **Restoration as an ecosystem process: implications of the modern paradigm.** En: Restoration ecology and sustainable development. K.M. Urbanska, N.R. Webb y P.J. Edwards, eds. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra. p. 17-32.
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman, y T.M. Brooks. 1995. **The future of biodiversity.** Science **269**:347-350.
- Porcile, J.F. 1988. **Los bosques nativos en el área de Valizas - Cabo Polonio. I. Descripción preliminar.** Dirección Forestal, Montevideo, Uruguay.
- Randall, R.E. 1992. **The shingle vegetation of the coastline of New Zealand.** New Zealand Journal of Geography **93**:11-19.
- Scott, G.A.M. 1963. **The ecology of shingle beach plants.** Journal of Ecology **51**:517-527.
- Scott, G.A.M., y R.E. Randall. 1976. **Biological flora of the British Isles. *Crambe maritima*.** Journal of Ecology **64**:1077-1091.
- Scherer, S., S.A. Ernst, T.W. Chen, y P. Boger. 1984. **Rewetting of drought-resistant blue-green algae: Time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation.** Oecologia **62**:418-423.
- Sival, F.P. 1996. **Mesotrophic basiphilous communities affected by changes in soil properties in two dune slack chronosequences.** Acta Botanica Neerland **45**:119-131.
- Skujins, J., T. Nikkamen, y F. Henrikson. 1987. **Research note: responses of cyanobacterial**

- growth and N₂-fixation to textural components of soils.** *Arid Soil Research and Rehabilitation* **1**:195-198.
- Sprent, J.I. 1993. **The role of nitrogen fixation in primary succession on land.** En: Primary succession on land. J. Miles y D.W.H. Walton, eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. p. 209-219.
- STATISTICA. 1993. **Statistica user guide. Complete statistical system statsoft.** Oakland, Estados Unidos.
- Vitousek, P.M. 1994. **Beyond global warming: ecology and global change.** *Ecology* **75**:1861-1876.
- Vogt, K.A., C.C. Grier, y D.J. Vogt. 1986. **Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus in world forest.** *Advances in Ecological Research* **15**:303-377.
- Walker, L.R. 1993. **Nitrogen fixers and species replacements in primary succession.** En: Primary succession on land. J. Miles y D.W.H. Walton, eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Inglaterra. p. 249-272.
- Wamsley, C.A., y A.J. Davy. 1997. **The restoration of coastal shingle vegetation: effects of substrate composition on establishment of seedlings.** *Journal of Applied Ecology* **34**:143-153.
- White, D.J.B. 1967. **An annotated list of the flowering plants and ferns on Blakeney Point, Norfolk.** The National Trust, Norfolk.
- Willis, A.J. 1963. **Brauton Burrows: the effects on the vegetation of the addition of mineral nutrients to the dune soils.** *Journal of Ecology* **51**:353-374.
- Willis, A.J., y E.W. Yemm 1961. **Brauton Burrows: mineral nutrient status of the dune soils.** *Journal of Ecology* **49**:377-390.
- Witkowski, E.T.F. 1991. **Effects of invasive alien acacias on nutrient cycling in coastal lowlands of cape fynbos.** *Journal of Applied Ecology* **28**:1-15.

ANEXO 1. TABLAS

TABLA 1. Composición y frecuencia de especies leñosas del matorral psamófilo de la localidad de El Caracol, departamento de Rocha, Uruguay.

Familia	Especie	Frecuencia ¹ (%)
Anacardiaceae	<i>Lithraea brasiliensis</i> (aruera)	30
	<i>Schinus engleri</i> (molle)	80
Cactaceae	<i>Cereus uruguayanus</i> (cereus)	50
	<i>Notocactus sp.</i> (cactus)	40
	<i>Opuntia arechavaletae</i> (opuntia)	5
	<i>Wigginsia sp.</i> (cactus)	35
Ephedraceae	<i>Ephedra tweediana</i> (efedra)	65
Leguminosae	<i>Senna corymbosa</i> (rama negra)	30
Myrsinaceae	<i>Rapanea laetevirens</i> (canelón)	2
Rhamnaceae	<i>Colletia paradoxa</i> (espina de la cruz)	100
	<i>Scutia buxifolia</i> (coronilla)	10
Thymelaceae	<i>Daphnopsis racemosa</i> (envira)	5
Ulmaceae	<i>Celtis spinosa</i> (tala)	10

¹ Frecuencia de presencia en 20 parcelas.

