



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA



Facultad de Ciencias
Naturales y Museo

Patrones de regeneración de árboles nativos en plantaciones de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze de noreste de Misiones

Tesis para optar el título Doctora en Ciencias Naturales

Micaela Medina

Director: Dr. Marcelo Fabián Arturi

Directora: Dra. Paula Inés Campanello

Lugar de trabajo: Laboratorio de Sistemas Ecológicos y Ambientales, FCNyM y FCAyF (UNLP)

Abril 2019

Dedicada a mi mamá, Analía

Agradecimientos

A Marcelo Arturi por múltiples razones. Primero por haber confiado en mí para realizar este trabajo, y luego agradecer las incontables cuestiones que aprendí, tanto desde el aspecto académico, docente como humano. Agradecerle también por haber sido una persona en la cual el trabajo se torna muy gratificante porque siempre está dispuesto al diálogo.

A Paula Campanello por aceptar co-dirigirme, por todos sus comentarios, visión y sugerencias, por toda su experiencia.

Al director del LISEA Juan Goya por su visión académica con respecto a lo forestal y silvicultural, por su calidez humana, respeto, compromiso y responsabilidad.

A todos los compañeros de trabajo del LISEA. Por los almuerzos, la contención diaria como todo lo compartido: Marcelo B, Sarah B, Martin S, Sabri, Marianita. En especial a Maga, Mary y Mai con quienes fuimos aprendiendo a la par de nuestros errores y de nuestros aciertos. A Caro Pérez porque desde el primer momento recibí palabras de aliento desde su parte. A Luis por su disposición en las campañas y por haber compartido sus conocimientos con nosotros.

A Lía Solari por ser la primera investigadora que hice una pasantía en un laboratorio y aprendí cálidamente la dedicación al trabajo científico.

A Martin Pinazo por recibirnos y ser la conexión con el Campo y por todos sus aportes y sus charlas a lo largo de estos años. A todos los que trabajan en el CAMB-EEA Montecarlo porque siempre estuvieron dispuestos a ayudarnos, en especial al encargado del campo, Jorge Acosta, y a Eduardo.

A todos los que me ayudaron en el trabajo de campo o como de gabinete en especial a Luis y a Maga que estuvieron desde el comienzo, a Mai, Dino, Nardo, Hernán, Fede, Marianita y Mary D. A, Sol, Sole Jaidar. ¡Gracias!

A Gisela Amoroso por su enseñanzas en inglés, su paciencia y dedicación. Y Nayla Castillo porque me enseña a transitar este camino hacia la coherencia.

A mis amigos. Gise, Negro, Flor, Mir por haber compartido tantos años de la secundaria y en la Universidad y por haber sido siempre mi cable a tierra. A mis amigos de la Facultad los "Pishers", por la alegría, los viajes y las discusiones que compartimos. En especial a Sol, Ele, Pili, Male y Tucu por haber sido la contención en aquellos momentos difíciles. A Luchi por ese primer viaje a Misiones que organizó el primer año de la facultad donde nos empapamos de la tierra colorada el calor y la naturaleza, junto con Tucu, Facu I, Facu, Dani y Vane.

A Landi por compartir las ganas de viajar crecer y conocer, por ayudarme en mis horas de estrés, por haber compartido tantas horas cada uno en su computadora y tantos mates al sol.

A mi familia. A mi papá por haberme transmitido el amor por la naturaleza. A mi hermano Martín, a mi hermana Mariana y a mi prima Luci por haber compartido la infancia, la adolescencia y la adultez, por todo su amor. Agradecerle especialmente a mi mamá Analía por su compromiso y su honestidad con el trabajo, por todo lo que aprendí de ella, pero principalmente por estar siempre. A mi sobrina Sofi y sobrino Luchito y sobrinos de amor Santi, Benja y Valen por cargarme de pilas.

A la Universidad Nacional de La Plata por otorgarme la beca y a todos los que han luchado para que siga siendo pública y gratuita. También agradecer a la UCAR ya que a través de los Programas de Investigación Aplicada (PIAs) pudimos realizar las campañas a Misiones.

Agradecer a todos los que trabajan en lo público y en el estado desde escuelas, hospitales, universidades, sistema científico y gestión pública. Porque trabajar en lo público no es fácil, pero tiene la gratificante satisfacción en trabajar para lo que uno cree: una sociedad más justa es posible si creemos y trabajamos para ello. Por ello, agradezco a todas aquellas personas que trabajan y/o trabajaron para ayudarnos a vivir mejor.

Índice

Resumen

Abstract

Capítulo 1 Introducción general

1.1 Marco teórico	1
1.1.1 Clasificación de especies arbóreas por sus requerimientos para la regeneración.....	1
1.1.2 Potencialidades de las plantaciones forestales en la conservación de la biodiversidad y en la restauración de paisajes boscosos degradados.....	2
1.2 Situación actual de conservación del Bosque Atlántico y resumen de los trabajos realizados sobre biodiversidad dentro de las plantaciones forestales de Misiones, Argentina.....	4
1.3 Objetivo general de la tesis.....	6
1.4 Estructura de la tesis.....	7

Capítulo 2 Descripción de la zona de estudio

2.1 Ubicación, clima, suelo y bosque original de la zona de estudio.....	8
2.2 Descripción del Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB).....	9
2.2.1 Descripción del manejo de las plantaciones de <i>A. angustifolia</i> dentro del CAMB.....	10
2.2.2 Descripción del bosque nativo dentro del CAMB.....	11

Capítulo 3 Riqueza, abundancia y abundancia por grupo ecológico de especies arbóreas debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* en relación a características de la plantación

