

FITOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA DEL GÉNERO *Eucalyptus*

D. Granados-Sánchez; G. F. López-Ríos

División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo,
Km. 38.5 Carretera México-Texcoco. Chapingo, Estado de México. C. P. 56230.
Correo e: diodorg@latinmail.com

RESUMEN

En este estudio se analiza el género *Eucalyptus*, que deriva su nombre de las palabras griegas *eu*, que significa bien, y *kalypteim*, que significa cubierto. Estas plantas desempeñan un papel importante en los bosques cerrados de Australia meridional, donde suelen ser árboles de hasta 200 años que constituyen una etapa de transición entre los bosques naturales más antiguos dañados por los incendios y los bosques pluviales cerrados. Los eucaliptos son originarios de Australia y algunos países de Asia sudoriental, donde crecen en condiciones muy diversas de pluviosidad y temperatura. Se conocen más de 500 especies de eucaliptos. Algunos árboles tienen una altura de hasta 90 m pero en zonas abiertas de vegetación baja y de escasa pluviosidad anual son muy corrientes las formas enanas de eucalipto, llamadas "mallees", cuyo largo fuste subterráneo permite al árbol sobrevivir a los periodos de sequía. Cuando se planta fuera de su hábitat natural muchas especies de *Eucalyptus* han mostrado un alto grado de tolerancia a las latitudes y altitudes extremas. Las primeras grandes plantaciones se iniciaron en el Brasil en 1904. En la actualidad, ese país tiene más de un millón de hectáreas de plantaciones de eucaliptos. Más de 100 países por todo el mundo cultivan eucaliptos en plantaciones, países como México, España, Portugal, Marruecos, Argentina, los Estados Unidos y muchos otros.

PALABRAS CLAVE: Australia, plantación, competencia, fitogeografía, ecología.

PHYTOGEOGRAPHY AND ECOLOGY OF THE *Eucalyptus* GENUS

SUMMARY

In this work, the genus *Eucalyptus* was studied. This genus derives its name from the Greek words *eu*, that mean well, and *kalyptos*, that means place setting. These plants play an important role in the closed forests of southern Australia. In these forests, the *Eucalyptus* genera usually are trees of up to 200 years old, that constitute a stage of transition between the older natural forests damaged by fires and the closed pluvial forests. The eucalyptuses are native of Australia and some countries of Southeastern Asia, where they grow in very diverse conditions of rainfall and temperature. They are known more than 500 species of eucalyptuses. Some of trees have a height of up to 90 m, but in opened zones of short vegetation and little annual rainfall the dwarfed forms of eucalyptus are very current. These dwarfish forms are called "mallees", and they are characterized for a long underground stem that allow them to survive the periods of drought. When *Eucalyptus* genus is planted outside his natural habitat, many of their species have shown a high degree of tolerance to extremes latitudes and altitudes. The first great plantations began in Brazil in 1904. At the present time, that country has more of a million hectares of plantations of eucalyptuses. More than 100 countries throughout the world cultivate eucalyptuses in plantations, countries like Mexico, Spain, Portugal, Morocco, Argentina, the United States and many others.

KEY WORDS: Australia, plantation, competition, phytogeography, ecology.

INTRODUCCIÓN

A lo largo de millones de años el continente australiano ha soportado grandes cambios climáticos. Las sucesivas comunidades vegetales han sido modificadas por periodos alternantes de sequía e inundaciones, de calor y de frío y por la continua llegada de nuevas especies. En tiempos

geológicos modernos el principal factor natural que ha influido en la vegetación ha sido el fuego; por ello, muchos árboles, especialmente los eucaliptos, que constituyen más del 90 % de los bosques, han desarrollado adaptaciones como son hojas fuertes, resistentes al fuego y cápsulas que sólo liberan su contenido hasta que son sometidas a altas temperaturas (Williams, 1991).

A la vista de las distintas comunidades arbóreas australianas, resulta evidente que los árboles de eucalipto dominan el continente con una amplia diversidad adaptativa. El género *Eucalyptus*, de la familia Myrtaceae tiene una diversidad de más de 500 especies. Sobresalen por su tamaño *E. diversicolor* ("karri"), *E. saligna* ("eucalipto sauce") y *E. obliqua* con más de 50 m de altura y en especial *E. regnans* con alrededor de 100 m de altura; *E. marginata* ("jarrah" o "eucalipto caoba") es un árbol maderero importante que no alcanza dimensiones tan grandes como las mencionadas (Kelly *et al.*, 1995; Johnstone y Hill, 1991).

Eucalyptus es un extraordinario género con especies adaptadas a una gran diversidad de hábitats, desde el nivel del mar hasta los 2,300 m. Se encuentran en casi todos los tipos de suelos, desde ácidos hasta alcalinos. Está ampliamente distribuido en Australia y Tasmania, donde pueden encontrarse representantes nativos (Rokich y Bell, 1995)

Cerca del 40 % de Australia corresponde a zonas desérticas o semidesérticas con una vegetación predominantemente herbácea y algunos arbustos resistentes a la sequía. Bajo esta condición, árboles como *E. camaldulensis* ("eucalipto rojo") y *E. coolabah* (de la región Naltzing Matida), sólo sobreviven a lo largo de los ríos y en las tierras que periódicamente se inundan. Los eucaliptos se cultivan para la producción de madera, postes, fibras, aceites esenciales (para perfumería y medicina) y en la producción de miel (flor) (Pyrke y Kirkpatrick, 1994).

Debido a su rápido crecimiento y carácter alelopático varias especies en plantaciones han sido consideradas negativas para el ambiente, en contraste estas especies como cualquier planta arbórea pueden ser importantes en la regulación del los ciclos hidrológico y de nutrientes, en el control de la erosión del suelo, así como para mantener ecosistemas artificiales en un equilibrio adecuado.

En este estudio se analiza la historia natural del género *Eucalyptus*. Bajo esta perspectiva se muestra cómo los eucaliptos representan una alternativa para el manejo de ambientes artificiales como plantaciones, pero no estrictamente para restaurar ecosistemas naturales, ya que no permiten la regeneración natural y afectan la biodiversidad.

BIOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN

La gran masa continental australiana, incluyendo Tasmania, Nueva Guinea y otras pequeñas islas adyacentes, conforman la región biogeográfica australiana o Australasia, que alberga una flora y fauna peculiar.

La región australiana está separada del sudeste asiático o región oriental por la línea de Wallace-Weber, que es en realidad una doble frontera formada por profundos fondos marinos, que coincide, con los límites de las

plataformas continentales sobre las que se apoyan Malasia y Australasia, respectivamente. Entre la línea de Wallace, al oeste, y la de Weber, al este, quedan una serie de islas como Célebes, las Molucas, Lombok, Flores y Timor, que albergan una biota de transición. Es dable suponer que las colonizaciones de la remota Australia se han llevado a cabo a partir de la región oriental, pasando a través de los estrechos y cadenas de islas que unen y separan ambas regiones biogeográficas (Williams, 1991).

Australia es un continente que sobresale por los rasgos que caracterizan su biota y sus atributos históricos y geográficos. Su rareza resulta de diversos factores entre los que destacan: su aislamiento relativamente temprano en la historia de la Tierra, por lo cual muchas especies animales y vegetales de evolución tardía no pudieron llegar allí, su geografía esencialmente plana, con escasas montañas, y su evolución climática, debida a su desplazamiento desde una latitud templada fresca a una latitud árida (Webb, 1968).

Originariamente Australia era parte de la enorme masa de tierra meridional de Gondwana. Primero la India y después África se desprendieron de esta masa de tierra, quedando Australia y América del Sur unidas todavía por la Antártida. América del Sur se separó hace unos 70 millones de años, dejando atrás a Australia y la Antártida. Estas empezaron a desplazarse hacia el norte, por lo que Australia central pasó de los 55 a los 45 ° de latitud sur. En aquella época imperaba en Australia un clima cálido, con las precipitaciones arrastradas por los vientos del oeste que soplaban alrededor del extremo sur del planeta (Hill, 1994b).

El continente siguió moviéndose hacia el norte hasta quedar totalmente aislado hace aproximadamente 55 millones de años al desligarse definitivamente de la Antártida, (Terciario temprano y Terciario medio) llevando con ello la biota acumulada durante el cretácico. Parte de la vegetación era de tipo mélica, probablemente conteniendo unidades estructurales similares a los bosques lluviosos templados-fríos. Este cambio latitudinal y la progresiva oclusión de bajas latitudes hacia el mar, entre Australia y Asia, crearon un incremento en la aridez en el nuevo continente y promovieron una fuerte presión de selección para la adaptación de los organismos al calor y la sequía, lo cual dependió de grandes cambios estacionales. Al mismo tiempo, hubo movimientos hacia el sur de la flora Indo-Malasia, quedando como principales integrantes de la selva tropical y semitropical de Australia y como importantes componentes de las regiones áridas y semiáridas de este continente (Pryor, 1976; Rokich y Bell, 1995; Hill y Merrifield, 1992).

Es notoria la influencia de elementos antárticos, lo cual puede constatarse por ciertas similitudes como es el caso de bosques de *Nothofagus* del sureste australiano con las floras de Sudamérica y Nueva Zelanda y en menor grado con la de Sudáfrica. Así pues, la flora actual de Australia es

el resultado de mezclas de especies de sus diferentes orígenes.

