



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales

***Ecofisiología de especies forestales nativas de la Selva Paranaense para establecimiento de plantaciones mixtas y enriquecimiento de bosque degradado***

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Facultad de  
Ciencias Agrarias y Forestales

***Ingeniera Forestal Flavia Yesica Olguin***

Directora: Dra. Corina Graciano

Co-Director: Ing. Forestal Juan Francisco Goya

Jurado evaluador: Dr. Guillermo E. Defossé; Dr. Pablo Aceñolaza; Dra. Carla Giordano

Lugar de trabajo: Instituto de Fisiología Vegetal (CONICET-UNLP)

La Plata, 2021

*A Titi con todo mi amor.*

## *AGRADECIMIENTOS*

A todas las personas que hicieron posible esta tesis.

A mi directora Corina por haberme guiado y acompañado académica y personalmente, por cada uno de sus consejos y recomendaciones, por su dedicación y compromiso en cada campaña. Por cada videollamada, por su tiempo y su generosidad.

A mi codirector Juan por su apoyo y confianza, por su colaboración en la toma y análisis de datos en las campañas, por sus consejos y recomendaciones. A mi compañera de beca Anita por ser parte de este proceso de aprendizaje, por cada charla, mate y campaña compartida. A Pepe y Fermín por su ayuda y participación en todas las campañas. A Martín por brindarme su apoyo y colaboración para llevar a cabo esta tesis. A Juan y Ramón del CAMB, por la producción y cuidado de plantas, por su ayuda en la instalación y medición de todos los ensayos.

A Maia, Manuel B., Mauro, Valeria, Martín S., Sebastián, Hernán, Eugenio, Vitor, Manuel R., Yamila, Facundo, Enzo y Marcelo por sumarse a una campaña y colaborar con las actividades propuestas. A Luis, Micaela, Magali y Sabrina del LISEA por la identificación de especies y mediciones llevadas a cabo en las parcelas permanentes y especialmente a Marcelo, por su aporte en la elaboración de los scripts en R.

A todo el INFIVE. A Celeste por su apoyo técnico, mates y amistad. A mis amigas y compañeras de oficina por cada almuerzo, mate y emoción compartida. A Lorenza, por prestarme su escritorio y por su calidez humana. A Emilia y Virginia, por su confianza y por abrirme las puertas a la investigación.

A la Universidad Nacional de La Plata y al Consejo Nacional de Ciencia y Técnica que hicieron posible la realización de esta tesis.

A mi familia y amigas por el amor y el apoyo incondicional. A mi mamá, mi papá y Guido por estar siempre presentes. A Clarisa y Alberto por alentar cada decisión, por su ayuda y por estar siempre presentes. A Emma por su amor infinito. A Juan por acompañarme incansablemente en todo momento, incluso en la escritura de esta tesis en pandemia, por alentarme y por confiar siempre en mí. A Marcela por su apoyo incondicional en cada proyecto.

## *PUBLICACIONES EMERGENTES DE ESTA TESIS*

### *Revistas Científicas con referato*

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., & Graciano, C. (2020). Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabrlea canjerana* is related to plant establishment performance in the rainforest. *Forest Ecology and Management*, 460, 117867 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117867>

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., & Graciano, C. (2019). Morpho-physiological acclimation to canopy coverage of *Araucaria angustifolia* during the establishment in the Atlantic Forest, Argentina. *Bosque*, 40(3), 323-333. <http://revistas.uach.cl/index.php/bosque/article/view/5968/7080>

### *Presentaciones en congresos*

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Gauna, M.; Graciano, C. (2020). Establishment and competition of native forest species in stands of *Araucaria angustifolia* with different coverage degrees in Misiones Argentina. En The 1st International Electronic Conference on Forests.

Olguin, F. Y., Graciano, C., Pinazo, M. A., Arturi, M. F., Goya, J. F. (2019). Evaluación de la competencia en rodales mixtos de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze y especies forestales nativas del Bosque Atlántico con diferentes requerimientos lumínicos. En XVIII Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales. Eldorado, Misiones.

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., Graciano, C. (2018). Respuestas morfo-fisiológicas de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze al establecimiento con y sin cobertura de dosel del Bosque Atlántico. En XXVIII Reunión Argentina de Ecología. Mar del Plata, Buenos Aires.

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., Goya, J. F., Graciano, C. (2018). Crecimiento de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze y *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart. en claros del Bosque Atlántico. En XXVIII Reunión Argentina de Ecología. Mar del Plata, Buenos Aires.

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., Graciano, C. (2017). Plantación mixta disetánea de dos especies nativas de Misiones. En XXXI Jornadas Forestales de Entre Ríos. Concordia, Entre Ríos

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., Goya, J. F., Graciano, C. (2017). Plantación mixta de dos especies nativas del Bosque Atlántico Misionero en gaps del Bosque Nativo: respuesta ecofisiológica a un gradiente de cobertura. Investigación joven Vol. 4 Núm. 2. II Jornadas de Jóvenes Investigadores del CISaV. La Plata, Buenos Aires.

Olguin, F. Y., Moretti, A. P., Pinazo, M. A., Gortari, F., Vera Bahima, J., Goya, J. F., Graciano, C. (2016). Condiciones de cobertura de dosel que facilitan el establecimiento de *Araucaria angustifolia* y *Cabralea canjerana*. En VI Reunión Binacional de Ecología. Puerto Iguazú, Misiones.

#### *Divulgación*

Olguin, F. Y., Goya, J. F., Graciano, C. 2019. Plantaciones forestales mixtas: una alternativa productiva y generadora de servicios ambientales. *Revista Argentina Forestal*.

## ***Ecofisiología de especies forestales nativas de la Selva Paranaense para establecimiento de plantaciones mixtas y enriquecimiento de bosque degradado***

### **RESUMEN**

La superficie ocupada por la ecorregión del Bosque Húmedo de Araucaria en la Selva Paranaense Argentina, ha quedado reducida a una mínima fracción de su extensión original, en un paisaje altamente fragmentado, por lo que la superficie efectiva y funcional es aún menor. La población de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (*A. angustifolia*), la especie que da identidad al Bosque Húmedo de Araucaria, se redujo principalmente por la sobre extracción de la especie, por la alta calidad de su madera, y por la expansión de las áreas agrícolas y urbanas. Al detrimento de la población de *A. angustifolia* por la intervención antrópica, se suman una baja regeneración natural de la especie en el sotobosque y una alta mortalidad de la población remanente. Es así, que su estado de conservación actual es “En Peligro Crítico”. En la región, el reemplazo de los bosques nativos por plantaciones monoespecíficas exóticas genera la disminución de la diversidad específica, estructural y funcional. Sin embargo, alrededor de 16.500 hectáreas corresponden a plantaciones comerciales de *A. angustifolia*, manejadas para la producción de madera. Frente a este escenario, además del enriquecimiento directo en claros del bosque, los manejos implementados dentro de las plantaciones, específicamente aquellas con especies nativas como *A. angustifolia*, pueden ser una oportunidad para atenuar este impacto y contribuir a la conservación de las funciones ecosistémicas. Por su importancia ecológica y por considerarse incierta la capacidad de la especie de desarrollarse continuamente en el bosque nativo, es imprescindible generar conocimiento sobre *A. angustifolia* y las especies que conforman su ecosistema, para restaurar el bosque degradado y atenuar el riesgo de extinción. El objetivo de esta tesis fue generar conocimiento, mediante el estudio de la ecofisiología de especies forestales nativas de la selva Paranaense, que permita enriquecer el bosque nativo degradado de Misiones y propiciar estrategias de manejo de las plantaciones forestales que reduzcan al máximo posible el impacto negativo del cambio del uso del suelo en los ecosistemas naturales. El estudio se llevó a cabo en el Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB) de la EEA INTA Montecarlo, ubicado en la localidad de San Antonio, Misiones. El CAMB cuenta

con alrededor de 1035 ha de bosque nativo donde se llevaron a cabo un experimento en macetas y un experimento en seis claros del bosque. En el experimento en macetas se evaluó la aclimatación morfológica y fisiológica de *A. angustifolia* a sol pleno y bajo la sombra del dosel del bosque. En el experimento en claros se evaluó y comparó la plasticidad fenotípica de *A. angustifolia* y la especie *Cabrarea canjerana* (Vell.) Mart. (*C. canjerana*) en diferentes posiciones dentro del claro. La plasticidad fenotípica de las especies se contrastó además con los resultados obtenidos del ensayo en macetas de *A. angustifolia* y de un ensayo preliminar en macetas con *C. canjerana*. El CAMB posee además alrededor de 450 ha plantadas con *A. angustifolia* con edades que van desde los 2 a los 72 años de edad. La densidad inicial de plantación de los rodales es de 1000 a 1100 árboles ha<sup>-1</sup>, con un régimen silvícola de tres raleos durante los primeros años. La heterogeneidad de edades y densidades de los rodales, permitieron llevar a cabo tres experimentos diferentes. En 23 de los rodales se registró la regeneración espontánea de árboles de más de 10 cm de diámetro a 1,30 m de altura y se evaluaron las interacciones de competencia y facilitación que se dan dentro de estos rodales mixtos multietáneos. Se evaluaron las interacciones entre *A. angustifolia* y las especies forestales con diferentes requerimientos lumínicos. En un segundo experimento, se seleccionó un rodal de edad intermedia de *A. angustifolia* y se plantó *C. canjerana*, especie elegida por su alta plasticidad fenotípica. En este ensayo se evaluó el establecimiento y aclimatación de *C. canjerana*, el crecimiento de *A. angustifolia* en plantación mixta y pura y las relaciones de competencia dentro del rodal. En el tercer y último experimento se llevaron a cabo un ensayo en macetas y un ensayo a campo con cinco especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos: *C. canjerana*, *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex Steud., *Bastardiopsis densiflora* (Hook. & Arn.) Hassl. y *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. En el ensayo en macetas se evaluó la plasticidad mediante la aclimatación morfológica y fisiológica durante el establecimiento de las plantas a sol pleno y a la sombra del dosel. En el ensayo a campo, se plantaron las especies en seis rodales de *A. angustifolia* de 2 a 23 años. Se evaluó el establecimiento bajo las diferentes coberturas, generadas por las diferentes edades y áreas basales de los rodales, y las interacciones de competencia y facilitación que ocurrieron entre árboles y con la vegetación herbácea circundante. Los resultados sugieren que es factible el enriquecimiento en claros del bosque con *A. angustifolia* y *C. canjerana* como herramienta de restauración ya que su establecimiento fue exitoso. Se recomienda la plantación de *A. angustifolia* en el centro de los claros, por sus mayores

requerimientos lumínicos y su baja capacidad de aclimatarse a ambientes más sombreados, mientras que la plantación de *C. canjerana* podría realizarse en posiciones del claro más sombreadas, por su mayor capacidad de aclimatación. Es necesario resaltar que el esfuerzo de la plantación en el centro de claros del bosque de una especie tan valiosa y representativa de la selva Misionera como es *A. angustifolia* sería aceptable aunque solo se asegure la supervivencia de unos pocos individuos que permitan su permanencia en el bosque. Las plantaciones de *A. angustifolia* permiten el establecimiento espontáneo de una gran variedad de individuos de diferentes especies con diferentes requerimientos ecológicos que no afectan el crecimiento de *A. angustifolia*. La presencia de especies forestales con diámetros que superan los 10 cm de diámetro convierte a los rodales monoespecíficos de *A. angustifolia* en rodales mixtos, multietáneos, producto de la instalación de especies en diferentes momentos que incrementan hasta dos veces el área basal de los rodales. Las especies forestales nativas plantadas se establecieron exitosamente en todos los rodales de *A. angustifolia* con altas tasas de supervivencia. Sin embargo, hubo diferencias en el crecimiento según la cobertura de los rodales, la vegetación herbácea circundante, los diferentes requerimientos de las especies y la capacidad de aclimatarse morfológica y fisiológicamente a las diferentes condiciones. Las plantaciones mixtas con *A. angustifolia* son una herramienta de restauración indirecta viable tanto como promotoras de la regeneración de especies nativas, y por tanto como medios de conectividad de los remanentes de bosques fragmentados, como en plantación con otras especies nativas forestales, porque aumentan la biodiversidad y disminuyen los riesgos económicos y ecológicos. Además de constituir una herramienta indirecta de restauración factible, las plantaciones forestales mixtas son una alternativa al uso de la tierra por parte de pequeños y medianos productores interesados en obtener múltiples productos forestales y aumentar los servicios de los ecosistemas en sus tierras.

## ***Ecophysiology of native forest species of the Paranaense Rainforest to establish mixed plantations and to enrich degraded forests***

### **ABSTRACT**

The area covered by the Araucaria Humid Forest in the Argentine Paranaense rainforest has been reduced to a minimum fraction of its original extension, in a highly fragmented landscape, so the effective and functional area is even smaller. *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (*A. angustifolia*) population, species that gives identity to the Araucaria Humid Forest, was reduced mainly due to the over-extraction of the species because of the high quality of its wood and the expansion of agricultural and urban areas. In addition, the *A. angustifolia* natural regeneration in the understory is low and the mortality of the remaining population is high. Therefore, its current conservation status is "Critically Endangered". In the region, the replacement of native forests by exotic monospecific plantations generates a decrease in the specific, structural and functional diversity. However, around 16,500 hectares correspond to commercial plantations of *A. angustifolia*, managed for wood production. In this scenario, in addition to the direct enrichment in forest gaps, the management implemented within the plantations, specifically those with native species such as *A. angustifolia*, may be an opportunity to mitigate this impact and contribute to the conservation of the ecosystem functions. Considering the ecological importance of *A. angustifolia* and its uncertain ability to continuously develop in the native forest, it is essential to generate knowledge about *A. angustifolia* and the species that form its ecosystem to restore the degraded forest and mitigate the risk of extinction. The aim of this thesis was to generate knowledge, through the study of the ecophysiology of native forest species of Paranaense rainforests, in order to enrich the degraded native forest of Misiones and to promote strategies for the management of forest plantations to reduce, as much as possible, the negative impact of land-use change on natural ecosystems. The study was carried out in the Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB), EEA INTA Montecarlo, located in San Antonio, Misiones. The CAMB has around 1035 hectares of native forests, where an experiment in pots and an experiment in six forest gaps were carried out. In the pot experiment, we evaluated the morphological and physiological acclimation of *A. angustifolia* to full sun and under canopy shade. In the gap experiment, we evaluated and compared the *A. angustifolia* and *Cabralea canjerana*

(Vell.) Mart. (*C. canjerana*) phenotypic plasticity, in different positions within the gaps. The phenotypic plasticity in the gaps was also contrasted with the results obtained from the *A. angustifolia* pot experiment and a previous *C. canjerana* pot experiment. The CAMB has also around 450 ha planted with *A. angustifolia* with stands ranging from 2 to 72 years old. The initial planting density of the stands was between 1000 and 1100 trees ha<sup>-1</sup>, with three-thinnings during the first years. The heterogeneity of stand ages and densities, allowed us to carry out three different experiments. In 23 stands, we recorded spontaneous regeneration of trees of more than 10 cm DBH and evaluated the competition and facilitation interactions that occur within these mixed multi-age stands between *A. angustifolia* and forest species with different light requirements. In a second experiment, an intermediate-age stand of *A. angustifolia* was selected and *C. canjerana*, a species chosen for its high phenotypic plasticity, was planted. In this experiment, we evaluated the establishment and acclimation of *C. canjerana*, the growth of *A. angustifolia* in mixed and pure plantations and the competition within the stand. In the third and last experiment, a test in pots and a field test were carried out with five native forest species with different light requirements: *C. canjerana*, *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex Steud., *Bastardiopsis densiflora* (Hook. & Arn.) Hassl. and *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. In the pot test, the phenotypic plasticity was evaluated through morphological and physiological acclimation during the plants establishment at full sun and under canopy shade. In the field test, the species were planted in six *A. angustifolia* stands from 2 to 23 years-old and the establishment under the different covers, generated by the different ages and basal areas of the stands were evaluated. Also, competition and facilitation interactions that took place among trees and with the surrounding herbaceous vegetation was assessed. The results suggest that it is possible to enrich the forest gaps with *A. angustifolia* and *C. canjerana* as a feasible restoration tool since its establishment was successful. The planting of *A. angustifolia* in the center of the gaps is recommended, due to its greater light requirements and its low capacity to acclimate to shade environments, while the planting of *C. canjerana* could be carried out in shaded positions of the gaps, due to its greater capacity for acclimation. It is necessary to highlight that the effort of planting *A. angustifolia*, a species so valuable and representative of the Misiones forest, in the center of forest gaps would be acceptable even if only a few trees survive, to ensure their permanence in the forest. The plantations of *A. angustifolia* allowed the spontaneous establishment of a great variety

of trees of different species with different ecological requirements that do not affect *A. angustifolia* growth. The presence of forest species with more than 10 cm DBH converts monospecific *A. angustifolia* stands into mixed, multi-age stands, as the result of the species installation at different times that increased the stand basal area two-fold. The planted native forest species were successfully established in all *A. angustifolia* stands with high survival rates. However, growth differed according to the stands coverage, the surrounding herbaceous vegetation, the different requirements of the species and the ability to acclimate morphologically and physiologically to the different conditions. Mixed plantations with *A. angustifolia* are a viable indirect restoration tool both to promote the regeneration of native species and to connect the remnants of fragmented forests. Also, the plantations of *A. angustifolia* with other native forest species increase biodiversity and reduce economic and ecological risks. In addition to constituting a feasible indirect restoration tool, mixed forest plantations are an alternative to small and medium landholders interested in obtaining multiple forest products and increasing ecosystem services on their lands.

## ***ESTRUCTURA DE ESTA TESIS***

Esta tesis consta de siete capítulos. Contiene un primer capítulo de Introducción general, donde se indica el marco teórico, la hipótesis y los objetivos generales así como las principales características del área de estudio donde se llevaron a cabo los ensayos. Los resultados de este estudio se presentan en cinco capítulos independientes (Capítulos 2 a 6), más un capítulo final de conclusiones generales del trabajo (Capítulo 7). En el capítulo 2 se estudió la aclimatación en el establecimiento de *A. angustifolia* a dos condiciones contrastantes de cobertura (*i.e* a sol pleno y bajo la cobertura del dosel). En estudios previos realizados por nuestro equipo de trabajo describimos la capacidad de aclimatación morfo-fisiológica de *C. canjerana* a diferentes niveles de cobertura (Moretti et al., 2019a) y su crecimiento en claros del bosque (Moretti et al., 2019a). Sin embargo, los antecedentes previos de la capacidad de aclimatación de *A. angustifolia* son menos claros y existen contradicciones en la bibliografía. En el capítulo 3 se comparó la plasticidad fenotípica de *A. angustifolia* y *C. canjerana*, plantadas en un gradiente de cobertura en un experimento en macetas y en un experimento a campo en claros del bosque, para interpretar la relación entre los requerimientos y el establecimiento de ambas especies. En el capítulo 4, se caracterizó y estudió el crecimiento y la competencia en rodales mixtos multietáneos de *A. angustifolia* de diferentes edades y dos grupos de especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos regeneradas de forma espontánea en el rodal. En el capítulo 5 se evaluó el establecimiento y la aclimatación de *C. canjerana* plantada bajo el dosel de un rodal de *A. angustifolia* de 14 años de edad y el crecimiento de *A. angustifolia* en rodales puros y mixtos. En el capítulo 6 se estudió la aclimatación, el establecimiento y la competencia de cinco especies forestales nativas plantadas en rodales de *A. angustifolia* con diferentes edades y grados de cobertura, para formar rodales mixtos.

**CONTENIDO**

ESTRUCTURA DE ESTA TESIS..... vii

CONTENIDO ..... viii

ÍNDICE DE TABLAS ..... xii

ÍNDICE DE FIGURAS..... xiv

CAPÍTULO 1 ..... 1

    Situación actual de la Selva Paranaense ..... 1

    Heterogeneidad ambiental y dinámica de regeneración ..... 3

    Rodales mixtos: caracterización y estudio de las interacciones..... 4

    Ecofisiología de las especies: aclimatación y plasticidad fenotípica ..... 6

    Enriquecimiento en claros y plantaciones mixtas como herramientas de restauración..... 8

    Productividad en rodales mixtos: complementariedad en el uso de los recursos y diversidad funcional ..... 10

    Objetivos e hipótesis..... 11

    Área de estudio..... 13

CAPÍTULO 2 ..... 18

    INTRODUCCIÓN..... 18

    MATERIALES Y MÉTODOS ..... 19

        Producción de plantas y condiciones de cobertura..... 19

        Crecimiento y partición en peso seco ..... 20

        Relaciones foliares, pigmentos fotosintéticos y densidad estomática ..... 20

        Capacidad fotosintética y eficiencia máxima del fotosistema II..... 21

        Evaluación de la estructura hidráulica..... 21

        Análisis estadístico ..... 22

    RESULTADOS ..... 23

        Supervivencia y crecimiento ..... 23

        Aclimatación morfológica y fisiológica ..... 24

        Características fotosintéticas..... 26

Estructura hidráulica.....	27
DISCUSIÓN .....	29
Supervivencia y crecimiento .....	29
Aclimatación morfológica a la cobertura del dosel.....	30
Aclimatación fisiológica a la cobertura del dosel .....	31
Aclimatación fisiológica en áreas sin cobertura de dosel.....	33
CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES .....	34
CAPÍTULO 3 .....	36
INTRODUCCIÓN.....	36
MATERIALES Y MÉTODOS .....	38
Área de estudio y producción de plantas .....	38
Experimento en macetas: sol pleno vs cobertura del dosel.....	38
Experimento en claros del bosque.....	40
Mediciones morfológicas y fisiológicas en claros .....	43
Cálculo del índice de plasticidad en los claros: ESPlid .....	44
Análisis de datos.....	44
RESULTADOS .....	45
Plasticidad en respuesta a la cobertura del dosel y a sol pleno (experimento en macetas).....	45
Plasticidad en respuesta a un gradiente continuo de cobertura (experimento en claros).....	49
DISCUSIÓN .....	52
La plasticidad fenotípica y la robustez de <i>A. angustifolia</i> y <i>C. canjerana</i> .....	52
Comparación entre índices de plasticidad.....	55
La plasticidad fenotípica y el establecimiento de las plantas.....	56
CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES .....	58
CAPÍTULO 4 .....	60
INTRODUCCIÓN.....	60
MATERIALES Y MÉTODOS .....	62

Área de estudio y caracterización de los rodales.....	62
Cálculo de índices de competencia y crecimiento.....	63
Análisis estadístico .....	64
RESULTADOS.....	65
Características de los rodales de <i>A. angustifolia</i> con regeneración espontánea.	65
Crecimiento y competencia en rodales de <i>A. angustifolia</i> con regeneración espontánea .....	67
DISCUSIÓN .....	72
Características de los rodales de <i>A. angustifolia</i> con regeneración espontánea.	72
Interacciones en rodales mixtos multietáneos con <i>A. angustifolia</i> .....	76
CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES .....	79
CAPÍTULO 5 .....	81
INTRODUCCIÓN.....	81
Área de estudio y producción de plantas .....	82
Medición de variables de crecimiento .....	83
Medición de variables morfológicas y fisiológicas en <i>C. canjerana</i> .....	83
Cálculo de índices de competencia.....	84
Análisis de datos.....	84
RESULTADOS.....	85
Crecimiento de <i>A. angustifolia</i> en parcelas puras y mixtas .....	85
Crecimiento de <i>C. canjerana</i> bajo dosel de <i>A. angustifolia</i> .....	88
Condiciones ambientales y aclimatación de <i>C. canjerana</i> bajo dosel de <i>A. angustifolia</i> .....	90
DISCUSIÓN .....	91
Crecimiento de <i>A. angustifolia</i> en plantación mixta y pura.....	91
Crecimiento de <i>C. canjerana</i> bajo dosel de <i>A. angustifolia</i> .....	94
Competencia y aclimatación de <i>C. canjerana</i> .....	96
CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES .....	97

CAPÍTULO 6 .....	99
INTRODUCCIÓN.....	99
MATERIALES Y MÉTODOS .....	101
Área de estudio y producción de plantas .....	101
Experimento en macetas: aclimatación a sol pleno y a la cobertura del dosel	102
Crecimiento y supervivencia.....	102
Medición de variables morfológicas y fisiológicas.....	103
Experimento a campo: Plantación en rodales de <i>A. angustifolia</i> .....	103
Cálculo de índices de competencia y crecimiento .....	104
Análisis de datos.....	105
RESULTADOS.....	105
Crecimiento y aclimatación a sol pleno y cobertura de dosel: experimento en macetas .....	105
Condiciones ambientales en los rodales de <i>A. angustifolia</i> .....	108
Establecimiento en rodales de <i>A. angustifolia</i> con diferentes intensidades de cobertura.....	109
Crecimiento y competencia en rodales de <i>A. angustifolia</i> .....	111
DISCUSIÓN .....	115
Crecimiento y aclimatación de las especies a condiciones contrastantes de cobertura.....	115
Crecimiento y condiciones de cobertura de los rodales de <i>A. angustifolia</i> .....	116
Crecimiento e interacciones en rodales mixtos disetáneos de <i>A. angustifolia</i> .....	119
CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES .....	121
CAPÍTULO 7 .....	123
Conclusiones generales y recomendaciones de manejo .....	123
Aportes de la tesis.....	130
BIBLIOGRAFÍA.....	132
ANEXO DE TABLAS Y FIGURAS .....	146

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 2.1</b> Partición en peso seco (PS) en gramos y relación entre el peso seco del vástago y el peso seco de la raíz (Vástago: raíz) a sol pleno y bajo la cobertura del dosel a 6 y 12 meses. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias si la interacción CxT es significativa ( $p < 0,05$ ). .....	24
<b>Tabla 2.2</b> Características foliares a sol pleno y bajo la cobertura del dosel a 6 y 12 meses, área foliar específica (AFE); área foliar de la planta (AF); relación entre área foliar y peso seco total (LAR); relación entre clorofila a y clorofila b (clorofila a: b), Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias si la interacción CxT es significativa ( $p < 0,05$ ). .....	25
<b>Tabla 2.3</b> Conductancia (K) y conductividad hidráulica (k) en plantas a sol pleno y bajo la cobertura de dosel a 6 y 12 meses de plantadas. Conductancia de la planta ( $K_{\text{planta}}$ ); conductancia de la raíz ( $K_{\text{raíz}}$ ); conductancia del vástago ( $K_{\text{vástago}}$ ); conductividad hidráulica del tallo (kh); conductividad hidráulica específica del tallo ( $ks = kh : \text{área del xilema}$ ); conductividad foliar específica del tallo ( $kl = kh : \text{AF}$ ); conductancia del tallo estandarizada por el área foliar de la planta ( $K_{\text{vástago}} : \text{AF}$ ); área foliar media (AF), peso seco medio (PS). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias si la interacción CxT es significativa ( $p < 0,05$ ). .....	28
<b>Tabla 3.1</b> Variables ambientales de cada experimento en macetas. Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa (%) y la relación rojo: rojo lejano, medidas al mediodía en 15 plantas de <i>A. angustifolia</i> y en 34 plantas de <i>C. canjerana</i> por tratamiento. ....	40
<b>Tabla 3.2</b> Superficie de cada claro, estimada a partir de una elipse con los dos diámetros medidos con cinta métrica al inicio del experimento, y la apertura de dosel y la luz total transmitida estimadas con fotografías hemisféricas de los seis claros plantados con <i>A. angustifolia</i> y <i>C. canjerana</i> al inicio y al final del experimento (42 meses). .....	41
<b>Tabla 3.3</b> Temperatura del aire y humedad relativa al mediodía en los claros a lo largo del experimento. Medias y desvío estándar (DE) de los valores diarios de cada periodo. ....	41
<b>Tabla 3.4</b> Mortalidad (%) en los claros a los 42 meses de la plantación para cada rango de luz disponible al mediodía en los seis claros .....	49
<b>Tabla 3.5</b> Modelos para predecir la altura de las especies 42 meses después de plantadas: 1) regresión simple usando solo la disponibilidad de luz al mediodía (PPFD) como variable predictora y 2) el mejor modelo considerando el AIC más bajo considerando las siguientes variables predictoras: AFE (área foliar específica), PPFD (densidad de flujo fotónico fotosintético), ETR (tasa de transporte de electrones), clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ), clorofila a: b (relación entre clorofila a y b) y densidad estomática. ....	51
<b>Tabla 4.1</b> Características de las parcelas de <i>A. angustifolia</i> con regeneración espontánea al final del experimento (año 2019). Los nombres de los rodales corresponden el plan de manejo del CAMB. ....	66
<b>Tabla 5.1</b> Rasgos fisiológicos en plantas de <i>C. canjerana</i> 6, 12 y 24 meses después de plantadas bajo el dosel de <i>A. angustifolia</i> . El ANOVA se realizó considerando el tiempo (6, 12 y 24 meses), los rangos del índice competencia NL (1-2, 3-4 y 5-7) y la interacción (tiempo x NL). Para cada factor y la interacción se muestra el valor p y los valores significativos ( $p < 0,05$ ) se resaltan en negrita. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre medias. Como para todas las variables el unico factor significativo fue el tiempo, se reporta la media de todos los niveles de NL para cada fecha. ....	91
<b>Tabla 6.1</b> Características de las especies evaluadas. Los grupos ecológicos son: especies pioneras (P), secundarias iniciales (SI) y secundarias tardías (ST). .....	102
<b>Tabla 6.2</b> Características de los rodales de <i>A. angustifolia</i> en los que plantaron las cinco especies en estudio. La edad de los rodales al momento de la plantación de las especies (2018),	

el área basal y la frecuencia de árboles por hectárea fueron estimadas a partir de las mediciones registradas en 2019. Los nombres de los rodales corresponden al plan de manejo del CAMB.104

**Tabla 6.3** Incremento corriente en altura (IC altura) y diámetro (IC DAC), área foliar específica (AFE) y concentración de pigmentos en plantas de *B. riedelianum*, *C. trichotoma*, *P. dubium* y *B. densiflora* a los 6 meses de aclimatación a la cobertura del dosel y a sol pleno. Se reporta la media y el error estándar (E.E) para las plantas aclimatadas al sol y a la cobertura del dosel, el valor de F y p del ANOVA que indican las diferencias entre tratamientos. En los casos en que  $p < 0,05$ , se calculó la pendiente de la norma de reacción ( $m$ ) como índice de plasticidad fenotípica..... 107

**Tabla 6.4** Porcentaje de mortalidad acumulada para las cinco especies plantadas en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal (AB) en las diferentes fechas de muestreo..... 109

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.1</b> Localización y clasificación de los lotes del CAMB según su uso en el Bosque Húmedo de Araucaria en la provincia de Misiones y en el Bosque Atlántico de Sudamérica. ... 15	15
<b>Figura 1.2</b> Temperatura mensual del aire (máxima, media y mínima) para el periodo de estudio (2015 a 2019) y el periodo del experimento en maceta de <i>C. canjerana</i> (2012-2013) en San Antonio, Misiones. Datos estación meteorológica CAMB EEA San Antonio (INTA Montecarlo)..... 16	16
<b>Figura 1.3</b> Precipitación acumulada mensual para el periodo de estudio (2015 a 2019) y el periodo del experimento en maceta de <i>C. canjerana</i> (2012-2013) en San Antonio, Misiones. Datos estación meteorológica CAMB EEA San Antonio (INTA Montecarlo)..... 17	17
<b>Figura 2.1</b> Altura (m) y diámetro del cuello (mm), número de ramas total y número de nudos con ramas durante el primer año en el experimento en macetas. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ). ..... 24	24
<b>Figura 2.2</b> Densidad estomática de <i>A. angustifolia</i> a 12 meses bajo la cobertura del dosel (superior) y a sol pleno (inferior) en la cara adaxial (ad) y abaxial (ab). Aumento: 100X ..... 26	26
<b>Figura 2.3</b> Tasa de transporte de electrones (ETR, $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a diferentes intensidades de PAR ( $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el experimento en macetas a 6 meses (otoño), ajustada a una curva potencial con $\text{ETR} = 1,15 \text{ PAR}^{0,72}$ , $R^2 = 0,92$ para plantas a sol pleno y $\text{ETR} = 3,22 \text{ PAR}^{0,50}$ , $R^2 = 0,89$ para plantas bajo la cobertura del dosel con $p < 0,01$ en ambas condiciones (superior), y a 12 meses (primavera), ajustada a una curva potencial con $\text{ETR} = 1,79 \text{ PAR}^{0,65}$ , $R^2 = 0,76$ para plantas a sol pleno y $\text{ETR} = 1,12 \text{ PAR}^{0,72}$ , $R^2 = 0,89$ para plantas bajo la cobertura del dosel, $p < 0,01$ en ambas condiciones (inferior). ..... 27	27
<b>Figura 3.1</b> Fotos hemisféricas tomadas al amanecer al inicio (izquierda) y al final del ensayo (derecha) en los seis claros plantados con <i>A. angustifolia</i> y <i>C. canjerana</i> . ..... 42	42
<b>Figura 3.2</b> Rasgos morfológicos en plantas de <i>C. canjerana</i> y <i>A. angustifolia</i> a sol pleno y bajo la cobertura del dosel después de seis meses de aclimatación. Altura (m); cociente de esbeltez (SQ); relación entre el peso seco del vástago y la raíz y peso seco total (g). La pendiente de la norma de reacción (m) para cada especie se calculó con la media estandarizada de cada rasgo en relación con PPFD estandarizada al mediodía en cada ambiente. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias. .... 46	46
<b>Figura 3.3</b> Rasgos morfológicos de <i>C. canjerana</i> y <i>A. angustifolia</i> a sol pleno y bajo cobertura del dosel después de seis meses de aclimatación. Área foliar (AF) ( $\text{cm}^2$ ); área foliar específica (AFE) ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ) y densidad estomática ( $\text{n}^\circ \text{cm}^{-2}$ ). La pendiente de la norma de reacción (m) para cada especie fue calculada con la media estandarizada de cada rasgo en relación con PPFD estandarizada al mediodía en cada ambiente. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias. .... 47	47
<b>Figura 3.4</b> Rasgos fisiológicos de <i>C. canjerana</i> y <i>A. angustifolia</i> a sol pleno y bajo la cobertura del dosel después de seis meses de aclimatación. Clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); relación clorofila a: b; máximo rendimiento cuántico del fotosistema II (Fv/Fm) y tasa de transporte de electrones del fotosistema II (ETR) ( $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). La pendiente de la norma de reacción (m) para cada especie fue calculada con la media estandarizada de cada rasgo en relación PPFD estandarizada al mediodía en cada ambiente. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias. .... 48	48
<b>Figura 3.5</b> Altura de las plantas en los claros a lo largo de los 42 meses de plantadas, por rangos de PPFD al mediodía: menos de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (<10), entre 10 y $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (10-50), entre 50 y $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (50-150) y más de $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (>150). Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias. .... 50	50
<b>Figura 3.6</b> Índice de plasticidad ambientalmente estandarizado (ESPIid) para <i>A. angustifolia</i> y <i>C. canjerana</i> en altura (cm), SQ: cociente de robustez, AFE: área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ),	

- ETR: tasa de transporte de electrones ( $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ), Clorofila a: b: relación entre clorofila a y b, y densidad estomática ( $\text{n}^\circ \text{cm}^{-2}$ ). ..... 51
- Figura 4.1.** Correlación entre la edad del rodal (izquierda) y la densidad de *A. angustifolia* (derecha) al inicio del estudio (año 2015) con el índice de diversidad de Shannon al final del periodo de muestreo (año 2019). Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). ..... 66
- Figura 4.2** Relación entre el número de individuos de *A. angustifolia* plantados y el número total de individuos mayores a 10 cm de DAP regenerados espontáneamente en cada subparcela, expresado en árboles  $\text{ha}^{-1}$ . Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 68
- Figura 4.3** Relación entre el DAP (cm) y el incremento promedio anual (IPA) diamétrico ( $\text{cm año}^{-1}$ ) para *A. angustifolia*, y el grupo de especies forestales de la regeneración espontánea clasificados en más tolerantes y menos tolerantes a la sombra. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 69
- Figura 4.4** Incremento promedio anual (IPA) diamétrico según rangos de competencia para los índices IDR, IDRL e IDRS (árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) para el grupo de especies forestales de la regeneración espontánea clasificados en más tolerantes y menos tolerantes a la sombra. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 70
- Figura 4.5** Incremento promedio anual (IPA) diamétrico según rangos de competencia de los índices IDR IDRL e IDRS (árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) para *A. angustifolia*. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 70
- Figura 4.6** Diámetro a 1,3 m de altura (DAP) medio de las plantas de la regeneración espontánea más tolerantes a la sombra (izquierda) y menos tolerantes a la sombra (derecha) a lo largo del periodo evaluado para cada rango de densidad de los árboles con diámetro mayor al individuo focal (IDRL) (arriba) y para cada rango de densidad de los árboles con diámetro menor al individuo focal (IDRS) (abajo) en la subparcela. Las letras diferentes indican diferencias significativas en las medias de DAP en cada fecha ( $p < 0,05$ ). ..... 71
- Figura 4.7** Diámetro a 1,3 m de altura (DAP) medio de las plantas de *A. angustifolia* a lo largo del periodo de estudio para cada rango de densidad de los árboles con diámetro mayor al individuo focal (IDRL) (izquierda) y para cada rango de densidad de los árboles con diámetro menor al individuo focal (IDRS) (derecha) en la subparcela. Las letras diferentes indican diferencias significativas en las medias de DAP en cada fecha ( $p < 0,05$ ). ..... 72
- Figura 5.1** Relación entre DAP (cm) y el incremento en DAP ( $\text{cm año}^{-1}$ ) en *A. angustifolia* cuatro años después de intercalar *C. canjerana* (parcelas mixtas) y el control (parcelas puras). Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 86
- Figura 5.2** Incremento promedio anual dimétrico (IPA diamétrico) ( $\text{cm año}^{-1}$ ) en plantas de *A. angustifolia* con diferentes índices de competencia en plantación mixta con *C. canjerana*. NT es el número total de vecinos en 5 m, NL es el número de vecinos con DAP mayor en 5 m y ABT es el área basal total en 5 m. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan

- dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 87
- Figura 5.3.** Diámetro a 1,30 m (DAP) de *A. angustifolia* para el año 2015, 2017 y 2019 según rango de competencia. Las plantas se clasificaron en tres rangos según el índice de competencia NL: 0, 1 o 2-3 vecinos con mayor diámetro en un radio de 5 m. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre rangos para cada año ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 87
- Figura 5.4** Incremento promedio anual dimétrico (IPA diamétrico) ( $\text{mm año}^{-1}$ ) e incremento promedio anual en altura (IPA altura) ( $\text{cm año}^{-1}$ ) en plantas de *C. canjerana* con diferentes índices de competencia a los 48 meses en plantación mixta con *A. angustifolia*. NT es el número total de vecinos en 5 m, NL es el número de vecinos con DAP mayor en 5 m y ABT es el área basal total en 5 m. El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 88
- Figura 5.5** Altura (m) y diámetro del cuello (mm) de *C. canjerana* a lo largo de los 48 meses según rangos de competencia del índice NL. Las plantas se clasificaron en tres rangos según el índice de competencia NL: 1-2, 3-4 o 5-7 vecinos con mayor diámetro en un radio de 5 m. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de los rangos a los 48 meses ( $p < 0,05$ ). Las barras indican el error estándar. .... 89
- Figura 5.6.** Condiciones ambientales medias en horarios cercanos al mediodía (11 a 13 hs) a 6, 12 y 24 meses después de plantada *C. canjerana* debajo del dosel de *A. angustifolia*: temperatura del aire al lado de la planta, temperatura del suelo en los 5 cm superiores, humedad relativa del aire y cociente entre la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) por encima de cada planta y el PPFD máximo medido al mediodía en días soleados. Las plantas se clasificaron en tres rangos según el índice de competencia NL: 1-2, 3-4 o 5-7 vecinos con mayor diámetro en un radio de 5 m. No hubo diferencias significativas entre los rangos de NL para ninguna variable en ninguna fecha. Las barras son errores estándar. .... 90
- Figura 6.1** Valores medios de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%) registrados a lo largo del día en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal durante el primer año de enriquecimiento. jun-oct: periodo invernal, nov-may: periodo estival. .... 108
- Figura 6.2** Altura media de las plantas para cada especie en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal (AB) ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ) como medida de ocupación de sitio y cobertura desde su plantación hasta los 18 meses (*C. canjerana*, *C. trichotoma* y *P. dubium*), hasta los 12 meses (*B. densiflora*) y a los 6 meses de plantadas (*B. riedelianum*). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ). .... 110
- Figura 6.3** Relación entre el incremento en altura y rangos de competencia para los índices NL y ABT para *C. canjerana*, *B. riedelianum*, *C. trichotoma*, *P. dubium* y *B. densiflora* en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal. El coeficiente de ajuste ( $R^2$ ) y el valor  $p$  de la regresión en tramos se informan dentro de cada panel. Regresiones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar. .... 112
- Figura 6.4** Altura a lo largo del tiempo para cada rango de competencia del índice NL en rodales de *A. angustifolia* jóvenes (DAP promedio 8 cm) (líneas enteras) y maduros (DAP promedio 30 cm) (líneas cortadas). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ) para rodales jóvenes y maduros. .... 113
- Figura 6.5** Altura media de las plantas a lo largo del tiempo para las distintas clases de vegetación herbácea circundante al individuo focal. Herbáceas circundante 1: sin vegetación herbácea o de menor altura que el individuo focal; Herbáceas circundante 2: de igual altura que el individuo focal; Herbáceas circundante 3: de mayor altura o cubriendo el individuo focal. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ). .... 114

## **CAPÍTULO 1**

### **Introducción general**

#### *Situación actual de la Selva Paranaense*

El Bosque Atlántico es una formación compuesta por selvas tropicales y subtropicales, que se extiende desde el sudeste de Brasil hacia la costa este de Paraguay y el noreste de Argentina (Di Bitetti et al., 2003). Su composición florística es altamente heterogénea debido a su gran extensión latitudinal y su gradiente altitudinal (3° S a 31° S y 35° O a 60° O; desde 0 a 2900 msnm) (Ribeiro et al., 2009) por lo que se ha dividido en un complejo de 15 ecorregiones (Di Bitetti et al., 2003). El Bosque Atlántico representa una de las áreas más importantes para la biodiversidad en el mundo, con más de 20.000 especies de plantas vasculares, de las cuales el 40% son endémicas (*i.e* 2,7% del total del planeta) (Campoe et al., 2010). La biodiversidad presente otorga a este complejo de ecorregiones alta prioridad para su conservación (Brancalion et al., 2019; Myers et al., 2000). Originalmente el Bosque Atlántico ocupó una extensión de 1.345.300 km<sup>2</sup> distribuidos un 92% en territorio Brasileño, un 6% en Paraguay y el restante 2% en Argentina. En la actualidad, el paisaje está compuesto por una combinación de algunos pocos remanentes grandes de bosques y muchos fragmentos pequeños y medianos, con diferentes niveles de perturbación (Ribeiro et al., 2009). Además, el estado de conservación difiere sustancialmente entre el complejo de ecorregiones, ya que la distribución de los remanentes forestales es desigual, con algunas pocas ecorregiones que contienen la mayor parte de la cobertura forestal (Fundación Vida Silvestre y WWF, 2017).

En Argentina, la Selva Paranaense o Selva Misionera (Burkart et al., 1999), comprende dos ecorregiones del Bosque Atlántico: el Bosque Atlántico del Alto Paraná que abarca la mayor parte del territorio, y su transición con el Bosque Húmedo de Araucaria hacia la zona serrana este. El límite entre ambas ecorregiones no está claramente definido; es difícil determinar dónde comienza una ecorregión y termina la otra. En este sentido, ambas ecorregiones han sido a menudo clasificadas como una sola, ya que ambas comparten muchas especies (Di Bitetti et al., 2003). Actualmente del Bosque Atlántico del Alto Paraná permanece intacto solo el 7,8% de su cobertura original en un paisaje altamente fragmentado (28 fragmentos de bosques de más de

10.000 hectáreas y más de 15.000 fragmentos de entre 25 y 500 hectáreas) (Di Bitetti et al., 2003). Sin embargo, esta ecorregión se considera una de las mejor conservadas del complejo ecorregional, principalmente por la extensión de sus áreas protegidas. El Bosque Húmedo de Araucaria ocupó originalmente 2100 km<sup>2</sup> (Arnoni Costa et al., 2017) pero luego de siglos de aprovechamiento, ha quedado reducido a una mínima fracción del 12,6 % de su extensión original (Marchioro et al., 2020). En el Bosque Húmedo de Araucaria la especie dominante es la conífera *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (*A. angustifolia*) (Arnoni Costa et al. 2017). Sin embargo, durante los últimos dos siglos, su población se redujo debido a la sobre extracción de la especie, por la alta calidad de su madera, y a la expansión de las áreas agrícolas y urbanas (Souza, 2020; Zandavalli y Dillenburg, 2015). Al detrimento de la población de *A. angustifolia* por la intervención antrópica, se suma una baja regeneración natural de la especie en el sotobosque y una alta mortalidad de la población remanente (Beckert et al., 2014). Actualmente su estado de conservación es “En Peligro Crítico” y menos del 5% de sus remanentes se encuentran en áreas protegidas (Thomas, 2013). En Argentina, quedan menos de mil hectáreas en unas pocas áreas naturales protegidas (San Antonio, Cruce Caballero y La Araucaria; en Misiones) (Haene y Aparicio, 2004). Actualmente, la Provincia de Misiones conserva la mayor superficie de la ecorregión del Bosque Húmedo de Araucaria, pero este remanente no está integrado por bosques continuos, por lo que la superficie efectiva y funcional de este ambiente es menor. La fragmentación es considerada clave en la dinámica de los Bosques húmedos de Araucaria, en términos de mortalidad y pérdida de área basal, que se acentúan en general en los fragmentos de menor tamaño (Gross et al., 2018).

En la provincia de Misiones la superficie ocupada por bosques nativos, en distintas categorías de conservación acorde a su ordenamiento territorial, es de 1,6 millones de hectáreas, mientras que la superficie destinada a plantaciones forestales es la más grande del país con 405.824 hectáreas (Ministerio de Hacienda de la Nación, 2018). Del total de hectáreas plantadas, el 86,4% corresponden a monocultivos de coníferas (348.305 ha) principalmente del género *Pinus*. Sin embargo, alrededor de 16.500 hectáreas corresponden a plantaciones comerciales de *A. angustifolia*, manejadas para la producción de madera (Ministerio de Hacienda de la Nación, 2018). En la región, el reemplazo de los bosques nativos, por plantaciones monoespecíficas exóticas genera una disminución de la diversidad específica, estructural y funcional (Zurita et al., 2006).

Frente a este escenario los manejos forestales implementados dentro de las plantaciones, específicamente aquellas con nativas como *A. angustifolia*, pueden ser una oportunidad para atenuar el impacto de las plantaciones y contribuir a la conservación de las funciones ecosistémicas (Dummel y Pinazo, 2013). Por su importancia ecológica y por considerarse incierta la capacidad de *A. angustifolia* de desarrollarse continuamente en el bosque nativo (Longhi et al., 2018) es imprescindible generar conocimiento sobre la especie y las especies que conforman su ecosistema, para restaurar el bosque degradado y evitar su desaparición.

#### *Heterogeneidad ambiental y dinámica de regeneración*

La selva Paranaense es una formación subtropical multiespecífica de regeneración continua que se caracteriza por tener ambientes lumínicos muy heterogéneos. La luz llega a los diferentes estratos del bosque con diferente calidad e intensidad, permitiendo la germinación, el establecimiento, el crecimiento y el desarrollo de las plantas (Pearcy, 2007). En estos ecosistemas la caída de árboles del estrato superior, genera aperturas en el dosel que permiten la llegada de luz solar directa al sotobosque (claros), constituyendo una dinámica de regeneración para las especies en el bosque (Denslow y Hartshorn, 1994). La caída de árboles puede ser producto de diferentes disturbios (*i.e.* tornados, rayos, vientos fuertes, incendios). Según el tipo y la intensidad del disturbio se producen claros de diferentes tamaños, que en bosques tropicales y subtropicales pueden variar desde menos de 10 m<sup>2</sup> hasta más de 400 m<sup>2</sup> (Chazdon et al., 1996; Coates, 2002; de Lima y de Moura, 2008). La heterogeneidad ambiental (luz incidente, temperatura y humedad del aire y del suelo) tiende a aumentar con el tamaño de los claros (Denslow, 1987). En la selva Paranaense se producen claros de tamaño medio principalmente por la caída de árboles grandes, producto de vientos fuertes (de Lima y de Moura, 2008). En el centro de los claros al mediodía en un día soleado, la radiación es mayor ( $\sim 1700 \mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que la disponible bajo el denso dosel arbóreo del bosque ( $\sim 3 \mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), con radiación incidente intermedia en los bordes de los claros (Moretti et al., 2019b). Los cambios en radiación por la formación de claros se asocian también con cambios en la temperatura del aire y del suelo, y la disponibilidad de agua en el suelo. Es así que se generan en el bosque microambientes diferentes, que permiten el establecimiento de plantas con diferentes requerimientos lumínicos y tolerancia al estrés hídrico y térmico. Como la formación de claros es continua, la

regeneración también es continua: en los claros se establecerán las especies con mayores requerimientos lumínicos y bajo dosel las tolerantes a la sombra.

*Rodales mixtos: caracterización y estudio de las interacciones*

Se define rodal, como la unidad mínima de manejo forestal y el término se utiliza tanto para bosques nativos como para plantaciones. Se denominan rodales mixtos a las formaciones forestales en las que se encuentra presente más de una especie e incluye tanto a bosques multiespecíficos (del Río et al., 2014) como a plantaciones multiespecíficas (Lu et al., 2018). A diferencia de los rodales monoespecíficos, los rodales mixtos generan una mayor diversidad de microambientes donde coexisten individuos de diferentes especies. Se producen, por lo tanto, interacciones entre individuos de diferentes especies (interespecíficas) y entre individuos de la misma especie (intraespecíficas). Las interacciones pueden incidir de forma positiva o negativa en el establecimiento y/o crecimiento de las plantas dependiendo del tipo de interacción que prevalezca. Las interacciones consideradas positivas son aquellas que benefician al menos a los individuos de una de las especies involucradas. Estas interacciones positivas pueden aumentar el rendimiento o crecimiento de alguna o ambas especies en comparación con la interacción con un conoespecífico (*i.e* complementariedad de nicho), o permitir el establecimiento de una de ellas (*i.e* facilitación) (Grossiord, 2019). Por otra parte, las interacciones consideradas negativas son aquellas que generan desventaja en la adquisición de los recursos de los individuos de alguna de las especies. Cuando prevalecen las interacciones negativas se genera competencia entre los individuos por los recursos disponibles. Una forma de evaluar las interacciones es analizar el crecimiento a nivel de árbol mediante la comparación de la competencia intra e interespecífica, a través de índices de competencia (Álvarez Taboada et al., 2003; Canham et al., 2004; Cattaneo et al., 2018; Contreras et al., 2011; Forrester y Smith, 2012; Weigelt y Jolliffe, 2003). Un índice de competencia caracteriza el grado en que el espacio de crecimiento de una planta individual es compartido por otras plantas (De Luis et al., 1998). Los índices de competencia individuales se usan para predecir el desempeño de individuos focales como una función de la interferencia de un subconjunto localizado de otras plantas (De Luis et al., 1998). Los índices de competencia se clasifican en dos categorías, aquellos que consideran la distancia entre individuos dentro del rodal (*i.e* dependientes de la distancia) y aquellos que no tienen en

cuenta la distribución de los individuos en el rodal, es decir, se considera que todos los individuos compiten entre sí (*i.e* independientes de la distancia) (Álvarez Taboada et al., 2003). Cuando los índices de competencia consideran solo la competencia unilateral, es decir, son considerados competidores solo los árboles más grandes que el árbol focal, expresan un modo de competencia de tamaño asimétrico. Si incluyen todos los árboles como competidores, los índices de competencia pueden expresar todos los modos de competencia entre individuos de diferentes tamaños (del Río et al., 2014). Las interacciones que se generan dentro del rodal van a depender en gran medida de las características estructurales del rodal, de las condiciones ambientales y de la autoecología de las especies.

La estructura de un rodal se caracteriza tanto por la diversidad como por la proporción de especies. Algunos autores consideran la diversidad funcional en lugar de la diversidad de especies, ya que especies con rasgos funcionales similares pueden ocupar un nicho similar y, por tanto, tener un rol ecológico equivalente (del Río et al., 2018). Otra característica que define a la estructura de los rodales es la densidad, atributo que en términos forestales da una idea del nivel de ocupación del sitio (Bravo et al., 1997). Por otro lado, la proporción de especies describe la preponderancia de cada especie en el rodal y, si estas especies tienen diferentes rasgos funcionales, será un descriptor del modo en que se complementan en la ocupación del sitio. En los rodales mixtos, los individuos ocupan el espacio por encima y por debajo del suelo en arreglos espaciales a menudo complejos y dinámicos. De este modo, el patrón de distribución de los individuos es otra característica importante de los rodales. El patrón espacial horizontal suma a la densidad del rodal información sobre cómo se encuentran agrupados o dispuestos los árboles en el espacio (*i.e* regular, aleatorio o agregado en diferentes grados) (Zhang y Tielbörger, 2020). Además nos permite conocer el patrón de mezcla de las especies (*i.e* especies intercaladas, segregadas, etc). En términos de distribución vertical, la coexistencia de individuos de diferentes especies con diferentes edades, tasas de crecimiento y tolerancia a la sombra generan diferentes estratos, que se modifican con el desarrollo, crecimiento y mortalidad de los individuos (Riofrío et al., 2017). En este sentido la edad de los individuos es una de las características más importantes en la caracterización de los rodales. Los rodales mixtos pueden ser coetáneos, cuando los individuos de las especies pertenecen a una cohorte; disetáneos,

cuando se distinguen dos cohortes; y multietáneos, cuando las cohortes son mayores a dos o no pueden distinguirse estrictamente (Peng, 2000).