3.1 Introducción.....	13
3.1.1 Antecedentes.....	13
3.1.2 Objetivos e hipótesis.....	15
3.2 Materiales y métodos.....	17
3.2.1 Diseño de muestreo.....	17
3.2.2 Estructura forestal de las plantaciones.....	18
3.2.3 Bosque nativo en el entorno, superficie de las plantaciones y uso previo.....	19
3.2.4 Medición de la regeneración de árboles nativos debajo del dosel de las plantaciones de <i>A. angustifolia</i>	19
3.2.5 Clasificaciones de las especies.....	21
3.2.6 Análisis de los datos.....	21
3.3 Resultados.....	24
3.3.1 Características y estructura forestal de las plantaciones muestreadas.....	24
3.3.2 Bosque nativo en el entorno, superficie de las plantaciones muestreadas y uso previo.....	27
3.3.3 Regeneración de árboles nativos debajo del dosel de las plantaciones de <i>A. angustifolia</i>	28
3.3.4 Riqueza y abundancia de árboles nativos en relación a las características de la plantación.....	30
3.3.5 Abundancia para distintos grupos ecológicos de individuos de especies arbóreas en relación a las características de las plantaciones.....	38
3.4 Discusión.....	40
3.4.1 Efecto de las variables de la plantación sobre la abundancia y la riqueza de especies de árboles nativos.....	41
3.4.2 Efecto de las variables de la plantación sobre la abundancia por grupos ecológicos.....	43
3.4.3 Regeneración de especies arbóreas debajo del dosel de plantaciones de <i>A. angustifolia</i> con baja intensidad en el uso previo y rodeadas por bosque nativo.....	44
3.5 Conclusiones y consideraciones generales.....	45
Apéndice 3.....	47

Capítulo 4 Grupos de especies y atributos funcionales de las especies arbóreas que se establecieron debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia*

4.1	Introducción	52
4.1.1	Antecedentes.....	52
4.1.2	Objetivos e hipótesis.....	54
4.2	Materiales y métodos.....	56
4.2.1	Diseño de muestreo.....	56
4.2.2	Grupos ecológicos.....	56
4.2.3	Atributos funcionales.....	56
4.2.4	Análisis de los datos.....	57
4.3	Resultados.....	59
4.3.1	Relación entre grupos ecológicos y caracteres funcionales.....	59
4.3.2	Gradiente de composición de especies en relación a las características de la plantación.....	62
4.3.3	Análisis del gradiente de composición de especies en las plantaciones y la relación con atributos funcionales.....	66
4.4	Discusión.....	69
4.4.1	Relación entre grupos ecológicos y caracteres funcionales.....	69
4.4.2	Composición de especies en relación a las variables de la plantación y a los atributos funcionales.....	72
4.5	Conclusiones y consideraciones generales.....	74
	Apéndice 4A.....	76
	Apéndice 4B.....	78
	Apéndice 4C.....	80
Capítulo 5 Crecimiento, supervivencia y atributos funcionales en renovales de especies de árboles debajo del dosel de plantaciones de <i>A. angustifolia</i>		
5.1	Introducción.....	82
5.1.1	Antecedentes.....	82
5.1.3	Objetivos e hipótesis.....	84
5.2	Materiales y métodos.....	85
5.2.1	Crecimiento y supervivencia.....	85
5.2.2	Medición de área foliar específica, área foliar y concentración de nutrientes.....	87
5.2.3	Análisis de los datos.....	89
5.3	Resultados.....	91
5.3.1	Crecimiento y supervivencia de renovales de especies arbóreas del sotobosque de <i>A. angustifolia</i>	91
5.3.2	Crecimiento y supervivencia en relación a variables de la plantación.....	93
5.3.3	Atributos foliares.....	95
5.3.4	Crecimiento en relación a atributos funcionales.....	97
5.3.5	Crecimiento de especies adquisitivas, intermedias y conservativas en relación a las variables de la plantación.....	99
5.3.6	Supervivencia en relación con atributos funcionales.....	101
5.4	Discusión.....	102
5.4.1	Crecimiento, supervivencia y atributos funcionales.....	102
5.4.2	Crecimiento y supervivencia en relación a variables de la plantación.....	104
5.5	Conclusiones y consideraciones generales.....	105
	Apéndice 5.....	106
Capítulo 6 Conclusiones, limitaciones y perspectivas futuras		
6.1	Principales resultados de la tesis, aportes al conocimiento y limitaciones.....	107

6.2 Perspectivas futuras: potencialidades de las plantaciones de *A. angustifolia* con fines de conservación de la biodiversidad y/o restauración de bosques degradados.....111

Bibliografía.....114

Resumen

El estudio de la regeneración espontánea de especies arbóreas dentro de plantaciones comerciales y su respuesta frente a diferentes variables de la plantación es fundamental para entender la dinámica natural y establecer estrategias de manejo que compatibilicen objetivos comerciales con objetivos de conservación de la biodiversidad. El objetivo principal de este trabajo de tesis fue entender los aspectos funcionales de las especies arbóreas que crecieron espontáneamente en el sotobosque de plantaciones de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze en el Campo Anexo Manuel Belgrano en Misiones, Argentina. Para ello primero, se evaluó el efecto de la edad, el tiempo desde la última intervención, el área basal y la abertura del dosel sobre la riqueza, la abundancia total, y la abundancia por grupos ecológicos de especies arbóreas. Luego, se evaluaron las relaciones entre los grupos ecológicos (pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías y climácicas) y los atributos funcionales que reflejan la historia de vida de los árboles (densidad de la madera, altura de la planta y peso de semilla); así como también se evaluaron los gradientes de composición de especies dentro de las plantaciones en función de las variables de plantación y los atributos funcionales mencionados. Por último, se evaluaron tasas de crecimiento y de supervivencia en un número menor de especies arbóreas y se analizaron las relaciones con densidad de la madera, altura de la planta, peso de semilla y atributos foliares (área foliar, área foliar específica y concentración de nutrientes: nitrógeno, potasio y calcio). Se muestrearon 28 plantaciones de araucaria, que presentaron edades mínimas y máximas entre 13 y 67 años, densidades entre 67 y 683 ind/ha, y entre 2 y 30 años desde la última intervención (raleo o cosecha). Las plantaciones estuvieron rodeadas por bosque nativo y la mayoría fueron establecidas inmediatamente después de un desmonte. Los datos de densidad de la madera, altura de la planta, peso de semilla se obtuvieron de bibliografía mientras que los valores de atributos foliares se obtuvieron de mediciones en campo. En total, se encontraron 98 especies nativas de árboles dentro de las plantaciones distribuidas en diferentes clases de tamaño y grupos funcionales. En las plantaciones con mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención se encontraron mayor riqueza, mayor abundancia total y mayor abundancia de especies tolerantes a la sombra (secundarias y climácicas), mientras que en las plantaciones con menor tiempo desde la última intervención se encontró mayor abundancia de especies demandantes de luz (pioneras). El gradiente de composición relacionado con la edad estuvo positivamente asociado a la densidad de la madera para los individuos mayores a 1 cm de DAP. A pesar de que para los individuos menores de 1 cm de DAP las relaciones fueron no significativas, las especies con mayor peso de semilla estuvieron en las plantaciones con mayor edad. Por otro lado, las especies pioneras se diferenciaron por presentar menor altura y densidad de madera que las especies climácicas, mientras que las especies secundarias presentaron variabilidad en los valores de los tres atributos funcionales. Además, las especies que presentaron mayor tasas de crecimiento y menor supervivencia fueron aquellas que presentaron baja densidad de madera, y alta concentración foliar de nutrientes. Los resultados de este trabajo de tesis, demuestran que en plantaciones de *A. angustifolia*, que presenten disponibilidad de propágulos en el entorno, la edad de la plantación y las cortas durante el ciclo de crecimiento permiten entender los patrones de establecimiento de especies arbóreas nativas con distintos requerimientos funcionales lo que contribuye a diseñar herramientas para compatibilizar objetivos económicos con objetivos de conservación de la biodiversidad. Además, en estos ecosistemas diversos, los atributos funcionales permiten analizar esos procesos de manera menos ambigua que el uso de clases discretas definidas *a priori*.