Las angiospermas se extendieron por Australia probablemente desde las regiones ecuatoriales, donde se habían desarrollado, hace unos 90 millones de años cuando los continentes meridionales todavía estaban en contacto. Aún hoy en día existen algunos representantes vivos de aquellas plantas, que florecen en las escasas y reducidas áreas selváticas de lluvia tropical. En la actualidad esta tierra posee una flora muy diferente como consecuencia de su evolución geológica y climática (Wilson 1993; Webb, 1968).

La teoría de la deriva continental junto con la propuesta de cambios climáticos y de vegetación, sostenida por evidencias fósiles, señala que el clima de Australia fue uniformemente cálido-húmedo en el Terciario temprano cuando había una amplia distribución las plantas mesófitas en el continente. Tal flora fue diezmada en el Terciario medio y tardío, promoviéndose condiciones para la evolución y expansión de los progenitores de los *Eucalyptus*. En el Terciario tardío el género amplió su distribución y se diversificó en varios grupos genéticos (Beadle, 1966).

En el Terciario tardío, principios del Pleistoceno, se cree que el clima continuó teniendo fluctuaciones con periodos de glaciares (fríos y húmedos) e interglaciares (calientes y secos). La principal discusión sobre el origen de la flora de Australia enfatiza que la presión de selección está asociada a los cambios climáticos. De esta manera se sustenta que las condiciones prevalecientes durante los periodos interglaciares afectaron directamente a la vegetación y en particular sobre la evolución del eucalipto, el cual se ha sugerido que evolucionó de un ancestral Myrtaceae que se adaptó a suelos muy pobres y secundariamente a largos periodos de climas secos (Beadle, 1966).

Fisiográficamente el continente australiano correspondía durante el Terciario en general a una planicie, con excepción de pequeñas áreas en el este de Australia, afectadas por la Sierra Kosciusko Uplift y el flujo basáltico de finales del Terciario. El paisaje de Australia y los suelos se formaron hace mucho tiempo por largos procesos de erosión y laterización. Beadle (1962) señala que fases erosivas recurrentes tuvieron lugar a través de varias épocas geológicas, lo cual contribuyó a que los suelos australianos tengan un bajo contenido de nutrientes en un amplio rango climático. Cuando los procesos de erosión completaron planicies en el Terciario medio, empieza la laterización sobre muchas partes del continente, lo cual también es influenciado por el clima de origen tropical, con periodos estacionales de fuertes lluvias. La laterización se presenta en suelos fértiles a través de una progresiva fijación del fósforo y complejos de hierro y aluminio en el suelo y deterioro de las propiedades físicas del suelo, incluyendo la disponibilidad del agua para las plantas.

Australia, Tasmania y Nueva Guinea, y las islas situadas al oriente hasta las Fiji y al sur hasta Nueva Zelanda, son una región a la que llaman Notogea o, simplemente, Australasia. En comparación con las otras grandes regiones zoogeográficas (Eurasia, África, Asia Sudoriental y las Américas), la de Australasia resulta pequeña y en gran parte árida e inhóspita.

Aislada por mares y océanos que la rodean por todas partes, ha llegado a ser un mundo autónomo. Dentro de sus fronteras marítimas, muchos de sus principales grupos de plantas y animales han evolucionado independientemente de las tendencias que predominaban en el resto del mundo. El Continente Australiano, la parte más grande del reino australasiático, es el más árido de todos los continentes.

Hacia el sur, la hierba se prolonga en corredores y bolsas dentro de una región donde abunda lo que los australianos llaman "mulga", monte de delgados arbolillos. La mulga suele formar matorrales densos que resultan impenetrables. Esta vegetación cede el campo a unos arbustos más altos y despejados, también típicamente australianos, llamados *mallee*. Son eucaliptos enanos que crecen encorvados y con muchos brotes; sobresalen de tres a seis metros sobre los arbustos y pastos espinosos circundantes. Siguiendo al sur, "el *mallee*" cede el sitio a tierras boscosas y de pastizales, y éstas, a su vez, a los majestuosos bosques, donde aparecen eucaliptos más altos.

En la actualidad, las principales agrupaciones de plantas de Australasia están más o menos delimitadas por líneas críticas de precipitación pluvial. Estos cinturones de lluvias delimitan las diversas clases de plantas: las más adaptadas a la aridez están en los pastizales pedregosos y en los desiertos del centro, rodeados casi completamente por la "mulga" y pastizales, que a su vez están rodeados (son como una sucesión de elipses concéntricas) por una faja de *mallee* y sabana boscosa, y, en los litorales más húmedos del este y del sureste de la isla continente, por una verdadera selva. ¿Qué significa todo ello en la historia evolutiva de Australasia? Son característicos los grupos de plantas que han evolucionado a la par, distribuidas según el tipo de suelo, la precipitación, la temperatura y el terreno. Los botánicos opinan que algunos grupos son antiguos, pero que otros, en especial, los de las regiones áridas, pueden remontarse al periodo relativamente reciente en que Australasia derivó hacia el norte y se formó su desierto. (Inions *et al.*, 1990)

Según los evolucionistas modernos, las nuevas especies empiezan a formarse cuando a las ya existentes las dividen barreras climáticas o físicas. Dos factores son necesarios en este sutil y continuo proceso; cierta variedad de oportunidades y nichos en el medio y suficiente variabilidad en los genes de las primeras especies para que la selección natural, haga patentes las cualidades potenciales adecuadas.

Los aislamientos provocados por el medio ambiente de Australasia a través de millones de años deben ser la causa principal de la diversidad de su vida silvestre. Australia es una enorme isla que ha creado y mantenido una notable diversidad biológica. Ningún otro continente ha gozado de 50 millones de años de aislamiento.

Sólo uno de entre los 600 eucaliptos se ha adaptado a la formación vegetal dominante en las pluviselvas. Se trata del *Eucalyptus deglupta*, cuyos grupos sobresalen de los demás árboles en pluviselvas, que abarcan desde Nueva Bretaña a las Filipinas.

De los árboles oriundos de Australasia, ninguno es tan numeroso como el aromático eucalipto, 75 % de los árboles que hoy pueblan a Australia pertenecen a una u otra clase de la especie *Eucalyptus*. Con nombres tan singulares como: tuart, caja bastarda, hormigueo rojo, culaba, maalok, bimbil y wandoo, dominan 95 % de los bosques. Entre ellos se encuentra el de madera dura más alto del mundo, el "serbal", que sobresale a 90 o más metros del suelo. Al otro extremo de la escala están los eucaliptos enanos, o *mallees*, árboles achaparrados, resistentes a la sequía, que miden de tres a 10 m de altura.

Todos ellos se caracterizan por sus hojas olorosas y gruesas; se han adaptado a climas que van del tropical al templado. Prosperan en desiertos, en los bordes de las pluviselvas y en los pantanos, en laderas ventosas y en valles abrigados; algunos crecen en tierras fértiles, pero otros lo hacen en arenas o arcilla durísima. Por su reciedumbre, rápido crecimiento y valiosa madera, y por sus aceites y resinas, se han exportado. Hoy medran en lugares tan remotos de Australia como en el sur de los Estados Unidos, México, Sudáfrica y América del Sur.

Por su corteza, que puede ser tersa, áspera y fibrosa, o dura y con surcos profundos, se puede identificar a los eucaliptos. Muchas de ellos desechan su corteza exterior con copos, cintas u hojas. Otros sólo desechan parte del tronco (algunos tienen abajo corteza antigua y corteza nueva en la parte superior).

A diferencia de la mayoría de las plantas, el eucalipto deja caer sus pétalos antes de florecer; ello se debe a que los pétalos están fusionados y forman un bonete protector sobre el capullo en maduración. Al dilatarse el interior de la flor, se abre el bonete y se cae. La palabra eucalipto se refiere a los pétalos protectores y se deriva de una griega que significa "bien protegido". Una vez caídos los pétalos, queda un mazo de estambres, que adopta el aspecto de pompón. Después se caerán los estambres y quedará a la vista la cápsula de las semillas, que son de formas diversas: huevos, peonzas, copas. (Chippendale, 1968)

Las plantas que han colonizado las zonas secas son especialmente resistentes y se describen como esclerófilas con pequeñas hojas perennes dispersas que pueden detener temporalmente su crecimiento si las condiciones se hacen insoportables. Los ejemplos más comunes pertenecen a los géneros *Eucalyptus* y *Acacia*, que aun cuando son bastante diferentes de las plantas propias de las selvas húmedas, se ve claramente que proceden de éstas, ya que tienen especies emparentadas con la flora de los climas lluviosos. Las plantas esclerófilas se encuentran hoy en día sólo en áreas dispersas de la periferia australiana, por cuanto la evolución climática propició un entorno aún más difícil para la vida vegetal (Williams, 1991).

Beadle (1966) sugiere que la dirección evolutiva de la flora se estableció en función de la evolución del suelo. Así, cuando la fertilidad del suelo declinó, los taxa, de acuerdo a su plasticidad evolutiva, experimentaron procesos de adaptación fuera de la selva tropical, ocupando suelos con rangos de baja fertilidad. Este autor propone que las características xerófitas y esclerófitas en las plantas australianas se deben a su adaptación al decremento en el contenido de nutrientes más que al clima seco. No obstante, en la selva tropical australiana actual se generan efectivos procesos excluyentes en áreas de bajo contenido de nutrientes, más que por climas secos.