*Ecofisiología de las especies: aclimatación y plasticidad fenotípica*

Estudiar la ecofisiología de las especies vegetales nos permite conocer las respuestas de las plantas al ambiente. El establecimiento y crecimiento de las plantas depende de la capacidad de la especie de aclimatarse a las condiciones ambientales y responder a los diferentes estreses tanto bióticos como abióticos que se presenten (Lambers et al., 1998). En muchos ambientes, los recursos necesarios para el crecimiento de las plantas no están disponibles en rangos óptimos. El nivel de estrés está relacionado con la cantidad de recursos disponibles, el tiempo que dure el exceso o limitación de tales recursos y la capacidad de aclimatación de las especies (Violle et al., 2018). Las plantas pueden aclimatarse y tolerar estreses ambientales mediante la modificación morfológica y fisiológica de sus componentes y funciones (Niinemets y Valladares, 2004). El conocimiento de los mecanismos de resistencia al estrés permite comprender los procesos implicados en la aclimatación y adaptación de las plantas a un ambiente determinado.

La plasticidad fenotípica es la capacidad que tienen las especies de aclimatarse mediante cambios morfológicos y fisiológicos a diferentes ambientes (Chambel et al., 2005; Delagrangue et al., 2004; Sultan, 2000). Como organismos sésiles, las plantas han desarrollado la plasticidad como una estrategia para sobrevivir en la heterogeneidad ambiental (Valladares et al., 2006). Las diferentes especies tienen alta o baja plasticidad de características morfológicas y fisiológicas, que permiten su aclimatación, supervivencia y crecimiento bajo diferentes regímenes de luz en el bosque (Valladares et al., 2000). Esta información es importante porque las especies con mayor plasticidad tienen mayor probabilidad de sobrevivir en condiciones variables, por su capacidad de aclimatarse fisiológicamente, bioquímicamente y morfológicamente (Bloor y Grubb, 2004). Sin embargo, la plasticidad fisiológica y morfológica puede ser diferente en cada especie. La plasticidad fisiológica podría estar mayormente vinculada a la capacidad de colonizar claros del bosque y áreas abiertas (Niinemets y Valladares, 2004) mientras que la plasticidad morfológica a una mayor capacidad para sobrevivir y crecer en el sotobosque forestal (Valladares et al. 2002). Cuando las plantas están limitadas principalmente por la luz, la plasticidad puede implicar ajustar la proporción de tejidos

fotosintéticos y no fotosintéticos, asignar más biomasa a la parte aérea que a las raíces, y alterar las propiedades de intercambio de carbono de las hojas mediante cambios fisiológicos en las hojas existentes, o por la producción de hojas nuevas con fisiología modificada (Bloor y Grubb, 2004). El aumento del área foliar específica de la hoja y la disminución de la relación clorofila a y b se encuentran entre los principales ajustes que pueden realizar las plantas para aumentar la captura de luz.

La plasticidad fenotípica puede permitir la coexistencia de especies de árboles a través de la divergencia en ambientes ricos en recursos, así como a través de la convergencia en ambientes con recursos limitados (Ishii et al., 2013). La amplitud de la plasticidad fenotípica de los rasgos relacionados con la fotosíntesis es especialmente importante porque es la que permite la coexistencia en el tiempo de especies arbóreas en un gradiente vertical de disponibilidad de luz dentro del dosel, así como en el entorno lumínico del sotobosque. Es importante considerar que los ambientes lumínicos se modifican en el tiempo, por la apertura y posterior recolonización de los claros. En esta dinámica temporal, las interacciones entre las plantas varían a lo largo de un continuo desde la facilitación a la competencia (Callaway et al., 2003). La naturaleza de la interacción entre individuos de diferentes especies no siempre es fija, una especie puede ser competitivamente superior a un vecino particular bajo un conjunto de condiciones, pero no bajo otro, por ejemplo ser mejor competidor en un claro amplio y no bajo dosel. Del mismo modo, una especie puede tener efectos positivos sobre los vecinos (facilitación) en algunas condiciones y efectos negativos (competencia) en otras condiciones (Callaway et al., 2002), como puede ser la protección contra heladas durante los primeros años, y la competencia por luz en estadios más avanzados. La capacidad competitiva de una especie puede relacionarse con su capacidad para capturar más o hacer un uso más eficiente de los recursos, pero también con su mayor capacidad para sobrevivir o crecer bajo estreses asociados a la menor disponibilidad de recursos (*i.e* tolerancia a la sombra o resistencia a la sequía) (Valladares y Niinemets, 2008). La plasticidad fenotípica es fundamental para que las plantas puedan adquirir los recursos en ambientes cambiantes, como los bosques tropicales. Como modelo, la especie *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. (*C. canjerana*), con alto valor ecológico y económico del Bosque Húmedo de Araucaria, tiene una alta plasticidad fenotípica a diferentes coberturas del dosel y buenas tasas de crecimiento y regeneración natural (Moretti et al., 2019b).

El alargamiento del tallo mediado por fitocromo en respuesta a la relación rojo: rojo lejano es un ejemplo bien documentado de plasticidad dependiente de la proporción de luz roja en relación a la radiación en el rojo lejano, que es afectada por la densidad de individuos (Aussenac, 2000; Ritchie, 1997). La clorofila absorbe la luz en la región roja del espectro y, por lo tanto, la baja relación rojo: rojo lejano indica absorción de luz diferencialmente en el rojo, que se produce por la presencia de vecinos y desencadena el alargamiento del tallo en muchas especies (Sultan, 2000). El alargamiento del tallo es una ventaja competitiva en rodales densos e indica que la plasticidad fenotípica puede aumentar la tolerancia de una especie a la competencia (Callaway et al., 2003). En este sentido, la plasticidad fenotípica puede tener impacto en el establecimiento de las especies, permitiendo la coexistencia y la diversidad de especies en la comunidad (Valladares et al., 2015).

#### *Enriquecimiento en claros y plantaciones mixtas como herramientas de restauración*

En los bosques aprovechados, el humano interviene en el ecosistema talando árboles con fines generalmente económicos. En algunos casos, se realiza una corta selectiva de aquellos individuos con aptitud maderable (extracción selectiva), en otros se hace una tala total con el fin de hacer un uso agrícola de esas tierras o establecer plantaciones forestales monoespecíficas (*i.e* cambio de uso del suelo) (de Azevedo et al., 2020). El tipo de sistema silvícola influye en la biomasa aérea total acumulada por especies y puede ser más o menos favorable para el establecimiento y desarrollo de ciertas especies (de Azevedo et al., 2020). Cuando se realiza extracción selectiva, los claros formados pueden asemejarse en tamaño a los generados naturalmente por la caída de árboles. En esos casos, sería esperable que la regeneración de especies se asemeje a lo que ocurre en claros naturales. Sin embargo, muchas veces los impactos antrópicos son mayores, ya sea porque se extrae un número elevado de individuos, por el daño que ocasiona la extracción que impacta un área mayor o por la ausencia de árboles semilleros o dispersores que impiden la llegada de semillas. En estos casos, la dinámica de regeneración de especies no se asemeja a la dinámica natural, y puede observarse que enredaderas, cañas y lianas colonizan los claros (Campanello et al., 2007; Schnitzer et al., 2014). Cuando se vuelven dominantes, compiten con los renovales de árboles, inhiben la regeneración y disminuyen la diversidad (Campanello et al., 2007; Larpkern et al., 2011; Montti et al., 2014). En estas situaciones, son necesarias acciones concretas

para recuperar la estructura y función del ecosistema, para que permanezcan a largo plazo y además recuperen la productividad en beneficio de las poblaciones locales (Ceccon y Gómez-ruiz, 2019).

Dentro de las prácticas que influyen de manera directa en la restauración del bosque podemos considerar aquellas de carácter pasivo (*i.e* auto resiliencia) y aquellas prácticas activas que implican la siembra de semillas o la plantación de individuos en el bosque (Campoe et al., 2014; Ceccon et al., 2016). El enriquecimiento de bosques degradados mediante la plantación de individuos producidos en vivero tiene la ventaja de poder elegir y ‘rustificar’ las especies con las que se enriquecerá el bosque (Silva et al., 2020). Además, permite aumentar la frecuencia de individuos de especies que no llegan a colonizar el claro, ya sea por la falta de árboles semilleros o dispersores, o porque requieren control de la competencia durante la etapa de establecimiento. La restauración indirecta implica prácticas que disminuyen la presión sobre los bosques naturales, y generan alternativas para la adquisición de los productos y servicios brindados por el bosque (*i.e* plantaciones forestales) (Lamb et al., 2005). En áreas desmontadas, las plantaciones mixtas reproducen algunas de las interacciones complejas de un bosque natural y pueden ser catalizadores de la restauración del bosque (Senbeta et al., 2002a) o mantenerse como plantaciones con fines productivos (Lamb et al., 2005). Las mezclas de especies y edades pueden ser producto tanto de la regeneración natural de individuos en el sotobosque de plantaciones monoespecíficas, como de la plantación en diferentes momentos de individuos producidos en vivero de diferentes especies de interés. De este modo, las plantaciones forestales constituyen un medio idóneo de restauración (Amazonas et al., 2018a; Lindenmayer et al., 2003; Lugo, 1992) por disminuir la presión sobre los bosques y por crear ambientes más diversos, capaces de brindar hábitat adecuados para diferentes especies animales y funciones de conectividad entre remanentes de bosques nativos (Liu et al., 2018). El mantenimiento de esas funciones de conectividad resulta de suma importancia ya que el efecto del aislamiento sobre la dispersión de propágulos fue identificado como un mecanismo importante de degradación de remanentes del Bosque Atlántico del NE de Brasil (Tabarelli et al., 2004).

El establecimiento de plantas en el campo es una fase crítica para una restauración exitosa. En esta etapa, que incluye generalmente los primeros 2 a 5 años, los individuos deben lograr persistir y superar la competencia de la vegetación herbácea (Le et al.,

2012). La reducción del estrés ambiental durante las etapas iniciales de la nueva plantación aumenta las posibilidades de supervivencia, debido a un mayor potencial para acceder a los recursos disponibles en entornos degradados (Campoe et al., 2014). El crecimiento inicial conduce al cierre temprano del dosel, y proporciona condiciones para catalizar la regeneración natural y la formación de la estructura de un bosque típico (Lamb et al., 2005; Parrotta et al., 1997). La selección de las especies arbóreas debe establecerse en función de las características del sitio, el propósito de plantación y, principalmente de sus requisitos fisiológicos, ecológicos y silvícolas (Lamprecht, 1990). Las especies arbóreas nativas están indicadas naturalmente como las más adecuadas para rodales mixtos (Wang y Meng, 2018). Sin embargo, el principal obstáculo refiere al escaso conocimiento de las especies tropicales (Lamprecht, 1990).

*Productividad en rodales mixtos: complementariedad en el uso de los recursos y diversidad funcional*

Las principales ventajas y beneficios enumerados para los rodales mixtos en relación a los monocultivos son proporcionar mejores resultados en términos de conservación de la biodiversidad, valores recreativos y estéticos, calidad del agua, restauración de sistemas degradados y flexibilidad económica (Felton et al., 2016; Liu et al., 2018). Además permiten abordar riesgos e incertidumbres generadas por el cambio climático y por el ataque de plagas e insectos (Bosu et al., 2006; Montagnini et al., 1995). La eficiencia productiva y ecológica de las plantaciones mixtas ha sido estudiada por varios autores (Amazonas et al., 2018a; Anbarashan et al., 2020; Kunert y Cárdenas, 2015; Oxbrough et al., 2016). Sin embargo, a nivel mundial tanto la productividad como las ventajas de los rodales mixtos se encuentran en el foco de la discusión actual (Piotto, 2008). Por lo general, la razón principal para elegir rodales mixtos son sus beneficios ecológicos, sin embargo, en algunos casos pueden tener mayor productividad que los monocultivos (Alice et al., 2004; Erskine et al., 2006; Liu et al., 2018; Marron y Epron, 2019; Petit y Montagnini, 2006; Simpson y Osborne, 2006). En formaciones mixtas, la productividad del rodal puede incrementar con el número de especies, cuando las mismas hacen un uso complementario de los recursos, es decir cuando aumenta la eficiencia en el uso de los recursos al reducir la superposición de nichos y por tanto la competencia (Erskine et al., 2006; Pretzsch y Schütze, 2016; Zhang et al., 2012). La divergencia de las especies arbóreas a lo largo del gradiente vertical de disponibilidad

de luz en el dosel representa una diferenciación de nicho a lo largo de un gradiente de disponibilidad de recursos (Ishii et al., 2013). La presencia de especies con rasgos contrastantes, como diferencias en la arquitectura de la copa y tolerancia a la sombra promueve la complementariedad en el uso de la luz (Bauhus et al., 2004; Ishii et al., 2013). Además, otras combinaciones como la mezcla de especies de crecimiento rápido y lento, ciclo de vida largo y corto, enraizamiento superficial y profundo, especie fijadora de nitrógeno y no fijadora y especies que ocupen diferentes posiciones en el dosel, conllevan al éxito de los rodales mixtos (Amazonas et al., 2018a; Bouillet et al., 2013; de Souza et al., 2020; Liu et al., 2018). En este sentido, la plantación diferida de las especies juega un rol importante en la estratificación del dosel, aumentando la productividad. Los rodales disetáneos, a diferencia de los coetáneos, permiten la incorporación de especies con diferentes requerimientos lumínicos (*i.e* una especie heliófita en la fase inicial de establecimiento y una especie esciófita o intermedia bajo el dosel ya establecido), la diferenciación de nicho generada por los diferentes requerimientos ontogénicos de las plantas y la incorporación de especies valiosas sensibles a temperaturas extremas.

Cualquiera sea el manejo que se emplee para crear rodales mixtos, ya sea mediante la promoción de la regeneración natural en rodales puros establecidos o mediante la plantación de los individuos, se necesita considerar la capacidad competitiva de las especies involucradas y los resultados esperados de sus interacciones (Löff et al., 2018). La complementariedad en los requerimientos ecofisiológicos de las especies involucradas en los rodales mixtos posiblemente conduzca a reducir la competencia y potenciar la facilitación. Este tipo de interacciones conducirá a rodales más productivos y más diversos.

### *Objetivos e hipótesis*

El objetivo general de esta tesis es generar conocimiento, mediante el estudio de la ecofisiología de especies forestales nativas de la selva Paranaense, para enriquecer el bosque nativo degradado de Misiones y propiciar estrategias de manejo de las plantaciones forestales que reduzcan al máximo posible el impacto negativo del cambio del uso del suelo en los ecosistemas naturales.

Se formularon los siguientes objetivos específicos:

1. Evaluar la capacidad de aclimatación morfo-fisiológica de *A. angustifolia* a la cobertura producida por el dosel del bosque nativo.
2. Comparar la plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura de *A. angustifolia* con otra especie nativa del bosque atlántico con buenas tasas de regeneración, requerimientos intermedios de cobertura y alta plasticidad fenotípica (*Cabralea canjerana*) y determinar su implicancia en el establecimiento de *A. angustifolia* bajo diferentes niveles de cobertura.
3. Evaluar las relaciones de competencia y facilitación que ocurren con la instalación espontánea avanzada de especies nativas en rodales de *A. angustifolia* según sus requerimientos lumínicos.
4. Evaluar el establecimiento de *C. canjerana* bajo el dosel de *A. angustifolia* y la competencia inicial intraespecífica y entre las dos especies para establecer un rodal mixto disetáneo.
5. Evaluar el establecimiento de cinco especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos, en rodales de *A. angustifolia* de diferentes edades y áreas basales, que generan diferentes niveles de cobertura y la competencia inicial entre árboles y con la vegetación herbácea.

Se establecieron sus respectivas hipótesis:

1. Las plantas jóvenes de *A. angustifolia* tienen una baja capacidad de aclimatarse a la sombra y, por lo tanto, su supervivencia y crecimiento son menores debajo del dosel que en áreas abiertas.
2. La plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura de *A. angustifolia* es baja en comparación a la plasticidad fenotípica de *C. canjerana*. La baja plasticidad de *A. angustifolia* afecta negativamente su establecimiento y regeneración en el bosque.
3. Los rodales de *A. angustifolia* generan ambientes adecuados para el establecimiento espontáneo de especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos, que no reducen el crecimiento de *A. angustifolia*. Dentro de la regeneración espontánea, el crecimiento de las especies menos tolerantes a la sombra es afectado negativamente por la cercanía de árboles de mayor tamaño, y el crecimiento de las más tolerantes a la sombra es beneficiado por la cercanía de árboles de mayor tamaño.

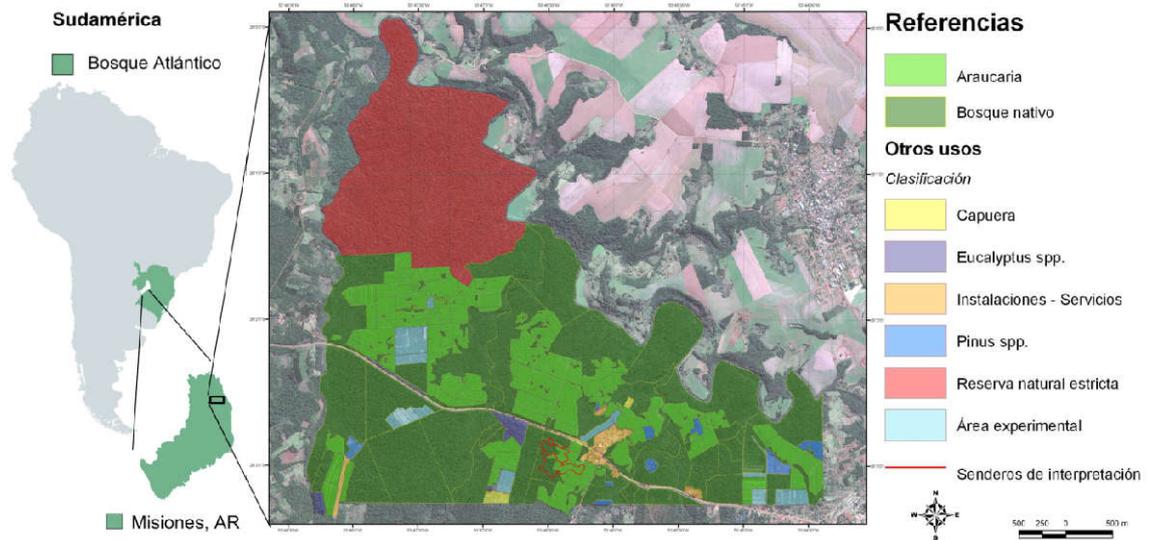
4. Durante los primeros años de conversión de rodal monoespecífico a mixto, *A. angustifolia* genera condiciones microambientales adecuadas para la aclimatación de *C. canjerana* y beneficia su crecimiento. El crecimiento de *A. angustifolia* no es afectado negativamente por la presencia de *C. canjerana*.
5. Las especies con mayor plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura se establecen en todos los rodales de *A. angustifolia*, y la competencia interespecífica no afecta su crecimiento, mientras que las especies con menor plasticidad fenotípica se establecen solo en los rodales que correspondan con sus requerimientos ecofisiológicos y la competencia interespecífica afecta negativamente su crecimiento.

### *Área de estudio*

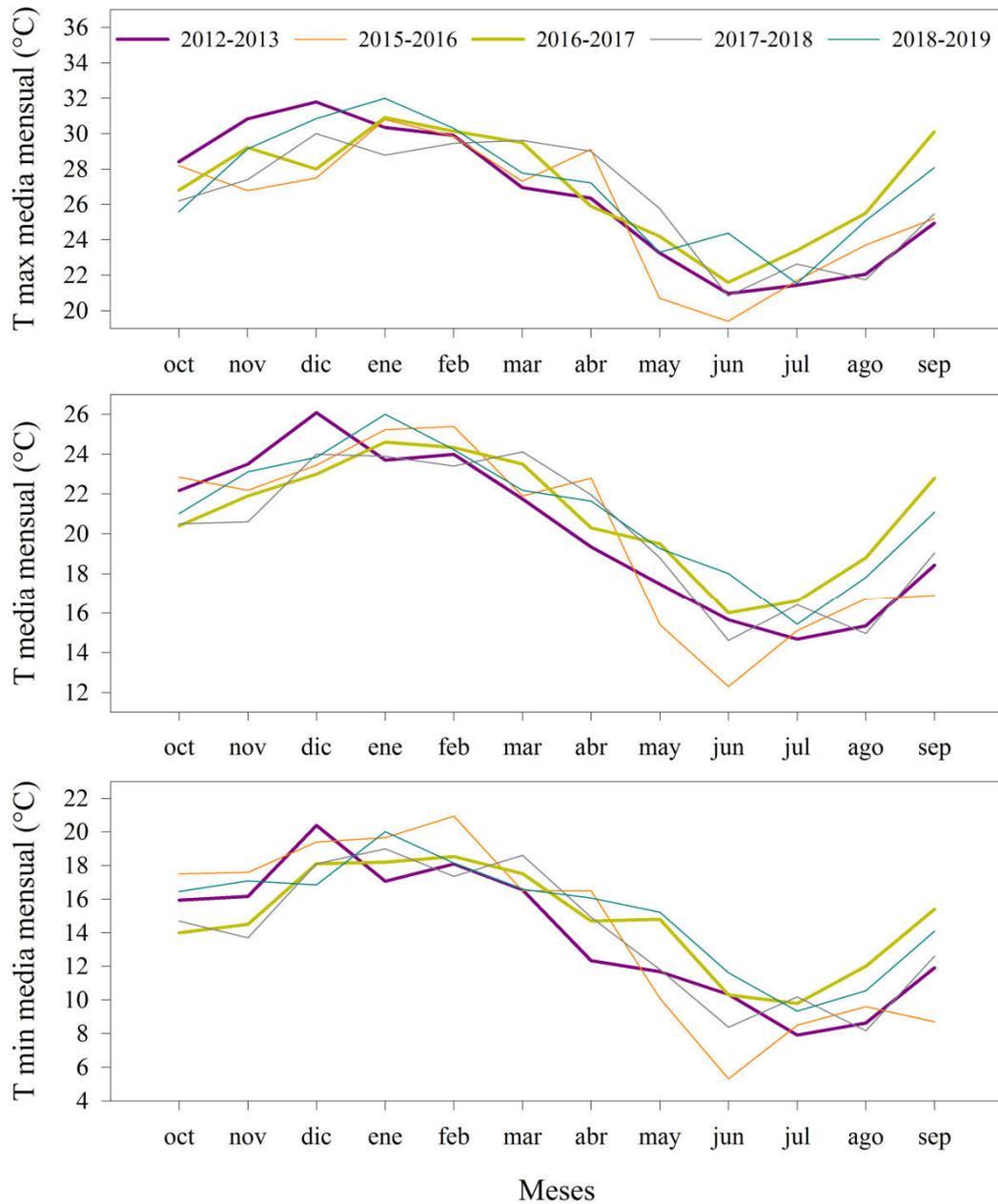
El estudio se llevó a cabo en el Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB) de la EEA INTA Montecarlo, que se encuentra ubicado en la localidad de San Antonio, Misiones, Argentina (26°03'20" S; 53°48'08" O, 552 m s.n.m.) (Figura 1.1). El bioma natural corresponde a la Selva Paranaense, específicamente a la ecorregión Bosque Húmedo de Araucaria, con un clima subtropical húmedo (Giraudó et al., 2003; Oyarzabal et al., 2018). La vegetación original de la región se caracteriza por un estrato arbóreo dominante donde predomina *A. angustifolia* (Cabrera, 1976). La precipitación media anual es de 2000 mm, distribuidos a lo largo del año y la temperatura media anual es de 21°C (14,8 °C a 25,2 °C) (Pinazo et al., 2009). En la zona se registran de 2-9 días de heladas relativamente intensas en el periodo invernal debido a su altitud (di Francescantonio et al., 2020). Los suelos predominantes son suelos rojos profundos (Ultisoles, Kandiuoles) de buen drenaje y textura arcillosa.

El CAMB cuenta con alrededor de 1035 ha de bosque nativo, que no ha sido cosechado por más de 50 años, donde se llevó a cabo un experimento en seis claros del bosque y un ensayo en macetas. En el experimento en macetas se evaluó la aclimatación de *A. angustifolia* a dos condiciones contrastantes de cobertura, a sol pleno y bajo la cobertura del dosel del bosque. En el experimento en claros se evaluó y comparó la plasticidad fenotípica de *A. angustifolia* y la especie *Cabranea canjerana* (Vell.) Mart. en las diferentes posiciones dentro del claro. La plasticidad fenotípica de las especies se contrastó además con los resultados obtenidos a partir de un ensayo preliminar en macetas realizado por el grupo en *C. canjerana* en el año 2013. El CAMB posee

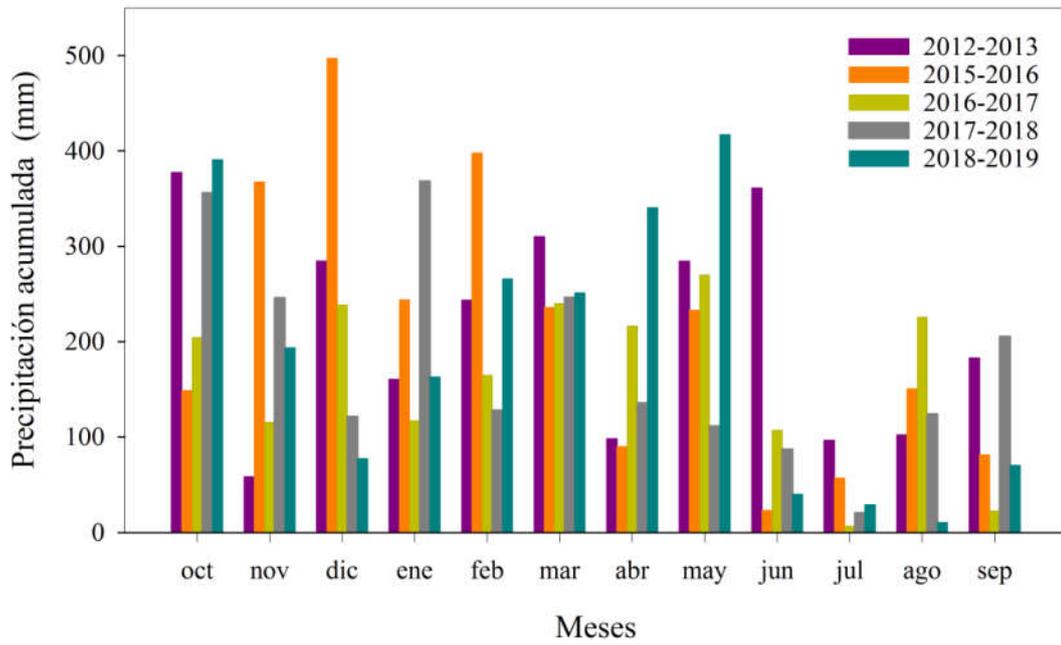
además alrededor de 450 ha plantadas con *A. angustifolia* con edades que van desde los 2 a los 70 años de plantación. La densidad inicial de plantación de los rodales es de 1000 a 1100 árboles ha<sup>-1</sup>, con un régimen silvícola de tres raleos durante los primeros años (área basal entre 18 y 25 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>) y una poda previa de al menos tres años antes del primer raleo (Goya et al., 2012). La heterogeneidad de edades y densidades de los rodales, permitieron llevar a cabo tres experimentos diferentes. En 23 de los rodales se evaluó la regeneración espontánea de especies forestales con diferentes requerimientos lumínicos y las interacciones que se dan dentro de estos rodales mixtos multietáneos. En un segundo ensayo se seleccionó un rodal de edad intermedia de *A. angustifolia* y se plantó *C. canjerana*, especie elegida por su alta plasticidad fenotípica. En este ensayo se evaluó el establecimiento y aclimatación de *C. canjerana*, el crecimiento de *A. angustifolia* en plantación mixta y pura y las relaciones de competencia dentro del rodal. En el tercer y último experimento se llevaron a cabo un ensayo en macetas y un ensayo a campo con cinco especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos: *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Cordia trichotoma* (Vell) Arrab ex Stend., *Peltoforum dubium* (Spreng.) Taub. y *Bastardiopsis densiflora* (Hook. Et Arn) Hassl. En el ensayo en macetas se evaluó la aclimatación morfológica y fisiológica de las especies al sol pleno y a la sombra del dosel. En el ensayo a campo, se plantaron las especies en seis rodales de *A. angustifolia* de 2 a 23 años y se evaluó el establecimiento bajo las diferentes coberturas y las interacciones que ocurrieron entre árboles y con la vegetación herbácea circundante dentro de estos rodales mixtos disetáneos. Las temperaturas medias mensuales, máximas y mínimas y las precipitaciones registradas durante el periodo estudiado se muestran en las figuras 1.2 y 1.3 respectivamente.



**Figura 1.1** Localización y clasificación de los lotes del CAMB según su uso en el Bosque Húmedo de Araucaria en la provincia de Misiones y en el Bosque Atlántico de Sudamérica.



**Figura 1.2** Temperatura mensual del aire (máxima, media y mínima) para el periodo de estudio (2015 a 2019) y el periodo del experimento en maceta de *C. canjerana* (2012-2013) en San Antonio, Misiones. Datos estación meteorológica CAMB EEA San Antonio (INTA Montecarlo).



**Figura 1.3** Precipitación acumulada mensual para el periodo de estudio (2015 a 2019) y el periodo del experimento en maceta de *C. canjerana* (2012-2013) en San Antonio, Misiones. Datos estación meteorológica CAMB EEA San Antonio (INTA Montecarlo).

## CAPÍTULO 2

### Aclimatación morfológica y fisiológica de *Araucaria angustifolia* a la cobertura del dosel durante su establecimiento

#### INTRODUCCIÓN

Las variaciones en las características del dosel del bosque provocan cambios en la cantidad y la calidad de la luz que llega al sotobosque y pueden limitar severamente el crecimiento y la supervivencia de especies intolerantes a la sombra (Niinemets, 2010). La remoción de árboles del estrato superior, ya sea por intervención antrópica o por causas naturales, genera aperturas en el dosel (claros) que aumentan la luz que llega al sotobosque. Sin embargo, cambios más sutiles en la distribución y la magnitud de la luz debajo de doseles más cerrados también pueden influir en el reclutamiento y la supervivencia de las plántulas a largo plazo. Las plantas pueden ajustar la expresión de su genotipo en respuesta a cambios en la disponibilidad de luz, como consecuencia se produce un cambio en el fenotipo para tolerar u optimizar la intercepción y el uso de la luz (Vieira et al., 2015). Por lo tanto, la supervivencia y el crecimiento de las plantas en entornos cambiantes dependen en gran medida de la capacidad de aclimatarse a diferentes condiciones microambientales (Gianoli y Valladares, 2012) para capturar los recursos que limitan el crecimiento.

*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (*A. angustifolia*) es una conífera que representa la especie predominante de la ecorregión de los Bosques Húmedos de Araucaria en el Bosque Atlántico. Los Bosques Húmedos de Araucaria ocuparon 177.600 km<sup>2</sup> en Brasil y 2.100 km<sup>2</sup> en Argentina (Arnoni Costa et al. 2017). Sin embargo, durante los últimos dos siglos, la población de *A. angustifolia* se redujo, debido a la extracción impulsada por la alta calidad de su madera y la expansión de las áreas agrícolas. A pesar de su importancia ecológica y comercial, la capacidad de la especie para regenerarse y desarrollarse continuamente en el bosque nativo es incierta (Longhi et al., 2018). El estudio de la ecología y la silvicultura de los bosques tropicales y subtropicales se basa en la clasificación de las especies de acuerdo con la respuesta a los disturbios y la necesidad de ciertos niveles de agua o luz (*i.e* pioneras, heliófitas, tolerantes a la sombra). En este sentido *A. angustifolia* se considera una especie pionera que depende de grandes aperturas del dosel para tener una regeneración exitosa (Souza

et al. 2014, Longhi et al. 2018). Esta característica es consistente con el éxito de las plantaciones de *A. angustifolia* en áreas deforestadas. Sin embargo, se reportó que los bosques maduros de *A. angustifolia* tienen una distribución de diámetro compatible con especies que regeneran bajo dosel (Paludo et al. 2011). En la misma dirección, la baja disponibilidad de luz no limita la regeneración natural de *A. angustifolia* en el bosque, que puede crecer a la sombra (Duarte & Dillenburg 2000, Duarte et al. 2002, Franco & Dillenburg 2007). Esos reportes indican que *A. angustifolia* puede regenerarse bajo el dosel del bosque nativo. Sin embargo, en el bosque la especie tiene alta mortalidad y bajas tasas de regeneración natural en el sotobosque (Beckert et al. 2014). Los resultados indican que es necesario profundizar la investigación sobre posibles respuestas a la cobertura del dosel para determinar las causas de la baja regeneración natural en la selva e identificar los mejores sitios para plantar *A. angustifolia* en planes de restauración de bosques nativos. Los experimentos en macetas han demostrado ser una buena aproximación experimental que permite inferir el crecimiento y aclimatación de las plantas en distintas condiciones ambientales en el campo (Moretti et al 2019).

El objetivo del capítulo fue evaluar la capacidad de aclimatación morfo-fisiológica de *A. angustifolia* a la cobertura producida por el dosel del bosque nativo.

Hipótesis: Las plantas jóvenes de *A. angustifolia* tienen baja capacidad de aclimatación a la cobertura del dosel y, por lo tanto, su supervivencia y crecimiento son menores debajo del dosel que en áreas abiertas.

## ***MATERIALES Y MÉTODOS***

### *Producción de plantas y condiciones de cobertura*

Se llevó a cabo un experimento en macetas en el Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB). Las semillas de *A. angustifolia* se recolectaron del bosque y fueron puestas a germinar en bandejas con tubetes de 350 cm<sup>3</sup>, con sustrato mixto conformado por corteza de pino y suelo del bosque, ubicadas en invernáculo semi-cubierto con tela media-sombra (40% de reducción de luz). Las plantas de 15 meses de edad se trasplantaron en octubre de 2016 a macetas de 7 litros con una mezcla de tierra proveniente del suelo del bosque y compost de corteza de pino en relación 1: 1. Veinticinco plantas se dispusieron bajo la cobertura del dosel en un remanente de

bosque nativo secundario, sin intervenciones desde hace 50 años, y 15 plantas se colocaron en un sitio sin cobertura (sol pleno) ( $n = 40$ ) (Figura anexa 2.1). En ambas condiciones las plantas fueron dispuestas distanciadas, de modo tal que no se sombrean entre sí. La densidad de flujo de fotones de la radiación fotosintética (PPFD) y la relación rojo: rojo lejano se midieron al mediodía al inicio del estudio con un espectroradiómetro Red Tide USB 650 (Ocean Optics, Dunedin, Florida, EE. UU.), a 670 nm y 730 nm respectivamente, por encima del ápice de las plantas. La PPFD fue significativamente mayor a sol pleno ( $\sim 1800 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que bajo la cobertura del dosel ( $\sim 300 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). La relación rojo: rojo lejano fue cercana a 1 a sol pleno y 0,6 bajo la cobertura del dosel. Además, las temperaturas y la humedad relativa del aire se midieron con termo-higrómetros (TFA 30.5000.02, Wertheim, Alemania), al mediodía al inicio de estudio en 15 plantas por tratamiento para describir el ambiente donde se ubicaron las plantas. La temperatura del aire fue similar en ambas posiciones ( $\sim 28^\circ \text{C}$ ), la humedad relativa del aire fue mayor bajo la cobertura del dosel ( $39 \pm 1\%$ ) que a sol pleno ( $32 \pm 2\%$ ). La altura media y el diámetro medio del cuello de las plantas al comienzo del experimento fueron de  $28 \pm 4 \text{ cm}$  y  $5 \pm 1 \text{ mm}$  respectivamente. Las mediciones y muestreos destructivos se hicieron en cinco plantas por tratamiento finalizado el verano (seis meses de aclimatación) y finalizado el invierno (12 meses de aclimatación).

#### *Crecimiento y partición en peso seco*

La supervivencia se registró contando las plantas vivas. La altura se midió con cinta métrica y el diámetro del cuello (DAC) se midió con calibre digital. Además se registró el número de nudos con ramas (verticilos) y el número de ramas total por planta. Se determinó el peso seco total de raíces finas, raíz principal, tallos y hojas después de secar en estufa a  $65^\circ \text{C}$  hasta peso constante y se calculó la relación raíz: vástago (tallos + hojas). Las mediciones se hicieron a los 6 y 12 meses.

#### *Relaciones foliares, pigmentos fotosintéticos y densidad estomática*

El área foliar específica (AFE) se midió en cinco hojas superiores totalmente expandidas por planta (Figura anexa 2.2). Las hojas se escanearon y se calculó el área con el software Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update. El área foliar de toda la planta (AF total) se estimó a partir de multiplicar el AFE y el peso seco total de las hojas. La

relación de área foliar (LAR) se calculó como el área foliar dividida por el peso seco total de la planta. La clorofila a, la clorofila b, la clorofila total y los carotenoides se extrajeron durante 48 h en oscuridad de una sección de hoja intacta de 6,25 mm<sup>2</sup> en 1 ml de N, N-dimetilformamida, en una muestra por planta (Inskeep y Bloom, 1985). Posteriormente se leyeron las absorbancias a 664, 647 y 480 nm de longitud de onda con espectrofotómetro (UV-160A, Shimadzu, Kyoto, Japón) (Wellburn, 1994). La relación clorofila a: b se calculó e interpretó como cambios de aclimatación de la proporción del complejo de antenas con respecto a los centros de reacción del fotosistema. La concentración de clorofila se expresó en base al área foliar ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ) y al peso seco de la hoja ( $\text{mg g}^{-1}$ ), considerando el AFE de cada planta.

La densidad estomática se midió a los doce meses en improntas de hojas hechas con esmalte y cinta transparente en una hoja por planta. Se hicieron improntas tanto en la cara adaxial como abaxial de las hojas. Las improntas se montaron en portaobjetos y se tomaron fotografías con cámara digital (Olympus A330) adaptada al microscopio óptico (Olympus BX-51). Luego en las imágenes, los estomas se contaron con el software Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update.

#### *Capacidad fotosintética y eficiencia máxima del fotosistema II*

La respuesta de la fotosíntesis a la luz se analizó midiendo la tasa de transporte de electrones (ETR) del fotosistema II a diferentes niveles de PAR usando un medidor de la fluorescencia modulada de la clorofila (FMS2, Hansatech, Norfolk, Reino Unido). Las mediciones se hicieron en condiciones de luz natural a lo largo del día en hojas superiores totalmente expandidas y no sombreadas. La eficiencia máxima o rendimiento cuántico máximo del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) se midió con el método de pulso saturante (FMS2, Hansatech, Norfolk, Reino Unido) después de aclimatar las hojas a la oscuridad por 30 minutos para garantizar la relajación de los mecanismos de disipación no fotoquímica.

#### *Evaluación de la estructura hidráulica*

Para conocer la capacidad de las plantas de *A. angustifolia* para conducir agua a los tejidos fotosintéticos bajo diferentes coberturas, se midieron la conductividad hidráulica del tallo principal ( $k_h$ ), la conductancia hidráulica del sistema radical ( $K_{\text{raíz}}$ ) y la

conductancia hidráulica del vástago (tallo + hojas) ( $K_{\text{vástago}}$ ) con el medidor de flujo hidráulico por caída de presión (Melcher et al., 2012). La perfusión se hizo con agua destilada filtrada desgaseada a una presión de 4,5 kPa. El tallo principal se cortó en el cuello y luego, bajo el agua, se cortó nuevamente, 1 cm por encima del cuello de la raíz y se conectó inmediatamente al sistema de medición. La conductancia hidráulica se midió cuando el flujo de agua era estable. Por último, se cortó la sección con hojas y ramas y se midió la conductividad hidráulica de la porción basal del tallo (10 cm de largo). Para medir la conductancia hidráulica de la raíz, la parte final de la raíz principal se cortó para perfundir el agua desde la punta hasta el cuello de la planta. La raíz siempre se mantuvo bajo el agua durante la medición. La conductancia hidráulica de toda la planta ( $K_{\text{planta}}$ ) se calculó mediante la ecuación 1.

$$K_{\text{planta}} = 1 / (1/K_{\text{raíz}} + 1/K_{\text{vástago}}) \quad (\text{Ecuación 1})$$

La conductancia estandarizada de toda la planta se obtuvo como  $K_{\text{planta}}$  dividido por el peso seco de toda la planta ( $K_{\text{plant}}$ : PS total). La conductancia del vástago se expresó en relación a su peso seco ( $K_{\text{vástago}}$ : PS vástago) y al área foliar que abastecía ( $K_{\text{vástago}}$ : AF). La conductividad de la raíz se relacionó a su peso seco ( $K_{\text{raíz}}$ : PS raíz). La conductividad hidráulica específica del tallo ( $k_s$ ) y la conductividad hidráulica específica foliar del tallo ( $k_l$ ) se calcularon como la relación entre  $k_h$  y la sección transversal del xilema y el área foliar, respectivamente.

### *Análisis estadístico*

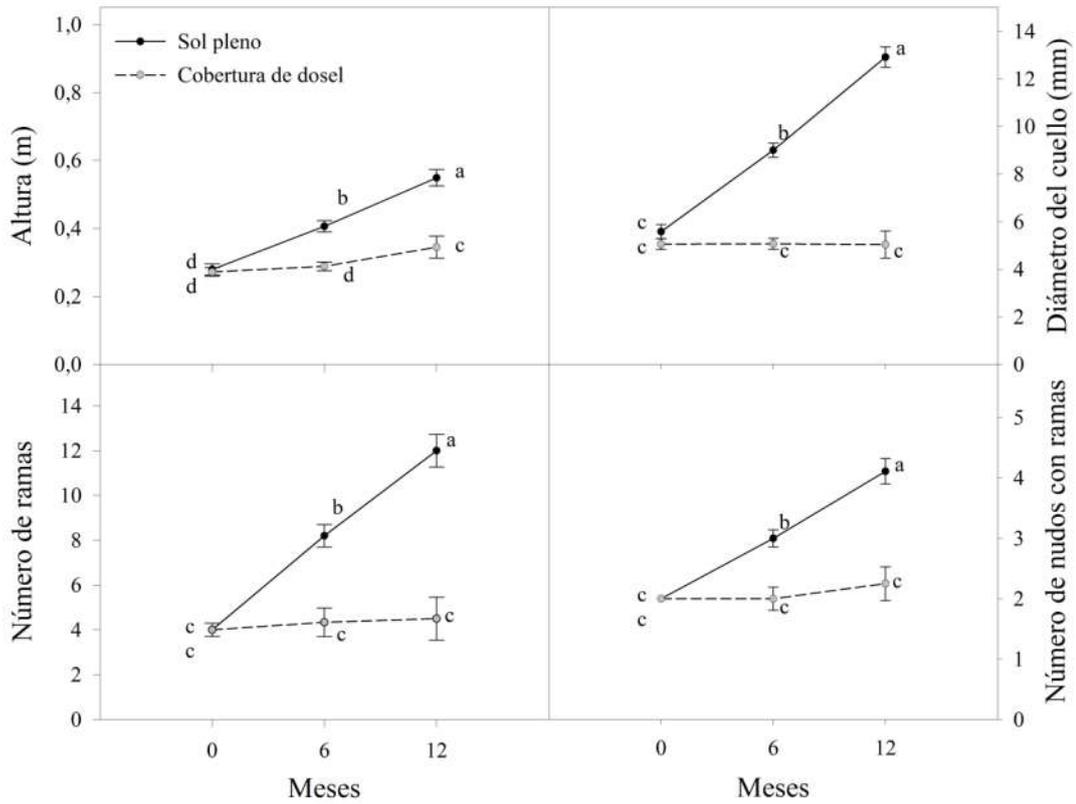
Las modificaciones morfológicas y fisiológicas analizadas aquí se interpretarán como respuestas a los cambios en todas las variables ambientales que se modifican cuando las plantas se aclimatan a sol pleno en comparación con las plantas aclimatadas a la cobertura del dosel. Se hizo un ANOVA ( $p < 0,05$ ) con cobertura (sol pleno y cobertura del dosel) y el tiempo de crecimiento (6 y 12 meses) como factores y se analizó la interacción entre los factores. Cuando las interacciones fueron significativas, se compararon las medias con la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ). Para analizar la respuesta de la fotosíntesis a la luz se seleccionaron funciones potenciales ( $\text{ETR} = a \text{ PAR}^b$ ) para ajustar los datos de cada tratamiento y fecha de muestreo por ser el modelo con menor criterio de información bayesiano (BIC) y criterio de información de Akaike (AIC)

respecto a las funciones lineales, polinómicas, exponenciales y logarítmicas. Todos los análisis se hicieron con el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

## **RESULTADOS**

### *Supervivencia y crecimiento*

La supervivencia de *A. angustifolia* fue del 100% a sol pleno y del 40% bajo la cobertura del dosel a los 6 meses; a los 12 meses de plantadas no se registró nueva mortalidad. Al final del experimento, la altura, el diámetro del cuello, el número de ramas y el número de nudos con ramas fueron mayores en las plantas a sol pleno que bajo la cobertura del dosel (Figura 2.1). El diámetro del cuello, el número de ramas, el número de nudos con ramas, el peso seco total y el peso seco del tallo incrementaron a lo largo del tiempo en las plantas a sol pleno, mientras que no aumentaron en las plantas bajo la cobertura del dosel (Figura 2.1 y Tabla 2.1). La proporción vástago: raíz fue similar en las plantas a sol pleno y bajo la cobertura del dosel y se mantuvo constante en el tiempo (Tabla 2.1). El peso seco de las raíces fue similar en las plantas a sol pleno y bajo la cobertura del dosel a los 6 meses. Sin embargo, las plantas a sol pleno invirtieron más peso seco en raíces finas respecto a las plantas bajo la cobertura del dosel (Tabla 2.1). A los 12 meses el peso seco total de raíces a sol pleno fue superior. El peso seco de las hojas fue mayor en las plantas a sol pleno que en las plantas bajo la cobertura del dosel, tanto a los 6 como a los 12 meses. El peso seco del vástago (tallos + hojas) se duplicó en 6 meses en las plantas a sol pleno, mientras que no aumentó en las plantas bajo la cobertura del dosel (Tabla 2.1).



**Figura 2.1** Altura (m) y diámetro del cuello (mm), número de ramas total y número de nudos con ramas durante el primer año en el experimento en macetas. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ).

**Tabla 2.1** Partición en peso seco (PS) en gramos y relación entre el peso seco del vástago y el peso seco de la raíz (Vástago: raíz) a sol pleno y bajo la cobertura del dosel a 6 y 12 meses. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias si la interacción CxT es significativa ( $p < 0,05$ ).

	6 meses		12 meses		p- valor		
	Sol pleno	Dosel	Sol pleno	Dosel	Cobertura	Tiempo	CxT
PS total	30,33 <sup>(b)</sup>	4,40 <sup>(c)</sup>	80,48 <sup>(a)</sup>	6,68 <sup>(c)</sup>	<0,001	0,002	0,004
PS raíz principal	3,91 <sup>(b)</sup>	0,68 <sup>(b)</sup>	15,44 <sup>(a)</sup>	1,57 <sup>(b)</sup>	<0,001	0,004	0,010
PS raíces finas	3,74 <sup>(b)</sup>	0,54 <sup>(c)</sup>	10,00 <sup>(a)</sup>	0,83 <sup>(c)</sup>	<0,001	0,002	0,004
PS raíz total	7,65 <sup>(b)</sup>	1,22 <sup>(b)</sup>	25,44 <sup>(a)</sup>	2,40 <sup>(b)</sup>	<0,001	0,002	0,006
PS foliar	15,16 <sup>(b)</sup>	2,21 <sup>(c)</sup>	28,21 <sup>(a)</sup>	2,20 <sup>(c)</sup>	<0,001	0,018	0,018
PS tallo	7,52 <sup>(b)</sup>	0,98 <sup>(b)</sup>	26,83 <sup>(a)</sup>	2,08 <sup>(b)</sup>	<0,001	<0,001	0,001
PS vástago	22,68 <sup>(b)</sup>	3,18 <sup>(c)</sup>	55,04 <sup>(a)</sup>	4,28 <sup>(c)</sup>	<0,001	0,002	<0,001
Vástago: raíz	2,98	2,67	2,30	2,35	0,695	0,143	0,585

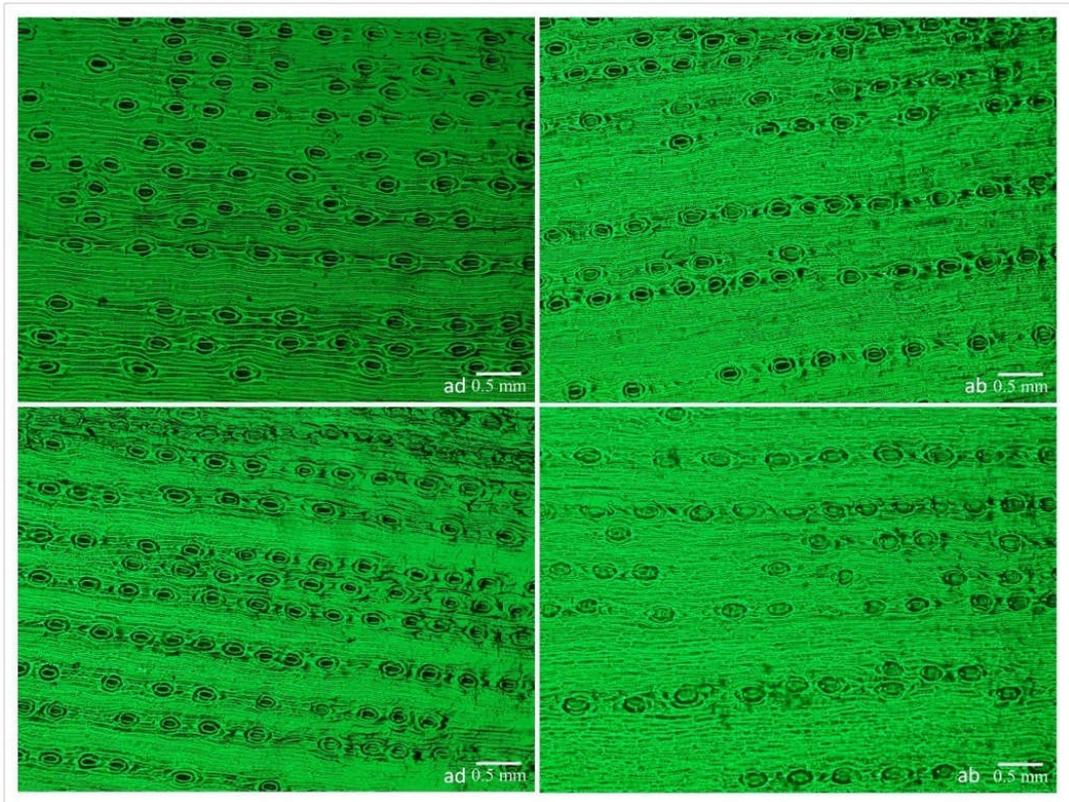
*Aclimatación morfológica y fisiológica*

El área foliar de la planta (AF) fue mayor en las plantas a sol pleno que bajo la cobertura del dosel en ambas fechas de muestreo (Tabla 2.2). La proporción de área foliar (LAR) y el área foliar específica de la hoja (AFE) fue mayor en las plantas bajo la cobertura del dosel que en las plantas a sol pleno y disminuyeron en ambas condiciones de cobertura entre los 6 y los 12 meses (Tabla 2.2).

La concentración de clorofila por área foliar fue mayor en las plantas a sol pleno que en las plantas bajo la cobertura del dosel y fue similar a lo largo del tiempo en ambas condiciones (Tabla 2.2). La concentración de clorofila por peso de hoja y la proporción de clorofila a: b fueron similares tanto entre los tratamientos como entre las fechas de muestreo (Tabla 2.2). La concentración de carotenoides por área foliar fue mayor en las plantas a sol pleno que en las plantas debajo del dosel, mientras que la concentración de carotenoides en base al peso seco de las hojas disminuyó en ambos tratamientos a los 12 meses respecto a los 6 meses (Tabla 2.2). La densidad estomática de *A. angustifolia* fue similar tanto a sol pleno como bajo la cobertura del dosel (49 y 46 estomas  $\text{cm}^{-2}$ , respectivamente;  $p = 0,660$ ), en ambos casos con un mayor número de estomas en la cara adaxial o superior de la hoja (Figura 2.2).

**Tabla 2.2** Características foliares a sol pleno y bajo la cobertura del dosel a 6 y 12 meses, área foliar específica (AFE); área foliar de la planta (AF); relación entre área foliar y peso seco total (LAR); relación entre clorofila a y clorofila b (clorofila a: b), Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias si la interacción CxT es significativa ( $p < 0,05$ ).

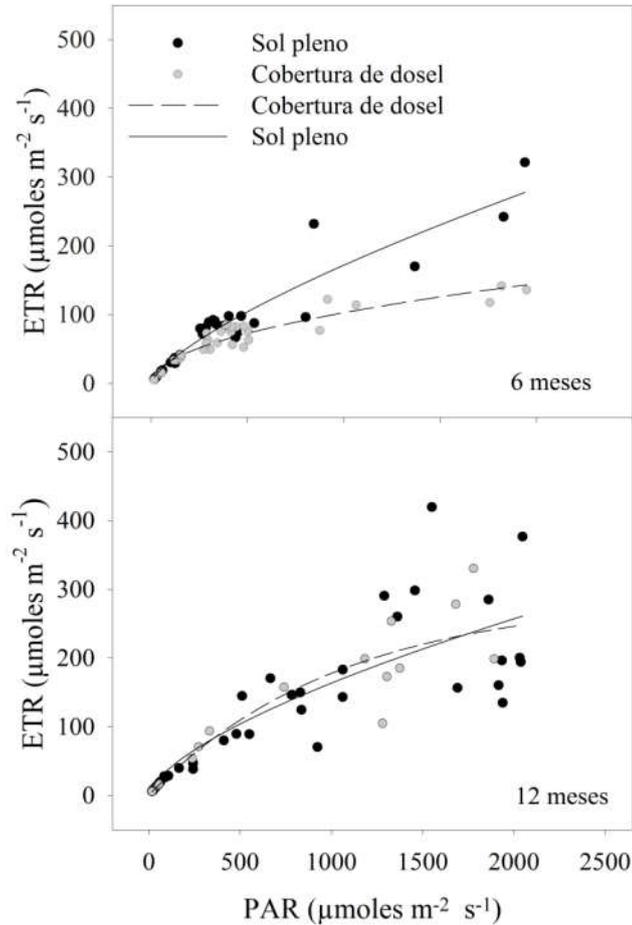
	6 meses		12 meses		p- valor		
	Sol pleno	Dosel	Sol pleno	Dosel	Cobertura	Tiempo	CxT
AFE ( $\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ )	67,18	85,55	37,05	68,62	<b>0,002</b>	<b>0,002</b>	0,325
AF ( $\text{cm}^2$ )	988,93	187,42	1054,79	153,27	<b>&lt;0,001</b>	0,895	0,679
LAR ( $\text{cm}^2\text{g}^{-1}$ )	33,09	42,59	13,18	23,80	<b>0,004</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,853
Clorofila a: b	2,06	2,31	2,01	2,17	0,091	0,386	0,712
Clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	105,62	60,49	114,66	70,80	<b>0,005</b>	0,487	0,963
Clorofila total ( $\text{mg g}^{-1}$ )	6,94	5,15	4,23	4,93	0,500	0,080	0,130
Carotenoides ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	13,64	7,68	13,92	8,81	<b>0,001</b>	0,623	0,764
Carotenoides ( $\text{mg g}^{-1}$ )	0,90	0,65	0,51	0,61	0,420	<b>0,026</b>	0,070



**Figura 2.2** Densidad estomática de *A. angustifolia* a 12 meses bajo la cobertura del dosel (superior) y a sol pleno (inferior) en la cara adaxial (ad) y abaxial (ab). Aumento: 100X

#### *Características fotosintéticas*

La tasa de transporte de electrones (ETR) a valores altos de PAR a los 6 meses fue mayor en las plantas a sol pleno que bajo la cobertura del dosel (Figura 2.3); mientras que a los 12 meses fue similar entre tratamientos (Figura 2.3). El rendimiento máximo del fotosistema II ( $F_v/F_m$  en la oscuridad) se mantuvo por encima de 0,80 en ambas condiciones de cobertura en las dos fechas de muestreo ( $F= 1,68$ ;  $p= 0,230$ ), por lo tanto, no se registraron daños en el aparato fotosintético.