Palabras claves: Bosque Atlántico semideciduo, atributos funcionales, historia de vida, restauración, rehabilitación, sucesión, silvicultura, raleos.

Abstract

Tree plantations can provide suitable habitat to native tree species, which can make possible the combination of wood production and biodiversity conservation. To establish a strategy of management it is necessary to understand the effect of the dynamic of the spontaneous regeneration of native tree species and the relationships with the features of the plantation. In this dissertation, the spontaneous regeneration of native tree species in plantations of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze was studied in the northeast of Misiones, Argentina ("Campo Anexo Manuel Belgrano"). The main goal of this study was to evaluate the functional features of the species and the effect of the difference on the management of plantations. First, it was evaluated the species richness, the plant abundance and the abundance per ecological groups (pioneer, initial secondary, later secondary, and climax species), as a function of *A. angustifolia* plantation age, time since the last logging, araucaria basal area and canopy openness). Then, it was examined the relationships between ecological groups and functional traits associated to the life-history strategies (wood density, plant height, and seed mass). Also, it was evaluated the composition gradients of species associated with the features of the plantations and functional traits. Finally, it was evaluated weather growth rates and survival rates were associated with wood density, plant height, seed mass and foliar functional traits (specific foliar area, foliar area, and nitrogen, potassium, or calcium foliar nutrients). It was sampled 28 araucaria plantations between 13 to 67 years old, ranging 67-683 ind/ha and time since the last logging between 2 and 30 years. The plantations were surrounded by native forest and the majority of them presented native forest as previous land cover. Wood density, plant height, and seed mass were taken from literature, and foliar functional traits were measured on field. In all plantations, it was found 98 native tree species distributed in different sizes of class and functional groups. Plantation age and time since the last logging had a positive effect on tree richness, total abundance and the abundance of late-successional species, while the abundance of pioneer trees decreased with time since the last logging. The tree species compositional gradients were related to plantation age and time since the last logging. Also, these gradients were positively associated with wood density for individuals greater than 1 cm DBH. However, for individuals smaller than 1 cm DBH, the species with heavier seeds were only present in old plantations. Pioneer species presented lower plant height and wood density than climax species, while secondary species presented a high variability in wood density, plant height, and seed mass. The species with low wood density and concentration of high foliar nutrients presented higher growth rates and lower survival. In conclusion, the age of plantations as well the time since the last logging of *A. angustifolia* plantations allow to understand patterns in the establishment and growths rates of functionally different native tree species. Also, the use of quantitative functional traits constitutes a better approach than categorical ecological groups to understand and manage plantations as diverse forest ecosystems.

Key words: semideciduous Atlantic Forest, functional traits, life history, restoration, rehabilitation, silviculture, sucesion, thinning.

Capítulo 1 Introducción general

1.1 Marco teórico

1.1.1 Clasificación de especies arbóreas por sus requerimientos para la regeneración

La regeneración de especies arbóreas en los sistemas forestales y su respuesta frente a cambios de la estructura es fundamental para entender su dinámica natural y establecer estrategias de manejo. En ecosistemas boscosos tropicales y subtropicales, el estudio de la composición de especies de árboles y sus patrones de regeneración es complejo debido a que en estos ecosistemas existe una gran riqueza de especies, muchas de las cuales suelen ser poco frecuentes o raras (Forgiarini et al. 2015). Con el fin de encontrar patrones dentro de la complejidad de estos ecosistemas, se ha buscado agrupar a las especies de acuerdo a sus estrategias ecológicas, de tal manera que los grupos reflejen características claves de las mismas (Gourlet-Fleury et al. 2005, Souza et al. 2014). A su vez, la definición de estrategias de vida de plantas, propone reconocer grupos de especies que se parecen por su habilidad para la adquisición de recursos, tolerancia a la competencia, al estrés y su respuesta frente a los disturbios (Grime 1974, Westoby et al. 2002). Tradicionalmente, en los bosques tropicales, se han descrito dos grupos principales de especies, basados en los requerimientos de germinación y establecimiento: pioneras y no pioneras, o también llamadas no tolerantes a la sombra o tolerantes a la sombra (Denslow 1987, Swaine y Whitmore 1988, Whitmore 1989, Clark y Clark 1992). Sin embargo, las clasificaciones discretas podrían ser inadecuadas, debido a que existe un gradiente de tipos de respuesta por parte de las especies. Ambos grupos funcionales representan los puntos extremos de un gradiente de comportamientos posibles conformados por la combinación especie específica de características ecológicas y fisiológicas (Wright et al. 2002, 2003), donde la mayoría de las especies del bosque subtropical se encuentran en el intermedio de estos dos extremos (Wright et al. 2003, Campanello et al. 2011). Un enfoque basado en atributos funcionales podría reflejar mejor

el gradiente de respuestas de las plantas frente al gradiente de condiciones ambientales observado en los bosques.