² En bordes de parcelas.

TABLA 2. Resultados del ANOVA para la biomasa de raíces del matorral psamófilo. Profundidad representa el efecto del perfil del suelo donde fueron muestreadas las raíces; posición representa el efecto de cuatro diferentes sitios en un gradiente ambiental. Las medias son presentadas en la Fig. 4A.

Fuente	gl	CM	F	P
Profundidad	1	120494	0.139	0.711
Posición	3	2350062	3.003	0.045
Interacción (Pro×Pos)	3	294968	0.377	0.770

TABLA 3. Características químicas de los suelos (0 a 10 cm y 10 a 20 cm de profundidad) del matorral psamófilo y de la plantación de pinos. Todos los valores son medias de 20 muestras; entre paréntesis se presentan los errores estándar.

	Matorral psamófilo		Plantación de pinos	
	0-10 cm	10-20 cm	0-10 cm	10-20 cm
pH (H ₂ O)	5.2 (0.1)	5.2 (0.1)	5.5 (0.1)	5.6 (0.1)
pH (KCl)	4.5 (0.1)	4.6 (0.1)	4.7 (0.1)	4.7 (0.1)
Materia orgánica (%)	1.8 (0.3)	1.0 (0.2)	1.5 (0.2)	0.9 (0.1)
P (mg/kg)	3.4 (0.5)	3.0 (1.0)	3.6 (0.3)	4.5 (0.6)
Ca (meq/100g)	1.5 (0.3)	1.0 (0.2)	0.9 (0.1)	0.5 <(0.1)
K (meq/100g)	0.08 (0.01)	0.05 (0.01)	0.04 <(0.01)	0.02 <(0.01)
Mg (meq/100g)	0.4 (0.1)	0.2 <(0.1)	0.5 (0.1)	0.3 <(0.1)
Na (meq/100g)	0.15 (0.02)	0.10 (0.01)	0.22 (0.03)	0.15 (0.01)

TABLA 4. Correlación entre la biomasa radical del matorral psamófilo y de la plantación de pinos con las características químicas del suelo. En cursivas valores significativos de *P*.

RF, raíces finas; RG, raíces gruesas; RT, biomasa total de raíces.

Parámetro	Matorral psamófilo			Plantación de pinos		
	RF	RG	RT	RF	RG	RT
pH (H ₂ O)	-0.23	-0.01	-0.08	-0.12	0.07	-0.04
pH (KCl)	-0.19	-0.05	-0.02	-0.16	0.02	-0.10
MO	0.48 <i>0.002</i>	0.32 <i>0.046</i>	0.41 <i>0.008</i>	0.46 <i>0.003</i>	-0.27	0.14
P	0.15	0.16	0.18	-0.16	0.30	0.08
Ca	0.67 <i>0.000</i>	0.57 <i>0.000</i>	0.68 <i>0.000</i>	0.38 <i>0.015</i>	-0.22	0.12
K	0.52 <i>0.001</i>	0.40 <i>0.010</i>	0.50 <i>0.001</i>	0.40 <i>0.012</i>	-0.13	0.19
Mg	0.51 <i>0.001</i>	0.44 <i>0.005</i>	0.53 <i>0.000</i>	0.55 <i>0.000</i>	-0.14	0.30
Na	0.38 <i>0.016</i>	0.34 <i>0.031</i>	0.40 <i>0.010</i>	0.67 <i>0.000</i>	0.00	0.48 <i>0.002</i>

TABLA 5. Resultados del ANOVA para la biomasa de raíces de la plantación de pinos. Profundidad representa el efecto del perfil del suelo donde fueron muestreadas las raíces; posición representa el efecto de cuatro diferentes sitios en un gradiente ambiental. Las medias son presentadas en la Fig. 4B.

Fuente	gl	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Profundidad	1	1845	0.019	0.890
Posición	3	251840	2.840	0.053
Interacción (Pro×Pos)	3	5586	0.063	0.979

TABLA 6. Resultados del ANOVA para el efecto del cambio de cobertura en la biomasa de raíces. Las medias son presentadas en la Fig. 4.