**Figura 2.3** Tasa de transporte de electrones (ETR,  $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a diferentes intensidades de PAR ( $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en el experimento en macetas a 6 meses (otoño), ajustada a una curva potencial con  $\text{ETR} = 1,15 \text{ PAR}^{0,72}$ ,  $R^2 = 0,92$  para plantas a sol pleno y  $\text{ETR} = 3,22 \text{ PAR}^{0,50}$ ,  $R^2 = 0,89$  para plantas bajo la cobertura del dosel con  $p < 0,01$  en ambas condiciones (superior), y a 12 meses (primavera), ajustada a una curva potencial con  $\text{ETR} = 1,79 \text{ PAR}^{0,65}$ ,  $R^2 = 0,76$  para plantas a sol pleno y  $\text{ETR} = 1,12 \text{ PAR}^{0,72}$ ,  $R^2 = 0,89$  para plantas bajo la cobertura del dosel,  $p < 0,01$  en ambas condiciones (inferior).

### *Estructura hidráulica*

Tanto la capacidad de las plantas de conducir agua ( $K_{\text{planta}}$ ) así como de sus órganos ( $K_{\text{vástago}}$ ,  $K_{\text{raíz}}$ ,  $kh$ ) fue similar en plantas a sol pleno y bajo la cobertura del dosel a los 6 meses (Tabla 2.3). A los 12 meses,  $K_{\text{vástago}}$  y  $K_{\text{planta}}$  aumentaron en plantas a sol pleno, pero no en plantas bajo la cobertura del dosel. Por el contrario,  $K_{\text{raíz}}$  y  $K_{\text{raíz}}$ : PS raíz aumentaron a los 12 meses en plantas bajo la cobertura del dosel, pero no en las plantas a sol pleno (Tabla 2.3). La conductancia de toda la planta estandarizada por el peso seco

total ( $K_{\text{planta}}$ : PS total) y la conductancia del vástago estandarizada por su peso seco ( $K_{\text{vástago}}$ : PS vástago) y por área foliar ( $K_{\text{vástago}}$ : AF) fueron mayores en las plantas bajo la cobertura del dosel que en plantas a sol pleno (Tabla 2.3). Por lo tanto, las plantas a sol pleno tenían mayor conductancia por ser más grandes que las plantas bajo la cobertura del dosel. La capacidad para conducir el agua del tallo (kh) fue similar para ambas condiciones de cobertura en ambas fechas de muestreo, es decir, el segmento del tallo tenía la misma capacidad para conducir agua y aumentó con el tiempo. La capacidad del tallo para abastecer de agua a las hojas (kl) fue mayor en las plantas bajo la cobertura del dosel porque, aunque kh era similar, el área foliar a abastecer en las plantas bajo la cobertura del dosel era menor. La conductividad hidráulica del tallo estandarizada por el área activa del xilema (ks) fue similar en ambas condiciones de cobertura (Tabla 2.3).

**Tabla 2.3** Conductancia (K) y conductividad hidráulica (k) en plantas a sol pleno y bajo la cobertura de dosel a 6 y 12 meses de plantadas. Conductancia de la planta ( $K_{\text{planta}}$ ); conductancia de la raíz ( $K_{\text{raíz}}$ ); conductancia del vástago ( $K_{\text{vástago}}$ ); conductividad hidráulica del tallo (kh); conductividad hidráulica específica del tallo (ks= kh: área del xilema); conductividad foliar específica del tallo (kl= kh: AF); conductancia del tallo estandarizada por el área foliar de la planta ( $K_{\text{vástago}}$ : AF); área foliar media (AF), peso seco medio (PS). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias si la interacción CxT es significativa ( $p < 0,05$ ).

	6 meses		12 meses		p-valor		
	Sol pleno	Dosel	Sol pleno	Dosel	Cobertura	Tiempo	CxT
$K_{\text{planta}}$ (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	0,59 <sup>(b)</sup>	0,27 <sup>(b)</sup>	5,84 <sup>(a)</sup>	1,01 <sup>(b)</sup>	<b>0,014</b>	<b>0,029</b>	<b>0,050</b>
$K_{\text{raíz}}$ (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	33,15 <sup>(b)</sup>	22,29 <sup>(b)</sup>	84,30 <sup>(b)</sup>	200,19 <sup>(a)</sup>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,023</b>	<b>0,009</b>
$K_{\text{vástago}}$ (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	0,62 <sup>(b)</sup>	0,24 <sup>(b)</sup>	6,69 <sup>(a)</sup>	1,08 <sup>(b)</sup>	<b>0,005</b>	<b>0,012</b>	<b>0,025</b>
kh (g m MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	5,34	4,02	40,08	21,37	<b>0,004</b>	0,192	0,253
ks (g m MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> )x10 <sup>4</sup>	23,59	78,20	58,40	274,25	0,104	0,062	0,243
kl (g m MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> )	55,77	236,33	407,85	1436,34	<b>0,028</b>	0,075	0,196
$K_{\text{planta}}$ : PS total (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> )	0,02	0,07	0,07	0,17	<b>0,001</b>	<b>0,002</b>	0,168
$K_{\text{raíz}}$ : PS raíz (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> )	6,77 <sup>(b)</sup>	21,16 <sup>(b)</sup>	3,67 <sup>(b)</sup>	107,33 <sup>(a)</sup>	<b>0,018</b>	<b>0,002</b>	<b>0,012</b>
$K_{\text{vástago}}$ : PS vástago (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> )	0,03	0,08	0,12	0,26	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,003</b>	0,096
$K_{\text{vástago}}$ : AF (g MPa <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> m <sup>-2</sup> )	6,16	13,75	61,59	95,48	<b>0,001</b>	0,197	0,404

## **DISCUSIÓN**

### *Supervivencia y crecimiento*

La supervivencia fue baja en *A. angustifolia* bajo la cobertura del dosel. El 60 % de las plantas murieron, ya que posiblemente la radiación era muy baja para tener una ganancia de carbono positiva. Esto fue evidente porque las plantas sobrevivientes bajo la cobertura del dosel hicieron cambios morfológicos y fisiológicos en pos de aclimatarse a la baja radiación, a pesar de su menor crecimiento respecto a las plantas a sol pleno. Las plantas aclimatadas a bajos niveles de PAR pueden tener una mayor actividad en el meristema apical, dando como resultado plantas más altas con tallos más delgados y una menor cantidad de ramas (Valladares y Niinemets, 2008). Alturas medias similares, cercanas a 23 cm, fueron reportadas en plantas jóvenes de *A. angustifolia* en condiciones controladas con niveles bajos de PAR ( $200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Einig *et al.* 1999). Por el contrario, Duarte & Dillenburg (2000), reportaron para *A. angustifolia* mayor altura a mayor intensidad de luz a los tres meses de plantadas, pero luego de ese periodo, no observaron diferencias entre las diferentes condiciones lumínicas. La diferencia en los resultados obtenidos podría deberse al uso de una sombra artificial a diferencia de la sombra natural creada por el dosel del bosque empleada en nuestro experimento. La proporción de luz roja (*i.e* la relación rojo: rojo lejano) o la intensidad de luz azul son esenciales en la respuesta morfogénica de las plantas al ambiente y una sombra artificial puede producir un efecto diferente que un dosel natural. Por otro lado, Franco and Dillenburg (2007) informaron mayores alturas de *A. angustifolia* a bajas intensidades de luz a tres meses de plantadas, donde el crecimiento en condiciones limitadas de luz podría haber sido favorecido por la movilización de los compuestos de almacenamiento presentes en las semillas (Einig *et al.* 1999). Sin embargo, después de ese periodo se produjo un aumento en la altura y el número de ramas en las plantas a sol pleno, pero no en las plantas a la sombra. Esta última respuesta coincide con los resultados de nuestro experimento (Figura 2.1), posiblemente porque las mediciones se realizaron seis meses después de establecer las condiciones de cobertura. A pesar de que el incremento en altura puede ser una respuesta útil a un sombreado de corta duración, conservar los fotoasimilados para mantener la respiración podría ser más ventajoso bajo un sombreado permanente (Franco y Dillenburg, 2007).

*Aclimatación morfológica a la cobertura del dosel*

Uno de los principales mecanismos para ajustar la morfología de la planta a los desequilibrios de recursos es asignar biomasa a los órganos que adquieren el recurso limitante más fuerte (Duarte y Dillenburg, 2000). La acumulación de peso seco total fue significativamente menor en las plantas bajo la cobertura del dosel y no hubo ganancia neta de carbono entre mediciones (Tabla 2.1). El peso seco del tallo, las hojas y las raíces finas fue menor en plantas bajo la cobertura del dosel que en plantas a sol pleno (Tabla 2.1). Esta respuesta coincide con lo informado para *A. angustifolia* con una reducción del 90% de la luz solar (Duarte and Dillenburg 2000, Franco and Dillenburg 2007) y en sombra total (Dillenburg et al., 2010). Una menor asignación de carbono al sistema radical puede considerarse una estrategia de las plantas tolerantes a la sombra para prolongar su supervivencia (Valladares y Niinemets, 2008), pero en *A. angustifolia* bajo la cobertura del dosel, ni la raíz ni el tallo aumentaron en seis meses. Por lo tanto, no hubo crecimiento durante la aclimatación. Desde otro punto de vista, una mayor inversión en raíces en plantas a sol pleno puede considerarse una respuesta funcional a una mayor demanda evapotranspirativa, asociada con una mayor temperatura del suelo y una menor humedad relativa en comparación con las condiciones ambientales bajo la cobertura del dosel. A pesar de que la relación vástago: raíz aumentó en respuesta a bajos niveles de PAR en la mayoría de las especies estudiadas e incluso para *A. angustifolia* (Duarte and Dillenburg 2000, Franco and Dillenburg 2007), en nuestro experimento la relación fue similar en ambas condiciones y fechas (Tabla 2.1). Por lo tanto, las plantas a sol pleno, crecieron significativamente y no cambiaron la relación vástago: raíz; mientras que las plantas bajo la cobertura del dosel no crecieron, por lo que no pudieron ajustar la partición de biomasa para aclimatarse a la baja radiación.

Si bien no hubo cambios en el peso seco de las plantas bajo la cobertura del dosel durante el primer año, hubo ajustes en el AFE, que fue mayor en plantas bajo la cobertura del dosel que bajo sol pleno en ambas fechas (Tabla 2.2) como fue reportado para *A. angustifolia* en otros estudios (Duarte and Dillenburg 2000, Franco and Dillenburg 2007). Es esperable que las hojas desarrolladas en ambientes con mayor radiación tengan capas adicionales de mesófilo, que aumenta el grosor de la hoja y disminuye su AFE. En contraste, las plantas establecidas en ambientes más sombreados tienden a realizar modificaciones morfológicas para maximizar la intercepción de la luz con una baja inversión en carbono (Niinemets, 2010). Las plantas de sombra y las

plantas tolerantes a la sombra asignan más recursos a la producción de hojas, lo que resulta en una mayor relación de área foliar (LAR). Por ejemplo, en seis especies LAR aumentó a medida que disminuyó la intensidad de la luz (Moraes Neto et al., 2000). En gimnospermas de climas templados tolerantes a la sombra también se reportó una LAR mayor que en gimnospermas intolerantes a la sombra (Valladares y Niinemets, 2008). Consistentemente, LAR fue mayor en las plantas de *A. angustifolia* bajo la cobertura del dosel que a sol pleno, pero es importante resaltar que no hubo un incremento de los 6 a los 12 meses en el área foliar de la planta en ninguna de las dos condiciones de cobertura (Tabla 2.2). Sin embargo, las plantas a sol pleno aumentaron el peso seco total, a diferencia de las plantas bajo cobertura del dosel. Una LAR mayor en *A. angustifolia* bajo la cobertura del dosel respecto a sol pleno está expresando que tiene menor peso seco total por área de hoja, es decir, *A. angustifolia* bajo dosel no puede fijar carbono, pero el área foliar persiste durante seis meses. Después de seis meses, LAR disminuyó con el tiempo (Tabla 2.2). En las plantas a sol pleno, el cambio pudo estar relacionado con la etapa fenológica porque los árboles más grandes tienen menor proporción de hojas respecto a tallos y raíces. Respecto a las plantas bajo la cobertura del dosel, porque el área foliar comenzó a reducirse y el peso seco total se mantuvo. Por lo tanto, *A. angustifolia* bajo la cobertura del dosel puede aumentar el AFE en 6 meses, pero no puede cambiar activamente LAR o la relación vástago: raíz, ni seguir aumentando el AFE porque no hay crecimiento neto.

#### *Aclimatación fisiológica a la cobertura del dosel*

La concentración de clorofila por gramo de hojas fue mayor en las plantas de *A. angustifolia* que crecieron bajo cobertura durante dos meses, mientras que la proporción de clorofila a: b fue similar en plantas a la sombra y a sol pleno, como se observó en muchas especies (Franco y Dillenburg, 2007). Contrariamente a lo esperado, la concentración de clorofila por unidad de área fue menor en las plantas bajo la cobertura del dosel que en las plantas a sol pleno, mientras que la concentración de clorofila por peso seco y la proporción de clorofila a: b fueron similares en ambas condiciones (Tabla 2.2). La baja concentración de clorofila observada, posiblemente este indicando que *A. angustifolia* no logró un balance de carbono positivo bajo una cobertura densa, reflejada en el crecimiento nulo (Figura 2.1). De manera similar, en otro estudio, no hubo diferencias en la concentración de clorofila por área foliar o peso seco y en la

proporción de clorofila a: b en *A. angustifolia* bajo diferentes niveles de irradiación durante tres meses (Duarte *et al.* 2002). La diferencia en la concentración de clorofila puede estar dada por las diferencias en el tipo de cobertura de cada experimento, ya que en nuestro estudio la reducción de PAR fue dada por la cobertura del dosel y en otros experimentos por telas de polietileno. La concentración de pigmentos fotosintéticos puede variar en respuesta a los niveles y la calidad de luz. Generalmente, las hojas aclimatadas a bajas irradiancias tienen una mayor concentración de clorofila por área y peso foliar, en relación a las hojas aclimatadas a altas irradiancias para optimizar la fotofosforilación y, en consecuencia, la producción de energía (Valladares y Niinemets, 2008). En la mayoría de las plantas, la proporción de clorofila a: b tiende a disminuir a medida que aumenta la sombra, porque la clorofila b está presente principalmente en las antenas del fotosistema II que aumentan su proporción a bajas irradiancias. En especies intolerantes a la sombra, la concentración de clorofila aumenta solo en respuesta a una sombra moderada (36% de luz incidente) mientras que bajo una cobertura más densa (8% de luz incidente) la concentración no cambia o disminuye, como en nuestro experimento. Sin embargo, en las especies semi-tolerantes a la sombra, el sombreado moderado y severo conduce a un aumento en la concentración de clorofila (Strauss-Debenedetti y Bazzaz, 1991). Por lo tanto, la concentración de clorofila es otro rasgo fisiológico que muestra que *A. angustifolia* no puede aclimatarse a la sombra.

Después de seis meses, las plantas a sol pleno pudieron fijar más carbono a mayor intensidad de luz que las plantas bajo la cobertura del dosel (Figura 2.3). Esto es consistente con la mayor concentración de clorofila y menor AFE, es decir, hojas más gruesas, de las plantas a sol pleno en comparación con las plantas bajo la cobertura del dosel. Sin embargo, después de un año, las plantas aclimatadas a la cobertura tuvieron la misma respuesta fotosintética al incremento en la intensidad de luz que las plantas aclimatadas a sol pleno (Figura 2.3). Una posible explicación es que las plantas a sol pleno y bajo la cobertura del dosel disminuyeron el AFE entre los seis y doce meses, pero la concentración de clorofila por área foliar se mantuvo en ambas condiciones. Por lo tanto, tenían la misma concentración de clorofila por unidad de área foliar pero en una hoja más gruesa, implicando una reducción de ETR a valores similares en ambas condiciones. Resultados similares fueron reportados en coníferas que tenían un aparato fotosintético adaptado a altas irradiancias y no redujeron el punto de saturación de luz como un ajuste típico a las condiciones del sotobosque (Landhäusser y Lieffers, 2001).

En consecuencia, el menor crecimiento en plantas bajo la cobertura del dosel no se debió a una reducción en la tasa fotosintética potencial máxima (Figura 2.3), sino que se debió a la baja radiación incidente y a la reducida área foliar disponible para la intercepción de luz (Tabla 2.2). Esta respuesta posiblemente refleja que la arquitectura de la planta con acículas triangulares e imbricadas, no permite un aumento considerable del área de la hoja para mejorar la intercepción de la luz.

#### *Aclimatación fisiológica en áreas sin cobertura de dosel*

El rendimiento cuántico máximo del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) es un rasgo fisiológico que puede indicar estrés por exceso de luz. Esta relación puede tomar valores entre 0 y 0,85 y connota una relación directa con el porcentaje de centros funcionales del fotosistema II (PSII). En general, una disminución en este valor indica daño y pérdida de función a nivel del aparato fotosintético ya que el PSII es muy susceptible al exceso de luz, por lo que la tasa de daño depende linealmente de la tasa de fluencia de fotones. Si las plantas sufren un exceso de luz, tanto  $F_v/F_m$  como la concentración de clorofila debería disminuir. Ninguno de estos cambios ocurrió en las plantas expuestas a sol pleno. La única protección contra el exceso de luz fue un incremento en la concentración de carotenoides en las plantas a sol pleno con respecto a las plantas bajo la cobertura del dosel (Tabla 2.2), junto con menor AFE. Por lo tanto, de acuerdo con nuestros resultados, *A. angustifolia* podría clasificarse como una especie heliófita, ya que la concentración de clorofila disminuyó bajo una cobertura densa (12% de luz incidente) y no hay señales de estrés por exceso de luz.

Por otro lado, en áreas abiertas, la demanda de evaporación es mayor que debajo del dosel debido a la mayor temperatura y al movimiento del aire. En consecuencia, la capacidad de toda la planta y de los diferentes órganos para transportar agua fue mayor en las plantas a sol pleno que bajo la cobertura del dosel. Sin embargo, la capacidad estandarizada por el tamaño fue mayor en las plantas bajo la cobertura del dosel (Tabla 2.3). Esto indica que las plantas bajo la cobertura del dosel pueden conducir más agua con menos inversión en materia seca. Posiblemente una mayor conductancia específica podría lograrse con vasos más grandes y / o paredes más delgadas (Hacke et al., 2017). Por lo tanto, esta mayor eficiencia en la conducción del agua puede aumentar el riesgo de falla hidráulica si disminuye la disponibilidad de agua en el suelo o aumenta el déficit de saturación de la atmósfera. En cuatro coníferas con diferente tolerancia a la

sombra plantadas bajo el dosel del bosque, se reportó una mayor vulnerabilidad a la cavitación en comparación con las plantas que crecían a sol pleno (Schoonmaker et al., 2010). La evapotranspiración y la temperatura son más bajas debajo del dosel que a sol pleno. Sin embargo, un cambio rápido en las condiciones ambientales o la ocurrencia de días de calor y sequía extrema pueden exponer a las plantas a situaciones de déficit hídrico y producir embolias generalizadas. En esta situación, puede ocurrir la muerte de las plantas, como se observó en las plantas bajo cobertura de nuestro experimento a los seis meses. Sin embargo, un estudio reciente demostró que las hojas de *A. angustifolia* son capaces de absorber agua de la atmósfera y también transportarla a través del xilema al suelo cerca de la raíz, para mejorar el estado hídrico de la planta (Cassana et al., 2016). Este tipo de respuesta demuestra que la especie tiene la capacidad de ajustar su arquitectura hidráulica al año de aclimatación, para garantizar el suministro adecuado de agua a las hojas bajo altas irradiancias y demanda evapotranspirativa, sin un significativo estrés hídrico.

Finalmente, no encontramos evidencia de que *A. angustifolia* a sol pleno sufra estrés, pero demostramos que la cobertura limita severamente el crecimiento (Figura 2.1). *A. angustifolia* tiene una capacidad muy limitada para aclimatarse a la cobertura del dosel y realizar cambios activos en la morfología o fisiología.

### **CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES**

Los resultados confirman que las plantas jóvenes de *A. angustifolia* tienen baja capacidad de aclimatarse a la cobertura del dosel del bosque y, por lo tanto, su supervivencia y crecimiento son menores debajo del dosel que en áreas abiertas. Esto permite deducir que la hipótesis es válida.

*Araucaria angustifolia* bajo doseles muy densos tuvo una baja supervivencia sin ganancia de peso seco. Consistentemente, la especie se aclimató adecuadamente a sol pleno y no se produjo estrés hídrico o por exceso de luz bajo esta condición de crecimiento. Demostramos que *A. angustifolia* tiene baja capacidad para producir ajustes morfológicos y fisiológicos en respuesta a las condiciones proporcionadas por el dosel del bosque y esto puede explicar su limitada o escasa regeneración en el sotobosque. Entre las posibles estrategias para aclimatarse a la sombra, observadas en otras especies para mejorar el uso de la luz, solo se observó un aumento en el área foliar

específica, que no puede sostenerse por falta de fotoasimilados. Los resultados sugieren que el éxito de *A. angustifolia* en planes de restauración bajo la cobertura del dosel no está garantizado. Más aún, como la conductancia hidráulica estandarizada de la planta es más alta en *A. angustifolia* bajo cobertura que a sol pleno, las fallas hidráulicas podrían comprometer la supervivencia particularmente si la cobertura se elimina repentinamente.

### **CAPÍTULO 3**

#### **Plasticidad morfológica y fisiológica en plantas jóvenes de *Araucaria angustifolia* y *Cabralea canjerana* en su establecimiento en claros del bosque**

##### **INTRODUCCIÓN**

En bosques tropicales y subtropicales, el gradiente lumínico originado por la heterogeneidad del estrato arbóreo y la dinámica de apertura y cierre de claros en el dosel, hace de la luz uno de los principales factores ambientales que afecta el establecimiento y crecimiento de las plantas (Valladares et al., 2000). Las plántulas en el sotobosque se encuentran con un entorno de luz altamente dinámico, que varía tanto espacial como temporalmente (Bloor y Grubb, 2004). Los cambios en la luz incidente se asocian con cambios en temperatura, en la velocidad del viento y en la disponibilidad de agua (Niinemets y Valladares, 2004). La capacidad de las plantas de responder a esa disponibilidad cambiante de recursos se conoce como plasticidad fenotípica. Las especies con alta plasticidad fenotípica tienen más posibilidad de supervivencia en entornos inestables, heterogéneos o de transición debido a su capacidad de aclimatarse morfológica, fisiológica y bioquímicamente, para superar los estreses ambientales (Valladares et al., 2005). Es esperable que, cuando las plantas crecen en diferentes ambientes, la plasticidad en ciertos rasgos relacionados con la adquisición de recursos (*i.e* cambios que mejoran la absorción de agua, luz y nutrientes) ayude a mantener la estabilidad (robustez) en otros rasgos que indican el estado fisiológico de la planta (*i.e* acumulación total de peso seco, fotosíntesis). Los rasgos fisiológicos solo cambian si se produce estrés o daño, por lo que es esperable que las especies que tienen mayor plasticidad en la aclimatación tengan mayor robustez en el peso seco total.

Por lo tanto, conocer la capacidad de aclimatación de una especie a los microambientes que se generan en el bosque permite interpretar su dinámica de regeneración natural. Además, la alta plasticidad fenotípica es una característica importante que debe tener una especie a plantar para restaurar bosques degradados, ya que estos ambientes tienen espacios sin cobertura de dosel y, por lo tanto, son estresantes para las plantas (Vilhar y Simončič, 2012). En el caso de *A. angustifolia*, que su regeneración espontánea no se observa en el bosque nativo, su plantación dentro del

bosque puede ser una herramienta que permita reintroducirla en el paisaje. En el capítulo 2 describimos que la especie tiene baja capacidad de aclimatación a la cobertura. Además, aunque la información sobre la dinámica de los bosques de *A. angustifolia* es escasa y en cierta medida contradictoria, la distribución geográfica de la especie coincide con las áreas de asentamiento humano, que pudieron haber favorecido su expansión y abundancia en el pasado, porque la especie era plantada luego de la roza y quema del bosque, alrededor de las casas para alimento y como culto (Bitencourt y Krauspenhar, 2006; Sedrez dos Reis et al., 2014). Es así que, el fuego posee importancia en la regeneración de la especie (Souza, 2007). En este sentido, los claros del bosque generan gradientes de luz, que a su vez se relacionan con diferente disponibilidad de otros factores. En claros del bosque, el contenido de agua del suelo es más bajo, mientras que la temperatura del aire y del suelo y la turbulencia del aire son más altas que en aquellos microambientes con cobertura continua del dosel (Ashton, 1992). Además, las condiciones ambientales en los claros cambian rápidamente debido a que la vegetación recoloniza el espacio abierto después de disturbios de magnitud intermedia (Hart y Kleinman, 2018). Es por lo tanto importante evaluar la capacidad de establecimiento de *A. angustifolia* y determinar si la baja plasticidad fenotípica afecta su capacidad de establecimiento en el bosque nativo. *Cabrlea canjerana* es una especie de valor económico y ecológico de la selva Paranaense, con altas tasas de regeneración natural en el Bosque húmedo de Araucaria. La comparación de *A. angustifolia* con *C. canjerana*, una especie con altas tasas de regeneración natural y de elevada plasticidad fenotípica a diferentes coberturas de dosel (Tabla anexa 4.1), nos puede permitir interpretar la relevancia de la capacidad de aclimatación en el éxito de ocupación de los claros.

Para comparar especies y poblaciones es necesario cuantificar la plasticidad fenotípica (Valladares et al., 2006). Se han empleado al menos 17 índices diferentes para cuantificar la plasticidad fenotípica y la mayoría de ellos fueron analizados mediante experimentos con macetas. La mayoría de esos índices no pueden ser estandarizados a través de rasgos o comparados entre diferentes especies, por lo que resulta difícil la comparación entre estudios (Gratani, 2014). Además, las medidas de plasticidad fenotípica están fuertemente relacionadas con el contexto y no son comparables entre estudios en los que se han utilizado diferentes gradientes y / o especies. Pocos estudios abogan por comparar el grado de coincidencias entre los

índices. Un ejemplo es la comparación de muchos índices de plasticidad en plántulas leñosas en respuesta a la luz, que permitió clasificar los genotipos de acuerdo con su plasticidad (Valladares et al., 2006). Sin embargo, no hay estudios que evalúen el grado de coincidencia entre los índices de plasticidad aplicados en experimentos de macetas y de campo, y que relacionen la plasticidad con el establecimiento de las plantas en el bosque.

El objetivo fue comparar la plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura de *A. angustifolia* con otra especie nativa del bosque atlántico con buenas tasas de regeneración, requerimientos intermedios de cobertura y alta plasticidad fenotípica (*Cabralea canjerana*) y determinar su implicancia en el establecimiento de *A. angustifolia* bajo diferentes niveles de cobertura.

Hipótesis: La plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura de *A. angustifolia* es baja en comparación a la plasticidad fenotípica de *C. canjerana*. La baja plasticidad de *A. angustifolia* afecta negativamente su establecimiento y regeneración en el bosque.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Área de estudio y producción de plantas*

El estudio se llevó a cabo en un remanente de bosque nativo en el Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB). Las plantas de *Araucaria angustifolia* y *Cabralea canjerana* para ambos experimentos fueron producidas en contenedores en invernáculo semi-cubierto ( $40 \pm 8\%$  de reducción de PAR respecto al sol pleno) a partir de semillas recolectadas de diferentes árboles madres en el CAMB (Figura anexa 3.1).

### *Experimento en macetas: sol pleno vs cobertura del dosel*

El cálculo de la plasticidad fenotípica en macetas se hizo a partir de los datos obtenidos en el experimento de *A. angustifolia* en macetas (Capítulo 2), y de un experimento llevado a cabo en macetas en las mismas condiciones con *C. canjerana* en el año 2012-2013 (Moretti et al., 2019b). En el experimento en macetas de *C. canjerana*, se trasplantaron plantas de ocho meses de edad en macetas de 7 litros con una mezcla de tierra del bosque y compost de corteza de pino en relación 1: 1. Treinta y

cuatro plantas de *C. canjerana* se dispusieron bajo la cobertura del dosel de un remanente de bosque nativo, y otras 34 fueron puestas en un área abierta a sol pleno (sin cobertura de dosel). Los sitios donde se pusieron las plantas, tanto a sol pleno como a bajo la cobertura del dosel, fueron los mismos para ambos experimentos. Las variables ambientales que describen ambas condiciones fueron medidas de la misma forma en ambos experimentos (Tabla 3.1) y se encuentran detallados en el capítulo 2. La altura media  $\pm$  error estándar de las plantas al inicio del experimento fue de  $28 \pm 4$  cm para *A. angustifolia* y  $15 \pm 2$  cm para *C. canjerana*. Aunque los experimentos se llevaron a cabo en diferentes años, las condiciones climáticas fueron similares y sirven para comprender y comparar la plasticidad de cada especie en condiciones contrastantes (sol pleno vs cobertura del dosel) (Figura 1.2 y 1.3). Las mediciones morfológicas y fisiológicas se hicieron seis meses después de la aclimatación a sol pleno o a la cobertura del dosel durante el verano en cinco plantas de *A. angustifolia* y seis plantas de *C. canjerana* por tratamiento. Las variables medidas en los experimentos de maceta fueron: altura total de la planta (altura), cociente de robustez (SQ) (altura total: diámetro del cuello), relación entre el peso seco del vástago y el peso seco de la raíz (vástago: raíz), peso seco total (PS total), área foliar total (AF), área foliar específica (AFE), densidad estomática, concentración de clorofila total, relación entre clorofila a y b (clorofila a: b), rendimiento cuántico máximo del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) después de 30 minutos de aclimatación a la oscuridad y la tasa de transporte de electrones del fotosistema II al mediodía (ETR). Las metodologías utilizadas para medir todos los rasgos fueron las mismas para todos los experimentos y se describen en la sección ‘experimento en claros del bosque’. Una metodología más específica utilizada en los experimentos en macetas se encuentra detallada en Moretti et al (2019) (*C. canjerana*) y en el capítulo 2 de esta tesis (*A. angustifolia*).

La plasticidad se calculó para cada especie en cada rasgo medido. Para comparar la aclimatación a la cobertura del dosel y a sol pleno, la plasticidad se calculó como la pendiente de la norma de reacción, que es la pendiente de la regresión entre las medias estandarizadas de cada rasgo y el ambiente (Valladares et al., 2006). En este caso, el ambiente se definió como la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) estandarizado al mediodía.

$$\text{Pendiente de la norma de reacción} = (X_{SP} - X_{CD}) / (A_{SP} - A_{CD})$$

Donde  $X_{SP}$  y  $X_{CD}$  son las medias estandarizadas de cada rasgo a sol pleno y bajo la cobertura del dosel respectivamente y,  $A_{SP}$  y  $A_{CD}$  es la PPFD estandarizada al mediodía a sol pleno y bajo la cobertura del dosel respectivamente ( $1791 \pm 36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para sol pleno y  $213 \pm 71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bajo la cobertura del dosel en *A. angustifolia*, y  $1793 \pm 59 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para sol pleno y  $88 \pm 7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bajo la cobertura del dosel en *C. canjerana*) (Tabla 3.1). Las medias de cada rasgo se estandarizaron por la media general de ese rasgo para comparar rasgos con diferentes magnitudes.

Para comparar la plasticidad general entre especies (Sánchez-Gómez et al., 2006), el valor absoluto de la pendiente de la norma de reacción de los rasgos morfológicos estandarizados por tamaño (vástago: raíz, AFE y SQ) y rasgos fisiológicos (concentración de clorofila total, clorofila a: b, ETR, Fv/Fm y densidad estomática) fueron analizados por ANOVA no paramétrico.

**Tabla 3.1** Variables ambientales de cada experimento en macetas. Densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa (%) y la relación rojo: rojo lejano, medidas al mediodía en 15 plantas de *A. angustifolia* y en 34 plantas de *C. canjerana* por tratamiento.

Variable	<i>A. angustifolia</i>		<i>C. canjerana</i>	
	Sol pleno (media $\pm$ EE)	Dosel (media $\pm$ EE)	Sol Pleno (media $\pm$ EE)	Dosel (media $\pm$ EE)
PPFD	$1791 \pm 36$	$213 \pm 71$	$1793 \pm 59$	$88 \pm 7$
Temperatura del aire	$27 \pm 0,4$	$28 \pm 0,5$	$27 \pm 0,6$	$28 \pm 0,7$
Humedad relativa	$32 \pm 2$	$39 \pm 1$	$34 \pm 2$	$39 \pm 2$
Rojo: Rojo lejano	$0,98 \pm 0,01$	$0,61 \pm 0,03$	$0,99 \pm 0,02$	$0,51 \pm 0,03$

#### *Experimento en claros del bosque*

En el área de estudio se seleccionaron seis claros naturales de 194 a 293  $\text{m}^2$  con aperturas de dosel de 21 a 38 % (Tabla 3.2). Los claros elegidos representan tamaños de claros medios (*i.e* tamaño y apertura de dosel) que pueden encontrarse en bosques subtropicales producidos por la caída de un árbol grande. El tamaño de los claros se estimó como el área de una elipse; los ejes principales se midieron de norte a sur y de este a oeste con cinta métrica. La apertura de dosel y la luz total transmitida se estimó con fotos hemisféricas tomadas en el centro de cada claro al inicio y al final las mediciones que se presentan. Las fotografías se tomaron antes del amanecer, para evitar

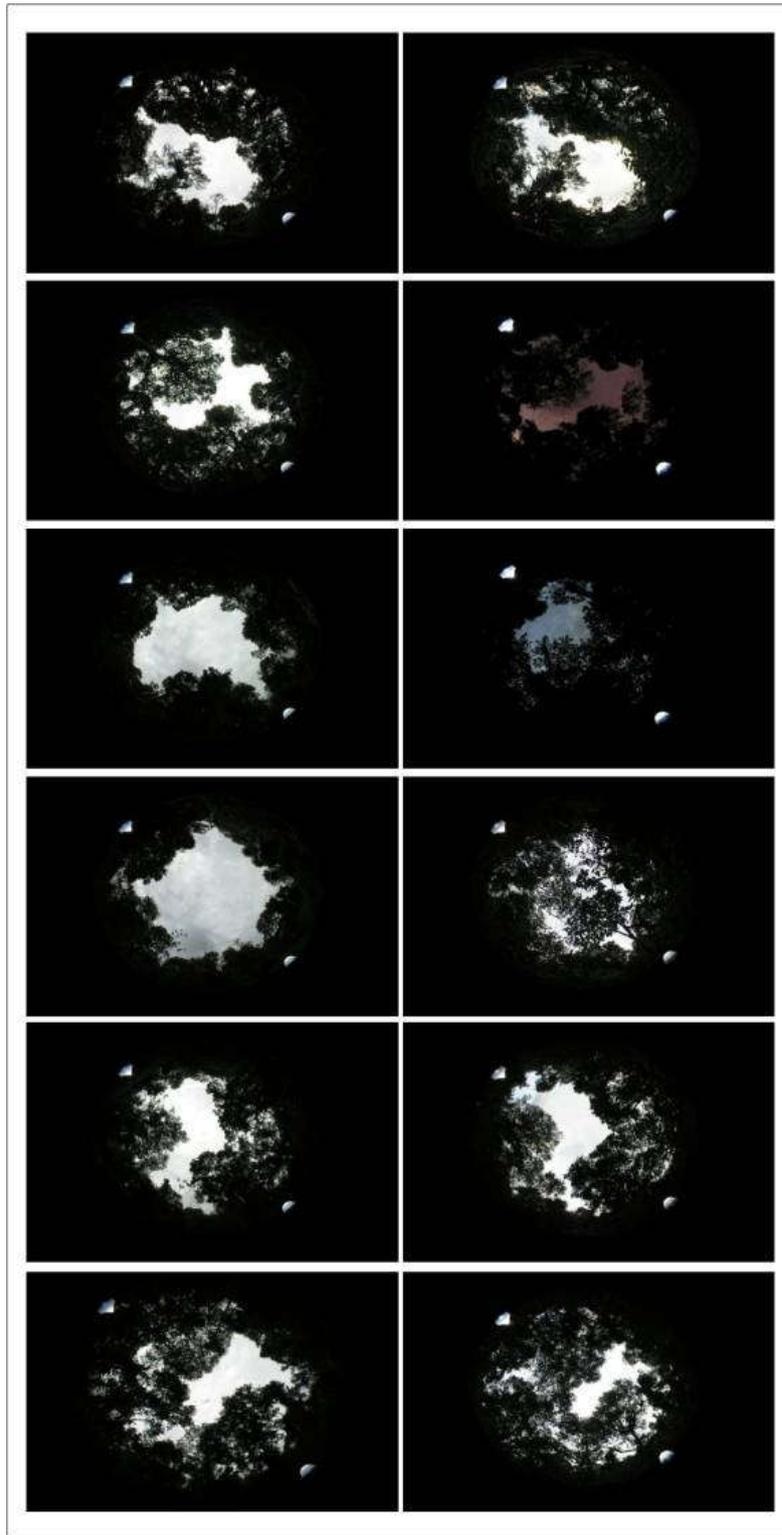
distorsiones por los rayos solares, con una lente Nikon FC-E9 de ojo de pez de 180° con un sistema SML-6 autonivelante de 1 m de altura, Delta T Devices, adaptado a la cámara digital Nikon Coolpix 8400 con un adaptador Nikon UR-E16 y luego analizadas con el software GLA (Gap Light Analyzer) (Frazer et al., 1999) (Figura 3.1). En noviembre de 2015, se plantaron en cada claro 40 plantas de *C. canjerana* y 41 plantas de *A. angustifolia*. Las plantas de cuatro meses de edad de ambas especies se plantaron a modo de grilla (2 m x 2 m) alternando las especies sistemáticamente. Al momento de la plantación la altura media  $\pm$  el error estándar fue de 21 $\pm$ 4 cm para *A. angustifolia* (n=246) y de 11 $\pm$ 3 cm para *C. canjerana* (n=240). La temperatura y la humedad relativa media del aire se registró en el centro de los claros cada 2 horas a lo largo del experimento con sensores Hygro button (Plug & Track, Willems, Francia) (Tabla 3.3).

**Tabla 3.2** Superficie de cada claro, estimada a partir de una elipse con los dos diámetros medidos con cinta métrica al inicio del experimento, y la apertura de dosel y la luz total transmitida estimadas con fotografías hemisféricas de los seis claros plantados con *A. angustifolia* y *C. canjerana* al inicio y al final del experimento (42 meses).

Claro	Área (m <sup>2</sup> )	Inicio		Final	
		Apertura de dosel (%)	Luz total transmitida (%)	Apertura de dosel (%)	Luz total transmitida (%)
1	293,0	20,9	24,3	20,6	34,6
2	264,5	21,4	32,3	16,5	23,0
3	194,7	27,9	42,1	13,8	18,1
4	222,1	38,0	50,5	19,0	32,3
5	214,9	25,1	46,3	24,5	32,7
6	220,3	23,2	30,5	21,6	27,6

**Tabla 3.3** Temperatura del aire y humedad relativa al mediodía en los claros a lo largo del experimento. Medias y desvío estándar (DE) de los valores diarios de cada periodo.

Meses	Temperatura (°C)			Humedad relativa (%)		
	media $\pm$ DE	mínima	máxima	media $\pm$ DE	mínima	máxima
6	26 $\pm$ 7	10	39	71 $\pm$ 20	22	100
12	21 $\pm$ 5	9	40	74 $\pm$ 21	28	100
18	28 $\pm$ 5	16	39	68 $\pm$ 20	25	100
24	24 $\pm$ 6	5	38	66 $\pm$ 23	19	100
30	27 $\pm$ 4	17	38	72 $\pm$ 19	27	100
36	19 $\pm$ 5	7	36	82 $\pm$ 17	34	100
42	28 $\pm$ 5	18	37	73 $\pm$ 21	29	100



**Figura 3.1** Fotos hemisféricas tomadas al amanecer al inicio (izquierda) y al final del ensayo (derecha) en los seis claros plantados con *A. angustifolia* y *C. canjerana*.

*Mediciones morfológicas y fisiológicas en claros*

La supervivencia se registró contando las plantas vivas cada seis meses. Se midió altura, con cinta métrica, y diámetro del cuello, con calibre digital, en todas las plantas cada seis meses. La última medición reportada fue a los 42 meses después de plantadas. A los 30 meses de plantadas, se midieron características relacionadas a la adquisición de luz, el estado fisiológico y la tolerancia al estrés como indicadores de plasticidad fenotípica. Los rasgos morfológicos y fisiológicos se midieron en 24 individuos por especie, seleccionados por su posición dentro del claro, *i.e* por su diferente incidencia de la luz al mediodía. El coeficiente de esbeltez (SQ) se calculó como la relación entre la altura y el diámetro del cuello. El área foliar específica (AFE) se determinó sobre la última hoja superior expandida. La hoja se cortó, escaneó y luego se calculó el área con el software Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update (Liu et al., 2001). El AFE se obtuvo relacionando el área foliar con su peso seco luego de secar en estufa a 65 °C hasta peso constante. La clorofila a, clorofila b y la clorofila total se extrajo desde una sección de hoja intacta de 6,25 mm<sup>2</sup> para *A. angustifolia* y 19,6 mm<sup>2</sup> para *C. canjerana* en 1 ml de N, N-dimetilformamida (DMF) por 48 hs (Inskeep y Bloom, 1985) en una muestra por planta. La absorbancia se leyó a 664 y 647 nm de longitud de onda (Wellburn, 1994) con un espectrofotómetro (UV-160A, Shimadzu, Kyoto, Japón). La relación clorofila a: b se calculó e interpretó como cambios en la aclimatación de la proporción del complejo de antenas respecto a los centros de reacción del fotosistema, ya que la clorofila b está presente principalmente en los complejos de captación de luz (Hallik et al., 2012). La concentración de clorofilas se expresó en base al área foliar ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ). La tasa de transporte de electrones (ETR) ( $\mu\text{moles e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y el rendimiento cuántico máximo (Fv/Fm) del fotosistema II se determinaron con un medidor de la fluorescencia modulada de la clorofila y el método del pulso saturante (FMSII, Hansatech, Norfolk, Reino Unido) respectivamente. ETR se midió sobre la última hoja superior totalmente expandida, en condiciones naturales de luz de 11 a 13 horas de un día totalmente despejado. Fv/Fm se midió sobre la misma hoja luego de ser aclimatada a la oscuridad por 30 minutos para garantizar que los mecanismos de disipación no fotoquímicos se encontraran relajados. La densidad estomática se midió en improntas de hojas hechas con esmalte transparente en una hoja por planta. Se hicieron improntas en la cara abaxial de las hojas en *C. canjerana* y en la cara adaxial de las hojas en *A. angustifolia*

por presentar mayor densidad estomática (Capítulo 2). Se tomaron fotografías digitales y se contaron los estomas con el software Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update.

#### *Cálculo del índice de plasticidad en los claros: ESPIid*

Para analizar la respuesta a un gradiente continuo de cobertura, el índice de plasticidad se calculó como un índice de plasticidad ambientalmente estandarizado para distancias individuales (ESPIid) (Valladares et al., 2006) que mide la distancia euclídea media entre plantas considerando el rasgo medido y el ambiente. La variable elegida para describir el ambiente al momento de la plantación fue la PPFd, medida con ceptómetro (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) arriba del ápice de cada planta al mediodía de un día despejado. Si bien la luz incidente arriba de cada planta varió a lo largo de los 42 meses de medición, por la dinámica natural de repoblación de los claros, esta medición fue elegida porque es un descriptor del microambiente seleccionado para realizar la plantación. Es importante resaltar que los cambios en la luz se asociaron con cambios en las temperaturas del aire y del suelo y en el contenido de agua del suelo (Moretti et al., 2019b).

#### *Análisis de datos*

En el experimento en claros, las plantas se dividieron en cuatro rangos de PPFd al mediodía (<10, 10-50, 50-150 y >150  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). La altura se analizó con modelos lineales generales y mixtos ( $p < 0,05$ ), con especies, rango de PPFd y fecha (meses después de la plantación) como factores fijos y el claro como factor aleatorio para cada especie. Los factores fijos podrían explicar la altura de las plantas. En cambio, el factor aleatorio es el factor que pudo explicar parte de la variabilidad observada, por lo que se tuvo en cuenta en el modelo, pero no se quiso analizar su efecto en la altura de la planta. La varianza se modeló en las variables en que se detectó heterocedasticidad. La altura media a los 42 meses de plantadas se comparó con la prueba de Bonferroni ( $p < 0,05$ ). La supervivencia también a los 42 meses se analizó mediante regresión logística, con la luz incidente sobre cada planta al mediodía (PPFd) al momento de plantación como variable predictora ( $p < 0,05$ ). Mediante regresión simple con PPFd como variable predictora se evaluó la capacidad de predecir la altura a los 42 meses. Luego, se ajustaron todos los modelos posibles en regresiones múltiples con las siguientes

variables predictoras: AFE (área foliar específica), PPFD (densidad de flujo fotónico fotosintético), ETR (tasa de transporte de electrones), clorofila total, la relación clorofila a: b y la densidad estomática. Se seleccionó el modelo con menor AIC (Criterio de información de Akaike) para cada especie.

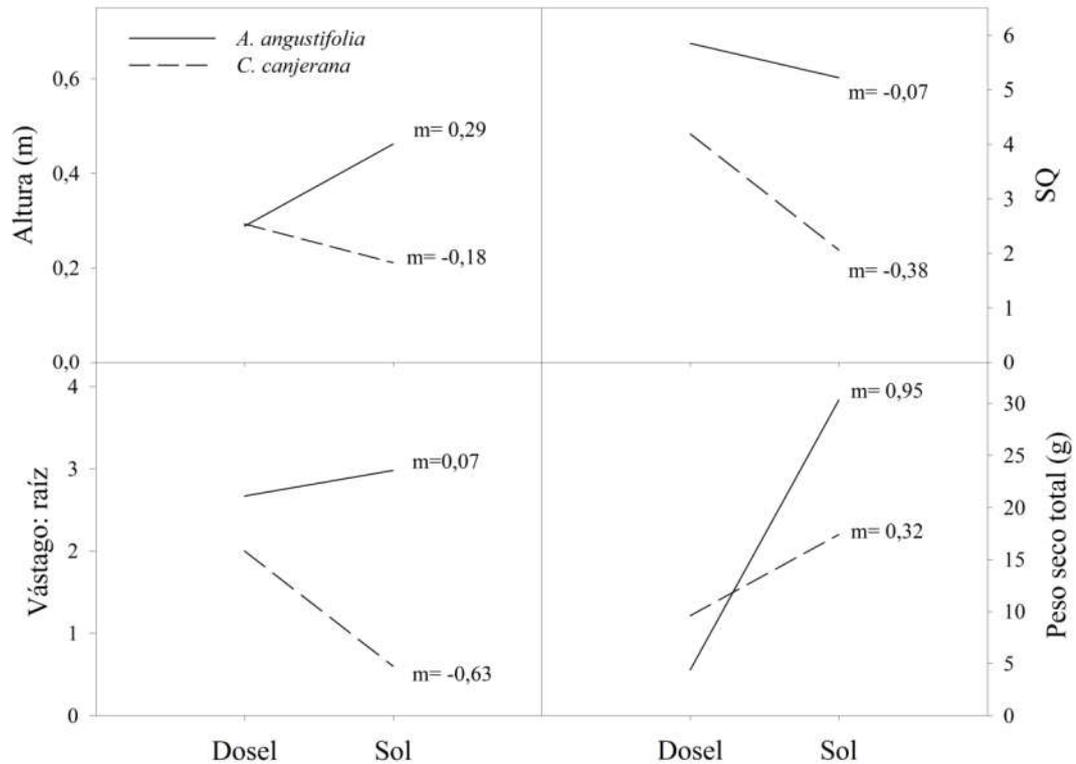
Los índices de plasticidad (pendiente de la norma de reacción y ESPI<sub>id</sub>) se analizaron mediante ANOVA no paramétrico. Se hizo el análisis de Kruskal-Wallis y la diferencia entre especies se consideró significativa si  $p < 0,05$ . Para comparar la plasticidad general entre especies (Sánchez-Gómez et al., 2006), el ESPI<sub>id</sub> de los rasgos morfológicos estandarizados por tamaño (AFE y SQ) y los rasgos fisiológicos (concentración total de clorofila, clorofila a: b, ETR y densidad estomática) fueron analizados por ANOVA no paramétrico. Todos los análisis se llevaron a cabo con el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

## **RESULTADOS**

### *Plasticidad en respuesta a la cobertura del dosel y a sol pleno (experimento en macetas)*

En el experimento en macetas, la supervivencia de *A. angustifolia* fue del 100% a sol pleno y del 40% bajo la cobertura del dosel, mientras que la supervivencia de *C. canjerana* fue del 100% en ambas condiciones. En los rasgos evaluados, cada especie cambió en diferente magnitud o no cambió en respuesta a la cobertura (Tabla anexa 3.1). En relación con el tamaño total de la planta, la pendiente de la norma de reacción (plasticidad) de la altura en *A. angustifolia* fue en la dirección opuesta de *C. canjerana* pero con una magnitud similar (Figura 3.2): la altura de *A. angustifolia* fue mayor a sol pleno que bajo la cobertura del dosel, mientras que la altura de *C. canjerana* fue mayor bajo la cobertura del dosel que a sol pleno. Las plantas de *C. canjerana* tuvieron plasticidad en SQ mientras que las de *A. angustifolia* tuvieron el mismo SQ en ambas condiciones de cobertura (Figura 3.2). La plasticidad en la relación vástago: raíz fue diferente entre especies (Figura 3.2): *C. canjerana* cambió significativamente la relación vástago: raíz entre las condiciones de cobertura, mientras que *A. angustifolia* no tuvo plasticidad en este rasgo. La robustez en el peso seco total fue mayor en *C. canjerana* que en *A. angustifolia* (Figura 3.2): el peso seco total de *C. canjerana* fue similar en

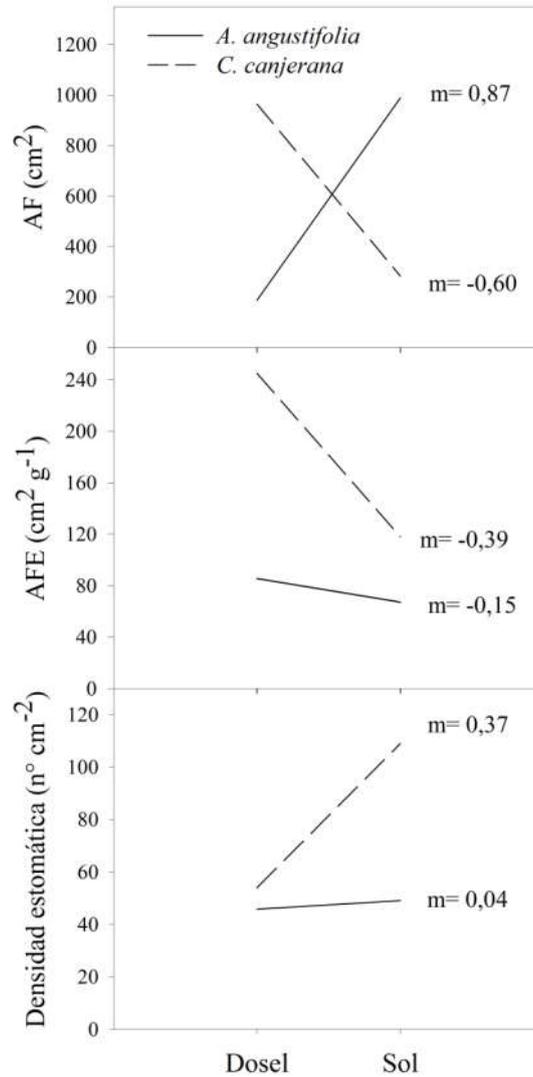
ambas condiciones, mientras que en *A. angustifolia* fue notablemente más alta a sol pleno que bajo la cobertura del dosel.



**Figura 3.2** Rasgos morfológicos en plantas de *C. canjerana* y *A. angustifolia* a sol pleno y bajo la cobertura del dosel después de seis meses de aclimatación. Altura (m); cociente de esbeltez (SQ); relación entre el peso seco del vástago y la raíz y peso seco total (g). La pendiente de la norma de reacción (m) para cada especie se calculó con la media estandarizada de cada rasgo en relación con PPFd estandarizada al mediodía en cada ambiente. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias.