Los atributos funcionales son características biológicas de los organismos que se relacionan tanto con la respuesta de los organismos a factores ambientales como con el efecto en las propiedades del ecosistema (ej. McGill et al. 2006, Díaz et al. 2007). Este enfoque, genera la identificación de patrones generales (McGill et al. 2006) por lo que son útiles para la elaboración de modelos. Globalmente, se han descrito espectros basados en relaciones de compromiso entre distintos rasgos funcionales y aspectos fisiológicos o poblacionales de las plantas (Loehle 2000, Westoby y Wright 2006, Reich 2014). Uno de los espectros describe el compromiso de crecimiento rápido-lento, también planteado como adquisición de recursos *versus* tolerancia al estrés (Grime 1977, Grime y Pierce 2012, Reich 2014). Las especies adquisitivas, que son capaces de aprovechar los ambientes con mayor disponibilidad de recursos, presentan mayor área foliar específica (superficie producida para interceptar la radiación solar por unidad de peso seco invertido en la construcción de las hojas), baja densidad de madera (biomasa invertida por unidad de volumen de madera) y alcanzan menores tamaños a la madurez (Loehle 2000, Díaz et al. 2004, Poorter et al. 2006, Reich 2014, Wright et al. 2003, 2010). Por otro lado, las especies con características conservativas o de crecimiento lento presentan una densidad de madera mayor, menor área foliar específica y alcanzan mayor tamaño a la madurez. Sin embargo, en muchas regiones hay escasos estudios que comparen mediante datos empíricos las tasas de crecimiento y supervivencia con atributos funcionales (Westoby et al. 2002, Falster y Westoby 2005, McGill et al. 2006, Adler et al. 2014).

1.1.2 Potencialidades de las plantaciones forestales en la conservación de la biodiversidad y en la restauración de paisajes boscosos degradados

En las últimas décadas el área ocupada por bosques nativos se redujo fuertemente y aumentó el área ocupada por plantaciones forestales (Keenan et al. 2015). La reducción de la superficie de bosques nativos trae aparejada la reducción de bienes y servicios importantes, como el mantenimiento de la calidad del agua, control de la erosión, fijación

de carbono, como también la reducción en las posibilidades de trabajo relacionadas con la obtención de productos madereros y no madereros (Melo et al. 2013). A pesar que a nivel mundial, la tasa de deforestación disminuyó, la superficie de bosques sigue decreciendo, ocupando actualmente 3999 millones de hectáreas con una disminución de 3,1% desde 1990 a 2015 (FAO 2015). Sudamérica es la región en la cual se ha registrado mayor pérdida de bosques, siendo Argentina uno de los diez países con mayor tasa anual de pérdida, la cual se estimó en 297.000 ha/año entre 1990-2015 (FAO 2015). La deforestación, está indefectiblemente asociada a la pérdida de biodiversidad (ej. Wilson 1988, Primack et al. 2001, Fahrig 2003, Laurance 2007) ya que se estima que más de la mitad de la biodiversidad se encuentra en los bosques (MEA 2005). Por otro lado, el porcentaje de reservas naturales equivale solo a un 13% de la superficie boscosa total (FAO 2015), por lo que la superficie boscosa se encuentra fragmentada en parches de diferente tamaño los cuales frecuentemente no están conectados, lo que contribuye en gran medida a la disminución de la calidad de hábitat de las mismas (Hunter 1990, Murcia 1995, Wigley y Roberts 1997, Hanski 1999, Lindenmayer y Franklin 2002, Fahrig 2003, Henle et al. 2004). En este contexto, se ha propuesto que es necesario manejar la matriz productiva del paisaje con el objetivo de aumentar la conectividad entre fragmentos de bosques y así reducir los efectos negativos de la fragmentación del paisaje (Ewers y Didham 2006, Melo et al. 2013).

Las plantaciones forestales podrían mitigar los efectos negativos de la fragmentación de los bosques si las mismas son manejadas para aumentar la biodiversidad dentro de ellas (Hartley et al. 2002, Kanowski et al. 2005a , Barlow et al. 2007, Stephens y Wagner 2007), ya que por ejemplo pueden: (1) permitir recursos de hábitat complementarios o suplementarios (2) favorecer los procesos dispersivos entre parches aislados (3) proveer amortiguación a los disturbios, por ejemplo reduciendo los efectos bordes en parches de bosque nativo (ej. Kanowski et al. 2005b, Lindenmayer y Franklin 2002, Fischer y Lindenmayer 2006). Por ejemplo, Hartley et al. (2002), realizaron una revisión de cómo las plantaciones de árboles a gran escala, pueden ser manejadas para aumentar la biodiversidad dentro de ellas, con nula o baja declinación de la

producción de fibra. Además, las plantaciones forestales pueden desarrollarse para facilitar la restauración en aquellos ecosistemas degradados (Parrota et al. 1997, Keenan et al. 1997). Por ejemplo, se ha encontrado un ambiente de menor temperatura, mayor humedad y menor competencia con los pastos debajo de la cobertura arbórea (Guevara 1986, Vieira et al. 1994) lo que permite contrarrestar los obstáculos que impide el reclutamiento natural de especies arbóreas en ambientes degradados (Holl 2000). Actualmente existen 110 millones de hectáreas de plantaciones de árboles establecidos las cuales presentan diversidad de objetivos (FAO 2015). A pesar de los estudios mencionados, el incremento de plantaciones ha suscitado un debate entre distintos actores sobre el impacto negativo de las mismas siendo considerado desiertos verdes (Brockerhoff et al. 2008). Esta visión negativa del impacto de las plantaciones sobre la biodiversidad en gran medida se debe a que la mayoría de las plantaciones con fines comerciales, se manejan a escala industrial en grandes extensiones de tierra, con una sola especie (Brockerhoff et al. 2008, Bauhus et al. 2009). En un escenario mundial, donde las plantaciones siguen en aumento, entender qué variables de la plantación favorecen la regeneración de árboles permitiría implementar plantaciones con más de un objetivo. Además, en ecosistemas muy diversos, incorporar el enfoque de atributos funcionales permitiría evaluar cómo las variables del manejo pueden incidir en diferentes grupos funcionales de especies, y con ello entender los ensambles de especies que pueden favorecerse o perjudicarse de las prácticas implementadas. Esto ayudaría a comprender y a simplificar el efecto de las variables de manejo de la plantación sobre el establecimiento de especies arbóreas debajo del dosel de los árboles plantados.