FITOGEOGRAFÍA

El género *Eucalyptus* es extraordinariamente abundante como vegetación leñosa de Australia y se ha vuelto un símbolo de la biota de Australia. El género incluye aproximadamente 600 especies, varios son anónimos. Los Eucaliptos pertenecen a la familia Myrtaceae, subfamilia Leptospermoideae que incluye géneros como *Angophora*, *Syncarpia*, *Tristania*, *Melaleuca* y *Leptospermum*. La posición de opérculo (solo o doble) cubriendo los brotes florales, y la falta de pétalos distingue a los eucaliptos dentro de la familia Myrtaceae (Hill, 1994b).

La mayoría de los eucaliptos se encuentran en forma natural en Australia. Diez especies son comunes en el sur de Nueva Guinea y el norte de Australia (Eldridge *et al.* 1993). Cuatro especies tropicales no se encuentran en Australia: *E. deglupta* es endémico de las islas Indonecias de Sulawesi y Ceram, Mindanao en el sur de Filipinas y norte de Nueva Guinea; *E. europphylla*, *E. wetarensis* y *E. orophylla* se encuentran en timor y las Islas cercanas. Los eucaliptos habitan desde los 9° de latitud norte (*E. deglupta*) hasta los 44° sur (*E. obliqua*).

Los eucaliptos se distribuyen en casi toda la región Australiana, excepto en los bosques lluviosos más húmedos de algunas zonas de Nueva Gales del Sur y de Queensland. Predominan en el 95 % ciento de los bosques, casi confinados al subcontinente, donde se han adaptado a una

amplia gama de condiciones climáticas, desde las desérticas hasta las templadas.

Gran parte del bosque de eucaliptos es esclerófilo húmedo o esclerófilo seco. El "karri" (*E. regnans*) y los gomeros negros (*E. saligna*) tipifican los bosques húmedos mientras que el "jarrah" (*E. marginata*) es típico de los bosques más secos. La avenidas anuales de los ríos intermitentes transforman suficientemente unas pocas zonas áridas para que en ellas puedan crecer los gomeros rojos (*E. camaldulensis*), pero estas poblaciones carecen del esplendor de los verdaderos bosques esclerófitos (Hill, 1994a).

La flora de Australia es muy original, comprende mayormente plantas endémicas pertenecientes a las Mimosáceas, Protáceas y sobre todo el género *Eucalyptus* de la familia Myrtaceae. Aislado desde el Cretácico, este género se ha diversificado de forma asombrosa, tienen un área bien definida en el interior del continente australiano. Los eucaliptos constituyen los árboles dominantes tanto en las regiones de veranos secos como en las zonas de veranos húmedos; la mayoría de las especies no soportan el frío y mueren si la temperatura es inferior a -70° ; en contraste, *E. coccifera* tolera fríos de -13° . Otras especies, en cambio, viven en la parte tropical de Australia.

Los eucaliptos son especies perennes demandantes de luz por lo que requieren espacios abiertos para su desarrollo. Sus hojas coriáceas con gruesa cutícula, adoptan a menudo una disposición vertical para limitar el calentamiento. El eucalipto tiene crecimiento continuo, incluso en períodos secos o frescos; en su tronco no se definen anillos de crecimiento. El enraizamiento está muy desarrollado. Ciertas especies tienen tan amplio su sistema radicular que acaparan el agua de los horizontes superiores, de tal suerte que las plantas del sotobosque no pueden desarrollarse. Las hojas se descomponen muy lentamente y por ello el mantillo es abundante.

Tasmania y Nueva Zelanda, situadas en las latitudes templadas, tienen un relieve montañoso que provoca vigorosos contrastes climáticos e imprime a su vegetación gran diversidad. Las montañas de Tasmania occidental están cubiertas hasta más de 1,000 m por el bosque de hayas de hoja perenne. Estos *Nothofagus*, que miden unos 30 m de altura, dominan un sotobosque con bejucos, epífitas, musgos muy abundantes y magníficos helechos arborescentes. A veces un gran eucalipto emerge de la bóveda de *Nothofagus* y en ciertos sectores las agrupaciones de eucaliptos parecen haberlos reemplazado. (Van der Moezel *et al.*, 1988).

En las colinas del Este, se presentan las lluvias oceánicas, se extiende un bosque claro de eucaliptos con una alfombra de gramíneas en el suelo. Por encima de los *Nothofagus*, un bosque bajo de *E. coccifera* y de coníferas del género *Artbotaxis* constituye un escalón montañoso.

No existen en Australia regiones hiperáridas comparables con las del Sahara central, las precipitaciones son sumamente irregulares, según los años, pueden variar de uno a cinco o incluso a diez. Durante ciertos períodos de aridez esto provoca la desaparición de numerosas plantas. En el norte las temperaturas son elevadas y las precipitaciones caen en verano (noviembre a marzo). Al sur las lluvias de invierno son de origen templado, pero en la mayoría del desierto australiano pueden tener lugar en una u otra estación (Rokich y Bell, 1995).

La formación vegetal más extendida en las zonas subdesérticas de Australia es el matorral de "mulga" del género *Acacia* (*A. aneura*). En el norte y el noreste, cuando las lluvias sobrepasan los 500 mm, la sabana tropical ocupa el lugar del "mulga" arbustivo. En las partes más secas las acacias se enrarecen y se localizan a menudo en las depresiones interdunares; el paisaje es el de una estepa herbácea, cuya planta principal es el "espinífez" o hierba "puercoespín" (*Triodia*), cuyas hojas cortantes forman matas de unos 50 cm de altura. En las plataformas rocosas las *Triodia*, *Kochia* y *Atriplex* se espacian. Estas dos últimas plantas son características también de las llanuras arcillosas ligeramente saladas.

En el borde meridional del desierto, en la zona de las lluvias de invierno, la "mulga" arbustiva constituye la transición a los paisajes vegetales de tipo mediterráneo. Esta formación de pequeños eucaliptos enanos (*E. dumosa* y *E. oleosa*), se ha desarrollado sobre todo en los suelos arenosos del oeste de la cuenca del Murray.

ECOLOGÍA

En Australia las tierras que abarcan una mayor extensión son áridas. El enorme desierto australiano queda tan sólo limitado en su periferia y no completamente por una área boscosa apenas cerrada, cuyos árboles en su mayoría corresponden a diversas especies de eucaliptos.

El régimen monzónico impera en la porción norte del continente, cuyas precipitaciones que alcanzan su máximo en el verano de noviembre a abril, son más copiosas en el litoral, disminuyendo hasta hacerse muy escasas y completamente inciertas en las regiones desérticas centrales. En el sur, por el contrario, es de claro dominio antártico con lluvias australes, algo menos copiosas que se derraman sobre una franja de terreno relativamente reducida y alcanzando su máximo en invierno (Kimber, 1974).

En el nordeste del continente, Queensland y el norte de Nueva Gales del Sur, se registran los máximos de temperatura y pluviosidad de Australia; la cadena montañosa oriental, cuya vertiente hacia el Océano Pacífico muestra fuertes y empinadas pendientes, sirve de barrera o receptáculo que acapara entre ella y las aguas del mar el mayor nivel de precipitaciones y, en consecuencia, la

vegetación de las zonas a su abrigo se manifiesta en forma de pluviselva. (Attiwill, 1975; Parsons, 1994)

Al sudeste, la abundante lluvia y las temperaturas más bajas dan lugar a un espeso y abigarrado bosque de eucaliptos de varias especies. Por ejemplo, *E. gigantea* y *E. regnans* alcanzan alturas récord que en algunos casos superan los 100 m. En las regiones sureñas aparecen, mezclados con los eucaliptos, algunos ejemplares de hayas australianas (*Nothofagus*), en la isla de Tasmania forman agrupaciones boscosas de importancia (Van der Moezel *et al.*, 1988).

El continente australiano está sometido a la acción de dos sistemas lluviosos, uno procedente del norte y otro procedente del sur. El primero es el sistema monzónico, que durante el verano determina precipitaciones en el norte del país; el segundo es el sistema antártico, que aporta lluvias invernales en el sur. Procedentes de cualquiera de estos dos frentes, y por tanto en cualquier época del año, pueden adentrarse en el continente algunas nubes cargadas de humedad que dan lugar a precipitaciones muy irregulares y más escasas a medida que se avanza hacia el interior de Australia (McChesney *et al.*, 1995).

Se pueden recorrer cientos de kilómetros con un paisaje monótono dominado por la "mulga" (*Acacia aneura*) y hierbas "puerco espín" (*Triodias*), cuya monotonía sólo se ve rota de tarde en tarde por una serpenteante línea de gomereros de río (*E. camaldulensis*) que señala el curso de un río casi seco, o por la silueta de la casuarina (*Casuarina decaisneana*) que crece solitaria.

En el continente australiano existen también zonas de características semejantes a las del clima mediterráneo. En el extremo suroeste y región sureña de Adelaida se presenta otra formación arbórea, también formada por eucaliptos. En las regiones más degradadas donde los incendios o talas han suprimido gran parte del estrato arbóreo, goza de gran expansión un abundante matorral (Monrow y Fox, 1980).

Más al interior la pluviosidad disminuye, las lluvias se van haciendo inciertas y no siguen un patrón. Son las zonas de bosque muy abierto, formado también por eucaliptos, a los que se añaden casuarinas y acacias, dominando las gramíneas la totalidad de los espacios abiertos. Aquí los cursos de agua acaparan sobre sí la mayor densidad vegetal, y en sus cercanías se forman abigarradas comunidades de eucaliptos rojos o de río. *E. camaldulensis*, es la especie más ampliamente distribuida de todos los árboles australianos. Pese a su nombre, "de río", este eucalipto resulta uno de los mejor adaptados a las más variadas condiciones de humedad, gracias a sus dos tipos de sistemas de raíces, una casi a ras de tierra, con el que capta la humedad superficial y otra muy profundo con el que absorbe el agua de esta zona (Attiwill, 1972).