Parámetro	CM	<i>F</i>	<i>P</i>
Biomasa total	7709806	5.533	0.020
Biomasa fina	12971	0.085	0.771
Biomasa gruesa	7090314	8.127	0.007

ANEXO 2. FIGURAS

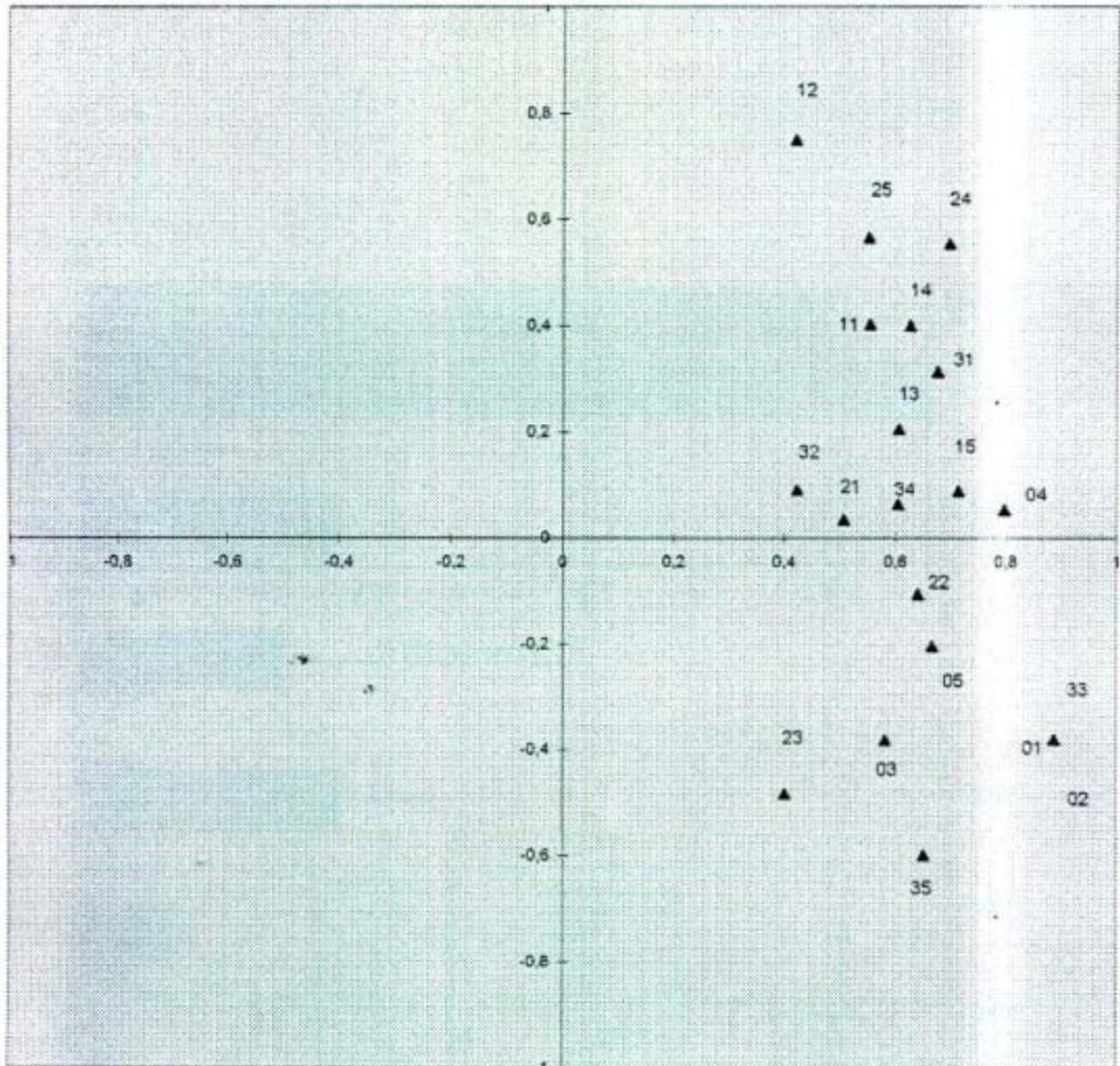


Figura 1. Análisis de componentes principales para la composición de especies del matorral psamófilo de El Caracol, indicando las parcelas. Parcelas 01 a 05, corresponden a la Transecta 1; parcelas 11 a 15, corresponden a la Transecta 2; parcelas 21 a 25, corresponden a la Transecta 3; parcelas 31 a 35, corresponden a la Transecta 4. La numeración de la transectas es en función de la distancia al mar.