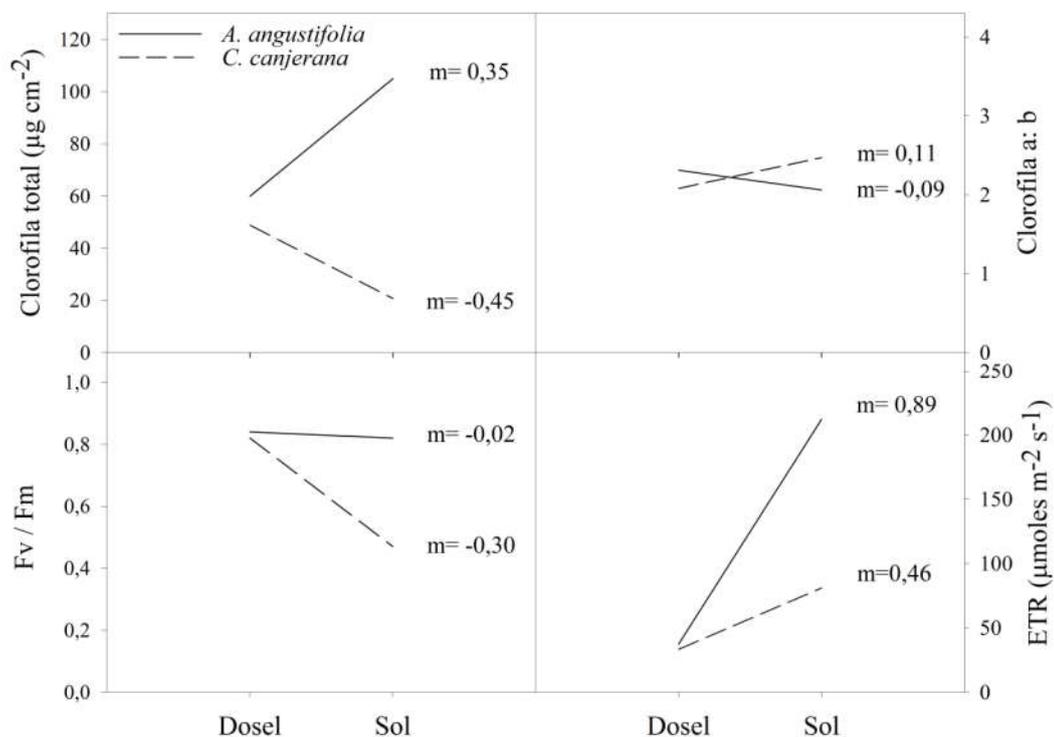
A nivel foliar, las especies también fueron diferentes en plasticidad. La plasticidad en el área foliar fue similar en ambas especies, pero en la dirección opuesta (Figura 3.3): el área foliar de *A. angustifolia* fue mayor a sol pleno, mientras que en *C. canjerana* bajo la cobertura del dosel. Las plantas de *C. canjerana* tuvieron plasticidad en AFE (Figura 3.3) y densidad estomática (Figura 3.3), mientras que las de *A. angustifolia* tuvieron AFE y densidad estomática estables en ambas condiciones. Además las plantas de *C.*

*canjerana* tuvieron un AFE más alto y una menor densidad estomática bajo la cobertura del dosel que a sol pleno.



**Figura 3.3** Rasgos morfológicos de *C. canjerana* y *A. angustifolia* a sol pleno y bajo cobertura del dosel después de seis meses de aclimatación. Área foliar (AF) (cm<sup>2</sup>); área foliar específica (AFE) (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) y densidad estomática (n° cm<sup>-2</sup>). La pendiente de la norma de reacción (m) para cada especie fue calculada con la media estandarizada de cada rasgo en relación con PPFD estandarizada al mediodía en cada ambiente. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias.

La plasticidad en la concentración de clorofila fue mayor en *C. canjerana* que en *A. angustifolia* y en la dirección opuesta (Figura 3.4): *A. angustifolia* tuvo una mayor concentración de clorofila a sol pleno, mientras que *C. canjerana* tuvo una mayor concentración de clorofila bajo la cobertura del dosel. La plasticidad en la proporción de clorofila a: b fue baja en ambas especies (Figura 3.4): *C. canjerana* tuvo una proporción más alta a sol pleno que bajo la cobertura del dosel, mientras que *A. angustifolia* tendió a cambiar en la dirección opuesta. La robustez en Fv/Fm fue mayor en *A. angustifolia* que en *C. canjerana* (Figura 3.4): *C. canjerana* tuvo menor Fv/Fm a sol pleno, mientras que *A. angustifolia* tuvo similar Fv/Fm para ambas condiciones de cobertura. La plasticidad en ETR fue mayor en *A. angustifolia* que en *C. canjerana* (Figura 3.4).



**Figura 3.4** Rasgos fisiológicos de *C. canjerana* y *A. angustifolia* a sol pleno y bajo la cobertura del dosel después de seis meses de aclimatación. Clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); relación clorofila a: b; máximo rendimiento cuántico del fotosistema II (Fv/Fm) y tasa de transporte de electrones del fotosistema II (ETR) ( $\mu\text{moles e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). La pendiente de la norma de reacción (m) para cada especie fue calculada con la media estandarizada de cada rasgo en relación PPFd estandarizada al mediodía en cada ambiente. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias.

Considerando todas las pendientes de la norma de reacción de los rasgos morfológicos y fisiológicos estandarizados por tamaño, *C. canjerana* tuvo más plasticidad general (media = 0,38; mediana = 0,38) que *A. angustifolia* (media = 0,21; mediana = 0,079) (Kruskal-Wallis,  $H = 4,86$ ;  $p = 0,028$ ).

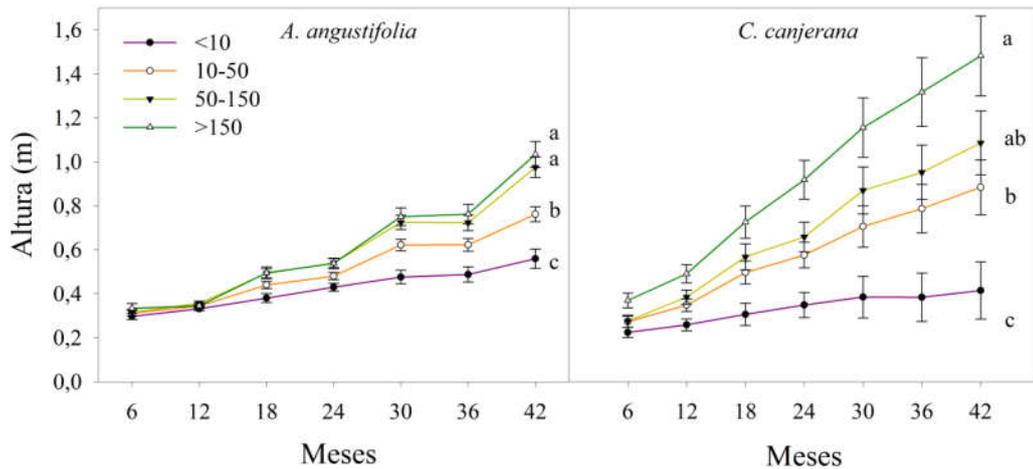
*Plasticidad en respuesta a un gradiente continuo de cobertura (experimento en claros)*

En el experimento en claros, a los 6 meses de plantación la mortalidad media fue del 60 % y 50 % en *A. angustifolia* y *C. canjerana* respectivamente. Luego de ese periodo se hizo una reposición de fallas y 42 meses después de la plantación, la supervivencia fue cercana al 80% para las dos especies. La mortalidad de *A. angustifolia* y *C. canjerana* fue mayor en microambientes con menos de  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de PPFD incidente al mediodía (Tabla 3.4). La mortalidad en *A. angustifolia* se relacionó con PPFD al mediodía, mientras que en *C. canjerana* la relación no fue significativa.

**Tabla 3.4** Mortalidad (%) en los claros a los 42 meses de la plantación para cada rango de luz disponible al mediodía en los seis claros

	Densidad de flujo fotónico fotosintético ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )				Regresión logística (mortalidad vs PPFD)
	<10	10-50	50-150	>150	
<i>A. angustifolia</i>	29,0	13,9	10,4	7,1	Wald $X^2 = 3,93$ ; $p = 0,047$
<i>C. canjerana</i>	25,8	19,1	0,2	16,0	Wald $X^2 = 1,38$ ; $p = 0,240$

A lo largo de los 42 meses las tasas de crecimiento más altas de ambas especies se registraron en microambientes con mayor PPFD (Tablas anexas 3.2 y 3.3). Al final del experimento, ambas especies fueron más altas en microambientes con mayor PPFD. La diferencia entre las alturas medias de cada rango lumínico fue más amplia en *C. canjerana* (0,41 a 1,48 m) que en *A. angustifolia* (0,56 a 1,03 m) (Figura 3.5).



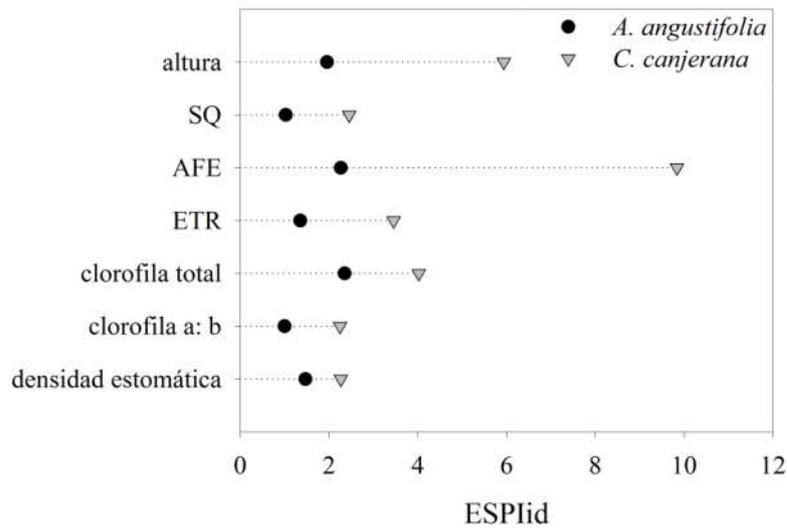
**Figura 3.5** Altura de las plantas en los claros a lo largo de los 42 meses de plantadas, por rangos de PPFd al mediodía: menos de  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (<10), entre 10 y  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (10-50), entre 50 y  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (50-150) y más de  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (>150). Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las cuatro medias.

En los claros, la plasticidad de *C. canjerana* fue mayor que la de *A. angustifolia* en todos los rasgos morfológicos y fisiológicos. Entre los rasgos morfológicos, la altura y el AFE fueron los rasgos con más plasticidad en ambas especies. Entre los rasgos fisiológicos a nivel de hoja, la clorofila total por área de hoja fue el rasgo con más plasticidad para ambas especies seguido de ETR (Figura 3.6). Fv/Fm en la oscuridad en *C. canjerana* se mantuvo por encima de 0,83 en todos los microambientes del claro. Fv/Fm en la oscuridad en *A. angustifolia* en los claros no se midió porque no se registraron daños en el aparato fotosintético en condiciones de cobertura extrema en el experimento de maceta (sol pleno y cobertura del dosel) (Figura 3.4). Por lo tanto, no se esperaba daño en los claros por registrar radiaciones más bajas, ya que la radiación total no superó el 50% de la condición a sol pleno (Tabla 3.2).

La plasticidad global, considerando el ESPlid de todos los rasgos incluidos en la Figura 3.6, excepto la altura total de la planta, fue mayor para *C. canjerana* (media = 4,05; mediana = 2,96) que para *A. angustifolia* (media = 1,58; mediana = 1,41) (prueba de Kruskal-Wallis,  $H = 5,77$ ,  $p = 0,015$ ).

El mejor modelo para predecir la altura de *A. angustifolia* 42 meses después de plantadas incluyó PPFd y concentración de clorofila total, ambas con pendientes positivas. Sin embargo, el mejor modelo para predecir la altura de *C. canjerana* solo

incluyó el AFE con pendiente negativa (Tabla 3.5). Aunque la altura de *A. angustifolia* también se puede predecir solo con el PPFd, la altura de *C. canjerana* no se puede predecir con PPFd, dado que el ajuste del modelo no fue significativo.



**Figura 3.6** Índice de plasticidad ambientalmente estandarizado (ESPIid) para *A. angustifolia* y *C. canjerana* en altura (cm), SQ: cociente de robustez, AFE: área foliar específica ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), ETR: tasa de transporte de electrones ( $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ), Clorofila a: b: relación entre clorofila a y b, y densidad estomática ( $\text{n}^\circ \text{cm}^{-2}$ ).

**Tabla 3.5** Modelos para predecir la altura de las especies 42 meses después de plantadas: 1) regresión simple usando solo la disponibilidad de luz al mediodía (PPFD) como variable predictora y 2) el mejor modelo considerando el AIC más bajo considerando las siguientes variables predictoras: AFE (área foliar específica), PPFd (densidad de flujo fotónico fotosintético), ETR (tasa de transporte de electrones), clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ), clorofila a: b (relación entre clorofila a y b) y densidad estomática.

		AIC	Var 1	Var 2	R <sup>2</sup>	p-valor
<i>A. angustifolia</i>	1	227,13	$\beta_1=0,08$ PPFd ( $p < 0,001$ )		0,41	< <b>0,001</b>
	2	222,28	$\beta_1=0,08$ PPFd ( $p < 0,001$ )	$\beta_2=0,64$ Clorofila total ( $p = 0,016$ )	0,54	< <b>0,001</b>
<i>C. canjerana</i>	1	274,75	$\beta_1=0,03$ PPFd ( $p = 0,489$ )		0,00	0,489
	2	269,24	$\beta_1=-0,4$ AFE ( $p = 0,020$ )		0,19	<b>0,020</b>

## **DISCUSIÓN**

### *La plasticidad fenotípica y la robustez de *A. angustifolia* y *C. canjerana**

Para analizar la supervivencia y el crecimiento es importante observar en conjunto la plasticidad y la robustez (Laitinen y Nikoloski, 2018). La plasticidad en los rasgos relacionados con la adquisición de agua, luz o nutrientes puede estar relacionada con la robustez en rasgos que representan estabilidad en la supervivencia o el crecimiento. En otras palabras, si los cambios fisiológicos y morfológicos producidos en las plantas en respuesta al estrés tienen éxito, el riesgo de morir es menor o la tasa de crecimiento se mantiene. En nuestro experimento con macetas, todos los rasgos tuvieron interacciones significativas entre las especies y la presencia o ausencia de cobertura del dosel, por lo que en ambas especies se observó una plasticidad diferente, como lo confirmó la diferencia significativa en la plasticidad general calculada con la pendiente de las normas de reacción. Las plantas de *C. canjerana* modificaron atributos fisiológicos y morfológicos para ajustarse al sol pleno y a la cobertura del dosel, de manera que el peso seco acumulado después de seis meses de aclimatación fue similar en ambas condiciones (Figura 3.2). Por otro lado, las plantas de *A. angustifolia* tuvieron menor plasticidad en los rasgos morfológicos y, como resultado el peso seco acumulado se redujo ampliamente bajo la cobertura del dosel, tal como se espera en una especie con altos requerimientos lumínicos (Beckert et al., 2014). Es así que la estabilidad en la acumulación de peso seco en *C. canjerana* puede interpretarse como el éxito en la aclimatación, que permitió a las plantas mantener un equilibrio de carbono similar en las dos condiciones. Además, la baja plasticidad de *A. angustifolia* resultó en un menor peso seco acumulado (Figura 3.2) y una mayor mortalidad (Tabla 3.4) bajo la cobertura del dosel que al sol pleno.

Los ajustes morfológicos a nivel de hoja y planta entera, como la elongación del tallo y el desarrollo de ramas, son estrategias efectivas para que las plantas crezcan en ambientes limitantes de luz (Annighöfer, 2018). Existe un compromiso para las plantas entre una mayor asignación de biomasa a las hojas, con la consiguiente mayor capacidad para capturar luz y dióxido de carbono, o una mayor asignación de biomasa a las raíces, logrando así capturar más agua y nutrientes minerales del suelo (Villar et al., 2004). La relación vástago: raíz de *C. canjerana* fue mayor bajo la cobertura del dosel que a sol pleno (Figura 3.2), con una mayor partición de biomasa hacia las hojas,

asignación que le permitió capturar más luz en un ambiente donde este recurso era limitante. En el mismo sentido, las plantas de *C. canjerana* bajo la cobertura del dosel fueron más altas y delgadas (mayor SQ) (Figura 3.2), característica que les permitió interceptar más luz con menor inversión de carbono que a sol pleno. Por el contrario, la relación vástago: raíz y SQ de *A. angustifolia* fueron similares en ambas condiciones de cobertura. Como la altura y el peso seco total fueron menores bajo la cobertura del dosel, es evidente que *A. angustifolia* no tuvo la capacidad de ajustar ni la relación vástago: raíz ni la esbeltez del vástago. La consecuencia fue una marcada disminución en el crecimiento porque, bajo dosel, las plantas no pudieron interceptar suficiente luz, como lo demuestra la pronunciada pendiente de ETR entre las plantas a sol pleno y a la sombra del dosel (Figura 3.4).

A nivel de hoja, las plantas de *C. canjerana* a sol pleno tuvieron AFE baja (Figura 3.3), probablemente relacionado a un parénquima de empalizada grueso (multicapa) (Dörken y Lepetit, 2018), y se observó algún tipo de daño en el aparato fotosintético por la reducción de Fv/Fm (Figura 3.4). Las hojas más gruesas pueden ayudar a disminuir el fotodaño y la fotoinhibición, ya que las células fotosintéticas están protegidas por las capas superiores de las células (de Souza Lopes et al., 2019). Por otro lado, las hojas bajo la cobertura del dosel desarrollaron una mayor AFE, lo que aumentó el área de la hoja por unidad de masa foliar y contribuyó a aumentar la captura general de luz. El AFE de *A. angustifolia* fue similar en ambas condiciones, es decir, esta especie no tuvo la capacidad de aclimatar las hojas para aumentar la captura de luz bajo la cobertura del dosel. Además, *A. angustifolia* no sufrió por exceso de luz, ya que Fv/Fm fue máximo en las plantas aclimatadas a sol pleno, así como en las plantas aclimatadas a la cobertura del dosel. Dentro de los claros, el AFE fue el rasgo con mayor plasticidad fenotípica en *C. canjerana* (Figura 3.6), en comparación con *A. angustifolia*. Estos resultados eran esperables dado que, por lo general, la plasticidad morfológica de las hojas es mayor en angiospermas que en coníferas y en especies tolerantes a la sombra respecto a especies intolerantes a la sombra (Niinemets y Valladares, 2004).

Además de la plasticidad morfológica, las plantas exhiben plasticidad fisiológica en respuesta al ambiente lumínico. La absorción de la luz incidente depende de la cantidad y el tipo de pigmentos en las hojas. A baja irradiación, las plantas aumentan la concentración de clorofila por unidad de masa foliar y disminuyen la proporción de clorofila a:b, lo que refleja un aumento en la proporción de clorofila en los complejos de

captación de luz y una disminución en los complejos del fotosistema II (Hallik et al., 2012). La mayor concentración de clorofila total y la relación clorofila a: b en *C. canjerana* bajo la cobertura del dosel es un fuerte indicador de la mayor inversión en el complejo de antenas de captación de luz. Sin embargo, su disminución a sol pleno puede interpretarse como un mecanismo eficaz para disipar el exceso de energía absorbida en los fotosistemas, proporcionando así una mayor protección contra la fotoinhibición por el exceso de energía (Kitajima y Hogan, 2003). Una disminución en el rendimiento cuántico máximo del fotosistema II ( $F_v/F_m$ ) de *C. canjerana* es otra evidencia de protección contra la fotoinhibición a sol pleno. Por el contrario, en *A. angustifolia* la concentración de clorofila total a sol pleno fue mayor que bajo la cobertura del dosel, lo que implica una mayor inversión en el complejo de antenas de captación de luz bajo irradiancias altas y no como una estrategia de aclimatación a la sombra. Posiblemente, la menor concentración de clorofila bajo la cobertura del dosel indica que las plantas estuvieron estresadas por falta de luz y se produjo una reducción de la biosíntesis de clorofila, como se observó en otra conífera intolerante a la sombra (Razzak et al., 2017). No hubo evidencia de fotoinhibición en *A. angustifolia* a sol pleno ya que  $F_v/F_m$  fue similar en ambas condiciones de cobertura. Por lo tanto, las plantas fueron capaces de utilizar un alto nivel de irradiación. Finalmente, la aclimatación y la robustez bajo la cobertura del dosel fueron mayores en *C. canjerana*, angiosperma de sucesión intermedia, que en *A. angustifolia*, conífera pionera.

Desde otro punto de vista, la capacidad de las plantas de colonizar entornos más sombreados está vinculada con una mejora en la supervivencia en lugar de maximizar la ganancia de carbono (Sánchez-Gómez et al., 2006). En este sentido, *C. canjerana* tuvo una estrategia conservadora respecto al uso de los recursos, ya que modificó muchos rasgos morfológicos y fisiológicos para mejorar el uso de la luz, el crecimiento y la supervivencia bajo cobertura del dosel. Además, *C. canjerana* a sol pleno se aclimató para evitar daños por exceso de luz y deshidratación (Moretti et al., 2019b). Por otro lado, *A. angustifolia* tuvo una estrategia oportunista respecto al uso de los recursos, porque realizó pocos ajustes morfológicos y fisiológicos, pero tuvo la capacidad de crecer si la disponibilidad de luz era alta. Además, *A. angustifolia* también fue considerada oportunista en función de su tasa de crecimiento temprano en una plantación de área abierta en Brasil (Topanotti et al., 2019).

### *Comparación entre índices de plasticidad*

La pendiente de la norma de reacción es una forma inmediata de explorar la plasticidad fenotípica y generalmente se representa por la pendiente de la regresión entre los valores de un rasgo en diferentes entornos contra un descriptor numérico del ambiente. Con fines comparativos, la magnitud de la plasticidad fenotípica se puede evaluar como la pendiente de la norma de reacción del rasgo, suponiendo cambios lineales entre entornos. Sin embargo, las respuestas al entorno son generalmente complejas y no lineales (Valladares et al., 2006). En este sentido, evaluamos dos índices de plasticidad para comparar *A. angustifolia* y *C. canjerana*. En el experimento en macetas, analizamos la pendiente de la norma de reacción entre la condición de sol pleno y cobertura del dosel. Luego, en los claros del bosque, analizamos el índice de plasticidad ambientalmente estandarizado (ESPI<sub>id</sub>), que permite la comparación entre especies en un continuo de valores ambientales. Tanto la pendiente de la norma de reacción como el ESPI<sub>id</sub> permiten comparar la plasticidad entre especies. A pesar de las diferencias en los ambientes y el lapso de aclimatación, todos los rasgos tuvieron mayor plasticidad en *C. canjerana* que en *A. angustifolia*, tanto en la pendiente de la norma de reacción como en ESPI<sub>id</sub>, excepto ETR y la altura total. La plasticidad fenotípica en ETR, calculada como la pendiente de la norma de reacción en el experimento de maceta, fue mayor en *A. angustifolia* que en *C. canjerana* (Figura 3.4), mientras que la plasticidad calculada como ESPI<sub>id</sub> en el experimento en claros fue mayor en *C. canjerana* que en *A. angustifolia* (Figura 3.6). La diferencia podría deberse a la mayor disponibilidad de PPFD en la condición de sol pleno respecto a la mayor disponibilidad de luz registrada en los claros, que fue del 24 al 50% de la luz directa en los microambientes más abiertos (Tabla 3.2). Incluso en el centro de los claros, las irradiancias más altas eran muy inferiores a la condición de sol pleno. Por lo tanto, la plasticidad en ETR fue mayor en *A. angustifolia* cuando las plantas estuvieron expuestas a condiciones de sol pleno, pero dentro de las condiciones disponibles en los claros, la plasticidad en ETR fue baja. El rango de cobertura en ambos experimentos también influyó en la plasticidad en altura. En el experimento en macetas, *A. angustifolia* tuvo una pendiente más pronunciada de la norma de reacción que *C. canjerana*, y ambas pendientes tuvieron dirección opuesta (Figura 3.2A). Sin embargo, el ESPI<sub>id</sub> para *A. angustifolia* fue menor que para *C. canjerana* (Figura 3.6). En este

sentido la diferencia entre los índices de plasticidad es el nivel de cobertura disponible en cada experimento. *A. angustifolia* es una especie heliófila, por lo que la diferencia entre su altura debajo del dosel, donde está principalmente limitada por la luz (Capítulo 2), y a sol pleno, es muy grande y la pendiente de la norma de reacción es muy pronunciada. Al momento de la plantación de las especies en los claros, la luz incidente que llegaba a las plantas era más baja que a sol pleno. Por tanto, ESPlid (Figura 3.6) y la altura fueron menores en los microambientes de los claros (Figura 3.5) que en una plantación en un área deforestada (Topanotti et al., 2019). Por otro lado, las plantas de *C. canjerana*, en el experimento en macetas, fueron más altas bajo la cobertura del dosel que a sol pleno (Figura 3.2), pero en los claros fueron más altas cuanto menor era la cobertura (Figura 3.5). Una vez más, la radiación incidente en los claros fue siempre menor que a sol pleno, y además la aclimatación a sol pleno implica aclimatación a altas temperaturas y evapotranspiración, factores que exponen a las plantas al estrés hídrico (Moretti et al., 2019b). Como los cambios en la cobertura siempre combinan los cambios en la disponibilidad de luz y agua, la aclimatación a ambos recursos ocurre en conjunto (Valladares y Niinemets, 2008). Finalmente, ambos índices de plasticidad calculados en este trabajo son útiles para conocer la capacidad de aclimatación de las especies, y los resultados deben analizarse considerando el rango ambiental en el que se calcularon.

#### *La plasticidad fenotípica y el establecimiento de las plantas*

La luz es uno de los factores ambientales más críticos en la supervivencia de las especies forestales porque afecta las estrategias de sucesión y crecimiento. Las plantas modifican su fisiología, morfología y anatomía por medio de la plasticidad fenotípica (Valladares y Niinemets, 2008) para mantener el crecimiento estable. En claros del bosque, el crecimiento de *A. angustifolia* y *C. canjerana* fue mayor en microambientes con menor cobertura (Figura 3.5). Como la disponibilidad de luz en cualquier posición del claro fue menor que en un área abierta, *C. canjerana* alcanzó mayores tasas de crecimiento. Este resultado no es sorprendente ya que, al menos durante la fase juvenil, las tasas de crecimiento de las coníferas suelen ser más lentas que las tasas de crecimiento de las angiospermas (Lusk y Matus, 2000). Posiblemente, incluso en microambientes con mayor radiación incidente dentro de los claros, la luz limita el crecimiento de *A. angustifolia*.

La plasticidad fisiológica se asocia con la capacidad de colonizar y crecer en ambientes con altas intensidades de luz, mientras que la plasticidad morfológica se asocia con la capacidad de sobrevivir y crecer en el sotobosque, que se caracteriza por tener poca disponibilidad de luz (Montgomery y Chazdon, 2002; Niinemets y Valladares, 2004). Sin embargo, tanto la plasticidad fisiológica como la morfológica fueron mayores en *C. canjerana* que en *A. angustifolia*. La plasticidad en respuesta a cambios en el ambiente puede diferir entre los rasgos de la planta y las condiciones ambientales (Richards et al., 2006). Además, la plasticidad en un rasgo de la planta puede provocar homeostasis en otros. A pesar de que los valores de plasticidad de *A. angustifolia* fueron bajos, la supervivencia en los claros fue alta. Sin embargo, en *A. angustifolia*, la mortalidad fue mayor en microambientes con mayor cobertura (Tabla 3.4), lo que indica que la falta de aclimatación afectó la supervivencia, ya que el grado de cobertura se mantuvo similar a lo largo de los 42 meses medidos (Tabla 3.2). Además, el crecimiento en los claros fue mayor en los microambientes con niveles de radiación más altos ( $> 150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que en los microambientes con menor luz incidente. Sin embargo, el crecimiento en los claros fue más bajo que a sol pleno ( $\sim 1800 \mu\text{mol de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), una condición similar a plantaciones monoespecíficas a cielo abierto. En Misiones, Argentina, las plantaciones monoespecíficas de *A. angustifolia* se establecen después de la tala rasa y alcanzan  $\sim 2$  m de altura a los 3 años de plantadas, y en Brasil, las plantas superaron los 3 m de altura a los 42 meses de plantadas (Topanotti et al., 2019). Sin embargo, en las posiciones del claro con mayor disponibilidad de luz las plantas alcanzaron menos de 1 m de altura a la misma edad (Figura 3.5). En este sentido, el crecimiento de *A. angustifolia* puede estar limitado por la disponibilidad de luz en claros medianos del bosque (Brokaw, 1982; de Lima y de Moura, 2008). Un claro de mayor tamaño con mayor apertura de dosel puede ser una mejor opción para plantar y llevar a cabo un enriquecimiento del bosque y/o garantizar la regeneración natural de *A. angustifolia*. Aunque las respuestas fenotípicas a la luz de *C. canjerana* le confirieron robustez en entornos estresantes y capacidad de mejorar el rendimiento en microambientes más iluminados (Figura 3.5), la supervivencia 42 meses después de plantadas no se relacionó con la disponibilidad de luz, a diferencia de *A. angustifolia* (Tabla 3.4). Eso significa que la plasticidad permitió a *C. canjerana* sobrevivir en cualquier condición de cobertura, a pesar de que el crecimiento se redujo significativamente si la disponibilidad de luz era baja.

El crecimiento en altura de *A. angustifolia* se pudo predecir solo con la luz disponible al mediodía (PPFD), y el mejor modelo para predecir la altura también incluyó la concentración de clorofila (Tabla 3.5). La pendiente positiva que relacionó la altura y la clorofila reflejó que *A. angustifolia* bajo cobertura densa sufrió estrés severo por baja radiación como se discutió anteriormente. *C. canjerana* tuvo más plasticidad que *A. angustifolia* en todos los rasgos morfo-fisiológicos medidos, y el AFE fue el rasgo con mayor plasticidad (Figura 3.6). Por lo tanto, no resulta sorprendente que para predecir la altura de la planta, el AFE fuera el único rasgo que incluyó el modelo de predicción del crecimiento. La disponibilidad de luz en sí misma no puede predecir el crecimiento futuro porque la alta plasticidad de esta especie le permite crecer en un rango más amplio de microambientes, como se puede ver en la mayor variabilidad de la altura cuando las plantas se clasificaron en rangos de luz (Figura 3.5). En consecuencia, un rasgo morfológico que refleje la aclimatación de la planta al ambiente lumínico es mejor para predecir el crecimiento futuro.

### **CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES**

Los resultados confirman que la plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura de *A. angustifolia* es baja en comparación a la plasticidad fenotípica de *C. canjerana*. Asimismo, la baja plasticidad de *A. angustifolia* afecta negativamente su establecimiento y regeneración en el bosque. Esto permite deducir que la hipótesis formulada es válida.

El experimento en macetas con plantas expuestas a condiciones de cobertura extremas (sol pleno y cobertura de dosel) es una buena herramienta para estimar la plasticidad y comparar especies. Además, los experimentos en macetas permiten analizar la interacción del agua y la temperatura con la luz en la aclimatación a las condiciones de cobertura de la planta. Con este conocimiento, los restauradores ecológicos pueden tomar mejores decisiones para seleccionar especies y microambientes de la selva donde plantar. La selección de un índice de plasticidad depende de las situaciones a comparar, es decir, si hay pocos entornos o un gradiente continuo. Aunque los valores absolutos de los índices de plasticidad son diferentes, las especies se pueden comparar con cualquiera de ellos. El rango ambiental en el que se calculó cada índice debe tenerse en cuenta al interpretar los resultados.

En una especie con baja plasticidad, el crecimiento puede predecirse con variables ambientales, mientras que en una especie con alta plasticidad el crecimiento de las plantas se predice mejor con rasgos morfo-fisiológicos. El establecimiento de la especie con mayor plasticidad (*C. canjerana*) fue exitoso en todos los microambientes dentro de los claros. La supervivencia de la especie con menor plasticidad (*A. angustifolia*) fue menor en las posiciones más sombreadas con respecto a aquellas con mayor radiación, y la luz limitó su crecimiento en los claros.

El establecimiento de *A. angustifolia* y *C. canjerana* en claros del bosque fue exitosa ya que las tasas de supervivencia fueron aceptables luego de llevar a cabo una reposición de fallas. La plantación de *A. angustifolia* sería recomendable solo en el centro del claro por los mayores requerimientos de luz y su tolerancia a las bajas temperaturas. La plantación de *C. canjerana* podría realizarse en bordes de los claros y posiciones más sombreadas, por su mayor capacidad de aclimatación a ambientes lumínicos diversos. En planes de restauración bajo dosel, el éxito de *A. angustifolia* debe ser evaluado por más tiempo, porque las plantas después de 42 meses podrían tener un balance negativo en la fijación de carbono. El enriquecimiento con *A. angustifolia* en claros es factible en el centro de claros, dado que obtuvimos plantas de más de un metro de altura en los microambientes con menor cobertura. Sin embargo, es recomendable evaluar claros de mayor tamaño que permitan mayor llegada de luz solar y que aseguren más tiempo antes de que se produzca el cierre del dosel.

## **CAPÍTULO 4**

### **Crecimiento y competencia en rodales de *Araucaria angustifolia* con regeneración espontánea de especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos**

#### **INTRODUCCIÓN**

Los rodales mixtos pueden generarse mediante el manejo de la regeneración natural en rodales puros o mediante la plantación de individuos de diferentes especies. En las plantaciones forestales la comunidad vegetal que se establezca en el sotobosque va a estar fuertemente asociada a la distancia respecto de las fuentes de propágulos (esporas y semillas) (Vespa et al., 2014) y la presencia de individuos talados con capacidad de rebrote. Sin embargo, el éxito del establecimiento de las plántulas va a estar relacionado con otros factores, como por ejemplo con una disponibilidad de luz adecuada para la especie. Además, el establecimiento y desarrollo de plantas nativas en el sotobosque depende de la estructura de la plantación, determinada por la edad y la densidad de los árboles plantados (Wang et al., 2004). Diversos trabajos coinciden que con el aumento de la edad de la plantación, aumenta la riqueza y abundancia de especies vegetales en el sotobosque (Ritter et al., 2018; Wang et al., 2004). Sin embargo, esta relación no es necesariamente lineal (Senbeta et al., 2002b) y puede variar entre especies que tienen diferentes requisitos para su regeneración (Lugo, 1992; Parrotta et al., 1997). La densidad de la plantación está condicionada por la silvicultura, específicamente por la aplicación de raleos, cuyo tipo, oportunidad e intensidad se encuentra definido por el objetivo principal de la plantación. De este modo, los raleos afectan las condiciones ambientales en el interior de la plantación incidiendo, por lo general, positivamente en el desarrollo de la vegetación (Trentini et al., 2017). Además, la cantidad y calidad de luz que llega al sotobosque va a estar condicionada por la arquitectura del árbol, principalmente de la copa de la especie plantada y de su modificación mediante la poda.

En Argentina, los rodales plantados con *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze tienen principalmente objetivos madereros y son manejados a densidades iniciales de 1.000 a 1.100 árboles ha<sup>-1</sup>, con al menos dos raleos que disminuyen significativamente su densidad (Goya et al., 2012). La baja densidad y la arquitectura de la especie, que tiene una copa superior aparasolada con fuerte desrame basal, permite el

establecimiento de la regeneración espontánea de muchas especies, dando lugar a la formación de comunidades mixtas que albergan gran biodiversidad y constituyen hábitats y corredores de muchas especies de plantas y animales (Fonseca et al., 2009). Dentro de estas comunidades se instalan especies de árboles que, junto con *A. angustifolia*, conforman rodales mixtos. En estos ambientes se generan interacciones entre los individuos que pueden incidir positiva o negativamente sobre su crecimiento y supervivencia. El tipo de interacción que prevalezca va a depender no solo de la mezcla de especies, sino también de la edad, los requerimientos ecológicos de las especies y del ambiente en el que se desarrollan los individuos (del Río et al., 2015). *A. angustifolia* es una especie heliófita que emerge del dosel. Si las especies del rodal tienen diferentes requerimientos ecológicos puede generarse complementariedad de nicho dando lugar a una baja o nula competencia o incluso facilitación. La competencia por recursos o facilitación puede generarse a nivel subterráneo, por agua y nutrientes, o a nivel aéreo principalmente por luz (Grossiord, 2019). Las interacciones entre individuos pueden explorarse analizando el crecimiento a nivel individual de árboles con diferente competencia, estimada mediante índices de competencia.

En monocultivos, se ha utilizado una amplia variedad de relaciones que combinan el tamaño y el número de árboles para caracterizar la densidad poblacional de rodales, entre ellos el índice de densidad del rodal (IDR) (Reineke, 1933) que ha sido el punto de partida para caracterizar la densidad en rodales de diferentes especies. El IDR surge de la relación entre el número de plantas por hectárea y una medida del tamaño de esos individuos como el diámetro cuadrático medio, esta relación con transformación logarítmica de sus variables describe una línea con pendiente negativa de -1,605 (Reineke, 1933). Esa misma pendiente ha demostrado ser aproximadamente correcta en muchos estudios posteriores. El IDR es el número de individuos de un diámetro cuadrático de referencia (habitualmente 25 cm) que equivalen a la cantidad real de árboles por hectárea con su diámetro cuadrático medio. De esta manera, el IDR permite comparar el nivel de ocupación de rodales con diferente densidad y diámetro cuadrático medio de individuos (Bravo et al., 1997). Sin embargo, las interacciones entre especies en rodales mixtos pueden determinar diferentes pendientes y tipos de trayectorias en la relación densidad-diámetro cuadrático del rodal (del Río et al., 2018). Cuando el número de especies presentes es elevado, para simplificar las comparaciones pueden utilizarse grupos funcionales, ya que las especies con rasgos funcionales similares

pueden ocupar el mismo nicho y, por lo tanto, tener un comportamiento similar (del Río et al., 2018). El estudio de grupos funcionales permite simplificar la alta diversidad taxonómica en un menor número de grupos con efectos y respuestas similares en el ecosistema, permiten la comparación de comunidades con pocas semejanzas taxonómicas y aportan al entendimiento del papel de la biodiversidad en los procesos ecosistémicos (Poorter y Navas, 2003; Salgado Negret, 2015).

Si bien los rodales de *A. angustifolia* son manejados como rodales monoespecíficos, bajo su dosel se instalan árboles de otras especies nativas de diferentes grupos funcionales, que llegan a diámetros comerciales al momento de la cosecha de *A. angustifolia*. Cuando la regeneración alcanza diámetros superiores a los 10 cm es posible que se generen interacciones que deberían ser evaluadas con el objeto de determinar las potencialidades de una propuesta de silvicultura para ser manejado como un rodal mixto.

El objetivo de este capítulo fue evaluar las relaciones de competencia y facilitación que ocurren con la instalación espontánea avanzada de especies nativas en rodales de *A. angustifolia* según sus requerimientos lumínicos.

Hipótesis: Los rodales de *A. angustifolia* generan ambientes adecuados para el establecimiento espontáneo de especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos, que no reducen el crecimiento de *A. angustifolia*. Dentro de la regeneración espontánea, el crecimiento de las especies menos tolerantes a la sombra es afectado negativamente por la cercanía de árboles de mayor tamaño, y el crecimiento de las más tolerantes a la sombra es beneficiado por la cercanía de árboles de mayor tamaño.

## ***MATERIALES Y MÉTODOS***

### *Área de estudio y caracterización de los rodales*

El estudio se llevó a cabo en 23 parcelas permanentes de 1.000 m<sup>2</sup> (20 m x 50 m) instaladas en rodales de *A. angustifolia* entre 18 y 72 años de edad, pertenecientes al Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB) (Figura 1.1). En cada parcela se marcaron e identificaron a nivel de especie todos los árboles con diámetro mayor a 10 cm a una altura de 1,3 m (DAP) regenerados espontáneamente. Para caracterizar los rodales se

calculó el área basal ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ ) de *A. angustifolia*, la proporción de individuos de *A. angustifolia* respecto a la cantidad total (frecuencia relativa de *A. angustifolia*), la riqueza de especies arbóreas regeneradas espontáneamente (número de especies), el número de individuos total (densidad total), el área basal total y el índice de densidad del rodal (IDR) de cada parcela. Para evaluar la relación entre la edad y la densidad de *A. angustifolia* de los rodales con la diversidad de especies arbóreas regeneradas se calculó el índice de diversidad de Shannon (Begon et al., 2006)

#### *Cálculo de índices de competencia y crecimiento*

En cada parcela se registró el DAP de todos los individuos mayores a 10 cm de DAP en el año 2015, 2017 y 2019 con cinta métrica para evaluar la incidencia de la competencia en el incremento promedio anual dimétrico (IPA) y para el cálculo de los índices de competencia.

Para evaluar la competencia se dividió cada parcela en 10 subparcelas de  $100 \text{ m}^2$  (10 x 10), quedando de este modo todos los individuos identificados con DAP mayor a 10 cm (incluyendo los individuos de *A. angustifolia*) asignados dentro de una subparcela. La competencia dentro de cada subparcela se evaluó mediante tres índices de competencia. Los índices fueron calculados a partir del Índice de Densidad del Rodal (IDR) (Reineke, 1933) teniendo en cuenta todos los individuos identificados, clasificados en subparcelas y con sus respectivos DAP al año 2019. La competencia para cada individuo dentro de una subparcela se evaluó como el índice de densidad del rodal (IDR) de la subparcela (Ecuación 1). Por lo que el valor del índice para cada individuo focal fue igual para todos los individuos pertenecientes a una misma subparcela. Para evaluar la competencia que ejercen los árboles de mayor tamaño sobre el individuo focal, se tuvo en cuenta solo la densidad de los árboles de mayor diámetro que el árbol focal (IDRL) (Ecuación 2) y para evaluar la competencia que ejercen los árboles de menor tamaño se consideró solo la densidad de los árboles de menor diámetro que el individuo focal (IDRS) (Ecuación 3) dentro de la subparcela (del Río et al., 2014).

$$IDR = -N * \left(\frac{25}{DCM}\right)^{-b} \quad (\text{Ecuación 1})$$

$$IDRL = -NL * \left(\frac{25}{DCML}\right)^{-b} \quad (\text{Ecuación 2})$$

$$IDRS = -NS * \left(\frac{25}{DCMS}\right)^{-b} \quad (\text{Ecuación 3})$$

Donde N es el número de árboles por hectárea de la subparcela y DCM el diámetro cuadrático medio de la subparcela en centímetros (en la ecuación 1, ambas variables incluyen al árbol focal). El parámetro b es la pendiente, cuyo valor -1,625 fue calculado a partir del cuartil superior de la regresión entre el logaritmo del diámetro cuadrático y la densidad de los rodales evaluados y 25 es el diámetro de referencia en cm. NL y DCML, y NS y DCMS son el número de árboles por hectárea y el diámetro cuadrático medio de los árboles de mayor y menor diámetro que el árbol focal respectivamente.

Para analizar la incidencia de la competencia en el crecimiento de las especies forestales acorde a sus requerimientos lumínicos, se seleccionaron solo las especies nativas de uso forestal maderero comercializadas en Argentina para las que se registró más de un individuo y se clasificaron en tres grupos. Por un lado se consideraron los individuos de *A. angustifolia*, por ser la especie dominante plantada. Por otro lado se agruparon las especies forestales nativas de la regeneración espontánea clasificadas en dos grupos acorde a sus requerimientos lumínicos: más tolerantes y menos tolerantes a la sombra. De esta manera, el crecimiento en diámetro de cada árbol perteneciente al grupo de *A. angustifolia*, al grupo de las especies más tolerantes a la sombra y al grupo de las menos tolerantes a la sombra fue analizado en relación a la competencia que realizan todos los árboles dentro de la subparcela (IDR), la que realizan los que tienen mayor diámetro respecto al individuo focal dentro de la subparcela (IRDL) y los que tienen menor diámetro (IDRS).

#### *Análisis estadístico*

El cálculo del índice de Shannon para cada rodal se hizo con Infostat. Para evaluar la relación entre la edad y la densidad de los rodales con la diversidad de especies se hicieron análisis de correlación de Pearson ( $p < 0,05$ ). Para evaluar la relación entre el incremento promedio anual (IPA) diamétrico y el tamaño de los individuos (DAP) se hicieron análisis de correlación de Pearson ( $p < 0,05$ ). El cálculo de los índices de competencia para cada individuo se hizo con el software R mediante el diseño de scripts, y la relación entre los tres índices de competencia con el IPA se evaluó mediante análisis de correlación de Pearson ( $p < 0,05$ ). Para evaluar diferencias en diámetro a lo largo del tiempo según la competencia se creó 3 rangos de índices de competencia para

IDRL e IDRS de modo que la distribución de los datos dentro de los rangos sea equilibrada, y se hicieron ANOVA por rangos comparando las medias mediante análisis de Tukey ( $p < 0,05$ ). Todos los análisis se hicieron con el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

## **RESULTADOS**

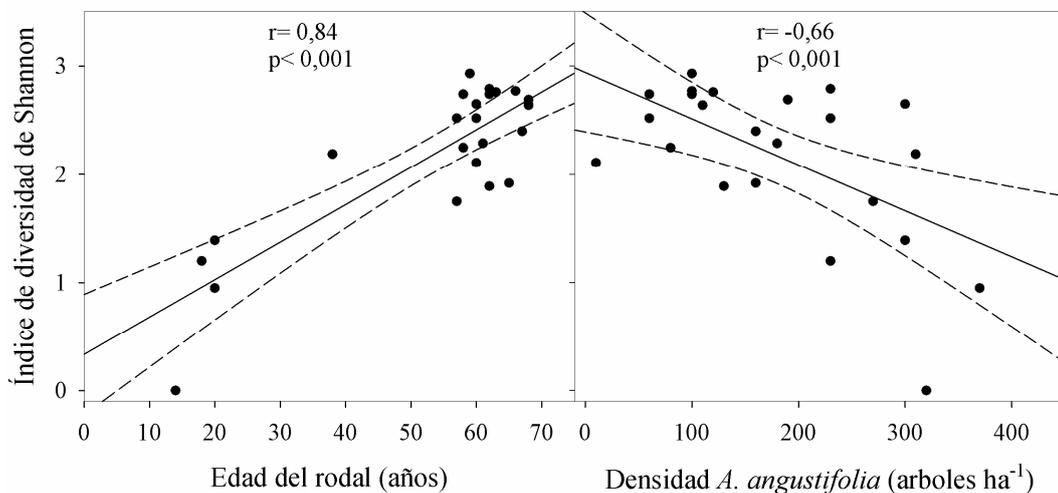
### *Características de los rodales de *A. angustifolia* con regeneración espontánea*

Se registró un total de 379 individuos de *A. angustifolia*. A medida que aumentó la edad de los rodales y disminuyó el número de individuos de *A. angustifolia* aumentó la riqueza de especies arbóreas encontradas en el rodal (Tabla 4.1). En los rodales de *A. angustifolia* de mayor edad, la densidad de individuos fue menor producto de las intervenciones silvícolas (*i.e* raleos) llevadas a cabo previas al experimento.

Dentro de la regeneración espontánea se registraron 75 especies representadas por 556 individuos pertenecientes a 31 familias (Tabla anexa 4.1). En el rodal más joven (18 años) se registró solo un individuo con DAP mayor a 10 cm regenerado espontáneamente durante el periodo de evaluación. El rodal fue excluido del estudio de competencia por no representar el grupo de la regeneración espontánea. El área basal de *A. angustifolia* varió entre 18 y 44 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> mientras que el área basal total de los rodales, es decir incluyendo la regeneración natural, varió entre 20 y 54 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. El IDR de los rodales fue desde 415 a 967 árboles ha<sup>-1</sup>. La diversidad de especies estimada por el índice de Shannon aumentó con la edad de los rodales y la menor densidad de *A. angustifolia* alcanzando un valor máximo de 2,93 (Figura 4.1).

**Tabla 4.1** Características de las parcelas de *A. angustifolia* con regeneración espontánea al final del experimento (año 2019). Los nombres de los rodales corresponden el plan de manejo del CAMB.

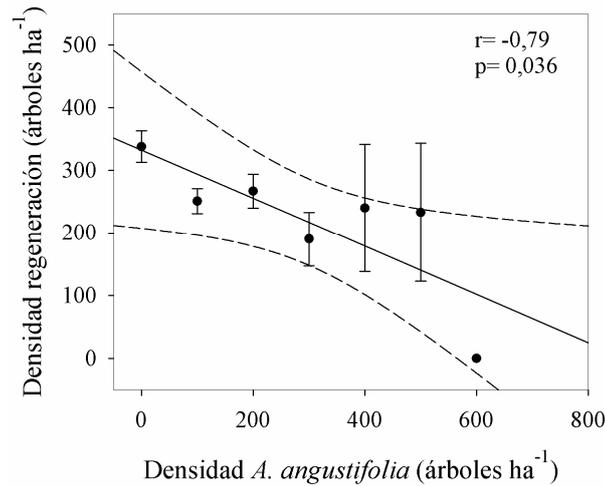
Rodal	Edad (años)	AB <i>A. angustifolia</i> (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Frecuencia relativa <i>A. angustifolia</i>	Riqueza de especies	Densidad total (árboles ha <sup>-1</sup> )	AB total (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	IDR (árboles ha <sup>-1</sup> )
49-A	18	23,8	0,97	1	300	23,9	445
08-K	22	27,3	0,56	7	370	29,4	547
26-A-3	24	21,8	0,88	4	340	22,3	430
13-D	24	30,8	0,88	3	420	31,4	591
49-G	42	33,0	0,48	13	590	39,7	762
45-A-2	61	40,7	0,77	7	280	43,1	709
45-D	61	32,1	0,44	16	490	40,4	747
48-C-EA	62	11,0	0,13	22	350	20,5	404
15-J-1	62	23,4	0,23	13	240	28,3	489
33-B	63	20,9	0,20	23	480	32,7	626
35-A-1	64	23,4	0,30	11	320	33,6	593
32-C-2	64	12,6	0,13	19	430	25,8	506
14-B-1	64	44,1	0,44	19	600	54,7	992
28-A-2	65	23,5	0,46	12	300	29,2	523
42-A	66	27,2	0,57	7	210	31,9	526
12-A	66	36,1	0,55	16	400	40,5	720
14-C	66	22,2	0,19	20	460	33,0	626
34-A-1	67	21,2	0,23	21	400	32,0	595
26-B	69	28,0	0,29	15	470	38,7	715
39-A	70	20,3	0,29	17	330	26,2	488
25-B	71	18,8	0,41	16	290	24,8	455
25-A	72	23,5	0,22	16	370	31,4	577
01-A	72	21,8	0,28	20	560	41,3	779



**Figura 4.1.** Correlación entre la edad del rodal (izquierda) y la densidad de *A. angustifolia* (derecha) al inicio del estudio (año 2015) con el índice de diversidad de Shannon al final del periodo de muestreo (año 2019). Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ).

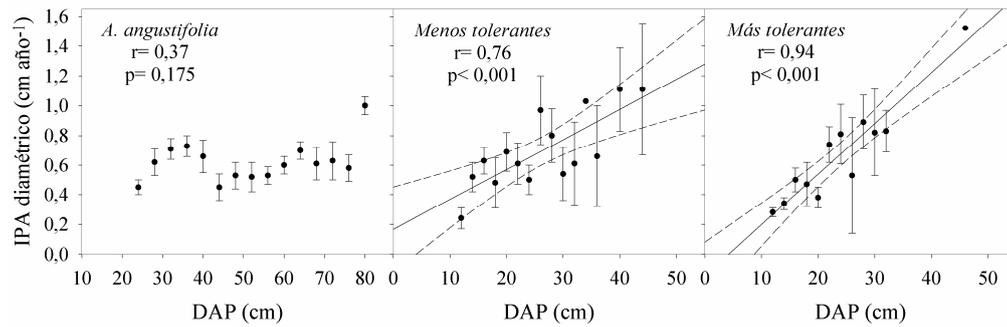
*Crecimiento y competencia en rodales de A. angustifolia con regeneración espontánea*

El DAP de los individuos de *A. angustifolia* abarcó desde 25 a 80 cm. Al final del periodo de medición el número de individuos de *A. angustifolia* disminuyó con una mortalidad del 3%. La regeneración espontánea abarcó diámetros desde 10 a 54 cm. La presencia de individuos regenerados espontáneamente fue mayor en subparcelas con menor número de individuos de *A. angustifolia* (Figura 4.2). Para analizar la competencia, las especies consideradas como especies forestales más tolerantes a la sombra fueron: *Apuleia leiocarpa* (Vogel) J.F. Macbr., *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Cabrlea canjerana* (Vell.) Mart., *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. & Eichler) Engl., *Cordia americana* (L.) Gottschling & J.S. Mill., *Machaerium paraguariense* Hassl., *Matayba elaeagnoides* Radlk., *Nectandra lanceolata* Nees, *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez., *Ocotea diospyrifolia* (Meisn.) Mez. y *Ocotea puberula* (Rich.) Nees. Como especies forestales menos tolerantes a la sombra se consideraron: *Alchornea glandulosa* Poepp. ssp. *iricurana* (Casar.) Secco., *Cedrela fissilis* Vell., *Cordia trichotoma* (Vell.) Arráb. ex Steud., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., *Helietta apiculata* Benth., *Jacaranda micrantha* Cham., *Luehea divaricata* Mart., *Myrocarpus frondosus* Allemão, *Parapiptadenia rígida* (Benth.) Brenan, *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. y *Prunus brasiliensis* (Cham. & Schltdl.) D. Dietr. (Carvalho, 2003; Dummel y Pinazo, 2013). Seis especies maderables fueron excluidas de la clasificación porque solo se registró un individuo de cada una.