En torno al gran cinturón de la "mulga", que encierra en su centro al desierto, prospera otro tipo de vegetación, arbustiva que se conoce con el nombre de "mallee" y que está integrada fundamentalmente por diversas especies de eucaliptos de escaso porte.

La estructura de la vegetación depende de las condiciones del suelo y de las inundaciones tras las lluvias intensas, con lo que aparece una complicada superposición de las distintas unidades de vegetación. Hacia el norte aumentan las precipitaciones estivales y empiezan a aparecer sabanas con especies siempre verdes de *Eucalyptus* y una capa herbácea normal. En porciones de Australia, donde faltan los desiertos, la transición está constituida por la formación de "mallee", que consta de especies arbustiformes de *Eucalyptus* cuyas ramas provienen de un tronco subterráneo tuberoso (lignotúber). Pero pueden aparecer también comunidades poco densas de *Eucalyptus* con un subsuelo de *Kochia sedoides* (Attiwill, 1981).

Vegetación de las zonas con lluvias invernales de Australia. En Perth, en el suroeste australiano, tiene casi la misma latitud que Ciudad del Cabo, Sudáfrica. También el clima es muy parecido pero este continente tiene lluvias invernales no sólo en el extremo suroccidental, sino también en la zona alrededor de Adelaida, en Australia meridional. La vegetación esclerofila tiene un carácter distinto al de las demás zonas con lluvias invernales. Dominan las formas arbóreas con especies de *Eucalyptus*; las proteáceas forman el estrato de matorral por debajo de ellas o dominan sobre los terrenos arenosos (Pyrke y Kirkpatrick, 1994).

Al sur de Perth aumentan las precipitaciones (más de 1,500 mm) en cambio disminuyen hacia el norte y hacia el interior del continente. En cada punto con clima distinto dominan especies diferentes de *Eucalyptus*. Cuanto más húmedo es el clima, más altos son los árboles y mayor es la superficie foliar por hectárea, no obstante, la posición vertical de las hojas permite el paso de la luz hacia el suelo por lo que el estrato de arbustos suele estar bien desarrollado si no se ve reducido por los frecuentes incendios.

Para el clima correspondiente al mediterráneo, con 625 a 1,250 mm de lluvias y sequía estival, es característico el bosque de "jarrah" en el que domina de manera absoluta el *Eucalyptus marginata*, correspondiendo a bosques esclerófilos, esta especie llega a vivir 200 años y alcanza una altura promedio de 15 a 20 m con un máximo de 40 m. Las raíces atraviesan en parte la costra de laterita y llegan hasta más de 2 m de profundidad. No existe un reposo estival, la transpiración sólo es frenada al mediodía desde las 10 hasta las 15 h gracias a un cierre parcial de los estomas, con lo que se puede conservar el balance hídrico. La concentración del jugo celular es en invierno de 16.3 atm; durante el verano es sólo un poco más elevada.

En la parte meridional, más húmeda, encontramos el

bosque de "karri" con *E. diversicolor*, que alcanza una altura promedio de 60 a 75 m con un máximo de 85 m. Este bosque presenta unas copas cerradas 65 % lo que permite el desarrollo de un estrato de arbustos y un denso estrato herbáceo. (Beadle, 1962); (Wilson 1993).

La zona del "wandoo", es la más seca, con *E. redunca*, recibe 500 a 625 mm de lluvia. Los bosques son menos densos y en la actualidad están convertidos en pastizales. Cuando la precipitación anual desciende por debajo de los 300 mm desaparecen los eucaliptos y empieza el semidesierto de matorral utilizado para el pastoreo extensivo.

Specht y Groves (1966) describen mecanismos de adaptación de la vegetación costera que crece en suelos extremadamente deficientes. Del mismo modo, no es inusual la adaptación de arbustos leñosos a sitios con bajo contenido de nutrientes, pero el mayor crecimiento y longevidad de árboles siempreverdes en condiciones xéricas y bajo contenido de nutrientes podría ser un caso único a nivel mundial. De aquí surge la propuesta de que el género *Eucalyptus*, en su evolución temprana respondió favorablemente a suelos que presentaron declinación en su contenido de nutrientes.

Muchos eucaliptos forman bosques de calidad en tierras donde el fósforo de la mayor parte del suelo está inmovilizado en complejos insolubles de hierro y aluminio. Especies exóticas de *Pinus* han fallado en tales sitios cuando no se les han agregado fertilizantes, aunque se han logrado desarrollar bosques de *Pinus* en tierras muy deficientes como son arenas de dunas jóvenes (Pyrke y Kirkpatrick, 1994).

Todavía no hay ninguna evidencia definitiva de que el eucalipto puede utilizar el fósforo cuando está indisponible en el suelo, no obstante todo parece apuntar en esta dirección. Podría ser que exista alguna interacción suelo-planta que permita la disponibilidad del fósforo en el suelo. Al respecto se sabe que ciertos compuestos polifenólicos de algunos eucaliptos en suelos lateríticos pueden activar complejos y disolver óxidos de hierro (Bloomfield, 1955) liberando el fósforo asociado a ellos, de tal forma que queda disponible para ser absorbido por estas plantas (Hingston, 1963). Esta actividad es muy notoria en el mantillo orgánico de árboles que crecen en sitios pobres (Ellis, 1971).

Del mismo modo, el mecanismo de obtención de fósforo es eficiente cuando se presentan flujos ocasionales de disponibilidad de nutrientes, tal como ocurre después de un incendio, observándose que algunos eucaliptos, como respuesta al fuego incrementan su diámetro después de unos años. La razón de esto se desconoce, pero podría deberse a que se inducen procesos fisiológicos por un rápido aumento en la disponibilidad de nutrientes, que repercuten en su crecimiento por un periodo más o menos extenso (Specht y Groves, 1966).

La eficiencia en el uso y conservación de nutrientes parece ser una de las características sobresalientes de los eucaliptos. Su alta productividad podría deberse a su habilidad para obtener una pequeña cantidad de fósforo contenido en la biomasa; es decir, además de su bajo requerimiento de fósforo, también podría basarse en un eficiente reciclaje de fósforo. Como fundamento de ello Attiwill (1972) observó que el contenido de fósforo de *E. oblicua* fue de 0.09 kg·t⁻¹ de materia seca, en comparación con 0.29 de bosques de Norteamérica, África y Nueva Zelanda, al respecto apuntó además que 75 % del fósforo contenido en las hojas fue traslocado antes de la caída de las mismas. Otras observaciones confirman la economía de nutrientes en bosques de eucalipto en comparación con otros bosques productivos.

PLASTICIDAD

Casi todas las especies de eucaliptos tienen, en mayor o menor grado, gran capacidad de adaptación (plasticidad) a las diversas condiciones del suelo y del clima a medida que se suceden las generaciones, la adaptación de las especies de eucaliptos al nuevo medio va aumentando (Rokich y Bell, 1995).

Además de la particular adaptación a suelos con bajo contenido de nutrientes, también es necesario señalar otros mecanismos por los cuales los eucaliptos pueden producir un gran porte y sostenerlo por largos periodos. Después de germinar, el característico estado de plántula y su dinámica de crecimiento parecen ser importantes en ello (Rokich y Bell, 1995).

La plasticidad de los eucaliptos va unida a la existencia de ciertas protuberancias en las raíces, llamadas lignotubérculos. Unas protuberancias en forma de masas bulbosas, que se forman en el tallo a nivel del cuello o algo debajo de éste, en la primera fase del desarrollo de casi todas las especies de eucaliptos. Se inicia su aparición como dos protuberancias laterales opuestas en las axilas de los cotiledones, las cuales aumentan de tamaño hasta que se fusionan, formando una masa que rodea el tallo. Se pueden formar también en las axilas de los primeros pares de hojas, otros lignotubérculos que se desarrollan, igualmente, hasta fusionarse. Estas protuberancias van creciendo hasta que el tronco empieza a engrosarse con más rapidez que ellas y, por tanto, en apariencia van quedando hundidas en el tronco hasta desaparecer absorbidas por él (Ashton y Willis, 1982; Monrow y Fox, 1980).

En algunos casos persisten exteriormente durante la vida del árbol y si se les seccionan se vuelven a formar con rapidez. La presencia de lignotubérculos en las plantas jóvenes, tiene un gran valor preventivo vital contra la insolación en terrenos abiertos también las hacen prosperar mucho mejor, cuando se encuentran todavía desprovistas de ramas

durante la primera etapa de su desarrollo los lignotubérculos son un magnífico elemento de protección y de persistencia para el eucalipto, cuando el tallo del mismo ha sido cortado o destruido, pues poseen la propiedad de regenerar nuevos brotes en el momento en que las condiciones de vegetación sean favorables, gracias a las yemas preventivas y sustancias de reserva acumuladas en ellos. Este segundo brote es, en general, más fuerte que el primero y en los lignotubérculos y en las raíces se aumentan las materias nutritivas de reserva (Neave y Florence, 1994).

En condiciones de bajo contenido de nutrientes o de sequía, las plántulas de tipo lignotuberosas, pueden pasar por un largo periodo de establecimiento en el piso forestal, durante el cual desarrollan un eficiente sistema radicular, que les permita disparar su crecimiento cuando las condiciones ambientales lo permitan (Beadle, 1962).