1.2 Situación actual de conservación del Bosque Atlántico y resumen de los trabajos realizados sobre biodiversidad dentro de las plantaciones forestales de Misiones, Argentina

El Bosque Atlántico abarca gran parte de la costa de Brasil, Paraguay y noreste de Argentina, el mismo contiene una gran diversidad de especies, muchas de las cuáles son endémicas, sin embargo, actualmente se encuentra altamente degradado (Myers 2000).

En Brasil se ha estimado que sólo queda alrededor de 17,2% de la superficie original de estos bosques (Ribeiro et al. 2009), y en Argentina la mayor superficie remanente del bosque se encuentra en la provincia de Misiones, la cual presenta una superficie boscosa de alrededor 40% (MAyDS 2017). En el Bosque Atlántico semidecidual, la degradación del bosque, el alto grado de fragmentación y el aislamiento de remanentes boscosos son las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad (Di Bitetti et al. 2003) donde la mayoría de las especies maderables de alto valor económico se han extraído (ej. Campanello et al. 2019). Específicamente, los bosques con *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (araucaria) en Misiones han sufrido una gran sobreexplotación durante 1985-2005, donde la frontera agrícola ha avanzado por encima del mismo (Rau 2005). En este contexto es que en Argentina se ha definido un Plan Nacional de Restauración de Bosques Nativos, el cual ha definido 825.958 ha como Áreas Prioritarias para Restaurar el bosque nativo en la provincia de Misiones (PNRBN 2018).

Por otro lado, en Misiones existen unas 419.008 hectáreas de forestaciones comerciales instaladas sobre tierras antiguamente ocupadas por bosque nativo, siendo una de las actividades productivas más importante de la provincia (SIFIP 2015). Estas se destinan principalmente a la producción de madera aserrada y a pasta celulósica. Las plantaciones de especies exóticas son las que más se desarrollan, existiendo una proporción de alrededor 83% para *Pinus* spp. y 11% de *Eucalyptus* spp. del total plantado en la provincia (SIFP 2015). Sin embargo, en la provincia existen también plantaciones de *A. angustifolia* con la característica particular de representar la única especie nativa bajo cultivo en Argentina, presentando una extensión de alrededor del 6% del total de la superficie implantada (aproximadamente 20.000 ha) (SIFP 2015). A su vez, en Misiones en los últimos años, se ha incrementado el número de estudios científicos que evalúan la capacidad de las plantaciones para brindar hábitat las especies nativas. Por un lado, se ha demostrado que las plantaciones de *Pinus taeda* L. pueden albergar especies vegetales (Dummel y Pinazo 2010, Trentini et al. 2017, Ritter et al. 2018), como también ser hábitat para mamíferos (Iezzi et al. 2018).

Por otro lado, en un estudio llevado a cabo en Brasil con diversos taxas, se encontró que las plantaciones de *A. angustifolia* resultaron ser las plantaciones más semejantes en diversidad de especies con el bosque *A. angustifolia* frente a plantaciones de *Pinus spp* y de *Eucalyptus* (Fonseca et al. 2009), tendencia similar encontrada por Zurita et al. (2006) que estudió las aves en plantaciones de estas mismas especies en Misiones. Actualmente, no existen estudios de la regeneración de árboles debajo del dosel de las plantaciones de *A. angustifolia* en Misiones y no se han efectuado estudios de composición de árboles debajo del dosel de las plantaciones teniendo en cuenta un enfoque con atributos funcionales teniendo en cuenta un gran número de especies. En el Campo Anexo Manuel Belgrano-EEA Montecarlo del INTA, ubicado en el noreste de Misiones, en la década de 1960, se plantó *A. angustifolia* con el objetivo de conservación del germoplasma de la especie y producción de madera. Si bien las plantaciones se planificaron como un cultivo forestal monoespecífico, actualmente en el interior de los mismos se han desarrollado espontáneamente una gran variedad de especies nativas (Cabanne et al. 2007, Pietrek y Branch 2011). Por lo cual, estas plantaciones ofrecen una oportunidad única de estudio, para evaluar la relación de riqueza, abundancia, composición y crecimiento de árboles nativos en relación a grupos ecológicos y a sus atributos funcionales.

1.3 Objetivo general de la tesis

El objetivo general de la tesis fue analizar la riqueza, la abundancia, la composición y el crecimiento de renovales de árboles nativos que se establecieron espontáneamente en plantaciones de *A. angustifolia* del noreste de Misiones en función de variables estructurales y características de la plantación y entender las diferencias de abundancia, riqueza, composición y crecimiento de los árboles debajo de las plantaciones en términos de sus características ecológicas utilizando grupos ecológicos y atributos funcionales de las especies.

1.4 Estructura de la tesis

Esta tesis se estructura en seis capítulos. El primero es el capítulo en cuestión (Introducción general) donde se describe el marco teórico y principales antecedentes. En el capítulo 2, se describe la zona de estudio haciendo hincapié en el sitio de muestreo. Los capítulos 3, 4 y 5 comienzan con una introducción que contiene antecedentes, los objetivos e hipótesis particulares del capítulo, le sigue la metodología empleada, los resultados obtenidos, la discusión y por último las conclusiones y consideraciones generales del capítulo. En el capítulo 3, se analizó la riqueza, la abundancia individual y por grupo ecológico de los árboles que crecieron debajo del dosel de las plantaciones de *A. angustifolia* en relación a variables estructurales y características de la plantación. En el capítulo 4, se analizó los grupos ecológicos de las especies en relación a atributos funcionales que reflejan la historia de vida de los árboles y los gradientes de composición de especies dentro de las plantaciones. En el capítulo 5, se analizó el crecimiento y supervivencia de especies árboles y se lo relacionó con atributos funcionales con el fin de entender mejor el comportamiento ecológico de las especies. En el capítulo 6, se resumió los principales resultados, y se discutió el alcance y las limitaciones de los resultados de la tesis en relación a la posibilidad de manejar plantaciones de *A. angustifolia* con fines de conservación y/o restauración en bosques degradados de Misiones.