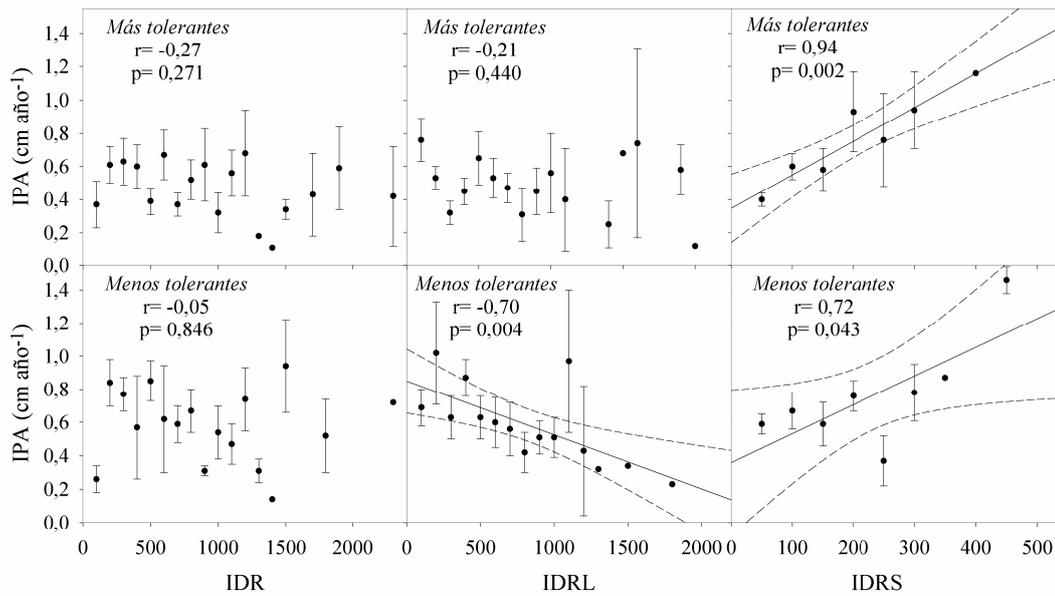
**Figura 4.2** Relación entre el número de individuos de *A. angustifolia* plantados y el número total de individuos mayores a 10 cm de DAP regenerados espontáneamente en cada subparcela, expresado en árboles ha<sup>-1</sup>. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.

No hubo relación entre el incremento promedio anual (IPA) diamétrico y el DAP para *A. angustifolia* (Figura 4.3). Sin embargo, el IPA y el DAP se relacionaron de forma positiva en los dos grupos de la regeneración espontánea (Figura 4.3). La recta interceptó en valores muy cercanos al origen de coordenadas tanto para el grupo de las especies menos tolerantes a la sombra (IPA = 0,020 DAP + 0,16) como para el grupo de las más tolerantes a la sombra (IPA = 0,028 DAP - 0,14). El IPA medio fue mayor para el grupo de las especies menos tolerantes a la sombra ( $0,64 \pm 0,04$ ) que para el grupo de las especies más tolerantes a la sombra ( $0,52 \pm 0,04$ ) ( $F = 4,43$ ,  $p = 0,036$ ).

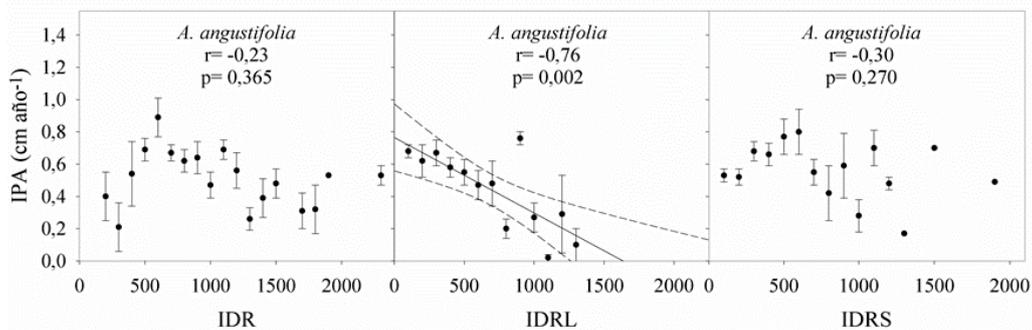


**Figura 4.3** Relación entre el DAP (cm) y el incremento promedio anual (IPA) diamétrico (cm año<sup>-1</sup>) para *A. angustifolia*, y el grupo de especies forestales de la regeneración espontánea clasificados en más tolerantes y menos tolerantes a la sombra. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.

El incremento promedio anual (IPA) diamétrico del grupo de las especies más tolerantes solo correlacionó con el índice de competencia IDRS de forma positiva, es decir, que el IPA de los individuos que tienen mayor tolerancia a la sombra es mayor cuando aumenta IDRS (IDR de los árboles con diámetro menor al árbol focal) (Figura 4.4). El grupo de las especies menos tolerantes también correlacionó de forma positiva con IDRS pero además correlacionó de forma negativa con IDRL (IDR de los árboles con diámetro mayor al árbol focal) (Figura 4.4). En otras palabras, el IPA diamétrico de las especies menos tolerantes a la sombra aumentó cuando disminuyó el IDRL y cuando aumentó el IDRS. El IPA diamétrico de las plantas de *A. angustifolia* solo correlacionó con el índice de competencia IDRL de forma negativa, es decir que el IPA de los individuos de *A. angustifolia* fue mayor con menores IDRL (Figura 4.5).



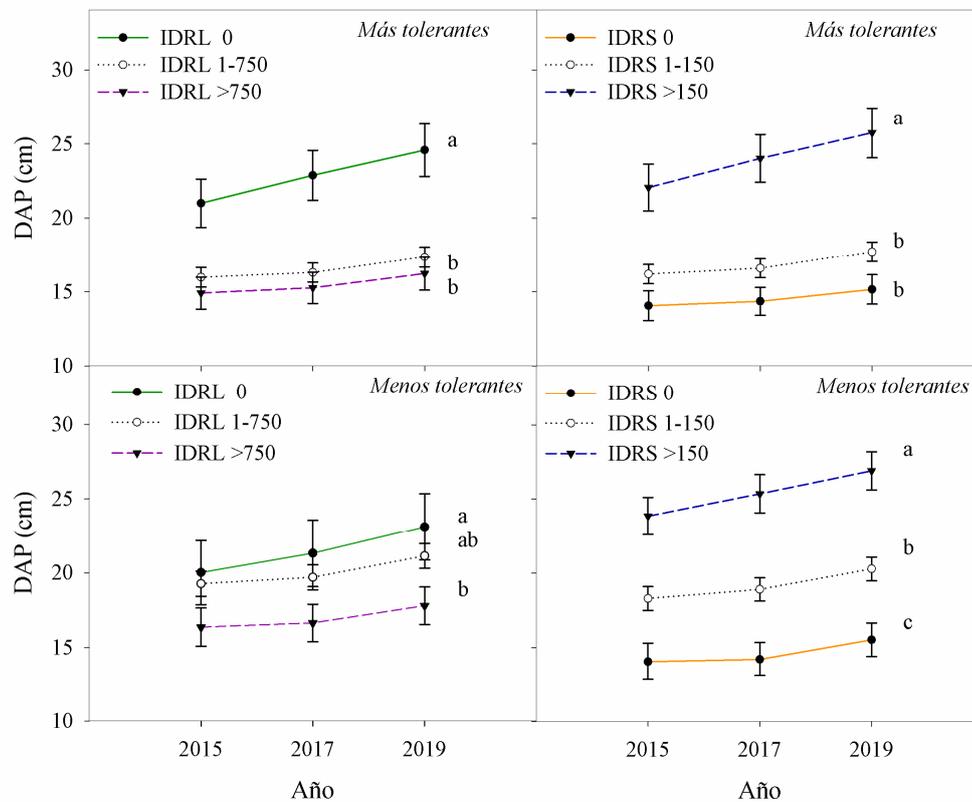
**Figura 4.4** Incremento promedio anual (IPA) diamétrico según rangos de competencia para los índices IDR, IDRL e IDRS (árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) para el grupo de especies forestales de la regeneración espontánea clasificados en más tolerantes y menos tolerantes a la sombra. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.



**Figura 4.5** Incremento promedio anual (IPA) diamétrico según rangos de competencia de los índices IDR, IDRL e IDRS (árboles  $\text{ha}^{-1}$ ) para *A. angustifolia*. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.

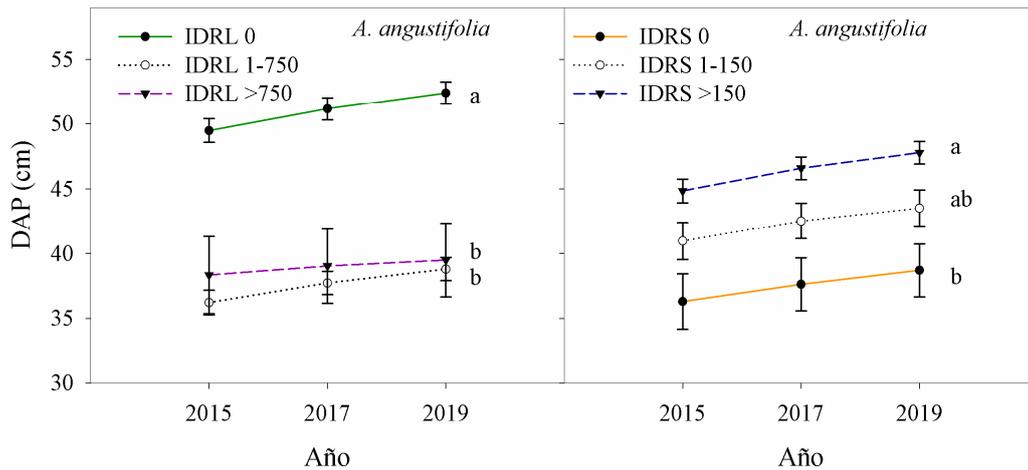
A lo largo de los 4 años en los que se realizó el seguimiento de los rodales, el DAP medio de las plantas fue diferente según el IDRL e IDRS de la subparcela donde se

encontraba. En el grupo de la regeneración espontánea de las especies más tolerantes a la sombra, el DAP de las plantas fue significativamente mayor en subparcelas sin individuos de mayor diámetro (IDRL = 0) respecto a los rangos restantes, y con mayores densidades de individuos de menor diámetro (IDRS > 150) respecto a los rangos de menores densidades (Figura 4.6). El DAP de las especies menos tolerantes a la sombra fue significativamente mayor en subparcelas sin individuos de mayor tamaño (IDRL = 0) respecto a los que tenían mayor competencia por individuos grandes (IDRL > 750), y con muchos individuos de menor diámetro (IDRS > 150) respecto a los que no tenían individuos de menor diámetro en la subparcela (IDRS = 0), mientras que el rango de IDRS e IDRL intermedio se correspondieron con DAP intermedios (Figura 4.6).



**Figura 4.6** Diámetro a 1,3 m de altura (DAP) medio de las plantas de la regeneración espontánea más tolerantes a la sombra (izquierda) y menos tolerantes a la sombra (derecha) a lo largo del periodo evaluado para cada rango de densidad de los árboles con diámetro mayor al individuo focal (IDRL) (arriba) y para cada rango de densidad de los árboles con diámetro menor al individuo focal (IDRS) (abajo) en la subparcela. Las letras diferentes indican diferencias significativas en las medias de DAP en cada fecha ( $p < 0,05$ ).

En *A. angustifolia*, el DAP también fue significativamente mayor en aquellos individuos sin árboles de mayor diámetro en la subparcela (IDRL = 0) respecto de las dos categorías restantes, entre las cuales no hubo diferencias (Figura 4.7). Además, el DAP también fue significativamente mayor en individuos con mayor densidad de árboles de menor tamaño al focal (IDRS < 750), respecto de los que no tenían presencia de individuos de menor diámetro en la subparcela (IDRS = 0) (Figura 4.7).



**Figura 4.7** Diámetro a 1,3 m de altura (DAP) medio de las plantas de *A. angustifolia* a lo largo del periodo de estudio para cada rango de densidad de los árboles con diámetro mayor al individuo focal (IDRL) (izquierda) y para cada rango de densidad de los árboles con diámetro menor al individuo focal (IDRS) (derecha) en la subparcela. Las letras diferentes indican diferencias significativas en las medias de DAP en cada fecha ( $p < 0,05$ ).

## DISCUSIÓN

### *Características de los rodales de A. angustifolia con regeneración espontánea*

El ambiente del sotobosque de los rodales de *A. angustifolia* permitió la regeneración y el establecimiento de una gran cantidad de individuos. La presencia de un dosel arbóreo en áreas degradadas puede facilitar el proceso de recuperación del bosque al proporcionar un microambiente protector que permite la colonización de las especies nativas. Muchos autores reportaron el efecto catalizador de las plantaciones forestales, tanto de especies exóticas de rápido crecimiento como de especies nativas, en la

regeneración de bosques tropicales y subtropicales (Barbosa et al., 2009; Carnevale y Montagnini, 2002; Dummel y Pinazo, 2013; Lugo, 1992; Medina et al., 2020; Parrotta et al., 1997; Ritter et al., 2018). En los rodales de *A. angustifolia* evaluados, con edades desde 18 a 72 años, se registró para el último periodo de medición un total de 556 individuos con DAP mayor a 10 cm, pertenecientes a 75 especies de 31 familias (*i.e* 242 árboles ha<sup>-1</sup> y 33 especies ha<sup>-1</sup>) (Tabla anexa 4.1). El número de especies registradas en los rodales de *A. angustifolia* representa el 17 % del total de especies arbóreas reportadas para el Bosque Atlántico por Fundación Vida Silvestre (2017) y aproximadamente el 50% de las especies arbóreas reportadas para la Selva Misionera por Aves Argentinas (Gil, 2019). El menor porcentaje puede deberse a diferencias en las frecuencias de tipos biológicos presentes en el sotobosque de plantaciones y del bosque nativo, ya que en el área de estudio, fueron más frecuentes árboles, cañas y pastos en el sotobosque del bosque, mientras que helechos, hierbas y arbustos fueron más frecuentes en el sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia* (Pérez Flores et al., 2020). Resultados similares fueron reportados en un estudio donde se comparó la regeneración en el sotobosque de plantaciones de *Pinus taeda* con diferentes densidades y bosque secundario en un remanente del Bosque Atlántico Brasileiro donde se registró un mayor número de especies (Ferracin et al., 2013). En concordancia con las diferencias reportadas anteriormente, el número de especies registradas fue menor al número reportado para la zona de estudio en bosque nativo (45 especies ha<sup>-1</sup>), pero fue mayor al número de especies reportado en el sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia* (26 especies ha<sup>-1</sup>) en un estudio donde se evaluó la regeneración espontánea de árboles mayores a 5 cm de DAP (Medina et al., 2020). Posiblemente las diferencias en la regeneración espontánea de árboles en el sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia* se deba a diferencias en la metodología de muestreo empleadas.

La riqueza de especies y la diversidad fueron mayores en los rodales de mayor edad (Figura 4.1; Tabla 4.1). Esto indica que la probabilidad de las especies arbóreas de alcanzar tamaños mayores a 10 cm de DAP aumenta con la edad del rodal. Esta misma relación fue reportada en plantaciones de *Pinus sp* (Dummel y Pinazo, 2013; Keenan et al., 1997; Ritter et al., 2018) e incluso en plantaciones de *A. angustifolia* (Barbosa et al., 2009; Medina et al., 2020). De manera similar, en el estado de Paraná en Brasil, se registraron 231 especies de individuos de más de 10 cm de altura, en un total de 1200 m<sup>2</sup> en plantaciones de *A. angustifolia* de 12 a 43 años, con mayor riqueza de especies en

los rodales más maduros (Barbosa et al., 2009). El mayor número de especies registradas en dicho estudio puede deberse a la incorporación de individuos de menor tamaño (*i.e.* desde plántulas) y de diferentes tipos biológicos (*i.e.* árboles, arbustos y lianas) si bien hubo una mayor frecuencia de especies arbóreas. Con la edad de los rodales aumenta el área basal y la cobertura del dosel por el cierre de copas. La diversidad de especies se relacionó de forma negativa con la densidad de *A. angustifolia*, indicando un efecto positivo de la aplicación de raleos y por ende menor número de individuos de *A. angustifolia* en la diversidad de especies regeneradas (Figura 4.1). Por el contrario, en el sur de Brasil se reportó una relación positiva entre el área basal de plantaciones de *Pinus taeda* y la diversidad en el sotobosque y una relación negativa entre la apertura de dosel y la abundancia de especies arbóreas regeneradas, con una mayor proporción de especies no pioneras (Ferracin et al., 2013). Sin embargo, para la misma zona, se registró una mayor proporción de especies pioneras en el sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia* (Barbosa et al., 2009). Es así que la cantidad de luz que llega al sotobosque es un factor importante para la regeneración, y en este sentido los raleos son una opción de manejo que influye en los procesos naturales de sucesión. En el caso de los rodales de *A. angustifolia* además de ser una especie nativa manejada a bajas densidades, se suma la arquitectura de su copa que genera ambientes muy luminosos. En un estudio llevado a cabo en el norte de Australia se encontró mayor diversidad de especies arbóreas en el sotobosque de plantaciones de especies nativas (*Araucaria cunninghamii* D. Don, *Flindersia brayleyana* F. Muell. y *Toona ciliata* (F. Muell.) Harms) que en plantaciones de especies exóticas (*Pinus caribaea* Morelet var. *hondurensis* Barrett y Golfari) de 5 a 65 años de edad (Keenan et al., 1997). En otro estudio, llevado a cabo en Brasil, la regeneración de especies arbóreas fue mayor bajo individuos aislados de *A. angustifolia* en pastizales que bajo individuos aislados de *Pinus elliotti* e incluso que bajo individuos de otras especies nativas (Duarte et al., 2006). Sin embargo, la riqueza de especies arbóreas regeneradas en plantaciones de *A. angustifolia* reportadas en nuestro trabajo son menores a las reportadas por Dummel y Pinazo (2013) y mayores a la reportadas por Ritter et al (2018) en plantaciones jóvenes y adultas de *Pinus taeda* en Misiones. Posiblemente, el menor número de especies registradas sea menor al reportado por Dummel y Pinazo (2013) debido a que se registró la regeneración arbórea desde 0,3 m de altura; mientras que fue mayor al número reportado por Ritter et al (2018) debido a que solo incluyeron árboles entre 5 y 10 cm de DAP. Una característica de las

plantaciones que podría explicar la similitud o diferencia en la riqueza de especies presentes en la regeneración, además de la luz y las características del rodal, es posiblemente la proximidad de las plantaciones a las fuentes de semillas y dispersores (Montagnini, 2011). En bosques tropicales y subtropicales la dispersión de semillas más importante es realizada por aves y en menor medida por el viento, desde bosques remanentes adyacentes (Vasconcelos et al., 2010). En el norte de Misiones las plantaciones forestales se encuentran inmersas en la matriz del Bosque Atlántico, una de las formaciones con mayor biodiversidad del mundo (Myers et al., 2000). Dicha cercanía puede explicar en gran medida la amplia diversidad de especies registradas inferida por un valor máximo de 2,93 del índice de diversidad de Shannon (Figura 4.1). Los valores de diversidad de Shannon para las distintas edades fueron levemente mayores a los reportados para plantaciones de *A. angustifolia* en el estado de Paraná Brasil (Barbosa et al., 2009). Esta diferencia puede estar dada por la diferencia en las edades de los rodales ya que en ese estudio la edad máxima evaluada fue de 45 años mientras que en nuestro estudio abarcó rodales de hasta 72 años. En un estudio llevado a cabo en el sur de Brasil en el que se consideró como regeneración individuos desde 30 cm de altura a 4,7 cm de DAP, tanto el número de individuos regenerados como el índice de Shannon fueron mayores en plantaciones de *A. angustifolia* que en plantaciones de *Pinus spp*, y aunque el número de individuos regenerados fue menor respecto a un remanente de bosque nativo, el índice de diversidad de Shannon fue levemente superior (Malysz y Overbeck, 2018).

Los individuos de la regeneración espontánea alcanzaron diámetros de hasta 50 cm, y a lo largo del estudio hubo incorporación de individuos que alcanzaron los 10 cm de DAP. Los diámetros de los individuos de la regeneración espontánea fueron muy variables implicando posiblemente diferentes momentos sucesivos de regeneración (*i.e* edades) luego de raleos o de eventos de mayor dispersión de semillas. Sin embargo, como el nivel de cobertura influyó fuertemente en el crecimiento, diámetros diferentes dentro de ciertos rangos podrían corresponder a individuos de la misma edad que se encontraban en diferentes microambientes. En este sentido, individuos con mayores requerimientos lumínicos en microambientes con mayor incidencia de la luz solar pudieron alcanzar mayores tasas de crecimiento. Esto nos indica que es necesario tener en cuenta los requerimientos lumínicos de las especies para analizar su crecimiento cuando existen condiciones microambientales heterogéneas, y una clasificación a

grandes rasgos en especies con mayor y menor tolerancia a la sombra resulta en una buena aproximación para llevar a cabo su estudio. La abundancia de individuos de la regeneración espontánea aumentó con la edad de los rodales pero también disminuyó con el número de individuos de *A. angustifolia*. En el rodal más joven se registró la presencia de un solo individuo mayor a 10 cm de DAP regenerado espontáneamente. En base a este análisis, podemos establecer que si bien los rodales de *A. angustifolia* analizados se manejan como rodales coetáneos monoespecíficos, deberían ser considerados mixtos dado que a los individuos plantados de *A. angustifolia* se suma la presencia de una o más especies, y multietáneos por su continua regeneración natural y reclutamiento en diferentes momentos, inferido por los diferentes tamaños de los individuos en el rodal. En los rodales analizados el área basal de la regeneración espontánea impactó en el área basal total del rodal aumentando desde 0,2 a 19,5 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, aportando en este último aproximadamente la mitad del área basal total. De aquí radica la importancia de que en el manejo del rodal se reconozca la existencia de las otras especies y se realicen las prácticas adecuadas que permitan la valoración de las especies nativas que regeneran espontáneamente y tiendan a la diversificación de la producción con un mayor valor ambiental de estas plantaciones..

#### *Interacciones en rodales mixtos multietáneos con A. angustifolia*

Dentro de los rodales se llevan a cabo diferentes tipos de interacciones que dependen en gran medida, de las características del rodal así como de las especies que coexisten. Como se mencionó anteriormente las plantaciones de *A. angustifolia* generan una condición lumínica y ambiental que permite la regeneración espontánea de especies arbóreas bajo su dosel. La coexistencia de especies con diferentes requerimientos ecológicos se debe a la heterogeneidad tanto lumínica como ambiental presente en las plantaciones de *A. angustifolia* que permiten la diferenciación de nichos. En los rodales de *A. angustifolia*, el porcentaje de especies regeneradas más tolerantes a la sombra, fue similar al porcentaje de especies menos tolerantes a la sombra. Si bien a los fines de este estudio se crearon dos grupos de requerimientos lumínicos, existe un gradiente entre las diferentes especies que no permite clasificarlas estrictamente como tolerantes e intolerantes a la sombra como ha sido propuesto por muchos años en la bibliografía (Kitajima, 1996). En ambos grupos de regeneración espontánea se dieron relaciones positivas entre el tamaño y el crecimiento de las plantas, indicando un mayor

crecimiento de las plantas de mayor diámetro respecto a las de menor diámetro. Por un lado, la pendiente de las especies menos tolerantes a la sombra interceptó el eje en valores positivos con un modo de competencia simétrico mientras que la pendiente de las especies más tolerantes interceptó en valores negativos con un modo de competencia asimétrico (Pretzsch y Biber, 2010). La competencia es simétrica si para todos los individuos la adquisición de los recursos es proporcional a su tamaño y asimétrica si para un grupo de individuos la adquisición de los recursos es más que proporcional a su tamaño (Fernández-Tschieder et al., 2020; Lei et al., 2012). La competencia por luz es a menudo considerada más asimétrica que la competencia por agua o nutrientes del suelo y podría considerarse el principal proceso de competencia entre árboles (Lamonica et al., 2020). Sin embargo, dentro de ambos grupos de regeneración espontánea se encuentra un gran número de especies y las condiciones ambientales dentro del rodal son heterogéneas por lo que se debería analizar si la diferencia en crecimiento está asociada a especies con mayores tasa de crecimiento, a diferentes edades o individuos ubicados en ambientes más favorables para su crecimiento. En el rango de diámetros evaluados de *A. angustifolia*, el crecimiento diamétrico fue independiente del tamaño de los individuos, es decir que los árboles de mayor tamaño no crecieron más que los de menor tamaño ni a la inversa, por lo que no se esperarían cambios en la dominancia de los individuos y la estructura diamétrica de todos los rodales se movería con igual distribución hacia mayores DAP.

Al evaluarse la competencia en los tres grupos por medio de índices basados en la densidad del rodal, se pudieron observar relaciones negativas y positivas. Para *A. angustifolia* el crecimiento diamétrico fue afectado negativamente con el aumento en la densidad de vecinos de mayor tamaño (Figura 4.5). El diámetro de los individuos fue mayor si no tenían vecinos de mayor DAP en la parcela (Figura 4.7). Por el contrario el diámetro de los individuos de *A. angustifolia* fue mayor en el rango de IDRS mayores a 150. Este resultado se puede explicar porque hubo mayor número de individuos de menor tamaño en aquellas subparcelas donde había un menor número de individuos de *A. angustifolia* (i.e individuos de mayor tamaño) (Figura 4.2). En este sentido podría inferirse que la competencia en *A. angustifolia* es intraespecífica, es decir que se da entre individuos de la misma especie, mientras que la regeneración espontánea no estaría afectando el crecimiento. A diferencia de los otros dos grupos, las plantas de *A. angustifolia* no son parte de la regeneración espontánea, sino que fueron plantadas como

rodales monoespecíficos en un determinado momento. En el rodal de *A. angustifolia* de 18 años de edad se registró un solo individuo mayor a 10 cm de DAP regenerado espontáneamente, mientras que los individuos de *A. angustifolia* en dicho rodal tenían un diámetro promedio de 33 cm. Por dicha diferencia inicial y por los rangos de DAP que tiene la regeneración espontánea, con un promedio de 18 cm, los individuos de la regeneración espontánea no influyen negativamente en el crecimiento de *A. angustifolia*. Estudios llevados a cabo en bosque nativo reportan una influencia predominante de la competencia intraespecífica en *A. angustifolia* por la superior dominancia de los individuos de la especie por sobre los demás (Arnoni Costa et al., 2020; Orellana y Vanclay, 2018). Este resultado es muy relevante porque indica claramente que la existencia de regeneración espontánea no reduce el crecimiento de *A. angustifolia*, y entonces los rodales deberían ser manejados como rodales mixtos, y deberían explorarse alternativas de manejo para maximizar el crecimiento de esa regeneración espontánea.

En ambos grupos de regeneración espontánea, el incremento diamétrico fue mayor en los individuos que tenían mayor cantidad de vecinos más pequeños (Figura 4.4). Este resultado posiblemente indica que los microambientes adecuados para el establecimiento de la regeneración permitió el establecimiento de varios individuos, de especies con diferentes requerimientos lumínicos. Estos grupos de regeneración son frecuentes en bosque tropicales y subtropicales y pueden deberse a la acción de dispersores y a que el microambiente ideal para el reclutamiento es compartido entre varias especies, algunas de las cuales se instalan en el centro de los claros o áreas abiertas del dosel, y otras en los bordes (Wang et al., 2019). Es así que donde estuvieron las mejores condiciones de crecimiento, hubo mayor densidad de individuos de regeneración espontánea. Por otro lado, en el grupo de las especies más tolerantes a la sombra, la mayor densidad de vecinos más grandes, entre ellos *A. angustifolia*, no afectaron el crecimiento. Sin embargo, a diferencia de las anteriores, una mayor densidad de vecinos de mayor tamaño afectó de forma negativa el crecimiento de las especies menos tolerantes a la sombra (Figura 4.3). Tanto el grupo de las especies menos tolerantes a la sombra como *A. angustifolia*, requieren de ambientes más luminosos para crecer más (ver capítulo 2), y cuando aumenta la densidad de vecinos de mayor tamaño posiblemente aumente el sombreado, generando menores incrementos diamétricos. En un estudio llevado a cabo en el Bosque húmedo de Araucaria en Brasil

reportaron una alta competencia intraespecífica entre individuos de *A. angustifolia*, una competencia moderada para las especies demandantes de luz tanto intraespecífica como por parte de *A. angustifolia*, y poca competencia para las especies tolerantes a la sombra tanto intraespecífica como por parte de los otros dos grupos (Orellana y Vanclay, 2018). Las interacciones reportadas en el bosque coinciden con nuestros resultados en plantaciones de *A. angustifolia* con regeneración espontánea. Si bien nuestro estudio no permite diferenciar la competencia que ejercen los diferentes grupos sobre los otros, se identifica claramente la competencia que ejerce el tamaño de los vecinos sobre el crecimiento diamétrico en cada grupo.

### **CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES**

Los resultados confirman que los rodales de *A. angustifolia* generan ambientes adecuados para el establecimiento espontáneo de especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos, que no reducen el crecimiento de *A. angustifolia*. Dentro de la regeneración espontánea, el crecimiento de las especies menos tolerantes a la sombra es afectado negativamente por la cercanía de árboles de mayor tamaño, pero el crecimiento de las más tolerantes a la sombra no es beneficiado por la cercanía de árboles de mayor tamaño. Esto permite deducir que la hipótesis formulada es parcialmente válida.

El uso de una especie nativa de alto valor ecológico y maderero como *A. angustifolia* permite la regeneración espontánea de otras especies, con diferentes requerimientos lumínicos, y da lugar a la formación de rodales mixtos multietáneos. La riqueza de especies y la diversidad aumentaron con la edad de los rodales y el menor número de individuos de *A. angustifolia*. Es decir, que a nivel de rodal, la aplicación de raleos tendió a aumentar la regeneración de especies nativas. La regeneración de individuos de especies con diferentes requerimientos lumínicos no afecta el crecimiento de los individuos de *A. angustifolia* previamente establecidos. Sin embargo, los individuos de *A. angustifolia* son afectados negativamente por la competencia intraespecífica y reducen el crecimiento de aquellos individuos con menor tolerancia a la sombra. El crecimiento de las especies más tolerantes a la sombra fue mayor con una mayor presencia de individuos de menor tamaño. Si bien el crecimiento de las especies más tolerantes a la sombra no fue afectado negativamente por los individuos de mayor

tamaño, tampoco fueron beneficiados, ya que crecieron más con vecinos de menor tamaño, es decir con un menor número o donde no estaban presentes los individuos de *A. angustifolia*. El área basal de la regeneración espontánea impactó en el área basal total del rodal aportando en algunos casos hasta la mitad del área basal total.

## CAPÍTULO 5

### Establecimiento y aclimatación de *Cabralea canjerana* en plantación mixta disetánea con *Araucaria angustifolia*

#### INTRODUCCIÓN

Junto con la demanda de productos madereros, existe una creciente demanda internacional de restauración de bosques y sistemas que puedan utilizarse para lograr objetivos múltiples (Brancalion y Chazdon, 2017; Chazdon et al., 2017; Liu et al., 2018). Los nuevos sistemas forestales podrían diseñarse como mezclas estables donde las especies no compitan entre sí y puedan dar lugar a plantaciones con mayor resiliencia ecológica y económica (Lamb et al., 2005). En este escenario, la silvicultura de plantaciones mixtas surge como una opción prometedora para satisfacer las demandas internacionales de producción y conservación a escala del paisaje, al mismo tiempo contribuye a los objetivos de restauración y sirve como hábitat forestal complementario para las especies silvestres (Amazonas et al., 2018b; Lamb et al., 2005; Naumov et al., 2018). Cuando los rodales mixtos se generan a partir de la plantación de los individuos, las mezclas de especies pueden ser coetáneas o disetáneas. Si la plantación se lleva a cabo en un área deforestada, las especies a plantar deben tolerar la insolación plena. Sin embargo, las plantaciones mixtas disetáneas permiten incorporar especies valiosas que requieren la protección de un dosel (*i.e* menor radiación, menor evapotranspiración). Estos requerimientos ambientales están relacionados con las características fisiológicas de cada especie, como por ejemplo la tolerancia a la sombra, la necesidad de un nivel de radiación mínimo y los mecanismos que disponga para reducir el estrés hídrico, entre otros aspectos (Ashton, 1992). La reducción del estrés ambiental durante las etapas iniciales posteriores a la plantación, principalmente dentro de los dos primeros años, aumenta la probabilidad de supervivencia (Campoe et al., 2014). En este sentido, el dosel de las plantaciones de *A. angustifolia* genera cobertura y condiciones ambientales heterogéneas que pueden usarse para proteger las plántulas de *C. canjerana* durante el establecimiento. Como se mencionó anteriormente, en los rodales mixtos se generan interacciones entre los individuos que pueden incidir positiva o negativamente sobre su crecimiento y mortalidad. El tipo de interacción que prevalezca va a depender no solo de la mezcla de especies, sino también de la edad, los

requerimientos ecológicos de las especies y del ambiente en el que se desarrollan los individuos (del Río et al., 2018). La partición de recursos en el espacio y la separación en el tiempo de las especies son estrategias que conllevan a la reducción de la competencia. En los rodales mixtos plantados, a diferencia de aquellos formados por el manejo de la regeneración espontánea, las especies, edades y distancias de plantación pueden ser identificadas previamente para asegurar el éxito de la plantación.

El objetivo de este capítulo consistió en evaluar el establecimiento de *C. canjerana* bajo el dosel de *A. angustifolia* y la competencia inicial intraespecífica y entre las dos especies para establecer un rodal mixto disetáneo.

Hipótesis: Durante los primeros años de conversión de rodal monoespecífico a mixto, *A. angustifolia* genera condiciones microambientales adecuadas para la aclimatación de *C. canjerana* y beneficia su crecimiento. El crecimiento de *A. angustifolia* no es afectado negativamente por la presencia de *C. canjerana*.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Área de estudio y producción de plantas*

El ensayo se llevó a cabo en el Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB) en un rodal de 14 años de edad, con un marco de plantación de 4 m x 2 m que había recibido dos raleos (*i.e* 340 individuos ha<sup>-1</sup> al momento de iniciar el ensayo). El diámetro (DAP) promedio de las plantas de *A. angustifolia* en el rodal al inicio del ensayo fue de 27 ± 3 cm, con un área basal de 20 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>.

En el rodal se marcaron seis parcelas de 1000 m<sup>2</sup> (20m x 50m). Cada parcela contenía 5 filas de plantación por 50 m de largo. Tres parcelas se dejaron intactas a modo de control (parcelas puras). En las otras tres parcelas (parcelas mixtas), en noviembre de 2015, plantamos en las líneas de *A. angustifolia* 10 plantas por línea de *C. canjerana* de 4 meses de edad, con un total de 50 plantas por parcela (n = 150).

Las plantas de *C. canjerana* fueron producidas en bandejas con tubetes de 350 cm<sup>3</sup>, con sustrato mixto conformado por corteza de pino y suelo del bosque, en invernáculo semi-cubierto (40% de reducción de la luz total transmitida) a partir de semillas

recolectadas del bosque nativo. La altura inicial de las plantas de *C. canjerana* al momento de la plantación fue de  $11 \pm 3$  cm (Figura anexa 5.1).

#### *Medición de variables de crecimiento*

La supervivencia de *C. canjerana* se registró mediante el conteo de plantas vivas. El crecimiento en altura y diámetro se registró en todas las plantas de *C. canjerana* con cinta métrica y calibre digital respectivamente. Tanto la supervivencia como el crecimiento fueron registrados cada 6 meses por un periodo de 4 años.

Se midió el diámetro a 1,30 m de altura (DAP) de todas los individuos de *A. angustifolia* en las 6 parcelas cada dos años desde el inicio del ensayo hasta el final del mismo. Se calculó el crecimiento para el periodo 2015-2017 y 2017-2019.

#### *Medición de variables morfológicas y fisiológicas en C. canjerana*

Las variables fisiológicas y ambientales se registraron a los 6, 12 y 24 meses desde su plantación, en 15 individuos de *C. canjerana* por parcela ( $n = 45$ ). Para determinar los niveles de cobertura del dosel se midió la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD), con ceptómetro (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) a la altura del ápice de la planta al mediodía de días despejados, las temperaturas del aire y del suelo y la humedad relativa del aire por planta. La tasa de transporte de electrones (ETR) ( $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se determinó usando un medidor de fluorescencia modulada de la clorofila (FMSII, Hansatech, Norfolk, Reino Unido). Las mediciones se realizaron en las últimas hojas superiores totalmente expandidas, bajo condiciones de luz natural de 11 a 13 h, en días despejados. En la misma franja horaria y hojas se midió la conductancia estomática (gs) con porómetro (SC1 Decagon Devices, Pullman, Washington, Estados Unidos) para conocer el estado hídrico de las plantas.

El área foliar específica se calculó como la relación entre el área de la hoja y su peso seco después de secar en estufa a  $65^\circ\text{C}$  hasta peso constante. El área de la última hoja superior expandida se midió, luego de cortarla y escanearla, con el programa Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update (Liu et al., 2001). La clorofila a y la clorofila b se extrajeron de una sección de hoja de  $19,6 \text{ mm}^2$  en 1 ml de N, N-dimetilformamida que se mantuvo sumergido en el solvente durante 48 horas en la oscuridad (Wellburn, 1994), en una muestra por planta. La absorbancia a 664, 647 nm de longitud de onda se

leyó con un espectrofotómetro (UV-160A, Shimadzu, Kyoto, Japón) y se calculó la proporción de clorofila a: b (Hallik et al., 2012).

#### *Cálculo de índices de competencia*

Para evaluar la competencia se calcularon tres índices de competencia. Para el cálculo se estableció una distancia fija (Hegyi 1974) de 5 m de radio, considerando la distancia de plantación del rodal (4 m x 2 m) y se registró en cada parcela rectangular la posición X e Y de *A. angustifolia* y de *C. canjerana*. La competencia desde *A. angustifolia* a *C. canjerana* se evaluó calculando la competencia que ejercen los árboles de mayor tamaño sobre el árbol focal. Para el cálculo de este índice se contó el número de individuos con DAP mayor al individuo focal en un radio de 5m (NL). La competencia simétrica se evaluó mediante el cálculo de la competencia ejercida por todos los individuos, independientemente de su tamaño, sobre el árbol focal. Estos dos índices se calcularon contando el número de individuos total en un radio de 5 m (NT) y el área basal total en un radio de 5 m (ABT). Dada la gran diferencia entre el diámetro de *A. angustifolia* y *C. canjerana*, ABT principalmente describe la presencia de *A. angustifolia*.

#### *Análisis de datos*

Para evaluar la relación entre el incremento promedio anual diamétrico y el tamaño de los individuos (DAP) de *A. angustifolia* en plantación pura y mixta se hicieron análisis de correlación de Pearson ( $p < 0,05$ ). Los índices de competencia para cada individuo se calcularon mediante scripts del programa R. La relación entre los tres índices de competencia con el incremento en diámetro del cuello y altura para *C. canjerana* y con el incremento promedio anual diamétrico (IPA) para *A. angustifolia* se evaluó mediante análisis de correlación de Pearson ( $p < 0,05$ ). Para evaluar diferencias en diámetro a lo largo del tiempo según la competencia se crearon tres rangos de índices de competencia para NL, tanto para *C. canjerana* como para *A. angustifolia*, de modo que la distribución de los datos dentro de los rangos sea pareja y se hicieron ANOVA por rangos comparando las medias mediante el análisis de Tukey ( $p < 0,05$ ).

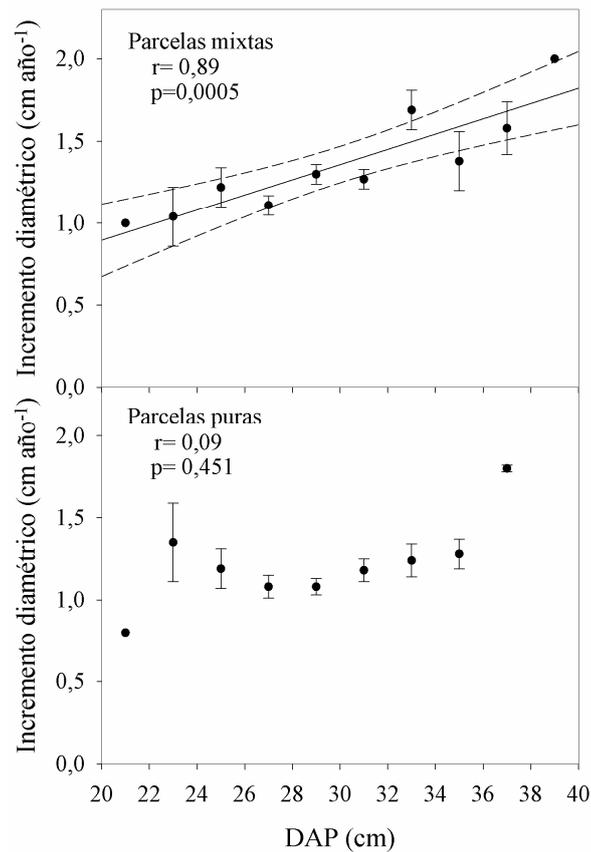
Para evaluar las variables ambientales, y las variables morfológicas y fisiológicas a lo largo del tiempo en *C. canjerana* se hicieron ANOVA por rangos comparando las

medias mediante análisis de Tukey ( $p < 0,05$ ). Todos los análisis se hicieron con el programa Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

## **RESULTADOS**

### *Crecimiento de *A. angustifolia* en parcelas puras y mixtas*

El incremento promedio en diámetro (DAP) de *A. angustifolia* fue de  $2,7 \pm 0,16$  cm tanto en las parcelas mixtas como en las testigos para el periodo 2015-2017 ( $F= 0,07$ ,  $p= 0,793$ ). Sin embargo, para el periodo 2017-2019 el incremento promedio en DAP fue mayor en las parcelas mixtas ( $3,0 \pm 0,11$ ) que en las parcelas puras ( $2,6 \pm 0,11$ ) ( $F= 6,62$ ,  $p= 0,010$ ). Hubo una relación positiva entre el DAP de *A. angustifolia* al momento en que se plantó *C. canjerana*, y el incremento en DAP cuatro años después (Figura 5.1). Sin embargo, no hubo relación entre el DAP y el incremento en DAP en las parcelas puras.

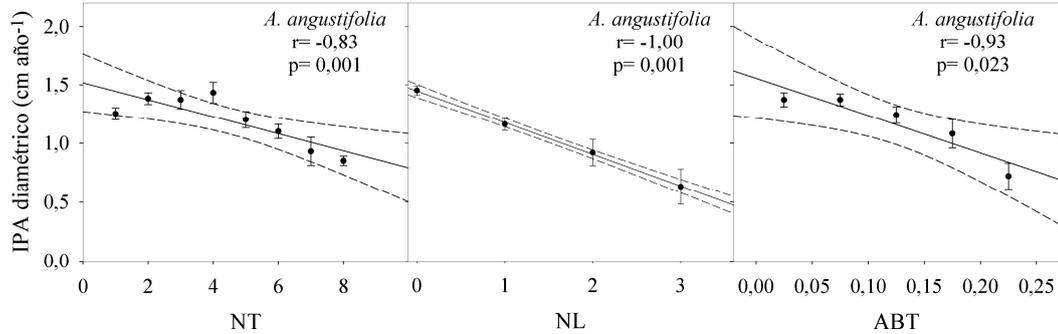


**Figura 5.1** Relación entre DAP (cm) y el incremento en DAP ( $\text{cm año}^{-1}$ ) en *A. angustifolia* cuatro años después de intercalar *C. canjerana* (parcelas mixtas) y el control (parcelas puras). Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.

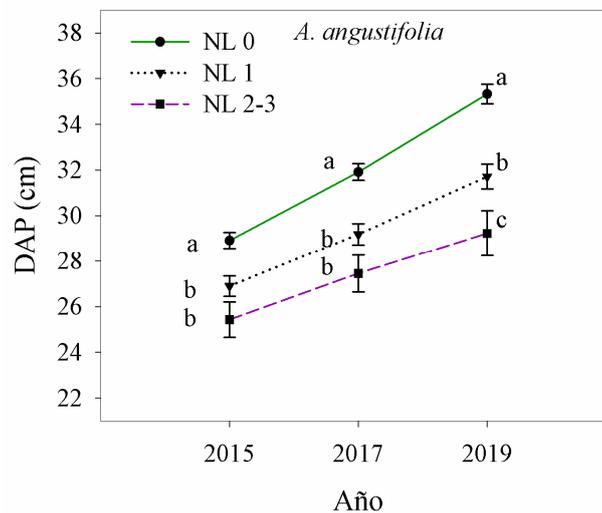
En las parcelas mixtas hubo una relación negativa entre el incremento promedio anual (IPA) diamétrico de *A. angustifolia* y los tres índices de competencia evaluados. El número de vecinos con mayor DAP (NL) fue el índice que mejor explicó la disminución en el incremento en DAP. El número total de vecinos en 5 m (NT) y el área basal total en 5 m (ABT) lo explicaron con menor precisión (Figura 5.2).

El DAP de los individuos de *A. angustifolia* difirió acorde a la presencia o no de individuos de mayor DAP en un radio de 5 m. Los individuos de *A. angustifolia* crecieron más en diámetro en ausencia de individuos mayores (*i.e* NL = 0), en un radio

de 5 m, que aquellos que crecieron con uno o más individuos, para ambos periodos de medición (Figura 5.3).



**Figura 5.2** Incremento promedio anual dimétrico (IPA diamétrico) ( $\text{cm año}^{-1}$ ) en plantas de *A. angustifolia* con diferentes índices de competencia en plantación mixta con *C. canjerana*. NT es el número total de vecinos en 5 m, NL es el número de vecinos con DAP mayor en 5 m y ABT es el área basal total en 5 m. Línea entera: regresión lineal; línea cortada: intervalo de confianza (95%). El coeficiente de determinación de Pearson ( $r$ ) y el valor  $p$  de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.

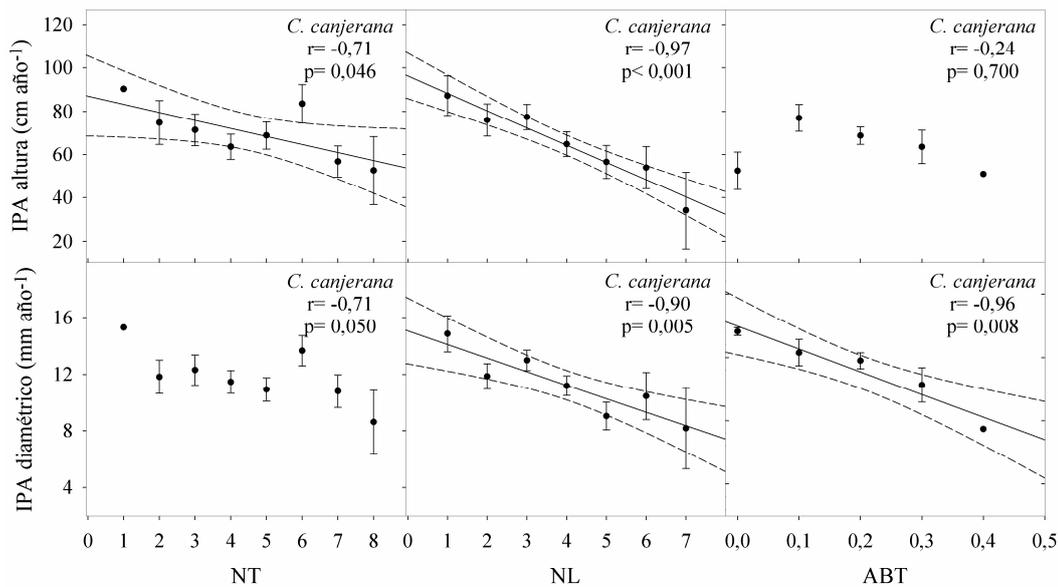


**Figura 5.3.** Diámetro a 1,30 m (DAP) de *A. angustifolia* para el año 2015, 2017 y 2019 según rango de competencia. Las plantas se clasificaron en tres rangos según el índice de competencia NL: 0, 1 o 2-3 vecinos con mayor diámetro en un radio de 5 m. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre rangos para cada año ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.

Crecimiento de *C. canjerana* bajo dosel de *A. angustifolia*

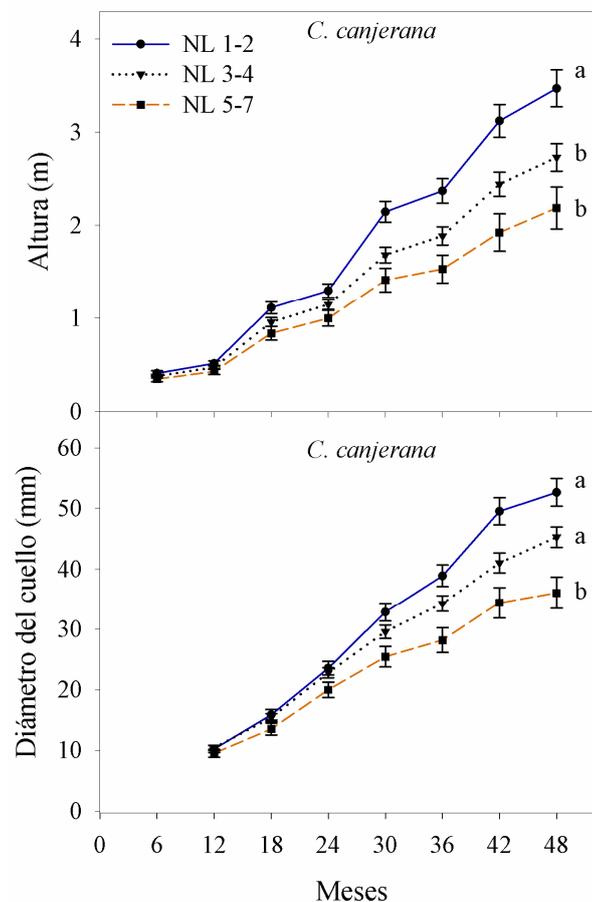
La supervivencia de *C. canjerana* fue del 80 % a los seis meses de plantación y se mantuvo alta a lo largo del periodo de evaluación con una supervivencia final del 75% a los 4 años de plantadas. En promedio, la altura de las plantas de *C. canjerana* incrementó 30 veces y el diámetro del cuello promedio incrementó 4 veces, pasados 4 años desde su plantación.

El incremento en altura y el incremento en diámetro del cuello de *C. canjerana* tuvieron una relación negativa con los índices de competencia. El índice de competencia NL fue el que mejor explicó el menor incremento en altura y en diámetro. El número de individuos totales (NT) solo explicó el menor incremento en altura, mientras que ABT solo explicó el menor incremento en el diámetro del cuello (Figura 5.4).



**Figura 5.4** Incremento promedio anual dimétrico (IPA diámetro) (mm año<sup>-1</sup>) e incremento promedio anual en altura (IPA altura) (cm año<sup>-1</sup>) en plantas de *C. canjerana* con diferentes índices de competencia a los 48 meses en plantación mixta con *A. angustifolia*. NT es el número total de vecinos en 5 m, NL es el número de vecinos con DAP mayor en 5 m y ABT es el área basal total en 5 m. El coeficiente de determinación de Pearson (r) y el valor p de la correlación se informan dentro de cada panel. Correlaciones significativas (p < 0,05). Las barras indican errores estándar.

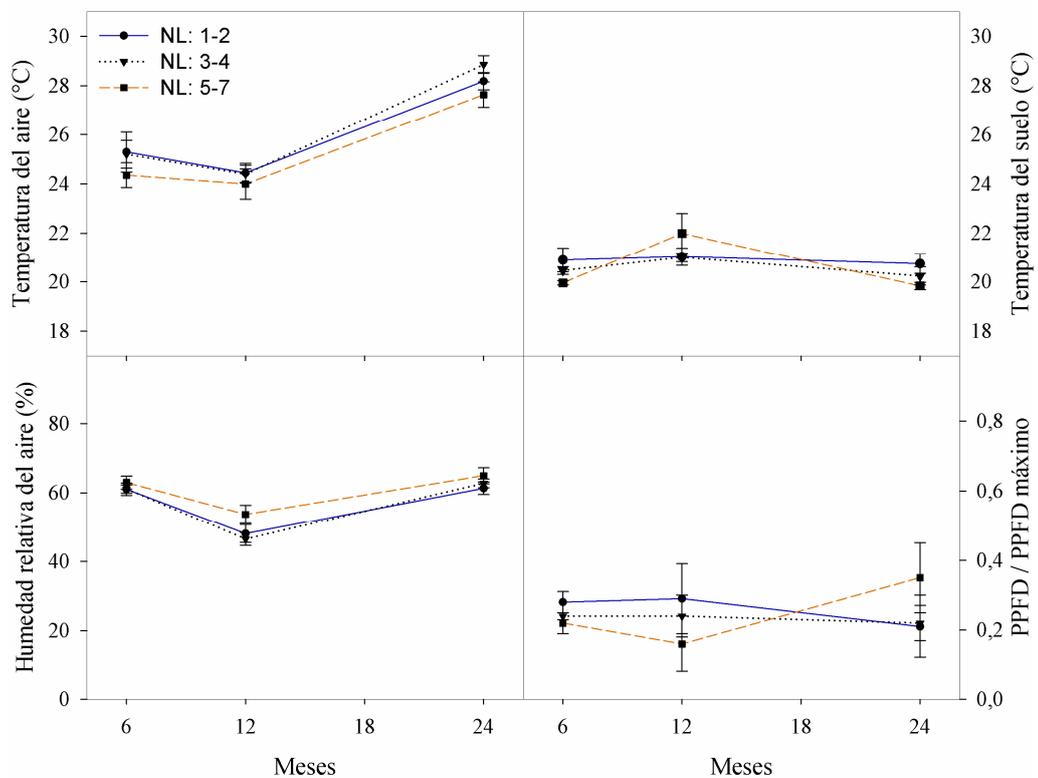
La altura de los individuos de *C. canjerana* fue diferente acorde al rango de competencia final desde los 12 meses en adelante. Los individuos focales que crecieron con uno o dos individuos de mayor DAP en un radio de 5 m fueron más altos que los que tenían mayor cantidad de vecinos en el radio (Figura 5.5). Respecto al diámetro del cuello la diferencia fue evidente desde los 30 meses en adelante. Sin embargo, la diferencia se origina entre los individuos focales con más de cinco vecinos de mayor diámetro, para los que el crecimiento en diámetro fue menor que los que tenían hasta 4 vecinos (Figura 5.5).



**Figura 5.5** Altura (m) y diámetro del cuello (mm) de *C. canjerana* a lo largo de los 48 meses según rangos de competencia del índice NL. Las plantas se clasificaron en tres rangos según el índice de competencia NL: 1-2, 3-4 o 5-7 vecinos con mayor diámetro en un radio de 5 m. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias de los rangos a los 48 meses ( $p < 0.05$ ). Las barras indican el error estándar.