Las micorrizas ectótrofas en las raíces de los eucaliptos permiten el crecimiento de los árboles y les protegen de enfermedades radiculares. Para el desarrollo de las micorrizas se requiere de humedad, acidez, aereación y de luz intensa, esta última con relación a la síntesis de carbohidratos y su acumulación en las raíces (Passioura y Ash, 1993).

HERBIVORIA

En el continente austral, la "mulga" (*Acacia aneura*) no está cubierta de las largas y agudas espinas que hacen de las acacias africanas una fortaleza inexpugnable. ¿Cuál puede ser la causa de tan llamativa diferencia entre especies tan próximas de uno y otro continente? La razón es que en África las acacias están sometidas a una gran presión por parte de animales ramoneadores que encuentran en sus hojas y sus brotes una magnífica fuente de alimento; mientras que en Australia faltan los grandes fitófagos ramoneadores. A lo largo de la evolución, en África se fueron seleccionando las especies que por estar provistas de espinas estaban más protegidas del acoso de los animales y tenían así más oportunidades para reproducirse. En Australia, por el contrario, sin la presión de los fitófagos, las espinas habrían supuesto un derroche inútil de energía.

El "koala" (*Phascolarctos cinereus*), pequeño marsupial arborícola, comparte con los canguros el primer lugar en popularidad mundial de toda la fauna del continente australiano. De todos los marsupiales vivos, el koala resulta ser el que con una mayor exquisitez se encuentra adaptado al régimen fitófago, hasta el extremo de que su alimento lo componen exclusivamente las hojas y yemas de un único género de árboles, *Eucalyptus* (Webb, 1968).

Los estadios juveniles de muchos *Eucalyptus* son diferentes de sus estadios adultos y esto a menudo es reflejado en sus hojas, ya que estas especies leñosas presentan sorprendentes diferencias entre sus hojas juve-

niles y adultas. Así por ejemplo, en *E. globulus*, se pueden apreciar que las hojas juveniles son opuestas y más blandas que las otras Smith y Ganzhor, 1996).

Únicamente unas veinte especies de eucalipto desempeñan algún papel en la alimentación del koala, cuyas preferencias se encaminan solamente hacia cinco de ellas. De entre estas cinco, el eucalipto "manna" (*E. viminalis*) acapara la mayor parte de las apetencias de los koalas, seguido del eucalipto "manchado" (*Corymbia. maculata*) y del eucalipto "rojizo" (*E. rostrata*). Pero además, sobre cada una de estas especies, el koala realiza, si se encuentra en su medio natural, una exquisita selección de las hojas que va a ingerir. Este hecho fue puesto de manifiesto por Southwell, 1978, en las investigaciones realizadas para encontrar las causas de la alarmante mortandad, incurable por los medicamentos, que afectaba a los ejemplares del zoológico de Melbourne. Al efectuar los análisis químicos sobre la composición de las hojas que constituían, en dicho zoológico el alimento de los koalas se revelaron cantidades apreciables de ácido cianhídrico, sustancia sumamente tóxica en las hojas y brotes tiernos que se daban como comida a los pequeños koalas. Una más exhaustiva investigación demostró que los eucaliptos, especialmente en el "manna" (*E. viminalis*) el más apetecido por los koalas, son las hojas más jóvenes las que contienen mayor cantidad de ácido cianhídrico, cuyo porcentaje, en la época invernal, alcanza sus valores más elevados (Walter, 1977).

Los animales, que en libertad consumen solamente aquellas partes del árbol en que las cantidades de sustancia tóxica son más pequeñas gracias a una asombrosa capacidad en la que, según se ha podido observar, juega un importantísimo papel el aprendizaje de los jóvenes mientras acompañan a sus madres, se veían sometidos en la cautividad a la dieta que los naturalistas del zoológico creían óptima, la cual, generalmente, componían los brotes y hojas más jugosas y tiernas; por tanto, los que se encontraban cargados de una mayor cantidad de veneno. La verdadera razón de la muerte de los koalas en el zoológico de Melbourne se encontraba tan sólo en el alimento, cuya ingestión consistía un verdadero suicidio para el animal (Wilson, 1993).

ALELOPATÍA

Rice (1974) define la alelopatía como un efecto dañino directo o indirecto, por una planta (incluyendo microorganismos) sobre otra a través de la producción de compuestos químicos que escapan al medio. Existen una gran cantidad de trabajos donde se reporta al género *Eucalyptus* como árboles alelopáticos. Dentro de este género pueden mencionarse a las siguientes especies reconocidas por sus efectos alelopáticos: *E. globulos*, *E. microtheca*, *E. regnans*, *E. bicostata*, *E. viminalis*, *E. esculentus*, *E. grandis*, *E. citriodora*, *E. camaldulensis*, *E. crebra*, *E. dawsonii*, *E. melliodora*, *E. moluccana*, *E. saligna* y

E. baxter, (Ashton y Willis, 1982; Poore y Fries, 1986; Igboanugo, 1986).

Las especies de *Eucalyptus* producen fuertes toxinas volátiles identificadas como α -pineno, α -felandreno, y cineole, los cuales se producen durante el verano seco y son absorbidos por el suelo en grandes cantidades, llegando al máximo en la temporada de lluvia (Del Moral y Cates, 1971; Hingston, 1963).

Experimentos llevados a cabo para determinar si varias partes de plantas de *E. camaldulensis* contenían toxinas hidrosolubles, llegaron a la conclusión que el lixiviado por lluvias es un mecanismo importante para transferir las toxinas de las hojas, (en el martillo orgánico se producen tóxicos que en el suelo afectan a las semillas y plantas de otras especies). Además, se encontraron diez toxinas en los extractos acuosos de hojarasca, cinco los cuales fueron identificados como ácidos fenólicos tales como el gálico, el ferúlico, el p-cumarico, el clorogéico y cafeicos (Rice, 1974; Ashton y Willis, 1982; May y Ash, 1990)

El *E. camaldulensis* inhibe el crecimiento de hierbas en terrenos arcillosos pero es parcialmente inefectivo sobre suelos arenosos. El *Eucalyptus camaldulensis* produce compuestos hidrosolubles y volátiles que pueden inhibir no sólo a las hierbas en su vecindad, sino también a plántulas de la misma especie. Dentro de las especies susceptibles destacan *Bromus mollis*, *B. rigidus*, *Lolium multiflorum*, *Avena fatua*, *Festuca megalura*, *Brassica campestris*, *Hordeum vulgare*, *Amaranthus caudatus*, *Vigna unquiculata*, *Capsicum annum*, *Zea mays* y *Lycopersicum esculentus* (Del Moral y Cates, 1971; Rice, 1974; Muller y Chou, 1980; Ashton y Willis, 1982; Igboanugo, 1986).

EL FUEGO EN LOS BOSQUES *Eucalyptus*

Los bosques húmedos tropical-subtropicales siempre verdes de la costa oriental de Australia que se extienden sobre los suelos ricos, generalmente volcánicos, hasta la parte meridional de New South Wales, están formados predominantemente por elementos indomalayos no habituales en el reino floral australiano.

E. regnans alcanza una altura de hasta 110 m, *E. gigantea* y *E. obliqua* casi llegan a esas alturas. Las especies antárticas más importantes son *Nothofagus cunninghamii* y el helecho arborescente *Dicksonia antarctica*. La composición de estos bosques depende de la frecuencia de los incendios forestales. Entre las especies de eucalipto la longevidad de sus propágulos es larga y se ha observado que conservan las semillas en cápsulas cerradas sobre el árbol hasta que son desprendidos después de un incendio, sólo entonces liberan las semillas (condición serotina). Este fenómeno protege a las semillas contra los riesgos que acechan en el suelo, hasta que el fuego crea un medio ambiente

propicio para su rápido establecimiento (Poore y Fries, 1986).

Cuando los incendios forestales se producen cada 10 o 20 años aparecen formaciones bajas puras de *Eucalyptus*. Si los incendios se producen una o dos veces cada siglo *Nothofagus* es sustituido por otras especies bajas de árboles de crecimiento más rápido como *Pomaderris*, *Olearia* y *Acacia*.

Si los incendios forestales se repiten con una frecuencia inferior a 150 años, se forman bosques mixtos con tres estratos. A los dos estratos citados arriba se añade un tercer estrato de 75 m hasta 90 m de altura formado por las tres especies mayores de *Eucalyptus*. Todos los individuos de este estrato tienen aproximadamente la misma edad, lo que significa que la germinación de los árboles de superficies extensas ocurre después de un incendio. Cuando se produce un incendio forestal se destruye el estrato arbóreo formado por *Eucalyptus* y *Nothofagus*, pero los frutos de estos árboles se abren y las semillas intactas caen al suelo y germinan. *Eucalyptus* crece con mayor rapidez por lo que supera a *Nothofagus* y se forman dos estratos de árboles. Los helechos arborescentes pierden sus hojas durante el incendio pero forman otras nuevas en el ápice del tronco. La falta de luz no permite la regeneración de *Eucalyptus* debajo de *Nothofagus*; ésta sólo crece después de un nuevo incendio (Poore y Fries, 1986).