Capítulo 2 Descripción de la zona de estudio

Todo el muestreo realizado en esta tesis se llevó a cabo en las plantaciones de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (araucaria) del Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB) que depende de la Estación Experimental Montecarlo del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

2.1 Ubicación, clima, suelo y bosque original de la zona de estudio

Las coordenadas del CAMB son 26° 04' de Latitud Sur y 53° 45' de Longitud Oeste (Figura 2.1 C). El clima de la región se caracteriza por temperaturas medias anuales de 21°C, con medias anuales de 26°C en enero y 16°C en julio, los eventos de heladas ocurren esporádicamente (Correa et al. 2003). El régimen de precipitaciones es isohigro con valores de 2.100 mm/año. Los suelos son lateríticos, derivados de rocas basálticas y corresponden a los Kandudultes, desarrollados sobre una topografía plana a ondulada (USDA 2006).

El CAMB se encuentra en la Ecorregión de Bosque Húmedo de Araucaria la cual es una de las 15 ecorregiones del Bosque Atlántico (Di Bitetti et al. 2003), también llamada Provincia Paranaense, distrito de las selvas mixtas de Laurel, Guatambú y Pino Paraná según Cabrera (1976), y Bosque mixto con Araucaria según Oyarzabal et al. (2018). Cabrera (1976), describe al bosque original como un bosque multiestratificado, con tres estratos arbóreos, al menos tres estratos de especies herbáceas y arbustivas y uno o más estratos de epífitas y lianas. La especie emergente del dosel arbóreo es *A. angustifolia* y las especies características del dosel superior son *Nectandra angustifolia* (Schrad.) Nees & Mart. (laurel negro), *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (guatambú blanco), *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. (yerba), *Cedrela fissilis* Vell. (cedro), *Cordia americana* (L.) Gottschling J.S. Mill (guayubira), *Bastardiopsis densiflora* (Hook. and Arn.) Hassler (loro blanco), y *Lonchocarpus leucanthus* Burkart (Fabaceae) (rabo molle). Las especies frecuentes del estrato inferior son *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger (ñandipa), Lanj.

Wess., *Trichilia catigua* Adr. Juss. y *Trichilia elegans* A. Juss. (Srur et al. 2009). Además, se encuentra presente la palmera *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (pindó). Entre las herbáceas y arbustivas el estrato de mayor altura está representado por bambúceas y arbustos, el estrato intermedio es un estrato herbáceo y el estrato de menor altura es un estrato muscinal.

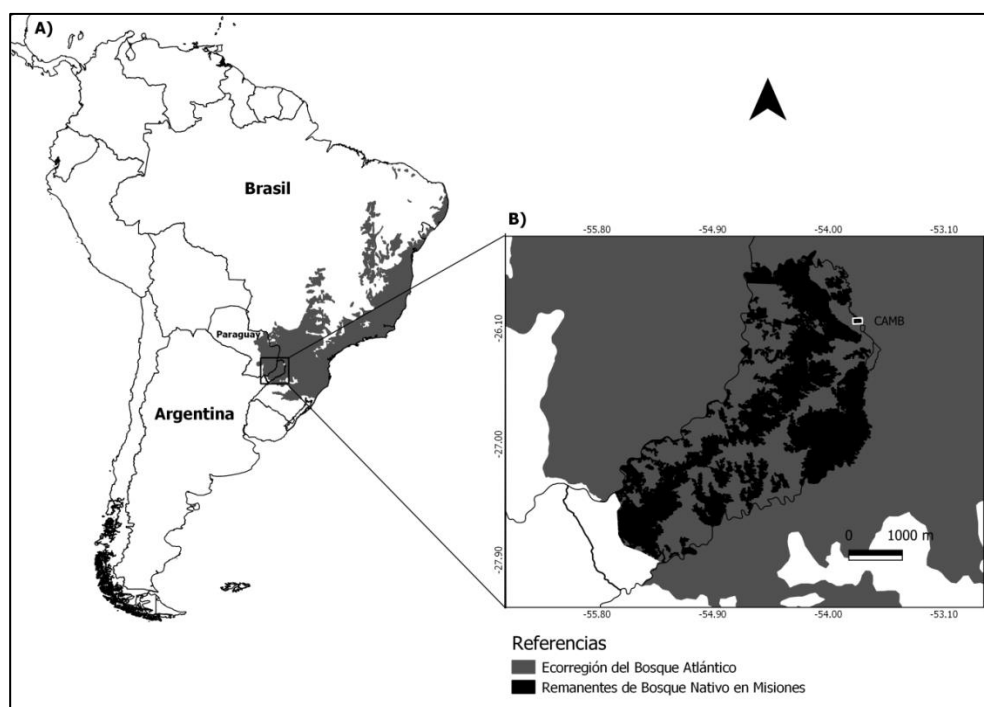


Figura 2.1. Ubicación de la zona de estudio. A) Ubicación de Misiones (rectángulo negro) dentro de la cobertura original del Bosque Atlántico (gris oscuro) B) Ubicación del CAMB (rectángulo blanco), dentro de la provincia de Misiones, áreas con remanentes de bosque nativo en la provincia de Misiones, Argentina (negro) y cobertura original del Bosque Atlántico (gris oscuro). Fuentes de información utilizadas: IGN 2018, MAyDS 2018, Olson et al. 2001.

2.2 Descripción del Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB)

El CAMB tiene un área total de 2087,64 ha, de las cuales 1034,07 ha están ocupadas por bosque nativo, 445 ha corresponden a plantaciones de *A. angustifolia* y el resto de la superficie son plantaciones experimentales de diferentes especies exóticas, huertos semilleros y otros. Las plantaciones de *A. angustifolia* están inmersas en la matriz del bosque nativo.