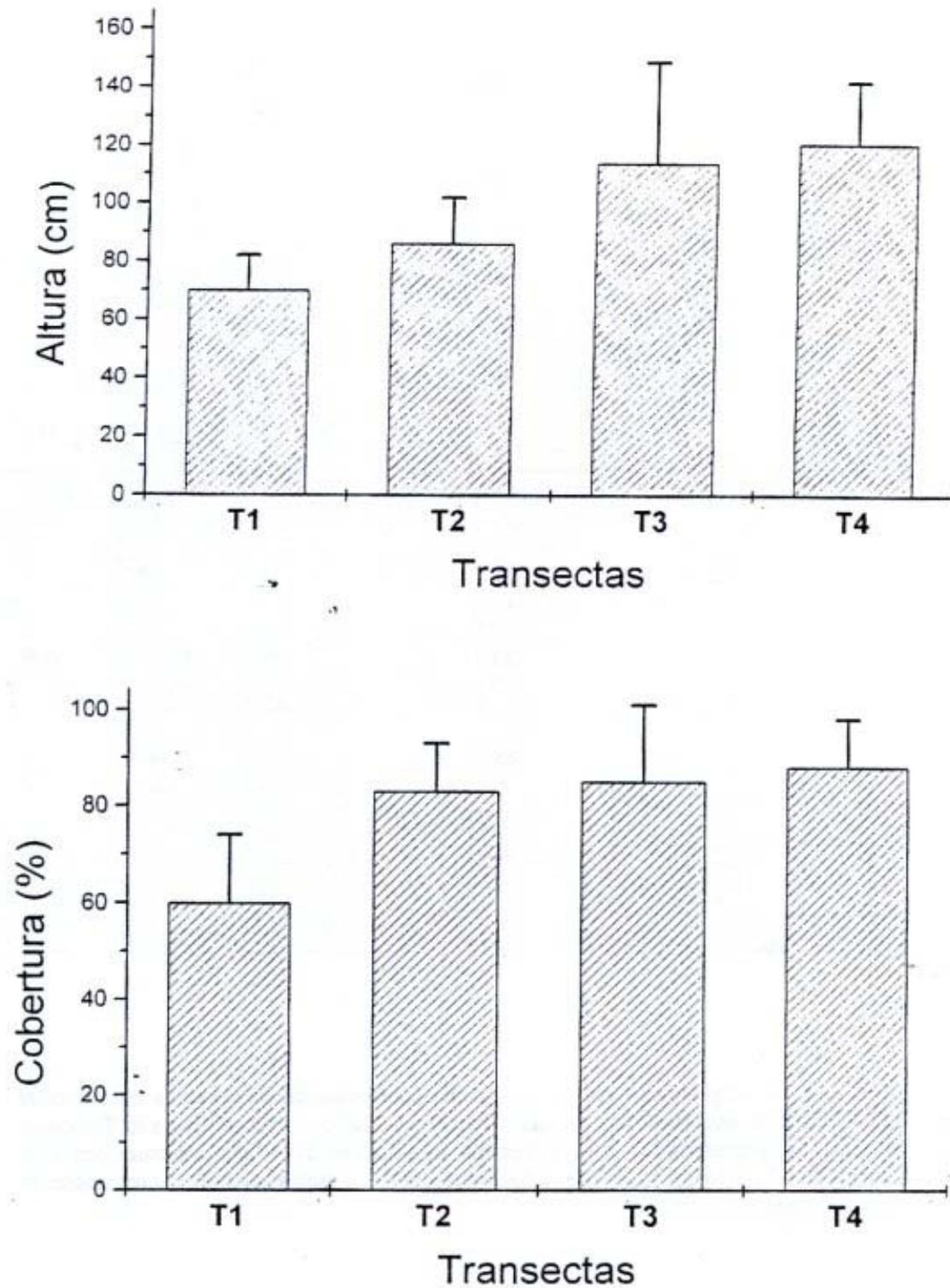


Figura 2. Altura (A) y cobertura (B) de la vegetación del matorral psamófilo de El Caracol en función de la distancia al mar (transectas: T1 a T4). Distancia entre transectas: 40 m.