*Condiciones ambientales y aclimatación de C. canjerana bajo dosel de A. angustifolia*

Las condiciones ambientales fueron similares en plantas con diferentes rangos de índice de competencia (NL). La temperatura del suelo al mediodía se mantuvo siempre aproximadamente 4 °C por debajo de la temperatura del aire (Figura 5.6). La humedad relativa del aire al mediodía fue del 50 - 60% en todas las fechas analizadas. La densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) promedio que llegó a las plantas de *C. canjerana* a través del dosel de *A. angustifolia* al mediodía fue entre 100 a 450  $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , que representó entre el 20 - 40% de la luz incidente total.



**Figura 5.6.** Condiciones ambientales medias en horarios cercanos al mediodía (11 a 13 hs) a 6, 12 y 24 meses después de plantada *C. canjerana* debajo del dosel de *A. angustifolia*: temperatura del aire al lado de la planta, temperatura del suelo en los 5 cm superiores, humedad relativa del aire y cociente entre la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) por encima de cada planta y el PPFD máximo medido al mediodía en días soleados. Las plantas se clasificaron en tres rangos según el índice de competencia NL: 1-2, 3-4 o 5-7 vecinos con mayor diámetro en un radio de 5 m. No hubo diferencias significativas entre los rangos de NL para ninguna variable en ninguna fecha. Las barras son errores estándar.

No hubo diferencias en los rasgos fisiológicos evaluados entre plantas con diferentes niveles de competencia, definido como el número de vecinos más grandes en 5 m (NL: 1-2, 3-4 y 5-7). Sin embargo, los rasgos fisiológicos cambiaron a lo largo del tiempo (Tabla 5.1). La conductancia estomática (gs) y la tasa de transporte de electrones del fotosistema 2 (ETR) aumentaron a lo largo del tiempo, mientras que la relación clorofila a: b y el AFE disminuyeron 24 meses después de la siembra.

**Tabla 5.1** Rasgos fisiológicos en plantas de *C. canjerana* 6, 12 y 24 meses después de plantadas bajo el dosel de *A. angustifolia*. El ANOVA se realizó considerando el tiempo (6, 12 y 24 meses), los rangos del índice competencia NL (1-2, 3-4 y 5-7) y la interacción (tiempo x NL). Para cada factor y la interacción se muestra el valor p y los valores significativos ( $p < 0,05$ ) se resaltan en negrita. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre medias. Como para todas las variables el único factor significativo fue el tiempo, se reporta la media de todos los niveles de NL para cada fecha.

	Meses desde la plantación			p-valor		
	6	12	24	Tiempo	NL	Tiempo x NL
gs (mmoles m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> )	114,63 ±15,07 <sup>(c)</sup>	169,43±14,90 <sup>(b)</sup>	254,03±14,90 <sup>(a)</sup>	<b>&lt;0,001</b>	0,462	0,109
ETR (µmoles e <sup>-</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> )	38,86±3,84 <sup>(b)</sup>	64,06±6,03 <sup>(a)</sup>	80,33±5,76 <sup>(a)</sup>	<b>&lt;0,001</b>	0,738	0,500
AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	244,49±8,79 <sup>(a)</sup>	270,58±8,89 <sup>(a)</sup>	201,57±8,79 <sup>(b)</sup>	<b>&lt;0,001</b>	0,152	0,882
clorofila a:b	1,95±0,03 <sup>(a)</sup>	1,96±0,03 <sup>(a)</sup>	1,60±0,03 <sup>(b)</sup>	<b>&lt;0,001</b>	0,247	0,155

## DISCUSIÓN

### *Crecimiento de A. angustifolia en plantación mixta y pura*

El crecimiento medio a nivel de rodal fue similar entre parcelas mixtas y puras en los primeros 2 años, y superior en las parcelas mixtas respecto a las puras para el segundo periodo. En un ensayo comparable con el nuestro, en la plantación de otra conífera, no se reportaron diferencias en el DAP de *Pinus elliottii* en parcelas puras y en aquellas donde se plantaron siete especies nativas arbóreas a 23 años de plantadas en el sudeste de Queensland, Australia (Simpson y Osborne, 2006). Si bien en ese trabajo no se evaluó la competencia, posiblemente prevalecieron las relaciones positivas o neutras

sobre las relaciones de competencia (Goldberg et al., 1999; Marron y Epron, 2019), como en nuestro trabajo.

El crecimiento de *A. angustifolia* con presencia de plantas jóvenes de *C. canjerana* en el rodal, fue menor en los árboles de menor DAP que en los árboles de mayor DAP, como lo demuestra la relación positiva entre el DAP y el incremento en DAP. Por el contrario, en las parcelas puras no hubo relación entre el tamaño de los individuos y sus tasas de crecimiento (Figura 5.1). Hay dos explicaciones posibles para el cambio en la relación entre el DAP y su incremento cuando *C. canjerana* es plantada en el rodal. Una es que la presencia de *C. canjerana* en el rodal aumentó el uso de recursos del suelo, y por lo tanto la competencia, y cuando los recursos son escasos, los individuos de mayor tamaño son los más exitosos en captar esos recursos limitantes. Como se esperaría para esta hipótesis, la pendiente de la correlación fue baja, ya que la competencia sería por los recursos del suelo y no por la luz (Pretzsch y Biber, 2010). En este sentido, el crecimiento de las coníferas heliófitas *Pinus pinea* y *Pinus halepensis* también fue afectado por la competencia por los recursos del suelo cuando fueron plantadas en plantación mixta coetánea (Cattaneo et al., 2018). En dicho estudio la diferencia en altura de las especies disminuyó la competencia por luz, y como el crecimiento de las plantas estaba limitado por las sequías características del ambiente mediterráneo, las plantas asignaron mayor cantidad de recursos a las raíces y aumentó la competencia por el agua disponible en el suelo. Si bien las plantaciones de *A. angustifolia* en la provincia de Misiones se encuentran insertas en un clima subtropical, donde las precipitaciones rondan los 2000 mm al año, existen periodos con menor cantidad de lluvias agravados por una alta demanda evapotranspirativa que limitan el agua disponible en el suelo, tal como se ha demostrado tanto en bosque nativo (Carrasco et al., 2014; di Francescantonio et al., 2020) como en plantaciones de *Pinus taeda* (Bulfé y Fernández, 2016; Faustino et al., 2013). La otra explicación posible es que la plantación de *C. canjerana* intercalada con *A. angustifolia* aumentó la disponibilidad de recursos para las plantas de *A. angustifolia*, y esos recursos fueron más aprovechados por las plantas grandes de *A. angustifolia* que por las más pequeñas. El efecto facilitador en plantaciones mixtas con especies fijadoras de nitrógeno ha sido ampliamente documentado (Bauhus et al., 2004; Boyden et al., 2005; Marron y Epron, 2019). Si bien *C. canjerana* no es una especie fijadora de nitrógeno, por lo cual los mecanismos que subyacen este efecto benefactor no son claros, esta segunda opción es aceptable porque

el incremento diamétrico medio de las parcelas mixtas fue mayor que el de las parcelas monoespecíficas. Tanto en parcelas puras como mixtas, debajo de dosel se instala vegetación espontánea. En las parcelas mixtas, *C. canjerana* ocupa el sitio y hace uso de los recursos y compite con la vegetación espontánea. Evidentemente la competencia entre *A. angustifolia* y *C. canjerana* es menor que la competencia que ejerce la vegetación espontánea que se instala debajo de los rodales en las plantaciones puras.

En las parcelas mixtas las plantas de *A. angustifolia* tuvieron como máximo 3 vecinos de mayor tamaño (NL), pero hasta 8 vecinos totales (NT). Cuando se analizaron los incrementos en DAP agrupando las plantas de *A. angustifolia* con respecto a su índice de competencia, la correlación entre el incremento en DAP y NT indicaría que la presencia de un mayor número de vecinos, independientemente de su tamaño, reduce el crecimiento de *A. angustifolia* (Figura 5.2). Es importante resaltar que en NT se incluyen plantas jóvenes de *C. canjerana* pero también plantas de *A. angustifolia*. Este resultado reforzaría la idea de que las plantas jóvenes de *C. canjerana* compiten por los recursos del suelo con las plantas de *A. angustifolia*. Sin embargo, la mejor correlación del incremento en DAP es con NL, ya que los árboles más grandes obtienen los recursos de manera más eficiente y ganan en la competencia por los recursos de suelo y por la luz, por lo que el crecimiento fue notablemente afectado por el número de vecinos más grandes, es decir, por la presencia de otras plantas de *A. angustifolia* de mayor DAP (Figura 5.2). La idea de que principalmente la competencia intraespecífica es la que afecta el crecimiento de *A. angustifolia* se refuerza por la relación negativa entre ABT y el incremento diamétrico. En el mismo sentido, al momento de iniciar la conversión a rodal mixto, los individuos de mayor DAP eran los que no tenían vecinos (NT = 0). Cuando existe una fuerte complementariedad de nicho entre las especies, la competencia interespecífica puede ser menor que la competencia intraespecífica (del Río et al., 2014). Por ejemplo, se reportó un mayor crecimiento de *Eucalyptus grandis* y *Eucalyptus pilularis* en plantación mixta que en sus respectivas plantaciones monoespecíficas como producto de una menor competencia interespecífica en relación a la competencia intraespecífica (Forrester y Smith, 2012). La competencia intraespecífica también resultó mayor que la competencia interespecífica en rodales mixtos de *Quercus petraea* L. y *Pinus Sylvestris* L. en el centro norte de Francia (Perot et al., 2010).

En rodales puros, *A. angustifolia* es manejada a bajas densidades por ser muy sensible a la competencia intraespecífica. En este sentido los rodales disetáneos, incluso con poca diferencia en el momento de plantación de los individuos, puede generar una ventaja al crecimiento en altura (o en la raíz) del individuo plantado antes, brindándole una ventaja competitiva a la especie inicial con respecto a la que se planta en segunda instancia. Experiencias llevadas a cabo incluso con una diferencia de 3 meses en el establecimiento de *Eucalyptus globulus*, especie intolerante a la sombra, y *Acacia mearnsii*, especie tolerante a la sombra, han demostrado estratificación y mayor productividad que sus respectivas parcelas puras en Australia (Bauhus et al., 2004). De forma similar, el establecimiento de cinco especies arbóreas nativas bajo plantación de *Pinus elliottii* de 12 a 15 años de edad en el sudeste de Queensland no afectó negativamente el crecimiento ni el volumen producido de *Pinus elliottii* a 23 años de plantadas (Simpson y Osborne, 2006). Por lo tanto, la complementariedad de nichos y la diferencia en edad entre *A. angustifolia* y *C. canjerana* implicó un beneficio en el crecimiento de la conífera por el intercultivo con la especie latifoliada, a los cuatro años de realizada la conversión del rodal de puro a mixto.

#### *Crecimiento de C. canjerana bajo dosel de A. angustifolia*

Las plantas de *C. canjerana* se establecieron de manera exitosa bajo el dosel de la plantación de *A. angustifolia* de 14 años de edad con una PFD que osciló entre los 100 y los 500  $\mu\text{moles de fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$  al mediodía de días despejados. Las plantas de *C. canjerana* tienen marcada plasticidad fenotípica, que le confiere capacidad para aclimatare a diferentes condiciones de cobertura, incluso a intensidades de luz más extremas a las registradas en la plantación (Capítulo 3). La cobertura del dosel de *A. angustifolia*, a diferencia del dosel propiciado por otras especies, es altamente heterogéneo, dando lugar a diferentes tasas de crecimiento para *C. canjerana*. Además, la arquitectura de la copa de *A. angustifolia* y su manejo a bajas densidades, genera un ambiente altamente luminoso en comparación con doseles más densos, como aquellos generados por el bosque nativo ( $2 \mu\text{moles fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Este dosel le brinda a *C. canjerana* una cobertura capaz de mitigar los daños producidos por las heladas, dada la sensibilidad de la especie a bajas temperaturas (Moretti et al 2013). En dos especies arbóreas nativas plantadas bajo el dosel de una plantación exótica de *Pinus elliottii* en el sudeste de Queensland, Australia se llevó a cabo una reposición de fallas debido a la

elevada mortalidad durante el periodo de establecimiento inicial, mientras que en las otras especies estudiadas, incluyendo *Swietenia macrophylla* de la familia Meliaceae, la supervivencia fue del 90% a 7 años de plantadas (Simpson y Osborne, 2006). Es evidente que el éxito en el establecimiento de los individuos bajo el dosel de una plantación va a depender en gran medida de la capacidad de la especie de aclimatarse a las condiciones ambientales del sotobosque. Si el sotobosque es heterogéneo, es importante elegir especies con alta plasticidad fenotípica.

En la plantación, la distancia a los árboles ya instalados puede brindar a los árboles jóvenes microambientes muy diversos que pueden condicionar su establecimiento. El índice de competencia NL se relacionó de forma negativa con el incremento en altura y en diámetro del cuello de las plantas de *C. canjerana* (Figura 5.4). En el caso de ABT, que es la suma del área basal en un radio de 5 m del individuo focal, la correlación con el incremento en altura no fue significativa principalmente porque solo ABT mayor a 0,2 se relacionó con un menor crecimiento. Sin embargo, cabe resaltar que se daría una relación negativa si se excluye del análisis un individuo con rango 0 de ABT que sufrió daño de la parte aérea, ocasionando una menor altura promedio en esa categoría. Esta discriminación puede hacerse ya que el crecimiento de los individuos se registró semestralmente y el daño fue registrado a campo. Sin embargo, los daños que se producen a campo son parte de la dinámica natural del rodal y por ende deben considerarse en los análisis que se realicen. De todos modos, el crecimiento en altura y en diámetro de las plantas de *C. canjerana* fue afectado principalmente por la competencia de los individuos de mayor tamaño, dado que el índice de competencia NL fue el que mejor explicó la relación entre el menor incremento en altura y DAC y la competencia. Es decir, que el crecimiento en las plantas de *C. canjerana* fue menor cuando en un radio de 5 m había un número mayor de vecinos de mayor tamaño, principalmente individuos de *A. angustifolia* que tenían amplias diferencias de tamaño con los individuos de *C. canjerana*. En este sentido, a diferencia de las plantas de *A. angustifolia* donde la competencia intraespecífica es mayor a la competencia interespecífica, en *C. canjerana* la competencia interespecífica prevalecería por sobre la intraespecífica. No obstante las relaciones de competencia, las tasas de crecimiento de las plantas de *C. canjerana* en el rodal fueron muy elevadas. La supervivencia de las plantas de *C. canjerana* bajo el dosel de *A. angustifolia* sin haber realizado reposición, fue similar a la supervivencia en claros del bosque luego de la reposición de fallas

(Tabla 3.4). Además, el crecimiento en altura en la plantación mixta fue mayor que en los claros del bosque, incluso que en el centro de los claros donde la radiación incidente y la altura fueron mayores (Figura 3.5). Es así, que podemos afirmar que el establecimiento de *C. canjerana* bajo el dosel de *A. angustifolia* fue exitoso.

#### *Competencia y aclimatación de C. canjerana*

Las condiciones ambientales generadas por la cobertura del dosel de *A. angustifolia* fueron similares entre plantas con diferentes rangos de competencia. La cobertura del dosel permitió la llegada de hasta un 40 % de la luz incidente a las plantas de *C. canjerana*. La plasticidad de la especie le permitió aclimatarse a las condiciones de cobertura y mantener altas tasas de crecimiento mediante modificaciones fisiológicas a lo largo de los primeros años. A los dos años de plantadas, las plantas disminuyeron el AFE y la relación clorofila a: b. Una mayor concentración de clorofila b, permitió a las plantas aclimatarse a menores radiaciones aumentando la capacidad de interceptar más luz y de este modo aumentar la tasa de transporte de electrones (ETR) con una mayor ganancia de carbono. En ninguno de los microambientes generados por el dosel de *A. angustifolia* donde se plantó *C. canjerana* se registró algún indicador fisiológico de estrés hídrico o por exceso o falta de luz, como podría ser el cierre estomático parcial o total, la reducción de la tasa fotosintética o cambios en la morfología de la hoja (Moretti et al., 2019b)

En plantaciones mixtas disetáneas la heterogeneidad microambiental dada por las diferencias en los momentos de plantación de las especies presenta ventajas en el establecimiento de ambas especies. La especie inicial, tiene la ventaja de establecerse y crecer sin competencia interespecífica. La especie secundaria, como es el caso de *C. canjerana*, se beneficia de la cobertura de un dosel protector en su establecimiento en los primeros años. En los pinares mixtos Mediterráneos fueron reportadas relaciones de facilitación en estadios iniciales mientras que en estadios más avanzados se registraron relaciones de competencia, donde la competencia de *Pinus pinea* afectó el incremento diamétrico de *Pinus pinaster* (Ledo et al., 2014). Existe una compensación entre facilitación y competencia que permite la coexistencia de las especies. En este sentido la facilitación de *A. angustifolia* hacia *C. canjerana* a los 4 años de plantadas tendría una mayor incidencia que la incipiente competencia por los recursos, observándose al

momento buenas tasas de crecimiento. Sin embargo, en estadios más avanzados la competencia sostenida podría afectar las tasas de crecimiento.

Es importante destacar que las condiciones microclimáticas no fueron afectadas significativamente por el número de vecinos más grandes que tenía cada planta (Figura 5.6) por lo cual las plantas se aclimataron de manera similar en esos microambientes (Tabla 1). En este sentido, la selección del lugar de plantación en el rodal no debe buscar el efecto protector de la cercanía de muchos vecinos. Por el contrario, durante los primeros 24 meses el crecimiento de *C. canjerana* fue indiferente al número de individuos de *A. angustifolia* en un radio de 5 metros. Este periodo de tiempo coincide con el reportado para las especies tropicales como el más crítico para asegurar el establecimiento (Campoe et al., 2014). Luego de dos años de realizada la plantación, la tasa de crecimiento se incrementó marcadamente en los individuos con solo uno o dos vecinos. Por lo tanto, dentro del rodal de *A. angustifolia*, la plantación de *C. canjerana* debe realizarse en posiciones que impliquen que la planta tendrá uno o dos vecinos en un radio de 5 metros, y deben evitarse las posiciones con mayor número de vecinos.

### **CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES**

Los resultados confirman que durante los primeros años de conversión de rodal monoespecífico a mixto, *A. angustifolia* beneficia el establecimiento de *C. canjerana*, y el crecimiento de *A. angustifolia* no es afectado negativamente por la presencia de *C. canjerana*. Esto permite deducir que la hipótesis formulada es válida.

El dosel de una plantación de *A. angustifolia* de 14 años permite el establecimiento inicial de *C. canjerana* protegiendo a las plantas en los primeros estadios. La moderada cobertura del dosel, originada por la arquitectura y el manejo a bajas densidades de *A. angustifolia*, permite la llegada de niveles adecuados de luz, similares en las diferentes posiciones del rodal, que permiten a *C. canjerana* tener elevadas tasas de crecimiento, mayores que en el bosque nativo.

El crecimiento de los individuos de mayor DAP de *A. angustifolia* fue beneficiado por la incorporación de *C. canjerana*, mientras que la mayor competencia fue intraespecífica. En términos de comercialización, el crecimiento heterogéneo de los individuos afecta la producción. Sin embargo, el manejo de la especie en un marco de

plantación de 5 x 5 m, donde no coincidan individuos de *A. angustifolia* en un radio de 5 m, podría disminuir o incluso anular el efecto de la competencia intraespecífica. Por otro lado, la merma en el rendimiento por la menor densidad de *A. angustifolia* se vería compensada por el rendimiento de los individuos de *C. canjerana*, una especie de alto valor comercial, que ha demostrado altas tasas de crecimiento en plantación mixta, con posibilidad de llegar al turno de corta a los 20 años.

La plantación de *C. canjerana* debe realizarse en posiciones dentro del rodal que aseguren que luego de dos años de realizada la plantación, cada planta de *C. canjerana* tenga como vecinos hasta 1 o 2 plantas de *A. angustifolia* en un radio de 5 m, para asegurar la máxima tasa de crecimiento.

## **CAPÍTULO 6**

### **Establecimiento y competencia de especies forestales nativas en rodales de *Araucaria angustifolia* con diferentes grados de cobertura**

#### **INTRODUCCIÓN**

Las plantaciones mixtas podrían satisfacer las demandas de producción y conservación si se diseñan a partir de mezclas estables donde las especies no compitan entre sí y sean manejadas de modo tal que pueden dar lugar a sistemas más diversos con mayor resiliencia ecológica y económica (Lamb et al., 2005). En las especies nativas de bosques tropicales y subtropicales, cuya regeneración ocurre continuamente bajo el dosel del bosque, la reducción del estrés ambiental durante las etapas iniciales de establecimiento aumenta la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Campoe et al., 2014). La cobertura que propicia el dosel forestal permite reducir estreses lumínicos por fotoinhibición e hídricos y térmicos por la mayor humedad relativa, menores turbulencias y menores fluctuaciones de temperaturas diurnas y estacionales del aire y del suelo (Aussenac, 2000). Las plantaciones mixtas disetáneas generadas a partir de la plantación de individuos permiten incorporar especies valiosas que requieren la protección de un dosel. En este sentido, las plantaciones de *A. angustifolia* pueden dar protección a las plántulas del daño por temperaturas extremas o exceso de demanda evapotranspirativa durante el establecimiento. Sin embargo, el nivel de cobertura que propicie el dosel va a depender de la edad y el área basal de los rodales, mientras que el nivel de cobertura que permita el establecimiento y óptimo crecimiento de las plantas va a depender de los requerimientos lumínicos de las especies y de la capacidad de aclimatarse mediante cambios morfológicos y fisiológicos.

Los grupos funcionales son útiles para discriminar especies con diferentes requerimientos para su regeneración (Domingues et al., 2007). Las especies arbóreas del Bosque Atlántico han sido clasificadas considerando un gradiente, desde árboles pioneros intolerantes a la sombra hasta árboles tolerantes a la sombra de sucesión tardía (Carvalho, 2003; Poorter, 1999). Independientemente de los supuestos sucesionales subyacentes a dicha clasificación, las especies que pertenecen a cada grupo pueden tener requisitos ambientales similares para su regeneración y diferenciarse del otro grupo por tener diferente capacidad de aclimatarse a las condiciones ambientales.

La mezcla de especies puede incidir de forma positiva o negativa en el establecimiento y crecimiento de las plantas (Piotto, 2008). Una mezcla de especies con mayor plasticidad fenotípica podría hacer un mejor uso de los recursos que una mezcla de especies con menor plasticidad fenotípica (Pretzsch, 2014). En consecuencia, las parcelas con baja diversidad, si contienen especies con mayor plasticidad, podrían lograr el mismo grado de uso de los recursos que las parcelas ricas en especies con baja plasticidad (Ishii et al., 2013). Las especies con mayor plasticidad podrán aclimatarse a los diferentes microambientes y ocupar mayor cantidad de estratos del dosel y del suelo y tolerar o minimizar los niveles de competencia; mientras que las especies con menor plasticidad ocuparán solo los microambientes que se corresponden con sus estrechas demandas de recursos y tolerancias de estreses (Callaway et al., 2003). De este modo, la diversidad funcional en los rodales mixtos puede ser generada por diferentes especies con rasgos divergentes pero también por la plasticidad de las especies.

El efecto facilitador del dosel de los árboles previamente establecidos puede ser necesario para el establecimiento inicial de algunas especies, pero su efecto competitivo puede reducir sus tasas de crecimiento (Dordel et al., 2011). Las interacciones entre los árboles pueden explorarse analizando el crecimiento a nivel individual mediante índices de competencia. Además, la vegetación herbácea circundante también puede limitar severamente el crecimiento o incluso la supervivencia de plántulas y árboles jóvenes (Aussenac, 2000; Caselli et al., 2021). Durante los primeros años de establecimiento, las raíces de los árboles y de la vegetación herbácea ocupan capas similares del suelo dando lugar a la competencia por agua y/o nutrientes (Adams et al., 2003; Campoe et al., 2014). A nivel aéreo, la competencia depende en gran medida del manejo y de la forma de vida de la vegetación herbácea (Zandavalli y Dillenburg, 2015). Si la altura de la vegetación herbácea circundante es menor a la altura del árbol, las relaciones de competencia que puedan generarse estarán mediadas por los recursos del suelo, mientras que si la altura de la vegetación herbácea es mayor al árbol, la competencia podría ser por la luz y/o los recursos del suelo.

Para poder proponer la conversión de los rodales de *A. angustifolia* a rodales mixtos, es importante evaluar diversas especies de valor maderero y su capacidad de establecimiento en rodales de diferentes edades, que otorgan distintos niveles de cobertura. La existencia de especies maderables identificadas a priori con diferentes requerimientos lumínicos brinda la posibilidad de seleccionar especies que representan

diferentes grupos funcionales e interpretar la relación entre los requerimientos ecofisiológicos y el éxito de su establecimiento en diferentes microambientes dentro de los rodales.

El objetivo de este capítulo fue evaluar el establecimiento de cinco especies forestales nativas con diferentes requerimientos lumínicos, en rodales de *A. angustifolia* de diferentes edades y áreas basales, que generan diferentes niveles de cobertura y la competencia inicial entre árboles y con la vegetación herbácea.

Hipótesis: Las especies con mayor plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura se establecen en todos los rodales de *A. angustifolia*, y la competencia interespecífica no afecta su crecimiento, mientras que las especies con menor plasticidad fenotípica se establecen solo en los rodales que correspondan con sus requerimientos ecofisiológicos y la competencia interespecífica afecta negativamente su crecimiento.

## ***MATERIALES Y MÉTODOS***

### *Área de estudio y producción de plantas*

El experimento se llevó a cabo en el Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB). Las especies se seleccionaron por su aptitud forestal y se clasificaron acorde a sus requerimientos ecológicos y lumínicos: especies pioneras (P), secundarias iniciales (SI), secundarias tardías (ST) y clímax (C) y, heliófitas, intermedias, esciófitas (Carvalho 2003, Dummel & Pinazo 2013) (Tabla 6.1). Las plantas fueron producidas en bandejas con tubetes de 350 cm<sup>3</sup>, con sustrato mixto conformado por corteza de pino y suelo del bosque, en invernáculo semi-cubierto (40 ± 8% de reducción de PAR respecto al sol pleno) a partir de semillas recolectadas de diferentes árboles en el Bosque.

Se llevó a cabo un experimento en macetas, para conocer la tolerancia de las especies a condiciones de cobertura extremas (sol pleno y cobertura del dosel) para luego continuar con su plantación a campo. En el experimento en macetas, se excluyó la especie *C. canjerana* que fue estudiada previamente por el grupo de investigación y detallada en el capítulo 3.

**Tabla 6.1** Características de las especies evaluadas. Los grupos ecológicos son: especies pioneras (P), secundarias iniciales (SI) y secundarias tardías (ST).

Especie	Familia	Requerimiento lumínico	Grupo ecológico
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	Intermedia	SI-ST
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Rutaceae	Intermedia	ST
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	Boraginaceae	Intermedia	SI-ST
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Fabaceae	Heliófila	P-SI
<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	Malvaceae	Heliófila	P-SI

#### *Experimento en macetas: aclimatación a sol pleno y a la cobertura del dosel*

En el experimento en macetas, 50 plantas de cada especie fueron trasplantadas a macetas de 10 litros con sustrato mixto compuesto por tierra del bosque y arena en relación 1: 1. Treinta plantas de cada especie fueron dispuestas bajo cobertura del dosel, en un remanente de bosque nativo y las 20 restantes a sol pleno (sin cobertura de dosel). Las plantas crecieron en condiciones contrastantes de cobertura por un periodo de 6 meses desde mayo a octubre. El sitio donde se pusieron las plantas, tanto a sol pleno como bajo la cobertura del dosel, fue el mismo donde se llevaron a cabo los ensayos en macetas previos. La PPFD al mediodía al inicio del ensayo en el mes de mayo fue de alrededor de 1700 y 200  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a sol pleno y bajo la cobertura del dosel, respectivamente. La relación rojo: rojo lejano fue cercana a 1 a sol pleno y 0,6 bajo la cobertura del dosel. Las variables ambientales que describen ambas condiciones fueron medidas de la misma forma y se encuentran detalladas en el capítulo 2. La temperatura y la humedad relativa del aire fueron registradas con sensores programados para su medición instalados en ambas condiciones. La temperatura media del mes de mayo al mediodía fue de  $23 \pm 1$  °C y la humedad relativa  $67 \pm 1$  % en ambas condiciones.

#### *Crecimiento y supervivencia*

Se registró la supervivencia contando el número de plantas vivas y el crecimiento en todas las plantas a los 6 meses de aclimatación. El crecimiento en altura se midió con cinta métrica y el diámetro del cuello con calibre digital.

*Medición de variables morfológicas y fisiológicas*

En un total de 3 plantas por condición de cobertura (sol pleno y bajo cobertura del dosel) por especie se hicieron mediciones morfológicas y fisiológicas. El área foliar específica (AFE) se determinó sobre la última hoja superior expandida. La hoja se cortó, escaneó y luego se calculó el área con el software Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update (Liu et al., 2001). El AFE se obtuvo relacionando el área foliar y su peso seco luego de secar en estufa a 65 °C hasta peso constante. La clorofila total, a y b y la concentración de carotenoides total se extrajo desde una sección de hoja intacta de 19.6 mm<sup>2</sup> para cada especie en 1 ml de N, N-dimetilformamida (DMF) por 48 hs (Inskeep y Bloom, 1985). La absorbancia se leyó a 664, 647 y 480 nm de longitud de onda (Wellburn, 1994) con un espectrofotómetro (UV-160A, Shimadzu, Kyoto, Japón) en una muestra por planta. Las concentraciones se expresaron en base al área ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ) y peso foliar ( $\text{mg g}^{-1}$ ). Además se calculó la relación clorofila a: b.

Como índice de plasticidad fenotípica de cada especie, para cada variable que tuvo diferente media entre plantas aclimatadas al sol pleno y a la cobertura del dosel, se calculó la pendiente de la norma de reacción ( $m$ ), de manera similar a la metodología descrita en el capítulo 3. Se define  $m$  como la relación entre la diferencia del valor de la variable morfo-fisiológica en cada ambiente estandarizado por la media, y la variación en el ambiente, que fue la diferencia entre la radiación al mediodía al sol pleno y bajo cobertura del dosel, estandarizado por la media.

*Experimento a campo: Plantación en rodales de A. angustifolia*

Las cinco especies se plantaron en rodales de *A. angustifolia* con diferentes intensidades de cobertura de dosel (*i.e* diferentes edades y áreas basales) (Tabla 6.2). Se seleccionaron 3 rodales jóvenes con una cobertura baja y 3 rodales intermedios con una cobertura alta (Figura anexa 6.1). En cada rodal se instalaron 5 parcelas de 1000 m<sup>2</sup> cada una, que contenían 5 filas de ancho por 50 m de largo (20 m x 50 m). En cada parcela se plantó una de las especies, en la línea de plantación de *A. angustifolia*, 10 plantas por fila ( $n=50$  por parcela). En todos los rodales se registró la temperatura del aire y la humedad relativa por el periodo de un año con sensores programados para medir cada 3 horas.

Las plantas de *C. canjerana*, *C. trichotoma* y *P. dubium* fueron plantadas en mayo de 2018. Las plantas de *B. densiflora* fueron plantadas en octubre de 2018 y las de *B. riedelianum* en mayo de 2019. Las diferencias en fechas de plantación se deben a dificultades en la obtención de plantas de todas las especies en simultáneo, debido a que la recolección de semillas se realizó desde el bosque nativo, y las especies tienen fechas de fructificación diferentes y años con alta y baja producción de semillas.

**Tabla 6.2** Características de los rodales de *A. angustifolia* en los que plantaron las cinco especies en estudio. La edad de los rodales al momento de la plantación de las especies (2018), el área basal y la frecuencia de árboles por hectárea fueron estimadas a partir de las mediciones registradas en 2019. Los nombres de los rodales corresponden al plan de manejo del CAMB.

Rodal	Edad (años)	Área Basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Frecuencia (árboles ha <sup>-1</sup> )
4	2	2,3	1150
4B	4	9,6	1100
9	4	10,0	1200
26A4	21	17,0	250
49A	17	18,4	220
13C	23	27,5	330

#### *Cálculo de índices de competencia y crecimiento*

En todas las parcelas se registró la supervivencia contando las plantas vivas, cada seis meses, por el periodo de un año. Además se midió el crecimiento en diámetro del cuello (DAC) y la altura de todas las plantas vivas, con calibre digital y cinta métrica, respectivamente. Para evaluar la competencia, se registró la posición X e Y de todos los individuos plantados dentro de la parcela, incluyendo las *A. angustifolia*. Se evaluó la competencia en cada parcela calculando los índices dependientes de la distancia en un radio de 5 m: número de individuos de diámetro (DAC o DAP) mayor al focal (NL) y área basal de todos los individuos (ABT). La metodología de cálculo se encuentra detallada en el capítulo 5.

Para conocer la influencia de la vegetación herbácea en el crecimiento de las cinco especies, en la última fecha de medición se asignó a cada individuo una categoría de altura relativa de la vegetación herbácea circundante, con una escala categórica que consideró “1”, un individuo sin vegetación o con vegetación herbácea de menor altura

que el individuo focal, “2” un individuo con vegetación herbácea circundante de igual altura y “3” un individuo con vegetación herbácea de mayor altura o cubriendo el individuo focal (Figura anexa 6.2).

#### *Análisis de datos*

Para evaluar el crecimiento en altura y en diámetro del cuello y las variables morfológicas y fisiológicas de las especies en el ensayo en macetas se hicieron ANOVA ( $p < 0,05$ ) con la cobertura (sol pleno y cobertura del dosel) como factor para cada especie y se compararon las medias mediante análisis de Tukey ( $p < 0,05$ ).

El cálculo de los índices de competencia para cada individuo se hizo mediante el diseño de scripts con el programa R. La relación entre los dos índices de competencia con el incremento en altura se evaluó mediante análisis de regresión en dos tramos, ya que tuvo mejor ajuste (menor suma de cuadrados medios y mejor  $R^2$ ) que la regresión lineal simple ( $p < 0,05$ ).

Para evaluar diferencias en altura a lo largo del tiempo según la competencia se crearon 3 rangos de índices de competencia para NL de modo que la distribución de los datos dentro de los rangos sea pareja tanto para los rodales jóvenes como para los rodales maduros, y se hicieron ANOVA ( $p < 0,05$ ) por rangos para cada fecha comparando las medias mediante análisis de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Para evaluar diferencias en altura a lo largo del tiempo según la competencia con la vegetación herbácea circundante se hizo un ANOVA ( $p < 0,05$ ) por rangos para cada fecha y se compararon las medias mediante análisis de Tukey ( $p < 0,05$ ). Todos los análisis se hicieron con el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

## **RESULTADOS**

### *Crecimiento y aclimatación a sol pleno y cobertura de dosel: experimento en macetas*

La supervivencia a los 6 meses fue alta tanto a sol pleno como bajo la cobertura del dosel en las cuatro especies. En plantas de *P. dubium* y *B. densiflora*, no se registró mortalidad ni a sol pleno ni bajo la cobertura del dosel. Sin embargo, en *B. riedelianum*

se registró mortalidad a sol pleno (15 %) y bajo la cobertura del dosel (30 %) mientras que, en *C. trichotoma* solo se registró mortalidad bajo la cobertura del dosel (7 %).

La única especie que creció en DAC y altura de manera diferencial bajo dosel y a sol pleno fue *P. dubium* (Tabla 6.3). La única aclimatación que se observó en *B. riedelianum* fue mayor concentración de carotenoides por área de hoja a sol pleno que bajo dosel. Las otras tres especies tuvieron mayor AFE y concentración de clorofila total y de carotenoides por gramo de hoja bajo la cobertura del dosel que a sol pleno, y mayores concentraciones de clorofila total y carotenoides por área de hoja a sol pleno que bajo la cobertura del dosel. Además en plantas de *B. densiflora* la relación clorofila a: b fue mayor a sol pleno que bajo la cobertura del dosel (Tabla 6.3). La sumatoria de los valores absolutos de las normas de reacción, fue de 4,61 para *P. dubium*, 1,87 para *B. densiflora*, 1,34 para *C. trichotoma* y 0,42 para *B. riedelianum*.

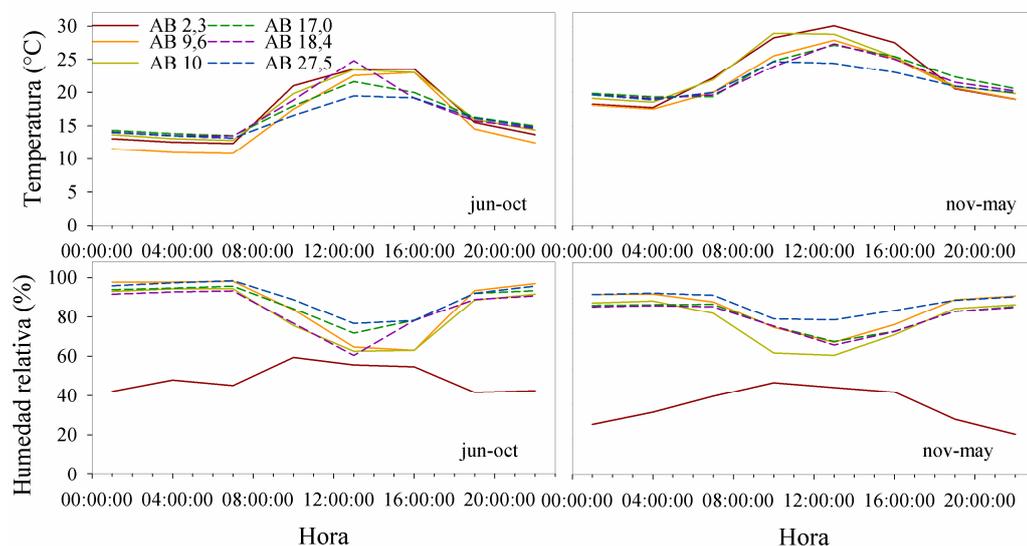
**Tabla 6.3** Incremento corriente en altura (IC altura) y diámetro (IC DAC), área foliar específica (AFE) y concentración de pigmentos en plantas de *B. riedelianum*, *C. trichotoma*, *P. dubium* y *B. densiflora* a los 6 meses de aclimatación a la cobertura del dosel y a sol pleno. Se reporta la media y el error estándar (E.E) para las plantas aclimatadas al sol y a la cobertura del dosel, el valor de F y p del ANOVA que indican las diferencias entre tratamientos. En los casos en que  $p < 0,05$ , se calculó la pendiente de la norma de reacción ( $m$ ) como índice de plasticidad fenotípica.

	Sol pleno	E.E	Dosel	E.E	F-valor	p-valor	$m$
<i>B. riedelianum</i>							
IC altura (cm)	1,32	0,32	0,64	0,32	2,25	0,148	
IC DAC (mm)	0,27	0,21	0,36	0,21	0,09	0,763	
AFE	251,13	234,35	543,68	234,35	3,55	0,133	
clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	43,38	8,32	39,33	8,32	0,54	0,503	
clorofila total ( $\text{mg g}^{-1}$ )	10,73	9,70	21,30	9,70	2,70	0,176	
carotenoides ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	8,73	1,72	4,39	1,72	14,46	<b>0,019</b>	0,42
carotenoides ( $\text{mg g}^{-1}$ )	2,12	1,22	2,37	1,22	0,09	0,778	
clorofila a: b	1,93	0,36	1,96	0,36	0,01	0,916	
<i>C. trichotoma</i>							
IC altura (cm)	1,88	1,55	5,54	1,65	2,62	0,129	
IC DAC (mm)	0,26	0,17	0,46	0,18	0,60	0,453	
AFE	182,85	19,29	344,55	19,59	291,48	<b>&lt;0,001</b>	-0,39
clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	58,97	4,67	40,38	4,67	7,91	<b>0,015</b>	0,24
clorofila total ( $\text{mg g}^{-1}$ )	10,63	1,80	16,17	1,89	12,10	<b>0,005</b>	-0,26
carotenoides ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	8,59	0,35	5,14	0,35	48,92	<b>&lt;0,001</b>	0,32
carotenoides ( $\text{mg g}^{-1}$ )	1,57	0,20	1,92	0,21	9,97	<b>0,009</b>	-0,13
clorofila a: b	2,13	0,21	2,35	0,21	3,25	0,095	
<i>P. dubium</i>							
IC altura (cm)	5,17	0,57	1,64	0,46	23,07	<b>&lt;0,001</b>	0,66
IC DAC (mm)	0,71	0,16	0,15	0,13	7,71	<b>0,008</b>	0,83
AFE	119,12	53,71	533,84	47,66	36,58	<b>&lt;0,001</b>	-0,81
clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	62,43	6,13	31,82	4,83	21,75	<b>&lt;0,001</b>	0,41
clorofila total ( $\text{mg g}^{-1}$ )	4,43	3,09	16,83	3,03	156,59	<b>&lt;0,001</b>	-0,74
carotenoides ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	9,19	0,90	4,03	0,75	46,55	<b>&lt;0,001</b>	0,50
carotenoides ( $\text{mg g}^{-1}$ )	0,67	0,46	2,12	0,45	119,77	<b>&lt;0,001</b>	-0,66
clorofila a: b	1,55	0,33	1,79	0,32	4,87	0,052	
<i>B. densiflora</i>							
IC altura (cm)	2,33	1,22	3,14	1,13	0,24	0,635	
IC DAC (mm)	0,38	0,17	0,46	0,16	0,11	0,752	
AFE	215,10	44,08	556,41	40,24	32,7	<b>&lt;0,001</b>	-0,56
clorofila total ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	45,24	2,96	42,05	2,34	0,71	0,418	
clorofila total ( $\text{mg g}^{-1}$ )	9,63	2,81	23,17	2,57	12,63	<b>0,007</b>	-0,52
carotenoides ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )	6,66	0,97	4,91	0,90	11,32	<b>0,007</b>	0,19
carotenoides ( $\text{mg g}^{-1}$ )	1,15	0,65	2,73	0,59	9,88	<b>0,014</b>	-0,52
clorofila a: b	2,39	0,28	2,10	0,28	9,23	<b>0,012</b>	0,08

Condiciones ambientales en los rodales de *A. angustifolia*

En los rodales de menor área basal hubo una mayor amplitud térmica a lo largo del día respecto a los rodales de mayor área basal (Figura 6.1). En los rodales con menor área basal las temperaturas tendieron a ser más bajas en la madrugada y noche y más altas en horarios cercanos al mediodía que en los rodales con mayor área basal y cobertura. La humedad relativa fue alta, cercana al 90%, con una caída en horarios cercanos al mediodía que tendió a ser más abrupta en los rodales con menor área basal (Figura 6.1). A diferencia del resto de los rodales, el rodal de menor área basal ( $2,3 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) tuvo un porcentaje de humedad relativa baja, con una tendencia a aumentar en horarios cercanos al mediodía a valores del 60% (Figura 6.1). En el periodo invernal se registraron temperaturas cercanas y por debajo de cero en los dos rodales de menor área basal (Figura anexa 6.3).

En todos los rodales hubo una mayor frecuencia de vegetación herbácea circundante de menor altura que las plantas estudiadas, exceptuando el rodal de área basal 18,4 donde fue más frecuente que la vegetación tuviese la misma altura e incluso por encima de las plantas (Figura anexa 6.4).



**Figura 6.1** Valores medios de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%) registrados a lo largo del día en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal durante el primer año de enriquecimiento. jun-oct: periodo invernal, nov-may: periodo estival.

*Establecimiento en rodales de A. angustifolia con diferentes intensidades de cobertura*

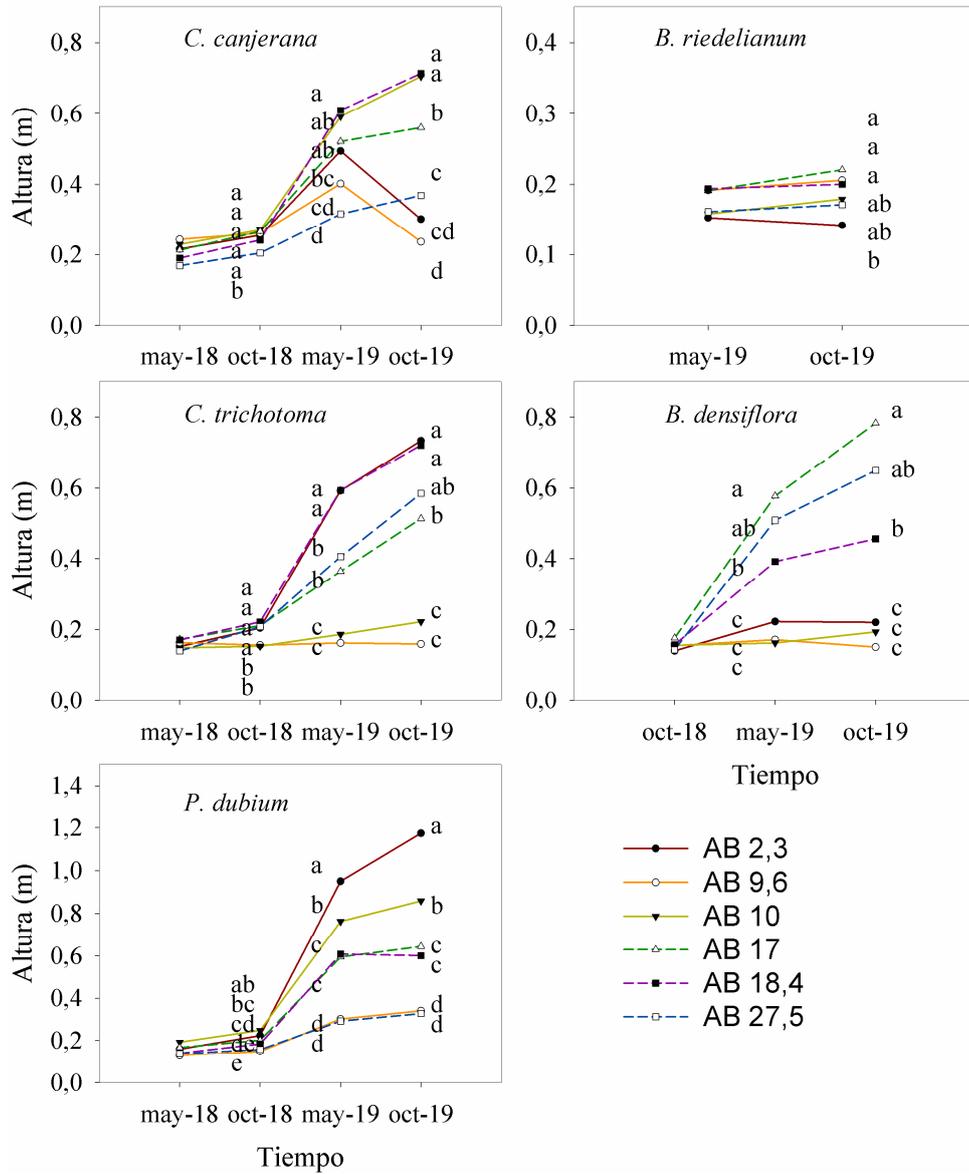
La mortalidad varió entre 0 y 48% entre rodales y especies. En plantas de *B. densiflora* se registraron los mayores porcentajes de mortalidad en comparación con las otras especies, excepto para el rodal de mayor área basal donde no se registró mortalidad. En las demás especies, la mortalidad fue menor al 30% y en la mayoría de los rodales la mortalidad fue inferior al 10% (Tabla 6.4).

**Tabla 6.4** Porcentaje de mortalidad acumulada para las cinco especies plantadas en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal (AB) en las diferentes fechas de muestreo.

	AB 2,3 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	AB 9,6 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	AB 10 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	AB 17 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	AB 18,4 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	AB 27,5 (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )
<i>B. riedelianum</i>						
oct-19	5%	3%	10%	3%	10%	18%
<i>C. trichotoma</i>						
oct-18	0%	2%	2%	2%	0%	0%
may-19	0%	2%	2%	22%	0%	7%
oct-19	0%	2%	5%	27%	10%	10%
<i>C. canjerana</i>						
oct-18	4%	5%	0%	3%	3%	0%
may-19	7%	5%	0%	8%	7%	2%
oct-19	7%	7%	0%	12%	8%	7%
<i>P. dubium</i>						
oct-18	0%	0%	0%	0%	0%	0%
may-19	0%	2%	0%	11%	0%	2%
oct-19	2%	2%	0%	20%	0%	5%
<i>B. densiflora</i>						
may-19	20%	30%	20%	21%	8%	0%
oct-19	32%	48%	33%	29%	17%	2%

El crecimiento en altura también fue diferente para las especies según el área basal del rodal donde fueron plantadas. La altura media de las plantas de *P. dubium* fue mayor en la medida que disminuyó el área basal de los rodales de *A. angustifolia* (Figura 6.2), excepto para el rodal de 9,6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> de área basal, que tuvo un crecimiento similar al de mayor área basal. En el rodal de 9,6 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> de área basal se registraron las alturas medias más bajas de todas las especies excepto de *B. riedelianum*, que la altura media más baja se registró en el rodal de menor área basal. La altura de las plantas de *B.*

*densiflora* también fue menor en los rodales de menor área basal. En las plantas de *C. trichotoma*, las mayores alturas medias se registraron en los rodales extremos de área basal, es decir en el rodal de menor y de mayor área basal. Por el contrario, en *C. canjerana* en los rodales extremos se registraron las alturas medias más bajas (Figura 6.2).

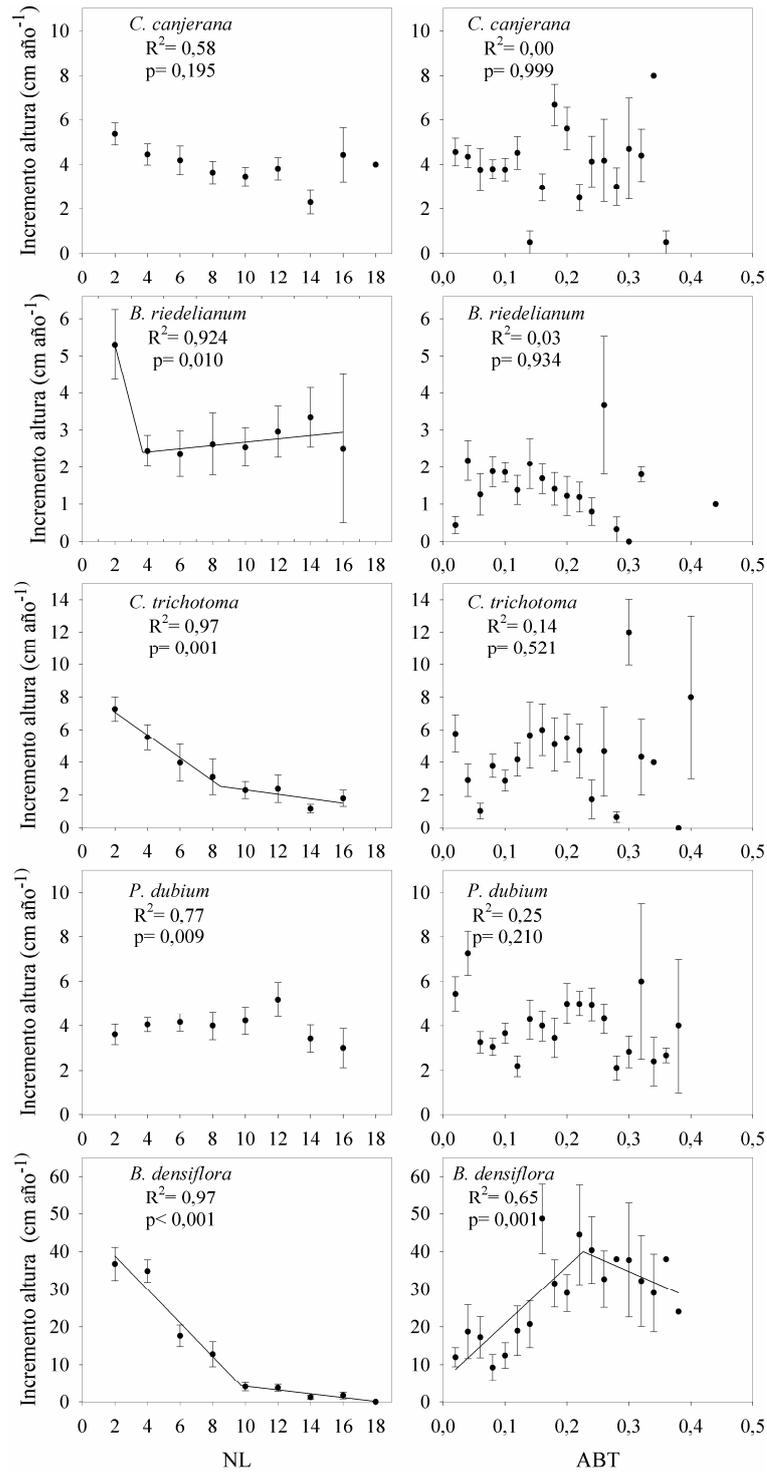


**Figura 6.2** Altura media de las plantas para cada especie en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal (AB) ( $m^2 ha^{-1}$ ) como medida de ocupación de sitio y cobertura desde su plantación hasta los 18 meses (*C. canjerana*, *C. trichotoma* y *P. dubium*), hasta los 12 meses (*B. densiflora*) y a los 6 meses de plantadas (*B. riedelianum*). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ).