PLANTACIONES

Durante los años sesenta y principios de los setenta, la silvicultura pasó una fase en la que se consideraba a las plantaciones como una panacea. Su potencial productivo de resultados uniformes, con altas cosechas en zonas pequeñas en comparación con los bosques naturales, hacía que fueran muy atractivas. Se establecieron plantaciones en muchos países con especies exóticas "milagrosas", entre ellas *Anthocephalus chinensis*, *Albizia falcataria* y *Eucalyptus* spp. También se introdujeron especies subtropicales de pino de Centroamérica; *Pinus caribea* y *P. oocarpa*, en África, Malasia, Madagascar, Brasil y México, entre otros (Van der Moezel, et al., 1988).

La silvicultura de plantaciones tropicales presenta muchos problemas. La extensiva deforestación de la tierra, necesaria para establecer una plantación es difícil y costosa y la tierra recientemente abierta tiende a erosionarse rápidamente perdiendo los nutrientes minerales.

Las plantaciones se componen de bosques puros de una sola especie, que los hace muy vulnerables al ataque de plagas y enfermedades y a la invasión de las malezas. Como consecuencia, hay que poner en práctica costosas y lentas medidas para mantener la productividad de la plantación.

Las plantaciones de árboles necesitan gran cantidad de nutrientes minerales. Algunas plantaciones en los trópicos ya han experimentado la necesidad de fertilizantes artificiales para mantener el cultivo, aunque esto no es un remedio seguro. Los árboles más adecuados para las plantaciones son los que colonizan naturalmente cualquier espacio grande. Muchos son pioneros naturales, que se establecen y crecen rápidamente bajo el cielo, donde están expuestos a la luz directa del sol, temperaturas altas y condiciones secas. Producen gran cantidad de semillas fácilmente dispensables, que pueden vivir en la tierra durante muchos años esperando las condiciones adecuadas de germinación. Estas especies colonizan los desprendimientos de tierra, los bordes de los ríos y otras tierras expuestas, y tienen la gran ventaja de que se hallan en bosques puros y presentan una resistencia intrínseca a las enfermedades y plagas (Specht y Groves, 1966).

Los beneficios de una plantación dependen de la cantidad que se puede producir en cada hectárea; por tanto, cuando más cerca crezcan los árboles, mejor. Por ello desde el punto de vista comercial, las mejores plantaciones son las que tienen las copas estrechas, este grupo incluye los pinos que tienen una estructura monopódica. Por desgracia, muchos árboles de crecimiento rápido también tienen copas anchas y, si se siembran demasiado juntos, su crecimiento se frena drásticamente.

La matriz del bosque húmedo alberga una gran cantidad de eucaliptos, de crecimiento rápido, pero no todas tienen las características útiles, por ejemplo, las semillas se pueden producir con poca frecuencia y pueden ser grandes y difíciles de guardar. La mayoría de estas especies no crecen espontáneamente en los bosques puros, y la mayoría desarrolla copas anchas y con muchos miembros (conocidas como copas simpodiales). Los dipterocarpos de crecimiento rápido son un claro ejemplo de este grupo, poco adecuado para las plantaciones. Siempre existirá el mercado para la madera de los dipterocarpos, pero en la actualidad sólo se pueden adquirir en los bosques naturales (Attiwill, 1972).

Las especies de hoja ancha más extensamente sembradas en los trópicos húmedos son la *Gmelina arborea* y la *Acacia mangium*. La primera está relacionada con la teca (*Tectona grandis*) y es autoctona de la misma región, el sureste asiático continental. *A. mangium* es pionera nativa de los bosques de Queensland. Crece rápidamente, produce la madera adecuada para la fabricación de papel y presenta la ventaja de establecerse sin problemas en lugares muy degradados (Walter, 1977).

En la actualidad el género *Eucalyptus* es el más importante para plantaciones. En ellas destacan por su alta producción: *E. grandis*, *E. camaldulensis*, *E. tereticornis*, *E. globulus*, *E. urophylla*, *E. viminalis*, *E. saligna*, *E. deglupta*,

E. exserta, *E. citriodora*, *E. paniculata*, y *E. robusta*. De éstas, las cuatro primeras son las más importantes a nivel mundial. En la región Asia y Pacífico, algunos países ubican a *E. camaldulensis* como la mejor especie, seguida por los híbridos *E. urophylla* x *E. grandis*, y *E. pellita* x *E. deglupta* y *E. globulus* x *E. grandis*.

Algunas especies de eucaliptos (*E. deglupta*, *E. grandis*, *E. urophylla* e híbridos de los dos últimos) se han sembrado extensamente, pero son vulnerables a las polillas, como las que atacan a la caoba, que destruyen los puntos de crecimiento cada árbol.

Las características físicas de las zonas de distribución natural de las diversas especies del género, están bien documentadas y se conocen de sobra, pero la información obtenida en su hábitat natural no ha sido necesaria para su manejo, ya que se ha demostrado que muchas especies dan buenos resultados silvícolas en climas y suelos muy distintos de aquellos donde crecen espontáneamente y en muchos casos la especie plantada tolera los sitios en un grado mucho mayor que en su área de distribución natural (Burrows, 1995).

E. globulus, uno de los eucaliptos más plantados y difundidos desde hace tiempo. Se encuentra en estado natural en un área relativamente pequeña de Tasmania y en el extremo sur de Victoria, a orillas del estrecho de Bass, abarcando desde los 38.5 hasta los 43.5° latitud sur con alturas superiores a 1,000 m. A pesar de que su área de distribución natural es tan pequeña, *E. globulus* ha sido una de las especies que ha dado mejores resultados; por ejemplo, en plantaciones de Etiopía, cerca de Addis Abeba, en torno a los 12° de latitud N, y en las colinas de Nilgiri en la India, a unos 17° latitud N, así como en muchas tierras altas de Sudamérica, a baja latitud. Ninguna de las características del hábitat natural de la especie permitía prever que pudiera adaptarse a esos sitios (Rokich y Bell, 1995).

En las especies forestales en general no es posible el cambio desde latitudes como las del área de distribución natural de *E. globulus* a las bajísimas latitudes de las montañas tropicales, porque muchas especies arbóreas son sensibles a la duración de los días y el cambio que significa la diferencia de latitud es suficiente para imposibilitar la introducción de muchas especies y procedencias. Actualmente no hay pruebas de ninguna relación fisiológica entre la duración del día y el eucalipto en tal situación ya que ha dado buenos resultados una vasta gama de especies plantadas en latitudes muy diferentes.

Otro ejemplo es el de *E. parvifolia*, árbol pequeño que tiene un área de distribución natural muy reducida en el sudeste de Nueva Gales del Sur. El clima de su hábitat natural se caracteriza por sus inviernos fríos, con temperaturas que en ocasiones llegan a -10 °C, pero cuando

se ha plantado en Europa occidental, se ha revelado como uno de los eucaliptos más resistentes al frío, ya que soporta temperaturas inferiores a -15 °C mucho más bajas que las de su hábitat natural. No hay manera de prever, basándose en el hábitat natural, si una especie tiene o no la capacidad de resistir temperaturas inferiores a las más bajas de su hábitat.

De los datos disponibles se desprende que la amplitud ecológica potencial de cualquier especie de eucalipto es probablemente mucho mayor que la de su área de distribución natural (Burrows, 1995).

El eucalipto tiene importancia a nivel internacional, porque numerosas especies plantadas como exóticas producen mucha madera en poco tiempo. En el ámbito mundial, esta propiedad reviste un gran valor allí donde la escasez de madera se agudiza cada vez más mientras se acelera el crecimiento de la población. Ha sido relativamente inesperado comprobar que hay un número bastante grande de especies endémicas cuya área de distribución geográfica es muy reducida. Algunas tienen buen crecimiento y otras características silvícolas interesantes, y parece tratarse de especies superélites.

Las plantaciones de eucaliptos suelen ser muy exitosas debido a que al ser introducidos a nuevos hábitats no tienen una historia natural y por tanto no tienen enemigos locales; en contraste las especies nativas tienen serios problemas cuando se manejan en plantaciones como monocultivos o como ecosistemas simples, ya que sus interaccionantes suelen convertirse en plagas por simplificación de relaciones ecológicas, al aumentar la disponibilidad de alimento y por la eliminación de barreras naturales y reguladores de la población. Las plantaciones de especies introducidas pueden volverse vulnerables cuando son afectadas por sus enemigos naturales, como es el caso de *Gonipterus* en África y *Phoracantha* en la zona del Mediterráneo, donde las consecuencias han sido desastrosas, porque estas plagas suelen ser devastadoras una vez introducidas, especialmente sin sus controles naturales de los hábitats originales (Beadle, 1962).

Se han obtenido resultados espectaculares plantando eucaliptos para producir madera para la industria, sobre todo la papelera, pero para el bienestar de la población humana probablemente sea más importante producir leña y madera para construcciones sencillas. Es importante señalar que en todo el mundo hay una tendencia que se opone a que se sigan plantando eucaliptos. La objeción es la misma que se hace para las demás especies exóticas en muchos países; en algunos casos la objeción es fundada. En los países donde son exóticos, los eucaliptos no dan sustento a la fauna indígena, y no debieran plantarse si el principal objetivo es conservar la vegetación natural y la fauna. El criterio equilibrado consistiría en realizar plantaciones de cierta extensión en terrenos destinados a la producción de madera para el bienestar humano y conservar muestras del ambiente

natural creando reservas en todo el territorio (Penfold y Willis, 1961).