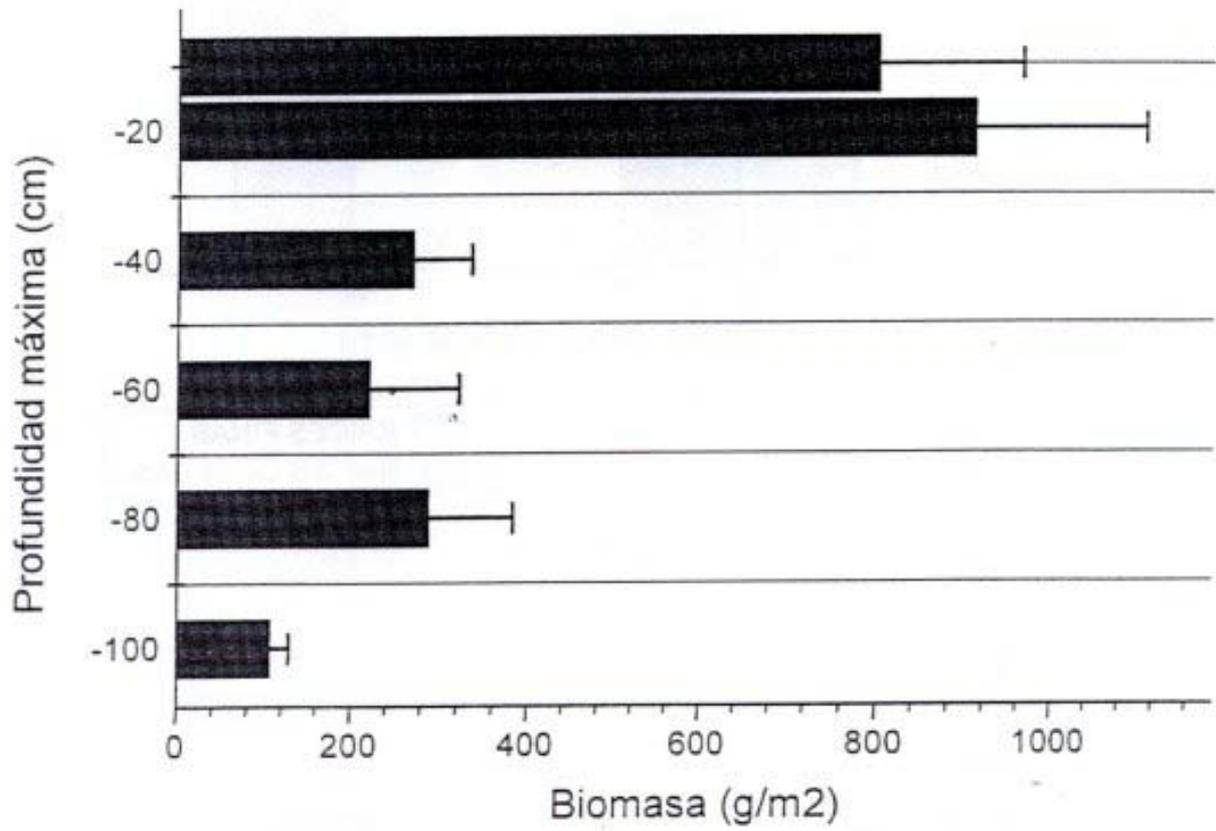


Figura 3. Media y error estándar de la biomasa total de raíces del matorral psamófilo de El Caracol, en el primer metro del suelo.