2.2.1 Descripción del manejo de las plantaciones de *A. angustifolia* dentro del CAMB

El CAMB, tuvo varias administraciones, pasando por un periodo en que casi no se realizaron actividades de manejo en las plantaciones hasta que en 1997 empezó a ser administrado por el INTA. Actualmente, se encuentra en ejecución el Plan de Manejo (Goya et al. 2012) el cual es un documento que está disponible en el Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales (LISEA) y en el INTA pero que no es público. A pesar de que hay detalles del manejo que son inciertos debido a las diferentes administraciones del CAMB ha tenido desde que se formó, se conoce que las plantaciones de araucaria fueron realizadas con los fines compartidos de producción de madera para aserrado y conservación del germoplasma de araucaria. Las mismas se efectuaron con densidad de plantación aproximada de 1.000 ind/ha donde se realizaron tratamientos intermedios, como controles químicos para combatir hormigas durante los primeros dos años y control de malezas de forma mecánica durante los primeros 20 años de la plantación. Además, en cada plantación se realizaron al menos dos o tres raleos, dejando menos del 50% de la densidad inicial de árboles en pie, el método utilizado fue raleo por lo bajo (Camacho 1980) y en las plantaciones mayores a 40 años se realizaron diferentes cortas de araucarias. Antes del 2012 que se puso en práctica el Plan de Manejo (Goya et al. 2012), las intervenciones realizadas en las plantaciones fueron realizadas sin considerar el posible daño causado a la regeneración de árboles que se habían establecido ni el sotobosque arbustivo ni herbáceo. Sin embargo, en el año 2015, siguiendo la planificación del nuevo plan de manejo, en una plantación se cortaron y cosecharon las araucarias teniendo en cuenta una intervención que dañara lo menos posible al sotobosque. En esta plantación, la intervención se realizó utilizando motosierra para cortar sólo los árboles seleccionados, de esa manera se redujo el uso de maquinaria pesada. Además, en esta misma plantación se realizaron volteos dirigidos de araucaria y se diseñaron caminos de saca para retirar las araucarias cosechadas.

2.2.2 Descripción del bosque nativo dentro del CAMB

El bosque nativo del CAMB presenta distintos grados de alteración ya que fue aprovechado entre 1950 y 1960. Un estudio llevado a cabo en el mismo, evidencia el estado de alteración del bosque, el cual presenta una baja área basal de *A. angustifolia* con una estructura representativa de un estado del bosque en sucesión secundaria (Moscovich et al. 2010) en comparación con estudios previos en el mismo bosque (Gasic et al. 1950, Gasic et al. 1951, Gasic et al. 1955, Tortorelli 1956, Cabrera 1976). En el estudio llevado a cabo por Moscovich et al. (2010) se encontraron 68 especies y 956 individuos mayores o iguales que 30 cm (en dos parcelas de 100 x 100 metros cada una). El área basal estimada fue alrededor de 25 m²/ha, y la estructura vertical se dividió en cinco estratos. La familia que presentó mayor individuos arbóreos fue Meliaceae (154 individuos) junto con Lauraceae (141 individuos), mientras que las especies con mayor valor de importancia (suma de los valores relativos para cada especie de la densidad, el área basal y la frecuencia) fueron cedro, *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart (cancharana) y *Ocotea diospyrifolia* (Meisn.) Mez (laurel ayuí). *A. angustifolia* fue la única especie del estrato dominante, mientras que en el estrato intermedio (27-30 m) estuvo representado por *Apuleia leiocarpa* (grapia) además de *A. angustifolia*. El tercer estrato presentó cuatro especies (*A. angustifolia*, *Cordia americana* (L.) Gottshling J-S Mill (guayubira), *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan. (anchico colorado), *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire. Steyerem. Fodin (cacheta)). El cuarto estrato, fue el que presentó mayor área basal (13,9 m²/ha) en 336 individuos y 56 especies, donde las especies de mayor importancia fueron *C. americana*, *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart (cancharana), *C. fissilis*, *Chrysophyllum marginatum* (Hook. Arn.) Radlk. ssp. *marginatum* (basuriña), *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk. (maría preta), *N. angustifolia* y *O. diospyrifolia*. El estrato inferior, presentó la mayor cantidad de individuos y de especies (556 individuos y 59 especies); las especies dominantes en este estrato fueron *B. riedelianum*, *C. fissilis*, *D. sorbifolia*, *N. angustifolia*, *O. diospyrifolia* y *S. bonplandii*. En la Tabla 2.1 se resume estos datos y se agrega el área basal calculada para cada estrato (Moscovich et al. 2010).

Tabla 2.1 Resumen de estratos arbóreos hallados en 1 ha del bosque nativo del CAMB (Moscovich et al. 2010).

Estrato	Altura (m)	Área basal (m ² /ha)	Especies dominantes
I	>30	1,0	<i>A. angustifolia</i>
II	27-30	0,71	<i>A. angustifolia</i> y <i>A. leiocarpa</i>
III	25-27	1,14	<i>C. americana</i> , <i>P. rigida</i> , <i>S. morototoni</i>
IV	25-10	13,86	<i>C. fissilis</i> , <i>C. americana</i> , <i>O. diospyrifolia</i> , <i>C. marginatum</i> , <i>D. sorbifolia</i> , <i>C. canjerana</i>
V	≤10	8,11	<i>N. angustifolia</i> , <i>O. diospyrifolia</i> , <i>C. fissilis</i> , <i>D. sorbifolia</i> , <i>B. riedelianum</i> , <i>S. bonplandii</i>

Capítulo 3 Riqueza, abundancia y abundancia por grupo ecológico de especies arbóreas debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* en relación a características de la plantación

3.1 Introducción

3.1.1 Antecedentes

Tradicionalmente los sistemas silvícolas se han diseñado para cumplir objetivos comerciales. Sin embargo, en los últimos años se han incrementado los estudios acerca de cómo las variables estructurales y/o características de la plantación pueden favorecer o disminuir el desarrollo espontáneo de especies nativas dentro de la plantación (ej. Utsugi et al. 2006, Trentini 2017, Ritter et al. 2018). Por ejemplo, se ha encontrado que la elección de la especie plantada puede favorecer el desarrollo de especies nativas dentro de la plantación ya que las plantaciones de especies nativas pueden contener mayor diversidad que las plantaciones de especies exóticas (Keenan et al. 1999, Hartley et al. 2002, Fonseca et al. 2009). Por otro lado, la extensión del turno de plantación, que es la edad a la que se cosechan los individuos arbóreos, puede tener una relación directa con el establecimiento de la vegetación espontánea al aumentar la probabilidad de llegada de propágulos y el crecimiento de los individuos ya establecidos. En este sentido, se ha encontrado mayor abundancia y riqueza de árboles debajo de las plantaciones que presentaron mayor edad (Geldenhuys et al. 1997, Keenan et al. 1997, Loumeto y Huttel 1997, Kanowski et al. 2003, Barbosa et al. 2009, Dummel y Pinazo 2010, Ritter et al. 2017). Sin embargo, esta variación puede no ser lineal (Senbeta et al. 2002), puede depender del grupo sucesional que se evalúe (Keenan et al. 1997, Selwyn y Ganesa 2009) o diferir al considerar distintos tamaños de las plantas (Ritter et al. 2018).