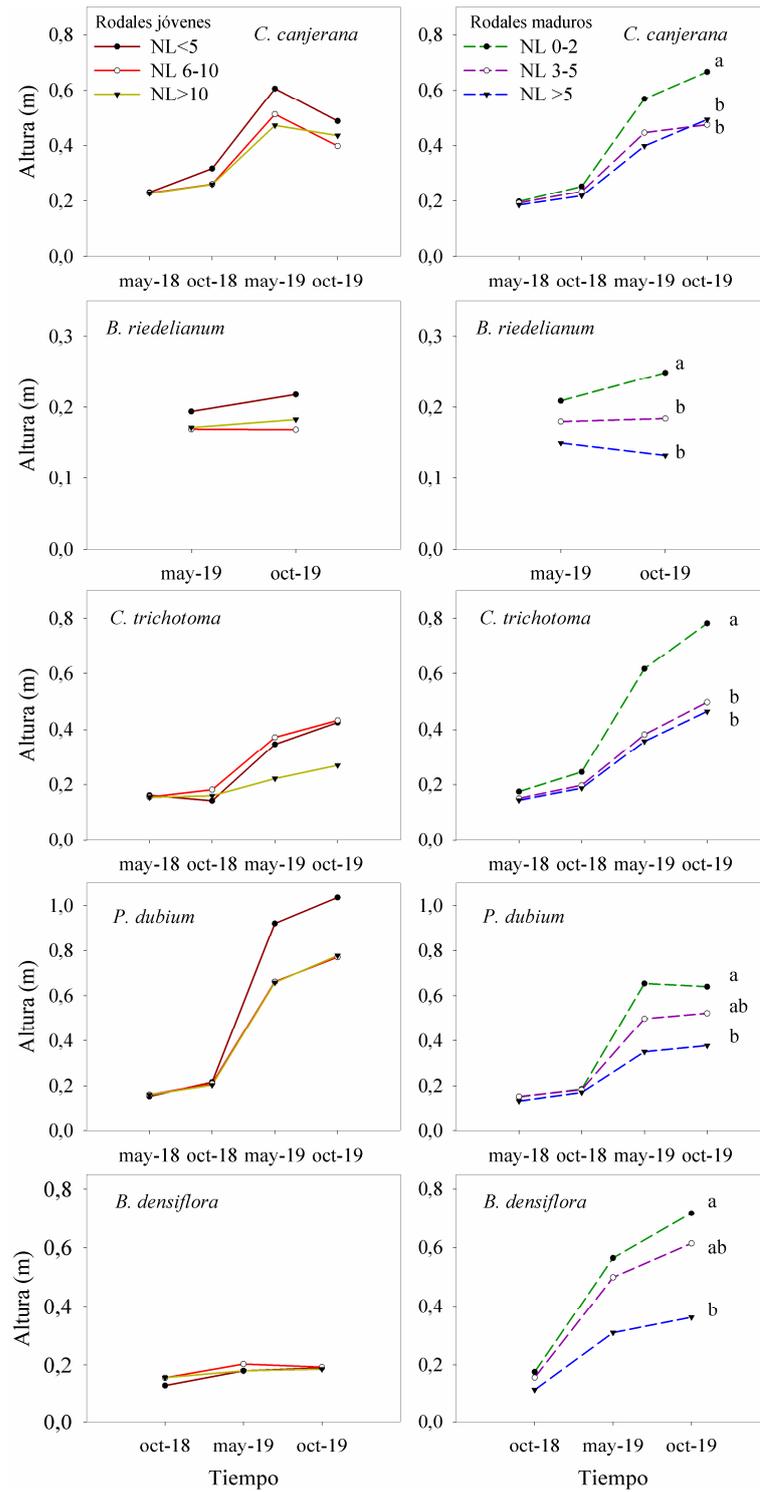
*Crecimiento y competencia en rodales de A. angustifolia*

El incremento corriente en altura de las plantas de *B. densiflora* correlacionó con ambos índices de competencia pero de forma diferente: la correlación con el índice NL (número de árboles con diámetro mayor al árbol focal en un radio de 5 m) fue negativa mientras que la correlación con ABT (área basal total en un radio de 5 m) fue positiva hasta un ABT de  $0,2 \text{ m}^2$ , y con ABT mayores la relación fue levemente negativa (Figura 6.3). En otras palabras, la altura de un individuo de *B. densiflora* aumentó cuando, en un radio de 5 m, disminuyó el número de árboles con DAP mayor y cuando aumentó el área basal total. Así mismo, el incremento corriente en altura registrado en plantas de *C. trichotoma* y *B. riedelianum* para el periodo en estudio fue mayor con valores bajos del índice NL, mientras que no hubo correlación con el índice ABT (Figura 6.3). El incremento corriente en altura de las plantas de *C. canjerana* y *P. dubium* no correlacionó con ninguno de los dos índices de competencia (Figura 6.3).

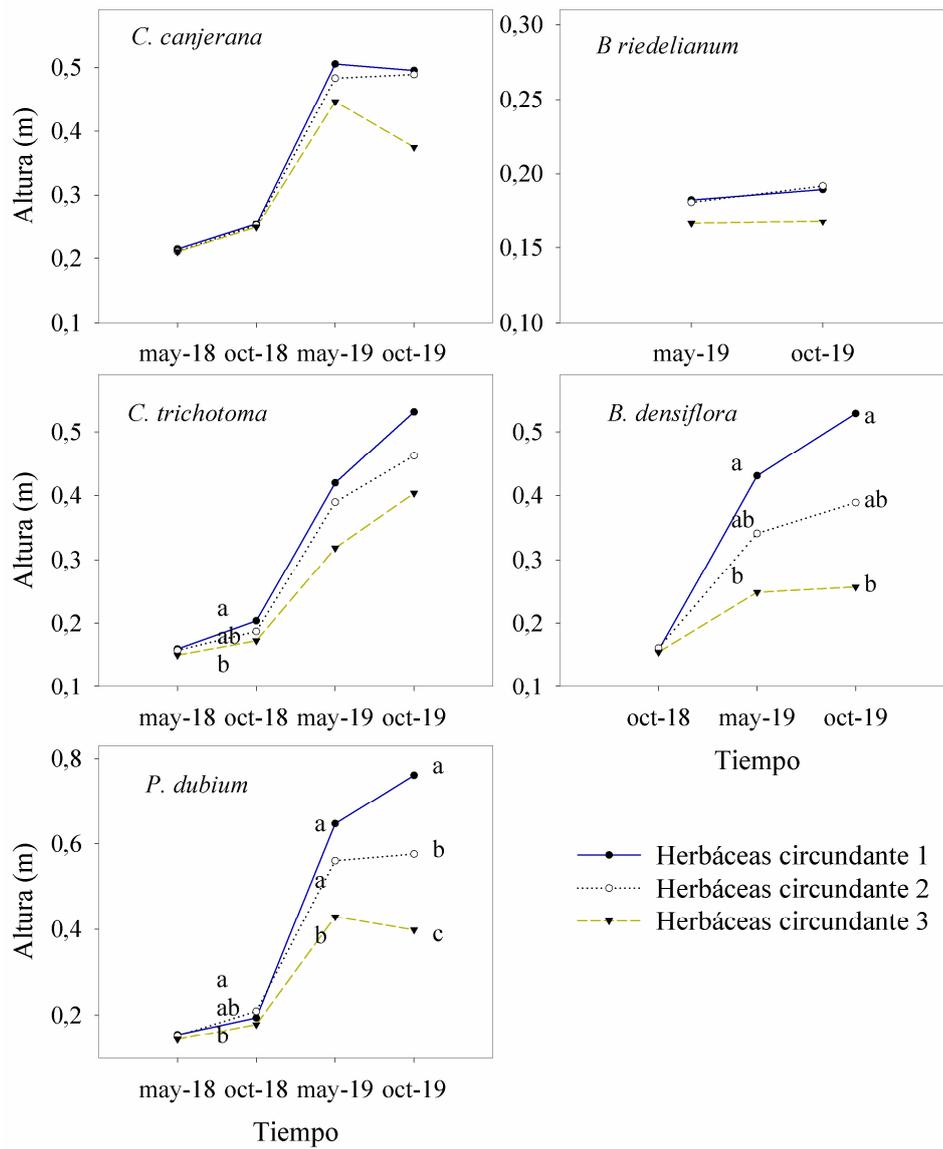
La altura de las plantas fue diferente en relación a la cantidad de individuos con diámetro mayor en un rango de 5 m al evaluarse rangos de individuos en plantaciones jóvenes (DAP promedio de 8 cm) y adultas (DAP promedio 30 cm) (Figura 6.4). En plantas de *C. canjerana*, *B. riedelianum* y *C. trichotoma* la altura fue mayor en los rodales de mayor área basal cuando en un radio de 5 m hubo menos de 3 individuos con mayor diámetro, mientras que en plantaciones jóvenes la altura no difirió con el número de individuos circundantes (Figura 6.4). En plantas de *B. densiflora* y *P. dubium* la altura fue mayor en individuos con menos de 3 individuos comparado con aquellos con más de 5 individuos en rodales de *A. angustifolia* maduros, pero en rodales jóvenes la altura fue similar entre los diferentes rangos. Sin embargo, de forma contraria al resto de las especies, la altura de las plantas de *P. dubium* en rodales jóvenes de *A. angustifolia* fue mayor que en los rodales adultos (Figura 6.4). La altura de las plantas de *B. densiflora* y *P. dubium* fue mayor en aquellos individuos con la clase 1 de vegetación herbácea circundante, es decir, en aquellos individuos donde la altura del sotobosque fue menor a la altura del individuo (Figura 6.5). En plantas de *C. trichotoma* la clase de sotobosque tuvo incidencia en los primeros 6 meses de establecimiento también con una mayor altura en los individuos con clase de sotobosque 1 (Figura 6.5). Sin embargo, después de este periodo la altura no difirió entre las distintas clases. En plantas de *C. canjerana* y *B. riedelianum* la altura no difirió entre las distintas clases de sotobosque para ninguno de los periodos.



**Figura 6.3** Relación entre el incremento en altura y rangos de competencia para los índices NL y ABT para *C. canjerana*, *B. riedelianum*, *C. trichotoma*, *P. dubium* y *B. densiflora* en rodales de *A. angustifolia* con diferente área basal. El coeficiente de ajuste ( $R^2$ ) y el valor p de la regresión en tramos se informan dentro de cada panel. Regresiones significativas ( $p < 0,05$ ). Las barras indican errores estándar.



**Figura 6.4** Altura a lo largo del tiempo para cada rango de competencia del índice NL en rodales de *A. angustifolia* jóvenes (DAP promedio 8 cm) (líneas enteras) y maduros (DAP promedio 30 cm) (líneas cortadas). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ) para rodales jóvenes y maduros.



**Figura 6.5** Altura media de las plantas a lo largo del tiempo para las distintas clases de vegetación herbácea circundante al individuo focal. Herbáceas circundante 1: sin vegetación herbácea o de menor altura que el individuo focal; Herbáceas circundante 2: de igual altura que el individuo focal; Herbáceas circundante 3: de mayor altura o cubriendo el individuo focal. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ( $p < 0,05$ ).

## **DISCUSIÓN**

### *Crecimiento y aclimatación de las especies a condiciones contrastantes de cobertura*

Las especies se aclimataron en mayor o menor medida a ambas condiciones de cobertura contrastantes, a pesar de sus diferentes requerimientos lumínicos. Esto fue evidente por la baja mortalidad de las plantas en ambas condiciones. Las plantas de las cuatro especies estudiadas tuvieron diferente plasticidad fenotípica en la aclimatación a sol pleno y bajo la cobertura del dosel. La especie *P. dubium* fue la que demostró mayor plasticidad general y en más atributos, y *B. riedelianum* solo tuvo plasticidad en la concentración de carotenoides. En plantas de *B. riedelianum* se registró mortalidad a sol pleno y bajo la cobertura del dosel, a diferencia del resto de las especies, en las que no se registró mortalidad a sol pleno. Posiblemente la condición de sol pleno implicó un estrés por exceso de luz en las plantas que produjo, como única respuesta, un aumento en la concentración de pigmentos foto-protectores para proteger las hojas de los altos niveles de radiación, pero que no fue suficiente para evitar la muerte por temperaturas extremas y exceso de demanda evapotranspirativa, que se registran en los sitios sin cobertura del bosque. Además, a diferencia del resto de las especies, las plantas de *B. riedelianum* no realizaron otro tipo de ajustes a nivel foliar para aumentar la intercepción de luz, por lo que la mortalidad fue aún mayor bajo la cobertura del dosel. La baja capacidad de las plantas de *B. riedelianum* de realizar modificaciones morfológicas y fisiológicas en condiciones de cobertura extremas (*i.e* baja plasticidad fenotípica) implicó una mayor mortalidad respecto al resto de las especies y un crecimiento similar en ambas condiciones de cobertura, aunque menor en relación al resto de las especies. Resultados contrarios fueron reportados en plantas de *B. riedelianum* que crecieron a cuatro niveles de radiación en el sur de Brasil, donde la mayor mortalidad ocurrió en plantas expuestas a sol pleno (Cardoso Farias et al., 1995). La diferencia entre los resultados obtenidos puede deberse a las diferencias en el periodo de evaluación, ya que en dicho estudio la aclimatación se evaluó en meses estivales, desde septiembre a mayo, con mayores niveles de radiación y temperaturas respecto a nuestra evaluación que fue de mayo a octubre que incluye los meses más fríos. Resultados similares fueron reportados para *B. riedelianum* y *C. trichotoma* donde los incrementos relativos en diámetro de las especies fueron similares para los cuatro niveles de irradiancias evaluados (Campanello et al., 2008).

Las plantas de *B. densiflora* pudieron mantener crecimientos similares a sol pleno y a la cobertura del dosel, posiblemente porque además de aumentar el AFE y la concentración de clorofila por gramo de hoja, aumentaron proporcionalmente más la concentración de clorofila b, dando como resultado una menor relación clorofila a: b en las plantas bajo dosel. La mayoría de las especies de plantas expanden la superficie de sus hojas para compensar la poca disponibilidad de luz en el ambiente, capturando la luz de manera más eficiente cuando se somete a bajas intensidades de luz. Además muchos estudios han demostrado que las hojas sombreadas tienen un mayor contenido de clorofila y una mayor relación clorofila a: b respecto a las hojas expuestas a sol pleno (Kitajima y Hogan, 2003; Valladares y Niinemets, 2008). En este sentido, estas modificaciones le permitieron a las plantas de *B. densiflora* así como a las plantas de *P. dubium* tener una supervivencia del 100% bajo dosel denso, a pesar de ser clasificadas ambas como especies heliófilas (Carvalho, 2003). Si bien estas modificaciones le permitieron a las plantas de *B. densiflora* tener crecimientos en altura y diámetro similares en ambas condiciones, las plantas de *P. dubium* crecieron más a sol pleno, resultado que indica que es la única especie heliófita en esta etapa inicial. Resultados similares fueron reportados para *P. dubium* con mayores incrementos en diámetro y en altura a sol pleno respecto a la cobertura del dosel (Moraes Neto et al., 2000). Por el contrario, en el caso de *C. canjerana*, evaluada en el capítulo 3, se observó un mayor crecimiento en altura bajo la cobertura del dosel que al sol pleno, y una aclimatación a la cobertura del dosel similar a la observada en *B. densiflora* (Figura 3.4). Los resultados indican que *C. canjerana* y *P. dubium* son las especies con mayor plasticidad de las especies estudiadas y que *B. riedelianum* tiene baja plasticidad.

#### *Crecimiento y condiciones de cobertura de los rodales de A. angustifolia*

La variación en temperatura y humedad a lo largo del año e incluso a lo largo del día en el sotobosque difirió dependiendo del área basal y la edad de los rodales de *A. angustifolia* (Figura 6.1). En los rodales de edades más avanzadas, a diferencia de aquellos más jóvenes, el cierre de copas genera un dosel de mayor densidad que disminuye la cantidad de luz que llega al sotobosque. Además amortigua fluctuaciones de humedad y temperatura que se generan en distintos momentos del día y del año. La vegetación herbácea presente en el sotobosque de las plantaciones depende en gran medida de la cobertura del dosel y también influye en el microambiente generado en el

sotobosque y por tanto en el establecimiento y crecimiento de las especies plantadas. En todos los rodales de *A. angustifolia* evaluados fue más frecuente que la vegetación herbácea circundante tuviese menor altura que los individuos plantados, con una tendencia a aumentar la frecuencia de vegetación herbácea de altura similar y mayor a los individuos plantados en los rodales de mayor área basal. Sin embargo, alcanzada un área basal mayor ( $27,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) la tendencia se revierte con mayor frecuencia de vegetación de menor altura, que no sobrepasa a los individuos plantados. Posiblemente el sombreado prolongado en rodales con mayor área basal limite el crecimiento de determinadas especies herbáceas y se genere un reemplazo de especies y familias en el sotobosque con mayor presencia de arbustos y árboles.

En líneas generales la supervivencia de todas las especies fue alta en todos los rodales especialmente en el rodal de mayor área basal. Sin embargo, la mayor mortalidad de las plantas de *B. riedelianum* se dio en el rodal de mayor cobertura (*i.e* mayor densidad). Al igual que en el ensayo en macetas, la supervivencia fue mayor con menores niveles de cobertura aunque con un menor crecimiento en altura. Posiblemente, la mayor mortalidad de la especie se asocie a la baja capacidad de aclimatarse a microambientes con diferentes niveles de cobertura, ya que la plasticidad permite a las plantas obtener los recursos en un rango más amplio de disponibilidad de luz y por lo tanto aumenta la probabilidad de que logre obtener el balance de carbono positivo necesario para perpetuarse (dos Santos y Ferreira, 2020). En plantas de *C. trichotoma* la supervivencia fue del 100 % en el rodal de menor área basal, siendo este en términos de cobertura la situación más parecida a la condición de sol pleno. En este sentido, los resultados coinciden con el resultado expuesto para el ensayo en macetas (Tabla 6.3). En cuanto al crecimiento en altura de *C. trichotoma*, tampoco hubo diferencias significativas entre los extremos de cobertura (*i.e* entre el rodal de menor y mayor área basal), aunque sí hubo menor crecimiento en rodales jóvenes intermedios. Posiblemente el crecimiento en los rodales jóvenes intermedios sea menor por la presencia de un mayor número de plantas cubiertas por la vegetación herbácea (*i.e* rodal de área basal  $10 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) y por la incidencia de bajas temperaturas, ya que en el rodal con un área basal de  $9,6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  fue en el único donde se registraron temperaturas por debajo de  $0 \text{ }^\circ\text{C}$  (Figura anexa 6.3 y 6.4). Resultados similares fueron reportados para *B. riedelianum* y *C. trichotoma* a 12 años de plantadas en San Ignacio, Misiones donde la supervivencia fue mayor a cielo abierto que bajo el dosel de una plantación de *Pinus ellioti* (Crechi

et al., 2010). La supervivencia de las plantas de *C. canjerana* y *P. dubium* fue alta en todos los rodales. Las plantas de *P. dubium* pudieron establecerse en todos los rodales con bajas tasas de mortalidad, pero su crecimiento fue mayor en los rodales con menor cobertura del dosel, específicamente en el rodal de menor cobertura, similar a la condición de sol pleno en el ensayo de macetas. En este sentido, los resultados obtenidos en macetas concuerdan con los resultados a campo, por lo que podríamos inferir que *P. dubium* es una especie heliófita que tiene una alta plasticidad fenotípica que le permite aclimatarse a diferentes condiciones de cobertura, aunque el crecimiento es mayor en condiciones de mayores irradiancias. Una respuesta similar fue reportada en individuos de *Toona ciliata* de un año de edad donde el crecimiento en altura fue mayor en rodales de *Pinus taeda* (6 años) de menor densidad en la provincia de Misiones (Dordel et al., 2011). Las plantas de *C. canjerana* tienen requerimientos lumínicos intermedios con alta plasticidad fenotípica, que le permite establecerse en ambientes muy diversos. Incluso la plasticidad le permite mantener altas tasas de crecimiento con la posibilidad de responder rápidamente a la llegada de mayor radiación (ver capítulo 3). Observamos una respuesta similar en crecimiento en todos los rodales para *C. canjerana*, excepto en el de mayor AB. Sin embargo, en las plantas de *C. canjerana* para el último periodo al igual que en las plantas de *B. riedelianum* observamos una caída en el crecimiento en los rodales más jóvenes, posiblemente por la menor cobertura y por ende menor protección contra las bajas temperaturas (Figura 6.2 y Figura anexa 6.3). En un estudio llevado a cabo por el grupo de investigación, durante el invierno del 2013 el 100% de la parte aérea de las plantas de *C. canjerana* establecidas a sol pleno sin cobertura de dosel murieron, sin embargo el 68% de ellas rebrotó desde la base en la primavera siguiente (Moretti et al., 2019a). En plantas de *B. riedelianum* se observó reducción de la altura total y del diámetro del cuello a los 12 y a los 36 meses de plantadas con temperaturas mínimas de -4 °C y -2 °C respectivamente (Topanotti et al., 2019). En plantas de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell) Morong (timbó), establecidas a cielo abierto, las temperaturas bajo cero produjeron la muerte de un 10% de las plantas y causaron daños en la parte aérea de los árboles que sobrevivieron, mientras que no se registraron daños en las plantas establecidas bajo el dosel de plantaciones de *Pinus sp.* (Crechi et al., 2005). En este sentido, los resultados sugieren la importancia de un dosel protector en el establecimiento y desempeño de *C. canjerana* y *B. riedelianum* ante la presencia de heladas de corta duración recurrentes en la zona (di Francescantonio et al., 2020), ya que en los dos rodales donde se observó la

reducción del crecimiento en estas dos especies, fue en los que registramos temperaturas bajo cero (Figura anexa 6.2). Sin embargo, en estadios posteriores, ambas especies tienen la capacidad de tolerar las heladas pudiendo prescindir de la presencia del dosel superior (di Francescantonio et al., 2020). La especie *B. densiflora* ha sido clasificada como heliófila, sin embargo se destaca la supervivencia del 100% en el rodal de mayor área basal y mayor crecimiento en altura en los rodales más maduros respecto a los más jóvenes (Tabla 6.4; Figura 6.2). En los rodales de menor cobertura las plantas de *B. densiflora* registraron mayor mortalidad, y fue la especie que alcanzó las mayores tasas de mortalidad. Posiblemente, la menor cobertura afectó negativamente la supervivencia de las plantas por ser una especie sensible a las heladas. Sin embargo, y acorde a los resultados expuestos en el experimento en macetas, la especie tiene capacidad de aclimatación a ambas condiciones de cobertura, y puede mantener altas tasas de crecimiento en condiciones de mayor cobertura que incluso favorecen el crecimiento y la supervivencia ante bajas temperaturas.

#### *Crecimiento e interacciones en rodales mixtos disetáneos de A. angustifolia*

El modo de competencia puede variar con la fase de desarrollo del rodal, e incluso con las condiciones ambientales anuales y el tipo de recurso limitante. Sin embargo, incluso pequeñas diferencias en los rasgos funcionales entre especies pueden desencadenar importantes efectos de la mezcla de especies en la productividad (Riofrío et al., 2017). El incremento en altura de las plantas de *B. densiflora* se relacionó con ambos índices de competencia. Mientras que la relación fue negativa respecto al número de árboles con mayor diámetro (NL), la relación fue positiva respecto al área basal de todos los individuos (ABT) (Figura 6.3). La presencia de árboles de mayor tamaño en un radio de 5 m afectó negativamente el crecimiento de las plantas de *B. densiflora*. Ambos índices están directamente afectados por las características de los rodales, específicamente por la densidad y tamaño de los individuos de *A. angustifolia*. En este sentido, el número de individuos de *A. angustifolia* que pudo encontrarse en un radio de 5 metros fue mayor en los rodales jóvenes (*i.e* más de 5 individuos), mientras que las mayores áreas basales, se encontraron en los rodales más maduros, ya que éstos individuos duplicaban el DAP de las plantas de *A. angustifolia* de los rodales más jóvenes. El incremento en altura en las plantas de *B. densiflora* disminuyó con mayores NL (NL es mayor en rodales jóvenes, más densos) e incrementó con mayores ABT

(ABT es mayor en rodales maduros), lo que nos permite inferir que el crecimiento fue mayor en los rodales más maduros, con mayor área basal y menor número de individuos en un radio de 5 m, que en los rodales más jóvenes, donde hubo menor crecimiento. El ABT es marcadamente sensible al tamaño de los individuos de *A. angustifolia* en el rodal, que al momento de la plantación triplicaba el tamaño de las cinco especies plantadas a posteriori. La facilitación y la competencia pueden coexistir en tiempo y espacio produciendo relaciones dinámicas entre individuos y especies (Boyden et al., 2005). Los mecanismos de facilitación pueden agruparse en dos categorías principales: mejora del suministro de recursos y modificación del medio ambiente. En este sentido, los rodales más maduros generan un ambiente que provee menores fluctuaciones de temperatura y humedad, por lo que protege las plantas de estreses abióticos.

Para las plantas de *C. trichotoma* y *B. riedelianum* también se encontraron interacciones de competencia interespecíficas, ya que las plantas crecieron menos en la medida que aumentó el número de individuos de mayor tamaño en un radio de 5 m. Para *C. canjerana* y *P. dubium* no hubo interacciones entre individuos que afecten positiva o negativamente el crecimiento en altura de las plantas (Figura 6.4). Sin embargo, la altura de las plantas fue diferente si esos individuos de mayor tamaño eran de rodales más maduros (*i.e* DAP 30 cm) o de rodales más jóvenes (*i.e* DAP 8 cm) (Figura 6.4). En los rodales jóvenes la altura de las plantas no difirió con el número de individuos de mayor tamaño en un radio de 5 m para ninguna de las especies plantadas. Sin embargo, en los rodales maduros la altura de las plantas fue mayor en individuos con hasta 2 vecinos de mayor tamaño en un radio de 5 m.

Sin embargo, nuestros resultados indican que no es suficiente con evaluar la competencia entre árboles. La vegetación herbácea circundante también puede afectar la supervivencia y el crecimiento de las plantas durante su establecimiento (Aussenac, 2000; Passaretti et al., 2020). A pesar de la capacidad de los árboles maduros para explorar capas más profundas del suelo, durante las etapas iniciales de crecimiento, tanto los árboles como la vegetación herbácea ocupan capas similares del suelo y compiten fuertemente por el agua (Campoe et al., 2014), por el nitrógeno disponible en el suelo (Adams et al., 2003) y por la luz (Zandavalli y Dillenburg, 2015). La altura de las plantas de *B. densiflora*, *P. dubium* y, en menor medida de *C. trichotoma*, fue mayor en aquellos individuos con vegetación herbácea circundante de menor altura (Figura 6.5). De este modo, se podría inferir que la competencia de las plantas con la vegetación

circundante estaría mediada por la luz, ya que influye en su crecimiento, la altura de la vegetación circundante, aunque no se puede descartar que también haya competencia por agua y nutrientes. Es posible que cuanto más alta sea la vegetación circundante mayor sea el consumo de agua y nutrientes del suelo. La altura de las plantas de *C. canjerana* y *B. riedelianum* no difirió significativamente con la altura de la vegetación herbácea circundante, por lo que de haber competencia la misma no estaría mediada por la luz, sino por otros recursos del suelo. En concordancia con nuestros resultados, en un estudio llevado a cabo en el estado de Mato Grosso del sur en Brasil, se observó mayor crecimiento en altura de las plantas de *C. trichotoma* de 10 meses de edad que crecían sin la competencia de la vegetación herbácea que en aquellos tratamientos donde solo se hizo una eliminación parcial de la vegetación herbácea alrededor de la planta (Salvadori et al., 2013). Además, en otro estudio en el sur de Brasil, la competencia a nivel del suelo con dos tipos de especies herbáceas no afectó el establecimiento de *P. dubium* y *B. riedelianum* pero se reportó un incremento en el diámetro de las raíces finas por parte de *P. dubium* que deja en evidencia su alta plasticidad en respuesta a la competencia (Zangaro et al., 2016). Estos resultados dejan en evidencia que además de seleccionar el sitio de plantación considerando la cobertura de copas, es importante evaluar la presencia de vegetación herbácea en el sitio de plantación.

### **CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS Y CONCLUSIONES**

Los resultados indican que las especies con mayor plasticidad fenotípica a diferentes niveles de cobertura se establecen en todos los rodales de *A. angustifolia*, y la competencia interespecífica afecta su crecimiento, mientras que las especies con menor plasticidad fenotípica se establecen en todos los rodales y la competencia interespecífica afecta negativamente el crecimiento solo de algunas especies. Esto permite deducir que la hipótesis formulada es rechazada.

Los rodales jóvenes, intermedios y maduros de *A. angustifolia* con diferentes condiciones de cobertura y por tanto diferentes condiciones ambientales en el sotobosque permitieron un exitoso establecimiento de *B. riedelianum*, *B. densiflora*, *C. canjerana*, *C. trichotoma* y *P. dubium*, especies forestales nativas de la selva Paranaense, que tienen diferente plasticidad fenotípica y requerimientos ecológicos. En líneas generales la supervivencia de todas las especies fue alta con buenas tasas de

crecimiento. Sin embargo, hubo diferencias en el crecimiento según la cobertura de los rodales, la vegetación herbácea circundante, los diferentes requerimientos de las especies y la capacidad de aclimatarse morfológica y fisiológicamente a las diferentes condiciones. En este sentido se confirma que las especies con mayor plasticidad fenotípica como *C. canjerana* y *P. dubium* se establecieron con buenas tasas de crecimiento y sin ser afectadas por la competencia de los árboles. Además, la vegetación herbácea circundante no afectó el crecimiento de *C. canjerana* pero sí afectó negativamente el crecimiento de *P. dubium*. Las especies de plasticidad intermedia como *B. densiflora* y *C. trichotoma* se establecieron en todos los rodales, pero la competencia de los árboles más grandes y la presencia de vegetación herbácea de mayor altura afectaron negativamente su crecimiento. *B. riedelianum* resultó la especie con menor plasticidad; sin embargo las plantas se establecieron en todos los rodales y la presencia de vegetación herbácea de mayor altura no afectó su crecimiento. Sin embargo, el crecimiento de *B. riedelianum*, fue afectado negativamente por la competencia de los árboles más grandes.

Como conclusiones preliminares se recomienda la plantación de los individuos de *P. dubium* en rodales jóvenes de *A. angustifolia*, de *B. densiflora* y *C. trichotoma* en rodales maduros considerando la distancia a los individuos de *A. angustifolia*. En todos los rodales puede plantarse *C. canjerana*, con altas tasas de crecimiento, y *B. riedelianum*, con bajas tasas de crecimiento. Además es importante considerar la vegetación herbácea presente en el sitio a plantar *P. dubium*, *B. densiflora* y *C. trichotoma*. Se debería considerar además para *P. dubium* y *B. densiflora* la posibilidad de llevar a cabo un control localizado de la vegetación herbácea circundante durante los primeros años luego de la plantación.

## CAPÍTULO 7

### Consideraciones finales

#### *Conclusiones generales y recomendaciones de manejo*

De los resultados obtenidos a partir del ensayo en macetas con *A. angustifolia* y del enriquecimiento llevado a cabo en claros del bosque no encontramos evidencia de que las plantas de *A. angustifolia* a sol pleno o en el centro de los claros sufran estrés hídrico, pero sí que la cobertura limita severamente el crecimiento. La especie tiene poca capacidad para aclimatarse a la cobertura, ya que se observó un aumento en el área específica de la hoja pero ningún otro cambio en su morfología o fisiología que le permita mejorar la adquisición de luz, y esto puede explicar su limitada regeneración natural en el sotobosque. Las plantas de *A. angustifolia* tienen una baja supervivencia, sin ganancia de masa seca bajo doseles muy densos. Sin embargo, es muy importante destacar que pueden sobrevivir al menos durante 42 meses en claros del bosque de tamaño intermedio, con alta luminosidad y la llegada de PAR directa en horarios cercanos al mediodía. Es necesario continuar el estudio por un lapso mayor de tiempo para verificar si *A. angustifolia* en claros llega a edades avanzadas.

En claros del bosque de tamaño intermedio, las mayores tasas de supervivencia y crecimiento de *A. angustifolia* y de *C. canjerana* se registraron en las posiciones con menor cobertura (*i.e* centro de los claros), a pesar de ser dos especies con requerimientos ecológicos muy diferentes. Los resultados sugieren que el éxito de *A. angustifolia* en planes de restauración en el sotobosque no es posible si no se remueve el dosel superior, porque posiblemente las plantas bajo dosel no logren sostener tasas tan bajas de fijación de carbono. Sin embargo, se puede asegurar el éxito del enriquecimiento como herramienta de restauración de bosque degradado, con *A. angustifolia* en el centro de claros intermedios y de *C. canjerana* en todas las posiciones. Además, para ambas especies es necesario estudiar su establecimiento en claros más amplios, que permitan una mayor llegada de luz solar, mayores tasas de crecimiento y que retrasen el tiempo de cierre del dosel. Acorde a los resultados obtenidos para *C. canjerana*, la especie tiene una alta capacidad de aclimatación a diferentes condiciones de cobertura, pero en los primeros años de establecimiento es

muy sensible al daño producido por temperaturas extremas. De esta forma, en claros de mayor tamaño podría plantarse inicialmente *A. angustifolia* en el centro de los claros, ya que es una especie que tolera temperaturas más extremas y que tiene mayores requerimientos lumínicos, y posteriormente *C. canjerana* que necesita la cobertura de un dosel que amortigüe los cambios en temperatura para evitar las temperaturas extremas en los primeros estadios de desarrollo. Es necesario resaltar que el esfuerzo de plantación en el centro de claros del bosque de una especie tan valiosa y representativa de la selva Misionera como es *A. angustifolia* sería aceptable aunque solo se asegure la supervivencia de unos pocos individuos que permitan su permanencia en el bosque.

Los resultados del estudio llevado a cabo en 23 rodales de *A. angustifolia* de 18 a 72 años de edad indican que las plantaciones de *A. angustifolia* permiten el establecimiento espontáneo de una gran variedad de individuos de diferentes especies con diferentes requerimientos ecológicos. Estos individuos se instalan en el rodal llegando a estadios avanzados y alcanzando hasta 50 cm de DAP. La presencia de especies forestales con diámetros que superan los 10 cm de DAP convierte a los rodales monoespecíficos de *A. angustifolia* en rodales mixtos, multietáneos, producto de la instalación de especies en diferentes momentos. En los rodales mixtos ocurren interacciones más complejas respecto a los rodales monoespecíficos, que dependen en gran medida de los requerimientos ecológicos de las especies presentes, la edad y las condiciones ambientales. Nuestros resultados indican que la presencia de árboles regenerados espontáneamente con más de 10 cm de DAP no afecta negativamente el crecimiento de *A. angustifolia*. Sin embargo, el crecimiento de las especies forestales menos tolerantes a la sombra es afectado negativamente por la competencia de los individuos de mayor tamaño. Por lo tanto, el crecimiento de las especies forestales menos tolerantes a la sombra está limitado principalmente por la menor llegada de luz producto de la sombra generada por los individuos de *A. angustifolia*. Si bien el crecimiento de las especies forestales más tolerantes a la sombra no tuvo relación con la presencia de individuos de mayor tamaño, los individuos con mayor presencia de vecinos de menor tamaño crecieron más, indicando mayores crecimientos en microambientes con mayor incidencia de luz y por tanto menor cobertura de *A. angustifolia*. En este sentido, sería recomendable llevar a cabo un manejo tendiente a reducir las relaciones de competencia mediante la planificación de un raleo o corta de aquellos individuos de mayor tamaño, siguiendo un criterio de manejo óptimo de todas las especies presentes. Las relaciones

de competencia se explican porque el área basal de la regeneración espontánea impactó en el área basal total del rodal, aportando en algunos casos la mitad del área basal total. Estos resultados indican que los rodales mixtos multietáneos de *A. angustifolia* con especies regeneradas espontáneamente pueden aumentar su valor ecológico y ser consideradas una opción productiva con mayores ventajas que si se realiza un manejo tendiente a rodales monoespecíficos. Por otro lado, nuestros resultados reportan interacciones de competencia y facilitación entre individuos de *A. angustifolia* con individuos de otras especies, similares a las reportadas por otros autores en el Bosque Húmedo de Araucaria, dando indicios de que los rodales mixtos multietáneos generan sistemas más complejos que se asemejan a los sistemas naturales.

El estudio de las interacciones por grupos funcionales permite clasificar un gran número de especies con requerimientos similares. Sin embargo, las especies pueden tener diferentes capacidades de aclimatarse a las condiciones lumínicas generadas por el dosel, como indican los resultados obtenidos en el ensayo donde se evaluó el establecimiento de cinco especies con diferente plasticidad en seis rodales de *A. angustifolia* con diferentes áreas basales y coberturas. Cabe resaltar que todas las especies evaluadas, independientemente de su plasticidad, se establecieron en todos los rodales de *A. angustifolia* con tasas de crecimientos aceptables en los primeros estadios de crecimiento. Sin embargo, hubo diferencias en el crecimiento según la plasticidad de las especies y la cobertura de los rodales. Además, el crecimiento dependió en gran medida de la competencia con *A. angustifolia* y con la vegetación herbácea circundante. Del estudio de aclimatación a sol pleno y a la cobertura del dosel llevado a cabo en macetas para las especies, se desprende que *C. canjerana* y *P. dubium* son las especies con mayor plasticidad fenotípica. Con una plasticidad intermedia le siguen *B. densiflora* y *C. trichotoma* y por último *B. riedelianum* que resultó la especie de menor plasticidad. Las clasificaciones de las especies según sus requerimientos (heliófitas, intermedias) o la función en la sucesión (pioneras, secundarias tempranas o tardías) orientan la elección de especies posibles de ser utilizadas en plantaciones mixtas o en restauración ecológica, pero las evaluaciones ecofisiológicas permiten interpretar mejor el éxito del establecimiento en diferentes microambientes.

El incremento en altura de las plantas de *C. canjerana* y *B. riedelianum*, la especie con mayor y menor plasticidad respectivamente, fue similar en todos los rodales, e independiente de la vegetación herbácea circundante. La presencia de vecinos de mayor

tamaño no afectó el crecimiento de *C. canjerana* al igual que lo observado en el grupo de las especies forestales más tolerantes a la sombra regeneradas espontáneamente en rodales de *A. angustifolia*. Este resultado no es sorprendente, ya que toleran mayores niveles de cobertura aunque su crecimiento sea mayor en microambientes con irradiancias más elevadas. Sin embargo, la presencia de individuos de mayor tamaño afectó negativamente el crecimiento de *B. riedelianum* durante el establecimiento. El incremento en altura en las plantas de *P. dubium*, al igual que en *C. canjerana* fue independiente de la presencia de vecinos. Sin embargo, a diferencia de *C. canjerana*, los mayores crecimientos de *P. dubium* se dieron en los rodales más jóvenes, y sin la presencia de vegetación herbácea circundante o con vegetación herbácea de menor altura. Los resultados indican que las interacciones entre plantas pueden cambiar con la edad o tamaño de los individuos. En el caso de *P. dubium*, una especie heliófita, el crecimiento de las plantas no es afectado por la presencia de vecinos de mayor tamaño durante los primeros dos años de establecimiento. Sin embargo, el crecimiento de las especies menos tolerantes a la sombra (*i.e* heliófitas) regeneradas espontáneamente en rodales de *A. angustifolia* y con diámetros mayores a 10 cm de DAP fue menor ante la presencia de vecinos de mayor tamaño. Posiblemente, la alta plasticidad de la especie le permite aclimatare a condiciones más sombreadas, reduce la competencia por luz en estadios juveniles, pero en estadios más avanzados la presencia de individuos de mayor tamaño disminuye su crecimiento. Los resultados indican que el estudio de las interacciones por grupos funcionales es una buena aproximación, pero no alcanza para explicar el crecimiento de cada especie por sus diferentes grados de plasticidad y que además las interacciones pueden cambiar en el tiempo, es decir con la edad y tamaño de los individuos.

En el caso de *B. densiflora*, el incremento en altura de las plantas durante el establecimiento fue afectado negativamente por la presencia de vegetación herbácea circundante de mayor altura y por la presencia de individuos de mayor tamaño. Este resultado coincide con las relaciones encontradas para el grupo de las especies forestales menos tolerantes a la sombra de más de 10 cm de DAP regeneradas espontáneamente. Sin embargo, en los 23 rodales de *A. angustifolia* analizados no se registró ningún individuo de *B. densiflora* de más de 10 cm de DAP. Si bien *B. densiflora* es una especie que ha sido clasificada como heliófita, nuestros resultados indican que la especie tiene una alta tolerancia a la sombra en estadios juveniles, porque registramos

mayor supervivencia y crecimiento en rodales con mayor área basal y cobertura. La mayor tolerancia a la sombra en estadios juveniles puede estar principalmente relacionada a la alta sensibilidad de la especie a las bajas temperaturas. De forma similar el incremento en altura de *C. trichotoma* en estadio juvenil también fue afectado negativamente por la presencia de vegetación herbácea y de individuos de mayor tamaño. Además, en los rodales de *A. angustifolia* con regeneración espontánea se registraron solo 3 individuos de *C. trichotoma* mayores a 10 cm de DAP. Tanto las plantas de *B. densiflora* como las de *C. trichotoma* realizan cambios morfológicos y fisiológicos que les permite aclimatarse y tener tasas altas de crecimiento en condiciones sombreadas, con menor competencia de la vegetación herbácea. Sin embargo, por su plasticidad intermedia, es posible que la competencia por luz con los individuos de mayor tamaño no les permita superar 10 cm de DAP o que solo lleguen aquellos individuos con pocos o ningún vecino de mayor tamaño. Por otra parte, nuestros resultados indican, una marcada diferencia en la altura de las plantas de todas las especies cuando crecieron con hasta 2 vecinos de mayor tamaño en un radio de 5 m en los rodales de mayor edad y área basal. Mientras que, en los rodales más jóvenes con menor área basal, la altura fue similar independientemente del número de vecinos de mayor tamaño en un radio de 5 m. Además de las interacciones entre árboles, los resultados demuestran la importancia, durante el establecimiento, de las interacciones con la vegetación herbácea circundante en las especies con mayores requerimientos lumínicos.

Son necesarios estudios para estas especies por un lapso de tiempo mayor para poder determinar la productividad de estos rodales mixtos disetáneos con diferentes coberturas y áreas basales. Hasta el momento, el estudio más avanzado se hizo con *C. canjerana* bajo el dosel de un rodal de *A. angustifolia* de 14 años de edad. El establecimiento de las plantas de *C. canjerana* fue exitoso, con una supervivencia cercana al 80%. Las tasas de crecimiento de *C. canjerana* fueron elevadas, superando los 5 m de altura a los cinco años de plantadas y su presencia no afectó negativamente el crecimiento de *A. angustifolia*. Sin embargo en el rodal mixto de *A. angustifolia* y *C. canjerana*, a diferencia del rodal puro de *A. angustifolia* hubo un mayor crecimiento de las plantas de *A. angustifolia* de mayor tamaño. En base a estos resultados se recomienda que los raleos de *A. angustifolia* en el rodal y la plantación de *C. canjerana* permitan que las plantas tengan hasta 2 vecinos en un radio de 5 m.

De los resultados obtenidos a partir del estudio de rodales mixtos multietáneos, generados por la regeneración espontánea de especies arbóreas nativas, y disetáneos, logrados mediante la plantación de individuos bajo el dosel de *A. angustifolia*, podemos recomendar y asegurar el éxito en el uso de plantaciones de *A. angustifolia* como alternativas productivas y de conservación. Es viable el uso de rodales plantados de *A. angustifolia* en plantaciones mixtas como herramientas de restauración indirecta, como promotoras de la regeneración de especies nativas, y por tanto como medios de conectividad de los remanentes de bosques fragmentados. La plantación con otras especies nativas forestales aumenta la biodiversidad y disminuye riesgos económicos y ecológicos. De esta forma, se contribuye a reducir el riesgo de extinción de *A. angustifolia* al establecerse en rodales monoespecíficos en áreas desmontadas, que son enriquecidos posteriormente o manejados para aumentar la diversidad y conectividad y disminuir la presión sobre los bosques nativos. Además de constituir una herramienta indirecta de restauración factible, las plantaciones forestales mixtas son una alternativa al uso de la tierra por parte de pequeños y medianos productores interesados en obtener múltiples productos forestales y aumentar los servicios de los ecosistemas en sus propiedades.

En base a estos resultados podemos hacer las siguientes sugerencias:

En planes de enriquecimiento del bosque nativo con especies de valor maderero, elegir especies con mayor plasticidad. Si el enriquecimiento se lleva a cabo en claros del bosque, hay que tener en cuenta las diferentes posiciones dentro del mismo y elegir microambientes con mayor radiación. Si se elige plantar una especie con baja plasticidad, justificada por la importancia ecológica de la especie en la estructura y función del ecosistema, como es el caso de *A. angustifolia*, es necesario conocer sus requerimientos ecológicos y es importante realizar la plantación en aquellos sitios que correspondan con sus demandas ecofisiológicas.

En planes de restauración indirecta, la restauración productiva mediante la conversión de rodales monoespecíficos a rodales mixtos es una alternativa viable. Para llevar a cabo la conversión existen dos formas. Una opción es manejar la regeneración espontánea que se establece en el sotobosque de rodales monoespecíficos. Esta forma de conversión tiene la ventaja económica que no es necesario producir y plantar los individuos en el rodal. Como contrapartida, tiene la desventaja que no se pueden elegir

las especies, ni la edad ni los distanciamientos dentro del rodal, porque va a depender de la disponibilidad de semillas en el suelo y en el entorno, y de la edad del rodal entre otros atributos. En este tipo de rodales mixtos, se recomienda hacer una identificación a nivel de especie de los individuos con aptitud maderera y llevar a cabo cortas de los individuos de mayor tamaño que permitan el crecimiento de individuos con mayores requerimientos lumínicos. La otra opción es realizar la plantación de las especies elegidas en el sotobosque de plantaciones pre establecidas. De esta forma, si bien aumentan los costos de instalación, tiene la ventaja de poder elegir las especies a plantar, de modo que tengan requerimientos ecológicos complementarios y por tanto se pueda asegurar el éxito de la plantación y un aumento potencial de la productividad. A partir de los resultados obtenidos en esta tesis se sugiere la plantación de *C. canjerana* en rodales de *A. angustifolia* de 2 a 27 años de edad, con elevadas tasas de supervivencia y crecimiento, alcanzando a los 4 años de edad los 5 metros de altura en rodales de *A. angustifolia* de 14 años de edad. La plantación de *B. riedelianum* también se puede llevar a cabo en todos los rodales, con elevada supervivencia a 6 meses de plantada. La plantación de *B. densiflora* y *C. trichotoma* es preferible se realice en rodales maduros, por sus mayores tasas de supervivencia y crecimiento. Al momento de la plantación de las especies mencionadas anteriormente en rodales maduros se debe considerar la distancia a los individuos de *A. angustifolia*, de modo que el número de vecinos de *A. angustifolia* en 5 metros de radio sea el menor posible. Por último, se recomienda la plantación de *P. dubium* en rodales jóvenes de *A. angustifolia*, por sus mayores tasas de crecimiento. Además de la cobertura y la cercanía a los individuos de *A. angustifolia* es importante considerar la vegetación herbácea presente en el sitio al momento de plantar *P. dubium*, *B. densiflora* y *C. trichotoma*. Durante los primeros años del establecimiento se debería considerar además la posibilidad de llevar a cabo un manejo localizado de la vegetación herbácea circundante para *P. dubium* y *B. densiflora*. Es necesario resaltar que a los fines de esta tesis se hicieron plantaciones disetáneas con una sola especie, para evaluar las interacciones específicas, pero dentro de un rodal de *A. angustifolia* la heterogeneidad ambiental permitiría llevar a cabo la plantación simultánea de un mayor número de especies. Se podría seleccionar dentro de cada rodal, la especie adecuada acorde a la altura de la vegetación herbácea y la distancia entre individuos de *A. angustifolia* en cada microambiente en particular.