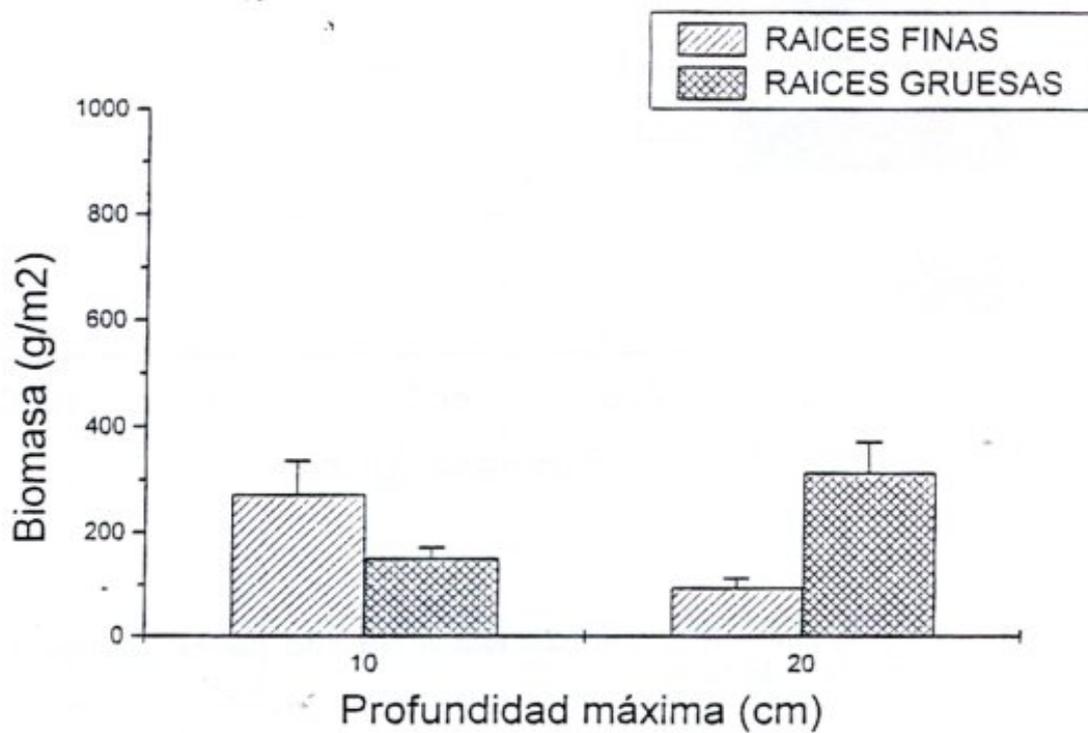
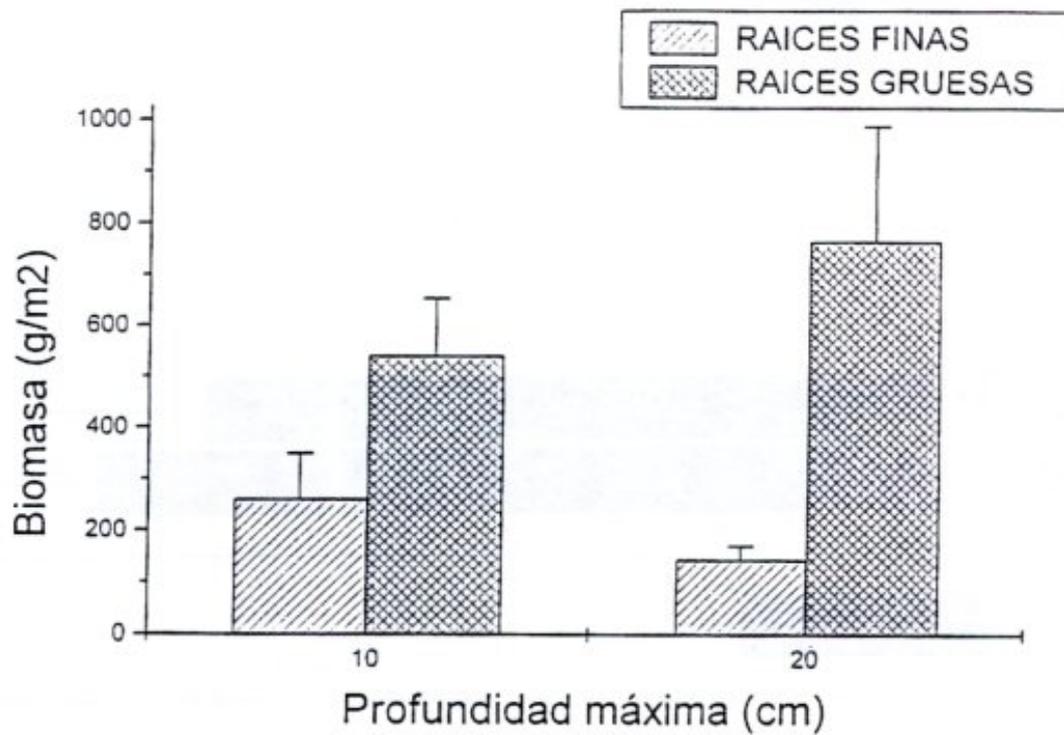


Figura 4. Media y error estándar de la biomasa de raíces finas y gruesas del matorral psamófilo (A) y de la plantación de pinos (B) en el superficial, localidad de El Caracol. Profundidades 0 a 10 cm, y 10 a 20 cm.