Otra objeción a la plantación de eucaliptos es que consumen demasiada agua, hacen bajar el nivel freático y reducen las disponibilidades de agua en zonas de necesidad crítica. Pero los eucaliptos producen más madera que la mayoría de la demás especies, con relación a la cantidad de agua que consumen y por ende utilizan el agua con mayor eficacia, aunque el rápido crecimiento implica un consumo de agua considerable. Como para todos los recursos, la planificación debe basarse en una solución de transacción: si la plantación de eucaliptos u otras especies aumentase tanto que el agua disponible descendiera a un nivel inaceptablemente bajo, sería preciso limitar el objetivo de plantación y tomar decisiones sobre el uso de la tierra que equilibren la cantidad de madera que se debe producir, con el gasto de agua permitido, mediante una lógica común a toda planificación de esta índole (Attiwill, 1972; Monrow y Fox, 1980).

Se suele argumentar que los eucaliptos causan erosión y empeoran la calidad del agua de las hoyas hidrográficas. Las pruebas de la erosión provocada por los eucaliptos parecen basarse en el hecho de que la hojarasca - hojas, ramitas y cortezas secas - que forman una capa en el piso de las plantaciones, se recoge para usarla como combustible, de modo que el suelo queda expuesto a la erosión que puede ser grave en los terrenos más inclinados. El problema suele agravarse cuando el ganado doméstico, que sin reparo pisotea el terreno (Wilson, 1993).

En cuanto a que los eucaliptos empeoran la calidad del agua, no parece haber pruebas concretas. Conviene tener presente que en el ambiente natural de Australia, la mayor parte de las hoyas hidrográficas están cubiertas de bosques de eucalipto, y la calidad del agua de uso doméstico no es inferior a la de otras partes dentro y fuera de Australia (Ashton y Willis, 1982).

Los eucaliptos han hecho un gran aporte a la producción mundial de leña y a las plantaciones decorativas. Su importancia es mayor en las regiones cálido-templadas y tropicales del mundo, sobre todo en las zonas sujetas a períodos de escasez de agua, y seguirán ocupando un lugar muy importante en el futuro. En todo el mundo aumentará la información sobre el rendimiento de las especies y procedencias. Paralelamente habrá novedades en los programas de mejora genética y modificaciones en las técnicas silvícolas aplicables a los eucaliptos. Todo ello implicará un mejor manejo de las especies incluyendo el planteamiento de imprevistos (FAO, 1979). Algunas especies de *Eucalyptus* que se han utilizado en plantación son:

Eucalyptus globulus. Esta especie tiene su origen en una pequeña área costera de la región sur de Victoria, en el continente Australiano, ocupando una superficie mayor en

el sur y sudeste de Tasmania en formaciones puras o bien asociada a otras especies, tales como *E. viminalis*, *E. amygdalina*, *E. regnans*, etc., extendiéndose entre los 37 y 43° de latitud y en altitudes de 400 a 500 m. Su cultivo se extendió debido a su rápido crecimiento.

Eucalyptus citriodora. Esta especie tiene su área natural la parte oriental del estado de Queensland, Australia, entre los 15 y 25°. La mayor densidad abarca una superficie de 5,000 ha al sur del Trópico de Capricornio. Crece asociado con poblaciones, de *E. tereticornis*, *E. propinqua*, *E. paniculata*, *E. triantha*, *E. maculata*, *Araucaria cunninghamii*. Es muy sensible al frío y a las heladas, por lo que resulta conveniente para regiones tropicales y subtropicales.

Corymbia maculata. Es originaria de la zona costera del sur de Queensland y Nueva Gales del Sur, próxima al Trópico de Capricornio, desde los 24 a 38° de latitud sur, internándose en el primer estado australiano hasta unos 350 km entre Gladstone y Brisbane, para ir disminuyendo en una faja entrecortada. Se encuentra asociada entre los 300 a 600 m a *E. citriodora*, *E. paniculata*, *E. crebra*, *E. cloeziana*. Soporta temperaturas hasta de 3°C bajo cero, pero sólo durante pocos días, tolera calores fuertes y elevados, hasta de 42 °C, pero necesita un régimen pluviométrico que oscila entre los 650 - 1,300 mm anuales, con lluvias frecuentes en el verano.

Eucalyptus grandis. Tiene mucha afinidad con *E. saligna*, del cual se diferencia por sus frutos glaucos, algo piriformes, siendo las hojas más grandes y duras. Es originaria del norte del estado de Queensland, se extiende hasta Nueva Gales del Sur, entre los 17 y 35° de latitud, asociado a *E. tessellaris*, *E. resinifera*. Existe en estado puro en terrenos de aluvión y a lo largo de los cursos de agua. Su principal asociación es con *Tristania conforta* y *Syncarpia laurifolia*.

Eucalyptus saligna. Esta especie es originaria de la zona semitropical de Nueva Gales del Sur y sur de Queensland, a lo largo de la costa oriental del continente Australiano, desde los 28 a 35° de latitud sur y desde 0-1,200 m, creciendo en asociación con *E. microcorys*, *E. triantha*, *E. pilularis*, *E. paniculata*, *E. piperita*, *E. gummiifera*, etc.

Eucalyptus cinerea. Es originaria de la región montañosa de Nueva Gales del Sur y de Victoria, desde los 33 a los 37° de latitud, cerca de Tumul y Berrima, en el Desierto de Bathursten asociación con *E. dives*, entre los 150-1,100 m.

Eucalyptus camaldulensis, es la especie más difundida en el continente Australiano, en el que ocupa grandes superficies a lo largo de los ríos, formando masas puras detectándose incluso variedades como: *E. camaldulensis* var. *acuminata*, *E. camaldulensis* var. *brevirostris*, *E.*

camaldulensis var. *obtusa*, *E. camaldulensis* var. *pendula* y *E. camaldulensis* var. *subcinerea*.

PERSPECTIVA

La gran diversidad de los eucaliptos se debe en gran parte a las condiciones de aridez y aislamiento del continente australiano. El fuego puede arrasar los bosques y la sequía detener el crecimiento vegetal durante décadas, pero la capacidad evolutiva de los eucaliptos ha permitido que se adapten a éstas y a otras adversidades, como suelos deficientes en nutrientes, especialmente a suelos donde el fósforo no está disponible.

En Australia los bosques de eucalipto han sobrevivido al ramoneo de los canguros y de animales arborícolas, no así a los conejos, que fueron introducidos por el hombre y se convirtieron en una plaga impidiendo en muchos lugares la regeneración espontánea de los bosques. También el pastoreo a que son sometidos estos ecosistemas ponen en peligro de extinción muchas especies y variedades de eucaliptos (Attiwill, 1975).

Se cree que las plantaciones de *Eucalyptus* afectan en forma catastrófica a los ecosistemas. El temor que se tiene a esta planta como exótica o introducida deriva de la creencia de que elimina a las especies nativas, por ser más competitiva y no tener enemigos naturales que controlen sus poblaciones. Las plantaciones de *Eucalyptus*, son en rigor susceptibles a plagas como cualquier monocultivo. La verdad es que estas plantaciones se cosechan cuando aún se encuentran en la etapa de crecimiento vigoroso y no es una etapa de madurez o más avanzada, que es cuando existe una mayor susceptibilidad a las enfermedades. Además por el hecho de no estar en su hábitat natural están liberadas de sus pestes y enfermedades naturales, siendo entonces los bosques plantados más sanos que los nativos.

Se dice que las poblaciones de eucalipto empobrecen los suelos, llegando incluso a provocar erosión en éstos. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que a largo plazo la repetida cosecha de cualquier cultivo, sea agrícola o forestal, causa una menor fertilidad del suelo, por el simple hecho de que las plantas extraen los nutrientes del mismo. Este problema se suele subsanar dejando los desechos de la cosecha o incorporando plantas fijadoras de nitrógeno o adicionando fertilizantes para restablecer la fertilidad (Walter, 1977).

Se argumenta en contra del eucalipto que consume más agua que otras plantas, por su mayor velocidad de crecimiento, pero en realidad no lo hace en forma diferente que cualquier otro cultivo. Además, como las plantaciones de eucalipto se han ubicado en zonas lluviosas, el consumo de agua no tiene efectos importantes sobre el ambiente.

Los actuales esquemas de manejo de plantaciones de eucalipto permiten el equilibrio hidrológico, debido a que las prácticas silvícolas (podas, raleos, entresacas, etc.) favorecen el desarrollo de un dosel homogéneo abierto, con lo que disminuye la intercepción del agua de lluvia y se favorece su infiltración; todo esto se traduce en un aumento del manto freático y agua de manantiales que en los periodos estivales, regulan el caudal de esteros y ríos.

La cantidad y variedad de fauna existente en un bosque de eucalipto es ciertamente inferior a la que se observa en un bosque natural. Algunos trabajos indican una diferencia del 50 % en macrofauna entre ambos ecosistemas, no así en microfauna donde según estudios realizados en muchas partes del mundo las densidades de las poblaciones son relativamente similares.

La flora del sotobosque varía según sea la fertilidad del terreno donde se localice la plantación y la densidad de ésta. En sitios poco fértiles con plantaciones muy densas no se observa flora en el sotobosque, pero igualmente, la flora es muy escasa en sitios de igual calidad desprovistos e vegetación. En cambio en bosques abiertos poco densos, con suelos fértiles, se muestra una alta diversidad de flora herbácea.