Por último, como perspectiva futura, es necesario continuar con la evaluación del rol de los disturbios en los bosques de *A. angustifolia* para obtener información que permita esclarecer los mecanismos que hicieron posible el establecimiento inicial de la especie. De este modo se podrá entender mejor la dinámica de sus bosques y de la regeneración de la especie y de sus especies asociadas. Además, dicha información es imprescindible para poder consolidar la hipótesis de que *A. angustifolia* es una especie pionera que requiere de disturbios naturales de mayor magnitud que la apertura de claros por caída de un árbol, como el fuego o tornados, que generen condiciones de mayor radiación y menor competencia para su establecimiento. Asimismo, nuestros resultados son consistentes con la hipótesis que la distribución natural está influenciada por la actividad de pueblos originarios que trasladaron la especie desde tiempos prehistóricos

#### *Aportes de la tesis*

El contexto regional de la provincia de Misiones justifica la necesidad de realizar esfuerzos para el desarrollo de una silvicultura como parte de un manejo forestal tendiente a la conservación de la biodiversidad y las funciones ecosistémicas, así como garantizar la sostenibilidad productiva de los bosques implantados. Los resultados de esta tesis aportan al conocimiento sobre las aptitudes de las especies nativas de la Selva Paranaense *C. canjerana* y *A. angustifolia* para su empleo en la restauración del bosque nativo degradado, mediante su plantación en claros del bosque. El conocimiento de la capacidad de *C. canjerana* de aclimatarse a las condiciones heterogéneas que proporciona el dosel del bosque por su alta plasticidad nos permite recomendarla para llevar a cabo planes de restauración directa asegurando su éxito en el establecimiento y su crecimiento a mediano plazo. Además nos permite tener una referencia para la comparación con otras especies como *A. angustifolia* que por encontrarse en estado crítico de conservación son necesarias acciones directas de restauración. Esta tesis aporta además al conocimiento sobre el éxito de la conversión de plantaciones monoespecíficas de *A. angustifolia* en plantaciones mixtas con otras especies nativas mediante la regeneración espontánea y la plantación en forma diferida de otras especies. El éxito de la conversión de las plantaciones de *A. angustifolia* también fue evidente en el establecimiento de los individuos plantados de *C. canjerana* con elevadas tasas de supervivencia y crecimiento a 4 años de plantadas y con tasas similares de crecimiento para *A. angustifolia* en plantación mixta y pura. Además, nuestros resultados indican la

necesidad de llevar a cabo un manejo en los rodales de *A. angustifolia* que deben ser tratados como rodales mixtos. Es necesario que se cuantifique la regeneración espontánea, se evalúen las relaciones interespecíficas e intraespecíficas, de manera de reducir las relaciones de competencia mediante la planificación de raleos o cortas de aquellos individuos de mayor tamaño, siguiendo un criterio de manejo óptimo de todas las especies maderables presentes.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Adams, P.R., Beadle, C.L., Mendham, N.J., Smethurst, P.J., 2003. The impact of timing and duration of grass control on growth of a young *Eucalyptus globulus* Labill. plantation. *New Forests* 26, 147-165.
- Alice, F., Montagnini, F., Montero, M., 2004. Productividad en plantaciones puras y mixtas de especies forestales nativas en la estación biológica la Selva, Sarapiquí, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 28, 61-71.
- Álvarez Taboada, M.F., Barrio Anta, M., Gorgoso Varela, J., Álvarez Gonzáles, J.G., 2003. Influencia de la competencia en el crecimiento en sección en *Pinus radiata* D . Don. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y recursos forestales* 12, 25-35.
- Amazonas, N.T., Forrester, D.I., Camargo Silva, C., Alves Almeida, D.R., Ribeiro Rodrigues, R., Brancalion, P.H.S., 2018a. High diversity mixed plantations of *Eucalyptus* and native trees: An interface between production and restoration for the tropics. *Forest Ecology and Management* 417, 247-256. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.015>
- Amazonas, N.T., Forrester, D.I., Oliveira, R.S., Brancalion, P.H.S., 2018b. Combining *Eucalyptus* wood production with the recovery of native tree diversity in mixed plantings: Implications for water use and availability. *Forest Ecology and Management* 418, 34-40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.12.006>
- Anbarashan, M., Anbarashan, P., Ramadoss, A., Dhatchanamoorhty, N., 2020. Survival, growth, aboveground biomass, and carbon sequestration of mono and mixed native tree species plantations on the Coromandel Coast of India. *Geology, Ecology, and Landscapes* 4, 111-120. <https://doi.org/10.1080/24749508.2019.1600910>
- Annighöfer, P., 2018. Stress relief through gap creation? Growth response of a shade tolerant species (*Fagus sylvatica* L.) to a changed light environment. *Forest Ecology and Management* 415-416, 139-147. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.027>
- Arnoni Costa, E., César Augusto, F.G., Schneider, P.R., Hess, A.F., Liesenberg, V., Tagliapietra Schons, C., 2020. Modelados de Índices de competencia para *Araucaria angustifolia* en dos sitios en el sur de Brasil. *Bosque* 41, 65-75. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002020000100065>
- Arnoni Costa, E., Hess, A.F., Guimarães Finger, C.A., 2017. Estructura y crecimiento de los bosques de *Araucaria angustifolia* en el sur de Brasil. *Bosque* 38, 229-236. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000200001>
- Ashton, P.S., 1992. The structure and dynamics of tropical rain forest in relation to tree species richness, en: *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. pp. 53-64.
- Aussenac, G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57, 287-301.
- Barbosa, C.E. de A., Benato, T., Cavalheiro, A.L., Torezan, M.D., 2009. Diversity of Regenerating Plants in Reforestations with *Araucaria angustifolia* ( Bertol .) O . Kuntze of 12 , 22 , 35 , and 43 Years of Age in Parana State, Brazil. *Restoration Ecology* 17, 60-67. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00335.x>
- Bauhus, J., Winden, A.P. Van, Nicotra, A.B., 2004. Aboveground interactions and productivity in mixed-species plantations of *Acacia mearnsii* and *Eucalyptus globulus*. *Canadian journal of forest research* 694, 686-694. <https://doi.org/10.1139/X03-243>
- Beckert, S.M., Doetzer Rosot, M.A., Rosot, C.N., 2014. Crescimento e dinâmica de

- Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em fragmento de Floresta Ombrófila Mista. *Scientia Forestalis* 42, 209-218.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. *Ecology From individuals to Ecosystems*, 4th Editio. ed.
- Bitencourt, A.L.V., Krauspenhar, P.M., 2006. Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the late Holocene. *Revista Brasileira de Paleontología* 9, 109-116.
- Bloor, J.M.G., Grubb, P.J., 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18, 337-348.
- Bosu, P.P., Cobbinah, J.R., Nichols, J.D., Nkrumah, E.E., Wagner, M.R., 2006. Survival and growth of mixed plantations of *Milicia excelsa* and *Terminalia superba* 9 years after planting in Ghana. *Forest Ecology and Management* 233, 352-357. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.032>
- Bouillet, J., Laclau, J., de Moraes Gonçalves, J.L., Voigtlaender, M., Gava, J.L., Palha Leite, F., Hakamada, R., Mareschal, L., Mabiala, A., Tardy, F., Levillain, J., Deleporte, P., Epron, D., Nouvellon, Y., 2013. Eucalyptus and Acacia tree growth over entire rotation in single- and mixed-species plantations across five sites in Brazil and Congo. *Forest Ecology and Management* 301, 89-101. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.019>
- Boyden, S., Binkley, D., Senock, R., 2005. Competition and facilitation between Eucalyptus and nitrogen-fixing *Falcataria* in relation to soil fertility. *Ecology* 86, 992-1001.
- Brancalion, P.H.S., Chazdon, R.L., 2017. Beyond hectares: four principles to guide reforestation in the context of tropical forest and landscape restoration. *Restoration Ecology* 25, 491-496. <https://doi.org/10.1111/rec.12519>
- Brancalion, P.H.S., Niamir, A., Broadbent, E., Crouzeilles, R., Barros, F.S.M., Zambrano, A.M.A., Baccini, A., Aronson, J., Goetz, S., Reid, J.L., Strassburg, B.B.N., Wilson, S., Chazdon, R.L., 2019. Global restoration opportunities in tropical rainforest landscapes. *Science Advances* 5, 1-12.
- Bravo, F., Montero, G., del Río, M., 1997. Índices de densidad de las masas forestales. *Ecología* 11, 177-187.
- Brokaw, N.V.L., 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14, 158-160. <https://doi.org/10.2307/2387750>
- Bulfe, N.M.L., Fernández, M.E., 2016. Morpho-physiological response to drought of progenies of *Pinus taeda* L. contrasting in mean growth rate. *New Forests* 47, 431-451. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9524-x>
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O., Gómez, D.A., 1999. Eco-regiones de la Argentina, Administración de Parques Nacionales [WWW Document].
- Cabrera, A.L., 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Tomo II, Fascículo 1. ACME, Buenos Aires.
- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J., 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844-848. <https://doi.org/10.1038/nature00805.1>
- Callaway, R.M., Pennings, S.C., Richards, C.L., 2003. Phenotypic Plasticity and Interactions Among Plants. *Ecology* 84, 1115-1128.
- Campanello, P.I., Garibaldi, J.F., Gatti, M.G., Goldstein, G., 2007. Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242, 250-259. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.040>
- Campanello, P.I., Gatti, M.G., Goldstein, G., 2008. Coordination between water-

- transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy tree species at different growth irradiances. *Tree Physiology* 28, 85-94.
- Campoe, O.C., Iannelli, C., Luiz, J., Cook, R.L., Carlos, J., Mendes, T., Vivian, R., 2014. Atlantic forest tree species responses to silvicultural practices in a degraded pasture restoration plantation: From leaf physiology to survival and initial growth. *Forest Ecology and Management* 313, 233-242. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.016>
- Campoe, O.C., Stape, J.L., Teixeira Mendes, J.C., 2010. Can intensive management accelerate the restoration of Brazil's Atlantic forests? *Forest Ecology and Management* 259, 1808-1814. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.026>
- Canham, C.D., LePage, P.T., Coates, K.D., 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian journal of forest research* 787, 778-787. <https://doi.org/10.1139/X03-232>
- Cardoso Farias, J.A., dos Santos Oliveira, O., Henz Franco, E.T., 1995. Crescimento inicial do guatambú, *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., em diferentes intensidades luminosas. *Ciência Florestal* 5, 69-86.
- Carnevale, N.J., Montagnini, F., 2002. Facilitating regeneration of secondary forests with the use of mixed and pure plantations of indigenous tree species. *Forest Ecology and Management* 163, 217-227.
- Carrasco, L.O., Bucci, S.J., Francescantonio, D. Di, Lezcano, O.A., Campanello, P.I., Scholz, F.G., Rodríguez, S., Madanes, N., Cristiano, P.M., Hao, G., Holbrook, N.M., Goldstein, G., 2014. Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. *Tree Physiology* 35, 354-365. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu087>
- Carvalho, P.E.R., 2003. Espécies arbóreas brasileiras. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica.
- Caselli, M., Urretavizcaya, M.F., Loguercio, G.Á., Contardi, L., Gianolini, S., Defossé, G.E., 2021. Effects of canopy cover and neighboring vegetation on the early development of planted *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* in north Patagonian degraded forests. *Forest Ecology and Management* 479, 118543. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118543>
- Cassana, F.F., Eller, C.B., Oliveira, R.S., Dillenburg, L.R., 2016. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant Soil* 399, 147-157. [https://doi.org/DOI 10.1007/s11104-015-2685-0](https://doi.org/DOI%2010.1007/s11104-015-2685-0)
- Cattaneo, N., Bravo-Oviedo, A., Bravo, F., 2018. Analysis of tree interactions in a mixed Mediterranean pine stand using competition indices. *European Journal of Forest Research* 137, 109-120. <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1094-8>
- Ceccon, E., Gómez-ruiz, P.A., 2019. Las funciones ecológicas de los bambúes en la recuperación de servicios ambientales y en la restauración productiva de ecosistemas. *Biología tropical* 67, 679-691.
- Ceccon, E., González, E.J., Martorell, C., 2016. Is direct seeding a biologically viable strategy for restoring forest ecosystems? Evidences from a meta-analysis. *Land Degradation & Development* 27, 511-520.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alía, F.R., Valladares F., 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y recursos forestales* 14, 334-344.
- Chazdon, R.L., Brancalion, P.H.S., Lamb, D., Laestadius, L., Calmon, M., Kumar, C., 2017. A Policy-Driven Knowledge Agenda for Global Forest and Landscape Restoration. *Conservation Letters* 10, 125-132. <https://doi.org/10.1111/conl.12220>
- Chazdon, R.L., Percy, R.W., Lee, D.W., Fetcher, N., 1996. Photosynthetic Responses

- of Tropical Forest Plants to Contrasting Light Environments, en: Tropical forest plant ecophysiology. <https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1163-8>
- Coates, K.D., 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 155, 387-398. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00574-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00574-6)
- Contreras, M.A., Affleck, D., Chung, W., 2011. Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *Forest Ecology and Management* 262, 1939-1949. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.031>
- Crechi, E., Fernandez, R., Domecq, C., Hennig, A., Eibl, B., 2005. Silvicultura inicial de 3 especies latifoliadas nativas de interés económico en Misiones (*Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex Steudel, *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl, *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.). Yvyrareta.
- Crechi, E., Hennig, A., Keller, A., Hampel, H., Domecq, C., Eibl, B., 2010. Crecimiento de 3 especies latifoliadas nativas a cielo abierto y bajo dosel de pino hasta los 12 años de edad, en Misiones Argentina (*Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex Steudel, *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Engl.). 14as Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales. Facultad de Ciencias Forestales, UNaM - 10-17.
- de Azevedo, G.B., Rezende, A.V., de Oliveira Sousa Azevedo, G., Pereira Miguel, E., de Gois Aquino, F., Silva Costa Bruzanga, J., Soares Cardoso de Oliveira, L., Pereira, R.S., Teodoro, P.E., 2020. Woody biomass accumulation in a Cerrado of Central Brazil monitored for 27 years after the implementation of silvicultural systems. *Forest Ecology and Management* 455. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117718>
- de Lima, R.A.F., de Moura, L.C., 2008. Gap disturbance regime and composition in the Atlantic Montane Rain Forest: The influence of topography. *Plant Ecology* 197, 239-253. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9374-x>
- De Luis, M., Raventós, J., Cortina, J., Moro, M.J., Bellot, J., 1998. Assessing components of a competition index to predict growth in an even-aged *Pinus nigra* stand. *New Forest* 223-242.
- de Souza, M.T.P., de Azevedo, G.B., de Oliveira Sousa Azevedo, G., Pereira Ribeiro Teodoro, L., Plaster, O.B., Cezar, P., de Assunção, P.C.G., Teodoro, P.E., 2020. Growth of native forest species in a mixed stand in the Brazilian Savanna. *Forest Ecology and Management* 462, 118011. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118011>
- de Souza Lopes, J., da Costa, K.C.P., Fernandes, V.S., de Carvalho Gonçalves, J.F., 2019. Functional traits associated to photosynthetic plasticity of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants. *Flora* 258, 151446. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151446>
- Delagrangé, S., Messier, C., Lechowicz, M.J., Dizenegremel, P., 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* 24, 775-784.
- del Río, M., Condés, S., Pretzsch, H., 2014. Analyzing inter-specific competition in beech (*Fagus sylvatica* L.) mixed stands. *Forest Ecology and Management* 325, 90-98. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.047>
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lupke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tomé, M., Vallet, P., Bravo-Oviedo, A., 2015. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research* 28.

- <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0927-6>
- del Río, M., Pretzsch, H., Alberdi, I., Bielak, K., Bravo, F., Brunner, A., Condés, S., Ducey, M.J., Fonseca, T., von Lüpke, N., Pach, M., Peric, S., Perot, T., Souidi, Z., Spathelf, P., Sterba, H., Tijardovic, M., Tomé, M., Vallet, P., Bravo-Oviedo, A., 2018. Characterization of Mixed Forests, en: Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests. pp. 27-71.
- Denslow, J.S., 1987. Tropical rainforest Gaps and tree species diversity. *annual reviews Ecology Systems* 18, 431-451.
- Denslow, J.S., Hartshorn, G.S., 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes, en: *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. p. 120.
- Di Bitetti, M., Placci, G., Dietz, L.A., 2003. Una Visión de Biodiversidad para la Ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de Paisaje para la Conservación de la Biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación. World Wildlife Fund, Washington.
- di Francescantonio, D., Villagra, M., Goldstein, G., Campanello, P.I., 2020. Drought and frost resistance vary between evergreen and deciduous Atlantic Forest canopy trees. *Functional Plant Biology*.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., 2017. InfoStat versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dillenburg, L.R., Goncalves Rosa, L.M., Mósená, M., 2010. Hypocotyl of seedlings of the large-seeded species *Araucaria angustifolia*: an important underground sink of the seed reserves. *Trees* 24, 705-711. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0440-y>
- Domingues, T.F., Martinelli, L.A., Ehleringer, J.R., 2007. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazonia, Brazil. *Plant Ecology* 193, 101-112. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9251-z>
- Dordel, J., Simard, S.W., Bauhus, J., Guy, R.D., Prescott, C.E., Seely, B., Hampel, H., Pozas, L.J., 2011. Effects of nurse-tree crop species and density on nutrient and water availability to underplanted *Toona ciliata* in northeastern Argentina. *Canadian journal of forest research* 1768, 1754-1768. <https://doi.org/10.1139/X11-093>
- Dörken, V.M., Lepetit, B., 2018. Morpho-anatomical and physiological differences between sun and shade leaves in *Abies alba* Mill. (Pinaceae, Coniferales): a combined approach. *Plant Cell and Environment* 41, 1683-1697. <https://doi.org/10.1111/pce.13213>
- dos Santos, V.A.H.F., Ferreira, M.J., 2020. Are photosynthetic leaf traits related to the first-year growth of tropical tree seedlings? A light-induced plasticity test in a secondary forest enrichment planting. *Forest Ecology and Management* 460, 117900. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117900>
- Duarte, L. da S., Dillenburg, L.R., 2000. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany* 48, 531-537. <https://doi.org/10.1071/BT98046>
- Duarte, L. da S., Dillenburg, L.R., Rosa, L.M.G., 2002. Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany* 50, 741-751.
- Duarte, L. da S., Dos-santos, M.M.G., Hartz, S.M., Depatta Pillar, V., 2006. Role of nurse plants in *Araucaria* Forest expansion over grassland in south Brazil. *Austral Ecology* 31, 520-528. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01602.x>
- Dummel, C.J., Pinazo, M.A., 2013. Efecto de variables de paisaje y de rodal sobre la

- diversidad de especies arbóreas en el sotobosque de plantaciones de *Pinus taeda* en la provincia de Misiones, Argentina. *Bosque* 34, 331-342. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002013000200009>
- Einig, W., Mertz, A., Hampp, R., 1999. Growth rate, photosynthetic activity, and leaf development of Brazil pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O. Ktze. *Plant Ecology* 143, 23-28.
- Erskine, P.D., Lamb, D., Bristow, M., 2006. Tree species diversity and ecosystem function: Can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *Forest Ecology and Management* 233, 205-210. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.013>
- Faustino, L.I., Bulfe, N.M.L., Pinazo, M.A., Monteoliva, S.E., Graciano, C., 2013. Dry weight partitioning and hydraulic traits in young *Pinus taeda* trees fertilized with nitrogen and phosphorus in a subtropical area. *Tree Physiology* 33, 241-251. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps129>
- Felton, A., Nilsson, U., Sonesson, J., Felton, A.M., Roberge, J., Ranius, T., Ahlström, M., Bergh, J., Björkman, C., Boberg, J., Drössler, L., Fahlvik, N., Gong, P., Holmström, E., Keskkitalo, E.C.H., Klapwijk, M.J., Laudon, H., Lundmark, T., Niklasson, M., Nordin, A., Pettersson, M., Stenlid, J., Sténs, A., Wallertz, K., 2016. Replacing monocultures with mixed-species stands: Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden. *ambio* 45, S124-S139. <https://doi.org/10.1007/s13280-015-0749-2>
- Fernández-Tschieder, E., Binkley, D., Bauerle, W., 2020. Production ecology and reverse growth dominance in an old-growth ponderosa pine forest. *Forest Ecology and Management* 460, 117891. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117891>
- Ferracin, T.P., Medri, P.S., Batista, A.C.R., Mota, M.C., Bianchini, E., Torezan, J.M.D., 2013. Passive Restoration of Atlantic Forest Following *Pinus taeda* Harvesting in Southern Brazil. *Restoration Ecology* 21, 770-776. <https://doi.org/10.1111/rec.12005>
- Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D., Campos, L.M., Fleck, T., Fonseca, V.S., Hartz, S.M., Joner, F., Käffer, M.I., Leal-zanchet, A.M., Marcelli, M.P., Mesquita, A.S., Mondin, C.A., Paz, C.P., Petry, M. V., Piovensan, F.N., Putzke, J., Stranz, A., Vergara, M., Vieira, E.M., 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142, 1209-1219. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.017>
- Forrester, D.I., Smith, R.G.B., 2012. Faster growth of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus pilularis* in mixed-species stands than monocultures. *Forest Ecology and Management* 286, 81-86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.08.037>
- Franco, M.A.S., Dillenburg, L.R., 2007. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* ( Bertol .) Kuntze em resposta ao sombreamento. *Hoehnea* 34, 135-144.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K., 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. <https://doi.org/citeulike-article-id:4887176>
- Fundación Vida Silvestre, WWF, 2017. El Estado del Bosque Atlántico: tres países, 148 millones de personas, uno de los bosques más ricos del Planeta. Puerto Iguazú, Argentina.
- Gianoli, E., Valladares, F., 2012. Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 105, 1-7.
- Gil, G., 2019. Misiones posibles: investigar, difundir, conservar. *Aves Argentinas*,

- Revista de naturaleza y conservación 55.
- Giraudó, A.R., Povedano, H., Belgrano, M.J., Krauczuk, E., Pardiñas, U., Miquelarena, A., Ligier, D., Baldo, D., Castelino, M., 2003. Biodiversity status of the Interior Atlantic Forest of Argentina, en: Galindo, L.C., De Gusmao, C.I. (Eds.), *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook* (State of the Hotspots, 1). pp. 160-180.
- Goldberg, D.E., Rajaniemi, T., Gurevitch, J., Stewart-Oaten, A., 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80, 1118-1131.
- Goya, J., Sandoval, M., Arturi, M., Burns, S., Russo, F., Santacá, M., Azcona, M., 2012. Plan de manejo forestal del Campo Anexo Manuel Belgrano perteneciente a la EEA Montecarlo del INTA, Misiones.
- Gratani, L., 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in botany* 2014.
- Gross, A., Carolina, A., Cruz, A.P., Kilca, R.D.V., Nunes, S., Duarte, E., Vefago, M.B., Neto, G., Lima, C.L., Salami, B., Higuchi, P., 2018. Fragmentation as a key driver of tree community dynamics in mixed subtropical evergreen forests in Southern Brazil. *Forest Ecology and Management* 411, 20-26. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.013>
- Grossiord, C., 2019. Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. *New Phytologist* 228, 42-49. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Hacke, U.G., Spicer, R., Schreiber, S.G., Plavcová, L., 2017. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell and Environment* 40, 831-845. <https://doi.org/10.1111/pce.12777>
- Haene, E., Aparicio, G., 2004. 100 Árboles Argentinos, Primera ed. ed. Albatros.
- Hallik, L., Niinemets, Ü., Kull, O., 2012. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: A comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. *Plant Biology* 14, 88-99. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00472.x>
- Hart, J., Kleinman, J., 2018. What Are Intermediate-Severity Forest Disturbances and Why Are They Important? *Forests* 9, 579. <https://doi.org/10.3390/f9090579>
- Inskeep, W.P., Bloom, P.R., 1985. Extinction Coefficients of Chlorophyll a and b in N,N-Dimethylformamide and 80% Acetone. *Plant Physiol.* 77, 483-485. <https://doi.org/10.1104/pp.77.2.483>
- Ishii, H., Azuma, W., Nabeshima, E., 2013. The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research* 28, 191-198. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-1025-6>
- Keenan, R., Lamb, D., Woldring, O., Irvine, T., Jensen, R., 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management* 99, 117-131.
- Kitajima, K., 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings, en: *Tropical forest plant ecophysiology*.
- Kitajima, K., Hogan, K.P., 2003. Increases of chlorophyll a/b ratios during acclimation of tropical woody seedlings to nitrogen limitation and high light. *Plant Cell and Environment* 26, 857-865.
- Kunert, N., Cárdenas, A.M., 2015. Are Mixed Tropical Tree Plantations More Resistant to Drought than Monocultures? *Forests* 6, 2029-2046. <https://doi.org/10.3390/f6062029>

- Laitinen, R.A.E., Nikoloski, Z., 2018. Genetic basis of plasticity in plants. *Journal of Experimental Botany* 70, 739-745. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery404>
- Lamb, D., Erskine, P.D., Parrota, J.A., 2005. Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. *Science* 310, 1628-1632. <https://doi.org/10.1126/science.1111773>
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 1998. *Plant physiological ecology*, Springer-V. ed. New York.
- Lamonica, D., Pagel, J., Valdés-Correcher, E., Bert, D., Hampe, A., Schurr, F.M., 2020. Tree potential growth varies more than competition among spontaneously established forest stands of pedunculate oak (*Quercus robur*). *Annals of Forest Science* 77. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s13595-020-00981-x>
- Lamprecht, H., 1990. *Silvicultura en los trópicos: los ecosistemas forestales en los bosques tropicales y sus especies arbóreas, posibilidades y métodos para un aprovechamiento sostenido*.
- Landhäusser, S.M., Lieffers, V.J., 2001. Photosynthesis and carbon allocation of six boreal tree species grown in understory and open conditions. *Tree Physiology* 21, 243-250.
- Larpkern, P., Moe, S.R., Totland, Ø., 2011. Bamboo dominance reduces tree regeneration in a disturbed tropical forest. *Oecologia* 165, 161-168. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1707-0>
- Le, H.D., Smith, C., Herbohn, J., Harrison, S., 2012. More than just trees: Assessing reforestation success in tropical developing countries. *Journal of Rural Studies* 28, 5-19. <https://doi.org/10.1016/j.jrurstud.2011.07.006>
- Ledo, A., Cañellas, I., Barbeito, I., Gordo, J.F., Calama, R.A., Gea-izquierdo, G., 2014. Species coexistence in a mixed Mediterranean pine forest: Spatio-temporal variability in trade-offs between facilitation and competition. *Forest Ecology and Management* 322, 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.038>
- Lei, P., Scherer-lorenzen, M., Bauhus, J., 2012. Belowground facilitation and competition in young tree species mixtures. *Forest Ecology and Management* 265, 191-200. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.033>
- Lindenmayer, D.B., Hobbs, R.J., Salt, D., 2003. Plantation forests and biodiversity conservation. *Australian forestry* 66, 62-66. <https://doi.org/10.1080/00049158.2003.10674891>
- Liu, C.L.C., Kuchma, O., Krutovsky, K. V., 2018. Mixed-species versus monocultures in plantation forestry: Development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. *Global Ecology and Conservation* 15. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00419>
- Liu, J., Dazzo, F.B., Glagoleva, O., Yu, B., Jain, A.K., 2001. CMEIAS: A computer-aided system for the image analysis of bacterial morphotypes in microbial communities. *Microbial Ecology* 41, 173-194. <https://doi.org/10.1007/s002480000004>
- Löf, M., Ammer, C., Coll, L., Drössler, L., Huth, F., Madsen, P., Wagner, S., 2018. Regeneration Patterns in Mixed- Species Stands, en: *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*.
- Longhi, R.V., Schneider, P.R., Longhi, S.J., Paes Marangon, G., Arnoni Costa, E., 2018. Growth Dynamics of *Araucaria* after Management Interventions in Natural Forest. *Floresta e Ambiente* 25, 1-10.
- Lu, D., Wang, G.G., Zhang, J., Fang, Y., Zhu, C., Zhu, J., 2018. Converting larch plantations to mixed stands: Effects of canopy treatment on the survival and growth of planted seedlings with contrasting shade tolerance. *Forest Ecology and Management* 409, 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.058>

- Lugo, A.E., 1992. Comparison of Tropical Tree Plantations with Secondary Forests of Similar Age. *Ecological Monographs* 62, 1-41.
- Lusk, C.H., Matus, F., 2000. Juvenile tree growth rates and species sorting on fine-scale soil fertility gradients in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Biogeography* 27, 1011-1020. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00449.x>
- Malysz, M., Overbeck, E.G., 2018. Distinct tree regeneration patterns in Araucaria forest and old monoculture tree plantations. *Brazilian Journal of Botany* 7. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0475-7>
- Marchioro, C.A., Santos, K.L., Siminski, A., 2020. Present and future of the critically endangered *Araucaria angustifolia* due to climate change and habitat loss. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 93, 401-410. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpz066>
- Marron, N., Epron, D., 2019. Are mixed-tree plantations including a nitrogen-fixing species more productive than monocultures? *Forest Ecology and Management* 441, 242-252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.052>
- Medina, M., Perez, M., Goya, J.F., Campanello, P.I., Pinazo, M.A., Ritter, L.J., Arturi, M.F., 2020. Native tree regeneration in native tree plantations : understanding the contribution of *Araucaria angustifolia* to biodiversity conservation in the threatened Atlantic Forest in Argentina. *Austral Ecology* 45, 229-239. <https://doi.org/10.1111/aec.12850>
- Melcher, P.J., Holbrook, N.M., Burns, M.J., Zwieniecki, M.A., Cobb, A.R., Brodribb, T.J., Choat, B., Sack, L., Michele Holbrook, N., Burns, M.J., Zwieniecki, M.A., Cobb, A.R., Brodribb, T.J., Choat, B., Sack, L., 2012. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 685-694. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00204.x>
- Ministerio de Hacienda de la Nación, 2018. Informes productivos provinciales-Misiones [WWW Document]. URL [https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/informe\\_productivo\\_misiones.pdf](https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/informe_productivo_misiones.pdf)
- Montagnini, F., 2011. Can tree plantations serve as catalysts of secondary forest succession?, en: Montagnini, F., Finney, C. (Eds.), *Restoring degraded landscapes with native species in Latin America*. Nova Science, New York, pp. 3-28.
- Montagnini, F., González, E., Porras, C., Rheingans, R., 1995. Mixed and pure forest plantations in the humid neotropics: a comparison of early growth, pest damage and establishment costs. *The Commonwealth Forestry Review* 74, 306-314.
- Montgomery, R.A., Chazdon, R.L., 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecology* 131, 165-174. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0872-1>
- Montti, L., Villagra, M., Campanello, P.I., Gatti, M.G., Goldstein, G., 2014. Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 54, 36-44.
- Moraes Neto, S.P., Gonçalves, J.D.M., Takaki, M., Cenci, S., Gonçalves, J.C., 2000. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na mata atlântica, em função do nível de luminosidade. *Revista Árvore* 24, 35-45.
- Moretti, A.P., Olguin, F.Y., Pinazo, M.A., Gortari, F., Vera Bahima, J., Graciano, C., 2019a. Supervivencia y crecimiento de un árbol nativo maderable bajo diferentes coberturas de dosel en el Bosque Atlántico, Misiones, Argentina. *Ecología Austral* 29, 99-111.
- Moretti, A.P., Olguin, F.Y., Pinazo, M.A., Graciano, C., 2019b. Water and light stresses drive acclimation during the establishment of a timber tree under different intensities of rainforest canopy coverage. *CERNE* 25.

- <https://doi.org/10.1590/01047760201925012616>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Naumov, V., Manton, M., Elbakidze, M., Rendenieks, Z., Priednieks, J., Uhlianets, S., Yamelynets, T., Zhivotov, A., 2018. How to reconcile wood production and biodiversity conservation? The Pan-European boreal forest history gradient as an « experiment ». *Journal of Environmental Management* 218, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.03.095>
- Niinemets, Ü., 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research* 25, 693-714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>
- Niinemets, Ü., Valladares, F., 2004. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints 6, 254-268. <https://doi.org/10.1055/s-2004-817881>
- Orellana, E., Vanclay, J.K., 2018. Competition and dominance between angiosperms and *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze in the Atlantic Forest in southern Brazil. *Forest Ecology and Management* 425, 119-125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.022>
- Oxbrough, A., García-tejero, S., Spence, J., Halloran, J.O., 2016. Can mixed stands of native and non-native tree species enhance diversity of epigaeic arthropods in plantation forests? *Forest Ecology and Management* 367, 21-29. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.023>
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M., Aragón, R., Campanello, P.I., Prado, D., Oesterheld, M., León, R.J.C., 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28, 40-63.
- Paludo, G.F., Mantovani, A., Sedrez dos Reis, M., 2011. Regeneração de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Revista Árvore* 35, 1107-1119.
- Parrotta, J.A., Turnbull, J.W., Jones, N., 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99, 1-7.
- Passaretti, R.A., Pilon, N.A.L., Durigan, G., 2020. Weed control, large seeds and deep roots: Drivers of success in direct seeding for savanna restoration. *Applied Vegetation Science* 23, 406-416. <https://doi.org/10.1111/avsc.12495>
- Pearcy, R.W., 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments, en: *Functional plant ecology*. p. 120.
- Peng, C., 2000. Growth and yield models for uneven-aged stands: past, present and future. *Forest Ecology and Management* 132, 259-279.
- Pérez Flores, M., Cellini, J.M., Arturi, M.F., Medina, M., Plaza Behr, M.C., Ritter, L.J., Lencinas, M.V., 2020. Plantas del sotobosque en el noreste de Misiones, Argentina ¿Qué conservan las plantaciones de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) respecto del bosque nativo? *Historia Natural* 10, 147-164.
- Perot, T., Goreaud, F., Ginisty, C., Dhote, J.F., Perot, T., Goreaud, F., Ginisty, C., Dhote, J.F.A., Thomas, P., François, G., Christian, G., 2010. A model bridging distance-dependent and distance-independent tree models to simulate the growth of mixed forests To cite this version: Original article A model bridging distance-dependent and distance-independent tree models to simulate the growth of mix. *Annals of Forest Science, Springer Verlag/EDP Sciences* 67, 11.
- Petit, B., Montagnini, F., 2006. Growth in pure and mixed plantations of tree species used in reforesting rural areas of the humid region of Costa Rica, Central America. *Forest Ecology and Management* 233, 338-343.

- <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.030>
- Pinazo, M.A., Moscovich, F.A., Dummel, C., Knebel, O.E., 2009. Patrón espacial de la regeneración de dos especies leñosas en un sector aprovechado de la Selva Paranaense. *Ecología Austral* 19, 139-148.
- Piotto, D., 2008. A meta-analysis comparing tree growth in monocultures and mixed plantations. *Forest Ecology and Management* 255, 781-786. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.065>
- Poorter, H., Navas, M.-L., 2003. Plant growth and competition at elevated CO<sub>2</sub>: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157, 175-198.
- Poorter, L., 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient; the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* 13, 396-410. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00332.x>
- Pretzsch, H., 2014. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.027>
- Pretzsch, H., Biber, P., 2010. Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological gradient in central Europe. *Canadian journal of forest research* 384, 370-384. <https://doi.org/10.1139/X09-195>
- Pretzsch, H., Schütze, G., 2016. Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands. *European Journal of Forest Research* 135, 1-22. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0913-z>
- Razzak, A., Ranade, S.S., Strand, Å., García-Gil, M.R., 2017. Differential response of Scots pine seedlings to variable intensity and ratio of red and far-red light. *Plant, Cell & Environment* 40, 1332-1340. <https://doi.org/10.1111/pce.12921>
- Reineke, L., 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal Agriculture* 46, 627-638.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142, 1141-1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Pigliucci, J.G. and M., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* 9, 981-993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Riofrío, J., Pretzsch, H., Bravo, F., 2017. Changes in structural heterogeneity and stand productivity by mixing Scots pine and Maritime pine. *Forest Ecology and Management* 405, 219-228. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.036>
- Ritchie, G.A., 1997. Evidence for red:far-red signaling and photomorphogenic growth response in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. *Tree Physiology* 17, 161-168.
- Ritter, L.J., Campanello, P.I., Goya, J.F., Pinazo, M.A., Arturi, M.F., 2018. Plant size dependent response of native tree regeneration to landscape and stand variables in loblolly pine plantations in the Atlantic Forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 429, 457-466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.036>
- Salgado Negret, B., 2015. La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones.
- Salvadori, S.L., Deinzer Duarte, C.U.N.B., da Silva, A.F.G., Lopes Klein, W., 2013. Análise de sobrevivência e crescimento de *Cordia trichotoma*, Boraginaceae, Lamiales, no sul de Mato Grosso do Sul - Brasil. *Ciência Florestal* 23, 735-742.
- Sánchez-Gómez, D., Valladares, F., Zavala, M.A., 2006. Functional traits and plasticity

- in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiology* 26, 1425-1433. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.11.1425>
- Schnitzer, S.A., Heijden, G. van der, Mascaro, J., Carson, W.P., 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* 95, 3008-3017.
- Schoonmaker, A.L., Hacke, U.G., Landhäuser, S.M., Lieffers, V.J., Tyree, M.T., 2010. Hydraulic acclimation to shading in boreal conifers of varying shade tolerance. *Plant, Cell and Environment* 33, 382-393. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02088.x>
- Sedrez dos Reis, M., Ladio, A., Peroni, N., 2014. Landscapes with Araucaria in South America : evidence for a cultural dimension. *Ecology and Society* 19, 1-14.
- Senbeta, F., Beck, E., Lüttge, U., 2002a. Exotic trees as nurse-trees for the regeneration of natural tropical forests. *Trees* 16, 245-249. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0161-y>
- Senbeta, F., Teketay, D., Näslund, B.-A., 2002b. Native woody species regeneration in exotic tree plantations at Munessa-Shashemene Forest , southern. *New Forests* 24, 131-145.
- Silva, A.C.S., Rondon Neto, R.M., Ribeiro Junior, N.G., Caioni, C., Claudino, W.V., 2020. Planting of Seedlings and Direct Seeding with Different Inputs in Pioneer Species in the Southeastern Amazon. *Floresta e Ambiente* 27, e20190084.
- Simpson, J., Osborne, D., 2006. Performance of seven hardwood species underplanted to *Pinus elliottii* in south-east Queensland. *Forest Ecology and Management* 233, 303-308. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.021>
- Souza, A.F., 2020. A review of the structure and dynamics of araucaria mixed forests in southern Brazil and northern Argentina forests in southern Brazil and northern Argentina. *New Zealand Journal of Botany* 1-53. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2020.1810712>
- Souza, A.F., 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: The case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32, 524-533. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01724.x>
- Souza, A.F., Forgiarini, C., Longhi, S.J., Oliveira, J.M., 2014. Detecting ecological groups from traits : a classification of subtropical tree species based on ecological strategies. *Brazilian Journal of Botany* 37, 441-452. <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0084-z>
- Strauss-Debenedetti, S., Bazzaz, F.A., 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. *Oecologia* 87, 377-387.
- Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development , function and life history. *Trends in Plants Science* 5, 537-542.
- Tabarelli, M., Cardoso Da Silva, J.M., Gascon, C., 2004. Forest fragmentation , synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13, 1419-1425.
- Thomas, P., 2013. *Araucaria angustifolia* The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T32975A2829141.
- Topanotti, L.R., Gerber, D., Stolarski, O.C., Trentin, B.E., Pertille, C.T., Schorr, L.P.B., Gorenstein, M.R., Nicoletti, M.F., Bechara, F.C., 2019. Initial growth performance of valuable timber species in southern Brazil: *Araucaria angustifolia*, *Balfourodendron riedelianum*, and *Parapiptadenia rigida*. *Revista Árvore* 43, 430404. <https://doi.org/10.1590/1806-90882019000400004>
- Trentini, C.P., Campanello, P.I., Villagra, M., Ritter, L., Ares, A., Goldstein, G., 2017. Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: Impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management* 384,

- 236-247. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.040>
- Valladares, F., Arrieta, S., Aranda, I., Sánchez-gómez, D., Tena, D., Suárez, F., Pardos, A., 2005. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology* 25, 1041-1052.
- Valladares, F., Bastias, C.C., Godoy, O., Granada, E., Escudero, A., 2015. Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science* 6, 1-16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00866>
- Valladares, F., Niinemets, Ü., 2008. Shade Tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 237-257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Valladares, F., Sanchez-gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103-1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Valladares, F., Wright, S.J., Lasso, E., Kitajima, K., Pearcy, R.W., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81, 1925-1936. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1925:PPRTLO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2)
- Vasconcelos, S.F. De, Araujo, F.S. De, Lopes, A.V., 2010. Phenology and dispersal modes of wood species in the Carrasco , a tropical deciduous shrubland in the Brazilian semiarid. *Biodiversity and Conservation* 19, 2263-2289. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9841-x>
- Vespa, N.I., Zurita, G., Bellocq, M.I., 2014. Functional responses to edge effects: Seed dispersal in the southern forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 328, 310-318. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.054>
- Vieira, T.O., Degli-Esposti, M.S.O., Souza, G.M., Rabelo, G.R., Cunha, M.D.A., Vitória, A.P., 2015. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): Response to irradiance gradient in tropical forest. *Photosynthetica* 53, 1-12.
- Vilhar, U., Simončič, P., 2012. Water status and drought stress in experimental gaps in managed and semi-natural silver fir--beech forests. *European Journal of Forest Research* 131, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0605-x>
- Villar, R., Ruiz-robleto, J., Quero, J.L., Poorter, H., Valladares, F., Marañón, T., 2004. Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas, en: *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. pp. 191-227.
- Violle, C., Bourget, M.Y., Scherer-lorenzen, M., Fort, F., 2018. Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *New Phytologist* 219, 1338-1352. <https://doi.org/10.1111/nph.15225>
- Wang, B.J., Borsboom, A.C., Smith, G.C., 2004. Flora diversity of farm forestry plantations in southeast Queensland. *Ecological management & restoration* 5, 43-51.
- Wang, J.-J., Meng, J., 2018. Identifying indigenous tree species for land reforestation, forest restoration, and plantation transformation on Hainan Island, China. *Journal of Mountain Science* 15, 2433-2444.
- Wang, Z., Yang, H., Wang, D., Zhao, Z., 2019. Spatial distribution and growth association of regeneration in gaps of Chinese pine (*Pinus tabuliformis* Carr.) plantation in northern China. *Forest Ecology and Management* 432, 387-399. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.09.032>

- Weigelt, A., Jolliffe, P., 2003. Indices of Plant Competition. *Journal of Ecology* 91, 707-720.
- Wellburn, A.R., 1994. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution \*. *Journal of Plant Physiology* 144, 307-313. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Zandavalli, R.B., Dillenburg, L.R., 2015. Response of *Araucaria angustifolia* seedlings to root competition in three different plant communities of southern Brazil. *New Zealand Journal of Botany* 53, 139-154. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2015.1043922>
- Zangaro, W., Lescano, L.E.A.M., Matsuura, E.M., Rondina, A.B.L., Nogueira, M.A., 2016. Differences between root traits of early- and late-successional trees influence below-ground competition and seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 1-14. <https://doi.org/10.1017/S0266467416000274>
- Zhang, R., Tielbörger, K., 2020. Density-dependence tips the change of plant-plant interactions under environmental stress. *Nature Communications* 11, 1-9. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16286-6>
- Zhang, Y., Chen, H.Y.H., Reich, P.B., 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100, 742-749. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01944.x>
- Zurita, G.A., Rey, N., Varela, D.M., Villagra, M., Bellocq, M.I., 2006. Conversion of the Atlantic Forest into native and exotic tree plantations: Effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management* 235, 164-173. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.009>

## ANEXO DE TABLAS Y FIGURAS



**Figura anexa 2.1** *Araucaria angustifolia* de 15 meses identificadas y trasplantadas en macetas de 7 litros al inicio del ensayo bajo la cobertura del dosel del bosque (izquierda) y a sol pleno (derecha) antes de ser distribuidas.



**Figura anexa 2.2** Muestreo destructivo de plantas de *A. angustifolia*. De izquierda a derecha: hojas escaneadas para medición del AFE, hojas llevadas a estufa para medición del peso seco foliar, raíces de planta bajo cobertura del dosel y raíces de planta a sol pleno llevadas a estufa para medición de peso seco a los 12 meses.



**Figura anexa 3.1** Plantas de *A. angustifolia* y *C. canjerana* en bandejas en invernáculo semi-cubierto (izquierda-arriba). Apertura de dosel fotografiada desde el centro de un claro (derecha-arriba). Plantación de *A. angustifolia* y *C. canjerana* en un claro al inicio del experimento (abajo).

**Tabla anexa 3.1** Medias de las variables graficadas en las Figuras 3.2 a 3.4, y valor p para el factor cobertura para cada especie.

Variable	<i>A. angustifolia</i>		<i>p</i> -valor Cobertura	<i>C. canjerana</i>		<i>p</i> -valor Cobertura
	Sol pleno	Sombra		Sol pleno	Sombra	
Altura	46,20	28,84	<0,001	21,06	29,32	<0,001
SQ	5,22	5,85	0,012	2,06	4,19	<0,001
Vástago: raíz	2,98	2,66	0,449	0,55	2,00	<0,001
Masa seca total (g)	30,33	4,40	0,001	17,44	9,65	0,041
AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	67,18	85,55	0,061	117,85	245,11	<0,001
AF (cm <sup>2</sup> )	988,92	187,44	0,001	283,30	964,32	<0,001
Densidad estomática	49,09	45,84	0,281	109,00	54,00	<0,001
Clorofila total (µg cm <sup>-2</sup> )	105,62	60,49	0,010	20,71	48,83	<0,001
Clorofila a : b	2,06	2,31	0,208	2,47	2,08	0,001
Fv/Fm	0,82	0,84	0,231	0,47	0,82	<0,001
ETR	212,10	37,35	<0,001	80,99	33,32	<0,001

**Tabla anexa 3.2** Análisis de modelos generales y mixtos, considerando especie, meses después de la plantación (fecha) y densidad de flujo fotónico fotosintético incidente al mediodía (PPFD) como factores fijos y claros como factor aleatorio. La varianza se modeló con la función varIdent por Fecha \* Especie.

	<i>numDF</i>	<i>denDF</i>	F-valor	p-valor
(Intercepción)	1	2449	2545,18	<0,001
Especie	1	2449	0,09	0,761
PPFD	3	2449	115,53	<0,001
Fecha	6	2449	158,96	<0,001
Especie:PPFD	3	2449	19,20	<0,001
Especie:Fecha	6	2449	3,38	0,002
PPFD:Fecha	18	2449	7,10	<0,001
Especie:PPFD:Fecha	18	2449	0,84	0,658

**Tabla anexa 3.3** Comparación entre la altura media (m) de *C. canjerana* y *A. angustifolia*, en cada periodo y con diferente densidad de flujo fotónico fotosintético (PPFD) al mediodía. Las letras diferentes indican diferencias significativas (prueba de Bonferroni,  $p < 0,05$ ).

Meses	PPFD	Altura media (m)	EE						
<i>A. angustifolia</i>									
6	<10	0,29	0,02				H	I	
	10-50	0,31	0,01			G	H	I	
	'50-150	0,32	0,02			G	H	I	
	>150	0,33	0,02			G	H	I	
12	<10	0,33	0,01			G	H	I	
	10-50	0,35	0,001		F	G	H	I	
	'50-150	0,36	0,001		F	G	H	I	
	>150	0,35	0,02			G	H	I	
18	<10	0,38	0,02		E	F	G	H	I
	10-50	0,44	0,02		D	E	F	G	H
	'50-150	0,49	0,02		D	E	F	G	
	>150	0,49	0,03		D	E	F	G	
24	<10	0,43	0,02		D	E	F	G	H
	10-50	0,48	0,001		D	E	F	G	
	'50-150	0,54	0,02		C	D	E	F	G
	>150	0,54	0,02		C	D	E	F	G
30	<10	0,48	0,03		D	E	F	G	
	10-50	0,62	0,02		B	C	D	E	F
	'50-150	0,72	0,03		B	C	D		
	>150	0,75	0,04		B	C	D		
36	<10	0,49	0,03		D	E	F	G	

	10-50	0,62	0,02		B	C	D	E	F		
	'50-150	0,72	0,03		B	C	D				
	>150	0,75	0,04	A	B	C	D				
42	<10	0,56	0,04				C	D	E	F	G
	10-50	0,76	0,03	A	B	C	D				
	'50-150	0,97	0,04	A	B						
	>150	1,03	0,06	A	B						
<i>C. canjerana</i>											
6	<10	0,22	0,02								I
	10-50	0,27	0,02							H	I
	'50-150	0,28	0,02							H	I
	>150	0,38	0,03					E	F	G	H
12	<10	0,26	0,02								H
	10-50	0,35	0,02						F	G	H
	'50-150	0,38	0,03					E	F	G	H
	>150	0,50	0,04				D	E	F	G	
18	<10	0,31	0,04							G	H
	10-50	0,49	0,04				D	E	F	G	
	'50-150	0,56	0,05			C	D	E	F	G	
	>150	0,75	0,06	A	B	C	D				
24	<10	0,31	0,04							G	H
	10-50	0,40	0,04					E	F	G	H
	'50-150	0,45	0,04				D	E	F	G	H
	>150	0,67	0,07		B	C	D	E	F		
30	<10	0,35	0,06						F	G	H
	10-50	0,51	0,05			C	D	E	F	G	
	'50-150	0,62	0,06		B	C	D	E	F		
	>150	0,91	0,09	A	B	C					
36	<10	0,37	0,06					E	F	G	H
	10-50	0,57	0,05		B	C	D	E	F	G	
	'50-150	0,68	0,07		B	C	D	E	F		
	>150	1,03	0,10	A	B						
42	<10	0,40	0,07				D	E	F	G	H
	10-50	0,69	0,06		B	C	D	E			
	'50-150	0,81	0,07	A	B	C	D				
	>150	1,24	1,12	A							

**Tabla anexa 4.1** Familia, especie, nombre común y frecuencia absoluta (FA) de los individuos con DAP mayor a 10 cm regenerados espontáneamente en rodales de *Araucaria angustifolia* de diferentes edades. Las especies en negrita son las especies de uso forestal que se clasificaron acorde a su tolerancia a la sombra para el estudio de sus interacciones. Los valores corresponden a los registrados en 2019. Tres individuos no fueron identificados. Las especies forestales excluidas porque se registró un solo individuo se señalan con \*.

Familia	Especie	nombre común	FA
Individuos plantados			
Araucariaceae	<b><i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze</b>	pino paraná	367
Individuos que regeneraron espontáneamente			
Annonaceae	<i>Annona neosalicifolia</i> H. Rainer	araticú	1
	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H. Rainer	araticú	4
Apocynaceae	* <i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	palo rosa	1
	<i>Aspidosperma pyricollum</i> Müll. Arg.	guatambú amarillo	2
	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC	horquetero	2
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	caona	5
	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.	yerba mate	30
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	pindó	4
Asteraceae	<i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob.	mora	2
Bignoniaceae	* <i>Handroanthus heptaphyllus</i> (Vell.) Mattos	lapacho negro	1
	<b><i>Jacaranda micrantha</i> Cham.</b>	caroba	4
Boraginaceae	<b><i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling &amp; J.S. Mill.</b>	guayubira	3
	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	colita	3
	<b><i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.</b>	loro negro	3
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	tala	1
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	yacaratiá	23
Euphorbiaceae	<b><i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. ssp. <i>iricurana</i> (Casar.) Secco</b>	mora blanca	24
	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	tapia	11
	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	curupí	1
	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	ñandipa'ra	10
Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart	anchico blanco	3
	<b><i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.</b>	grapía	2
	<b><i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong</b>	tímbó colorado	7
	* <i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub. var. <i>amorphoides</i>	espina corona	1
	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	alecrin	2
	* <i>Muellera campestris</i> (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	rabo ita	1
	<b><i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.</b>	canela brejo	do 3
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	ysapu'y moroti	1
	<b><i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão</b>	incienso	2

	<b><i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan</b>	anchico colorado	10
	<i>Parasenegalia visco</i> (Lorentz ex Griseb.) Seigler & Ebinger	yuquerí guazú	3
	<b><i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.</b>	cañafistula	7
	<i>Senegalia tucumanensis</i> (Griseb.) Seigler & Ebinger	yuquerí guazú	1
Lamiaceae	<i>Aegiphila mediterranea</i> Vell.		5
Lauraceae	<b><i>Nectandra lanceolata</i> Nees &amp; Mart.</b>	laurel amarillo	17
	<b><i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez</b>	canela preta	23
	<b><i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez</b>	laurel ayu' y	7
	<i>Ocotea lancifolia</i> (Schott) Mez	laurel blanco	1
	<b><i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees</b>	canela guaicá	2
	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	canela layana	1
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	espolón de gallo	1
Malvaceae	<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil.) Ravenna	palo borracho	1
	<b><i>Luehea divaricata</i> Mart.</b>	azoita cavallo	6
Meliaceae	<b><i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.</b>	cancharana	64
	<b><i>Cedrela fissilis</i> Vell.</b>	cedro	43
	<i>Guarea macrophylla</i> Vahl ssp. <i>tuberculata</i> (Vell.) T.D. Penn.	cedrillo	2
	<i>Melia azedarach</i> L.	paraiso	9
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	higuera de monte	1
	<i>*Maclura tinctoria</i> (L.) Steud. ssp. <i>mora</i> (Griseb.) Vázq. Avila	mora amarilla	1
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	guabiroba	3
Nyctaginaceae	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb. var. <i>zapallo</i>	francisco alvarez	1
Polygonaceae	<i>*Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	marmelero	1
Primulaceae	<i>Myrsine balansae</i> (Mez) Otegui	caa pororoca	3
Rhamnaceae	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	uvenia	15
Rosaceae	<b><i>Prunus brasiliensis</i> (Cham. &amp; Schltdl.) D. Dietr.</b>	persiguero	20
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> L.	yaguaratiá	7
	<i>Rudgea parquioides</i> (Cham.) Müll. Arg. ssp. <i>parquioides</i>	caona	2
Rutaceae	<b><i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.</b>	guatambú blanco	15
	<b><i>Helietta apiculata</i> Benth.</b>	canela de venado	7
	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul.	tambetary	1
Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos	guazatunga blanca	3
	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	guazatunga	5
	<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler	guazatunga	5
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. var. <i>sylvestris</i>	burro caá	18
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil. A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	kokú	15
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	camboatá	1

		colorado	
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	maria preta	16
	<b><i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.</b>	camboatá	6
Sapotaceae	<b><i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. &amp; Eichler) Engl.</b>	aguai	3
	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk. ssp. <i>marginatum</i>	basuriña	2
Simaroubaceae	<i>Picrasma crenata</i> (Vell.) Engl.	palo amargo	1
Solanaceae	<i>Solanum granulosum-leprosum</i> Dunal	fumo bravo	6
	<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil.	cocona	2
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	ambay	33



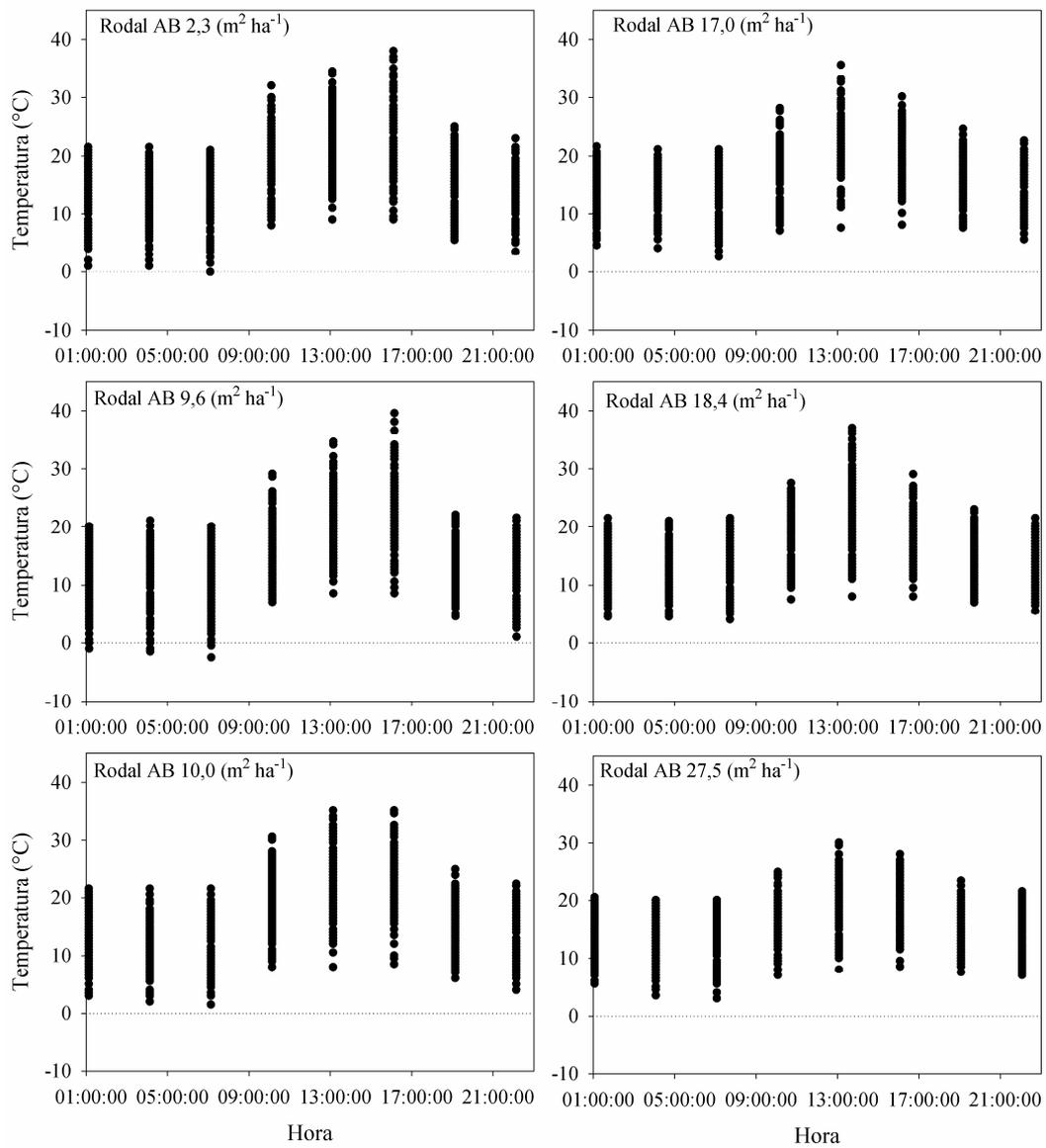
**Figura anexa 5.1** Planta de *Cabralea canjerana* desde el inicio en bandejas en invernáculo semi-cubierto antes de ser plantada y a lo largo del tiempo en plantación mixta con *Araucaria angustifolia* hasta los 4 años de plantada.



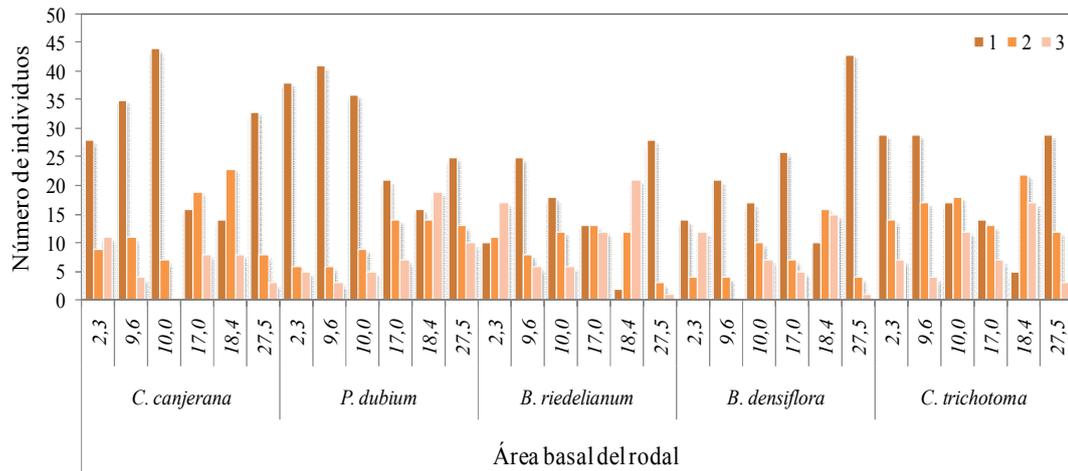
**Figura anexa 6.1** Rodales de *Araucaria angustifolia* desde los más jóvenes (izquierda) a más maduros (derecha) de menor a mayor (arriba hacia abajo) donde se plantaron las 5 especies nativas.



**Figura anexa 6.2** Altura de la vegetación herbácea circundante en relación al individuo focal: sin vegetación herbácea o de menor altura al individuo focal (1; izquierda); vegetación herbácea de altura similar al individuo focal (2; centro); vegetación herbácea de mayor altura o cubriendo el individuo focal (3; derecha).



**Figura anexa 6.3** Temperaturas absolutas (°C) registradas en los diferentes rodales de *A. angustifolia* para el periodo invernal (junio a septiembre)



**Figura anexa 6.4** Número de individuos para cada especie en cada rodal según la altura relativa de la vegetación herbácea circundante: sin vegetación herbácea o de menor altura al individuo focal (1); vegetación herbácea de altura similar al individuo focal (2); vegetación herbácea de mayor altura o cubriendo el individuo focal (3).