La enorme utilización de combustibles fósiles por la humanidad, ha incrementado en forma sustancial la cantidad de CO₂ de la atmósfera. Esta mayor concentración provoca el efecto invernadero sobre la tierra, aumentando la temperatura superficial, impidiendo su difusión. Se ha estimado que el alza de temperatura provoca cambios climáticos significativos como es la disminución de la precipitación en algunas zonas y aumento en otras. Parte de esta gran cantidad de CO₂ producido es absorbido por especies vegetales, en especial los bosques que son grandes fijadores de carbón. Las especies vegetales que más contribuyen al secuestro del carbón atmosférico son las de rápido crecimiento, entre las que se encuentran los eucaliptos. Se estima que una plantación de *Eucalyptus* spp retira 10 t de carbón atmosférico por ha cada año hasta alcanzar su madurez, por lo que estas plantas podrían contribuir al equilibrio ecológico si se promoviera su manejo (Walter, 1977).

Por todo lo anterior se puede plantear que las especies del género *Eucalyptus* deben ser consideradas como una alternativa aún no valorada en toda su dimensión, por su gran plasticidad genética-ecológica que les confiere ventajas con relación a adaptación a ambientes marginales, suelos pobres, sitios con alta insolación y poca disponibilidad de agua, aunado a su particular resistencia a plagas y enfermedades por carecer de enemigos naturales. Lo anterior nos lleva a pensar que esta planta tiene las características que los científicos soñaron desarrollar, pero como la naturaleza le presenta este superorganismo, ahora el hombre siente recelo y miedo, al no saber como manejar

sus poblaciones, lo que ha ocasionado prejuicios y mitos alrededor de ello; no obstante su aprovechamiento ha sido encaminado hacia plantaciones y manejo de ecosistemas artificiales, por obvias razones.

LITERATURA CITADA

- ATTIWILL, P. M., 1972. On the cycling of elements in mature *Eucalyptus obliqua* forest. In: "Australian Forest Tree Nutrition Conference", ed. R. Boardman, pp. 39-46. Forestry and Timber Bureau, Canberra.
- ATTIWILL, P. M. 1975. The eucalypt forest - resources, refuges and research. *Australian Forestry* 38: 162-170
- ATTIWILL, P. M. 1981. Energy, nutrient flow, and biomass. Proceedings of the Australian Forest Nutrition Workshop: 1: 131-144. CSIAO, Melbourne.
- ASHTON, D. H.; WILLIS, E. J. 1982. Antagonisms in the regeneration of *Eucalyptus regnans* in the mature forest. *En: Newman, E.I. The plant community as a working mechanism.* Blackweel científic publication. Osney Mead, Oxford. pp. 113-120.
- BEADLE, N. C. W. 1962. An alternative hypothesis to account for generally low phosphate content of Australian soils. *Aust. J. Agri. Res.* 13: 434-442
- BEADLE, N. C. W. 1966. Soil phosphate and its role in moulding segments of the Australian flora and vegetation, with special reference to xeromorphy and sclerophylly *Ecology* 47: 992-1007
- BURROWS, G. E. 1995. Seed production in white box (*Eucalyptus albens*) in the south west slopes region of New South Wales. *Australian Forestry* 58: 107-09.
- BLOOMFIELD, C. 1955. Experimental production of podzolisation. *Chem and Ind (Rev.)* 1955-1956
- CHIPPENDALE, G. M. 1968. *Eucalyptus* buds and fruits. Illus. 96 pp. Australian Department of Agriculture, Forestry and Timber Bureau, Government Publishing Service, Canberra, Australia.
- DEL MORAL, R. Y COTES. 1971. Allelopathic potencial of the dominant vegetation of western. Washington. *Ecology.* 52(6): 1030-1038.
- ELDRIDGE, K.; DAVIDSON, Y.; HARWOOD, C.; VAN WYK, G. 1993 *Eucalypt Domestication and Breeding.* (Oxford University Press: Oxford)
- ELLIS, R. C. 1971. Growth of *Eucalyptus* seedlings on four different soils. *Australian Forestry* 35: 107-118.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. (Maxwell Ralph Jacobs. Main author). 1979. *Eucalypts for planting.* FAO Forestry Series Núm. 11. Illus. 677 pp. FAO, Rome.
- HILL, R. S. 1994a. *History of Australian Vegetation: Cretaceous to Recent.* (Cambridge University Press: Cambridge.)
- HILL, R. S. 1994b. The history of selected Australian taxa. In *History of Australian Vegetation: Cretaceous to Recent* (ed. R. S. Hill) pp. 390-419. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- HILL, R. S.; MERRIFIELD, H. E. 1992. An early Tertiary macroflora from West Dale, southwestern Australia. *Alcheringa* 17: 285-326.
- HINGSTON, F. J. 1963. Activity of polyphenolic constituents of leaves of *Eucalyptus* and other species in complexing and dissolving iron oxide. *Aust. J. Soil Res.* 1: 63-73.
- IGBOANUGO, A. B. 1986. Phytotoxic effects of some eucalypts on food crops particularly on germination, radicle extension. *Tropi-*

- cal Science 26(1): 19-24.
- INIONS, G. B., WARDELL-JOHNSON, G.; ANNELS, A. 1990. Classification and evaluación of sites in karri (*Eucalyptus diversicolor*) regeneration. 11. Floristic attributes. Forest Ecology and Management 32: 135-54.
- JOHNSTONE, L. A. S.; HILL, K. D. 1991. Systematic studies in the eucalypts 2. A revision of the gimlets and related species: *Eucalyptus* extracodical serie *Salubres* and *Annulatae* (Myrtaceae). *Telopea* 4: 201-22.
- KELLY, A. E.; NAPIER, A. C.; HOPPER, S. D. 1995. Survey of rare and poorly known eucalypts of western Australia. CALM Science Supplement 2: 1-207.
- KIMBER, P. C. 1974. *The root system of Jarrah (Eucalyptus marginata Sm)*. Forests Department of Western Australia Research. Paper Núm. 10.
- MAY, F. E.; ASH, J. E. 1990. An assessment of the allelopathic potential of *Eucalyptus*. Australian Journal of Botany 38: 245-54
- McCHESNEY, C. J.; KOCH, J. M.; BELL, D. T. 1995. Jarrah forest restoration in Western Australia: canopy and topographic effects. Restoration Ecology 3: 105-10.
- MONROW, P. A.; FOX, R. 1980. Effects of variation in *Eucalyptus* essential oil yield on insect growth and grazing damage. Oecologia 45: 209-219.
- MULLER, C. H.; CHOU, H. C. 1980. Phytotoxins: An ecological phase of phytochemistry. En: Herbone, J. B. Phytochemical ecology. Academic Press. London, England. pp. 201-216.
- NEAVE, I. A.; FLORENCE, R. G. 1994. Effect of root configuration on the relative competitive ability of *Eucalyptus maculate* Hook. Regrowth following clearfelling. Australian Forestry 57: 49-58.
- PARSONS, R. F. 1994. *Eucalyptus scrubs* and shrublands. In *Australian Vegetation* (ed. R.H. Groves) pp. 291-320. (Cambridge University Press: Cambridge).
- PASSIOURA, J. A.; ASH, J. E. 1993. Phenotypic, genetic and ecological variation in the *Eucalyptus saligna*, *E. botryoides* complex. Australian Journal of Botany 41: 393-412.
- PENFOLD, A. R.; WILLIS, J. L. 1961. The eucalypts; botany, cultivation, chemistry and utilization. Illus. 551 pp. World Crop Books, Leonard Hill Ltd., London.
- POORE, M.; FRIES, C. 1986. Les effets ecologiques des Eucalyptus. F. A. O. pp. 59-60.
- PRYOR, L. D., 1976. Biology of *Eucalyptus*. Edward Arnold, London. 82 pp.
- PYRKE, A.F.; KIRKPATRICK, J. B. (1994). Growth rate and basal area response curves of four *Eucalyptus* species on Mt. Wellington, Tasmania. Journal of Vegetation Science 5: 13-24.
- RICE, E. L. 1974. Allelopathy. Academic Press Inc. Orlando, Florida, U.S.A. 353 p.
- ROKICH, D. P.; BELL, D. T. 1995. Light quality and intensity effects on the germination of species from the jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest of Western Australia. Australian Journal of Botany 43: 169-79.
- SMITH, A. P.; GANZHOR, J. V. 1996. Convergence and divergence in community structure and dietary adaptation in Australian possums and gliders and malagasy lemurs. Australian Journal of ecology. 21: 31-36.
- SOTHWELL, I. A. 1978. Essential oil content of koala food trees. In the koala (ed. T. J. Bergin) pp. 62-74 (Zoological Parks Board of NSW: Sydney)
- SPECHT, R. L.; GROVES, R. H. 1966. A comparison of the phosphorus nutrition of Australian heath plants and introduced economic plants. Aust. J. Bot. 14: 201-21.
- VAN DER MOEZEL, P. G.; WATSON, L. E.; PEARCE-PINTO, G. V. N.; BELL, D. T. 1988. The response of six *Eucalyptus* species and *Casuarina obesa* to the combined effect of salinity and waterlogging. Australian Journal of Plant Physiology 15: 465-74.
- WALTER, H. 1977. Zonas de Vegetación y clima. Ed. Omega Barcelona España pp. 245.
- WEBB, L. J., 1968 Environmental relationships of the structural types of Australian rain forest vegetation. Ecology 49: 296-311
- WILSON, R. A. 1993. *Eucalyptus*. Paradigm protagonist (the CEASA model). Paper to the 2nd Market Pulp Conference, Vancouver, Canada, June 1993.
- WILLIAMS, J. E. 1991. Biogeographic patterns of three sub-alpine eucalypts in S. E. Australia with special reference to *Eucalyptus pauciflora*. Journal of Biogeography 18: 223-30.