Por otro lado, la estructura de la plantación depende de la densidad inicial, el arreglo espacial y la regulación de la densidad a lo largo del ciclo de crecimiento mediante intervenciones de cortas, como por ejemplo raleos (Smith et al. 1997). El raleo es una

práctica silvícola que tiene la finalidad de reducir la densidad de árboles, con el objetivo de que los individuos remanentes puedan disponer de mayores recursos (recursos subterráneos y energía lumínica), y por lo tanto crecer mejor (Smith et al. 1997). En este sentido, se ha encontrado, menor riqueza y abundancia de especies nativas en plantaciones con mayor densidad (Loumeto y Huttel 1997, Chen y Chao 2014) o mayor área basal (Ritter et. al 2018). Además, se ha encontrado que luego de un raleo la diversidad de plantas en el sotobosque de la plantación puede aumentar (Thomas et al. 1999, Son et al. 2004, Utsugi et al. 2006, Arévalo y Fernández-Palacios 2008, Otto et al. 2012, Seiwa et al. 2012, Trentini et al. 2017). Sin embargo, también se ha sugerido, que estas intervenciones pueden tener una consecuencia negativa en la vegetación ya que promueve un incremento de pocas especies dominantes (Alaback y Herman 1988, Jobidon et al. 2004, Nagai et al. 2006, Barbosa et al. 2009). Por ejemplo, en plantaciones densas y jóvenes, la aplicación de raleos si ocasionan una notable reducción del área basal de la plantación, produce un aumento de disponibilidad de luz (Trentini et al. 2017), y de la temperatura del suelo y la vez que reduce la cantidad de hojarasca (Utsugi et al. 2006, Seiwa et al. 2012). En estas condiciones, las especies demandantes de luz son más eficientes para establecerse y crecer que las tolerantes a la sombra (Campanello et al. 2011, Seiwa et al. 2012). Además, las cortas pueden ocasionar daño en la regeneración establecida o compactación del suelo (Duncan y Chapman 2003, Trentini et al. 2017).

Por otro lado, es esperable que la complejidad estructural, la cual se incrementa con la edad de la plantación, favorezca la visita de animales que pueden dispersar las semillas (Parrotta et al. 1997, Vespa et al. 2018). Por ejemplo, en plantaciones de mayor edad se ha encontrado que el menor contraste estructural con el bosque nativo resulta en una mayor abundancia y diversidad funcional de semillas dispersadas desde bosque nativo en comparación con plantaciones de menor edad (Vespa et al. 2018). A su vez, en diferentes estudios llevados a cabo tanto en bosques tropicales como subtropicales, han encontrado que la abundancia de especies dispersadas por animales se incrementa con el tiempo transcurrido desde el disturbio (Tabarelli et al. 2002, Chazdon et al. 2003, Liebsch

et al. 2008).

A nivel paisaje algunas variables han sido relacionadas con la disponibilidad de propágulos que podrían ser dispersados hacia las plantaciones, algunas de ellas son la estructura, la composición y la proporción de bosques nativos en el entorno de la plantación, como así también la distribución de tamaño de los parches de bosque y la distancia entre la plantación y los parches de mayor tamaño (Hoppes 1988, Nathan y Muller-Landau 2000, Groeneveld 2009, Ritter et al. 2016). En Misiones, el efecto del bosque nativo en el entorno, sobre la densidad y riqueza de árboles nativos fue estudiado por Ritter et al. (2018). En ese trabajo, se evaluó la relación entre la riqueza y densidad de árboles nativos y la proporción de bosque nativo en un área circular con distintos radios en torno de cada unidad de muestreo, así como la distancia a parches de bosque nativo de diferentes tamaños. La mejor relación se observó con la proporción de bosque nativo en un área circular de 300 m de radio, semejante a lo hallado en una plantación de *Criptomeria japonica* en Japón (Igarashi et al. 2016). Por otro lado, en bosques secundarios se ha observado que el uso previo también está relacionado con la disponibilidad de propágulos, ya que afecta el banco de semillas disponibles (Holz 2007, Chazdon et al. 2009).

3.1.2 Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este capítulo fue evaluar la riqueza, la abundancia total y abundancia por grupos ecológicos de los árboles nativos que crecieron espontáneamente debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia*, y evaluar su relación con la edad, el tiempo desde la última intervención y la estructura forestal de las plantaciones.

Los objetivos específicos fueron:

Describir la estructura forestal (área basal, densidad y la abertura del dosel) de las plantaciones de araucaria seleccionadas.

Evaluar el efecto de la la edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención sobre la estructura forestal.

Analizar la riqueza y abundancia de los árboles nativos que crecieron debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* y su relación con la edad, el tiempo desde la última intervención y la estructura forestal de las plantaciones.

Analizar la abundancia de diferentes grupos ecológicos (pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías, climácicas y especies zoocóricas) de los árboles nativos que crecieron debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* y su relación con la edad, el tiempo desde la última intervención y la estructura forestal de las plantaciones.

Las hipótesis a testear fueron:

Hipótesis 1 y predicciones. A medida que transcurre el tiempo desde el establecimiento de la plantación, aumenta la probabilidad de arribo de propágulos y la probabilidad que los individuos establecidos crezcan, por lo que la riqueza y la abundancia de árboles aumentan en relación directa con la edad de la plantación. Se espera que las plantaciones con mayor edad presenten mayor riqueza y abundancia de especies nativas que las plantaciones con menor edad, especialmente de individuos de mayor tamaño.

Hipótesis 2 y predicciones. Las cortas realizadas a lo largo del ciclo de la plantación, disminuyen la densidad y el área basal del dosel superior, aumentando la disponibilidad de recursos al momento de su aplicación y su disminución con el transcurso del tiempo. En consecuencia las especies con diferentes requerimientos de regeneración encuentran condiciones apropiadas para su establecimiento en diferentes momentos desde la aplicación de esos tratamientos. Se espera que las especies pioneras, que son demandantes de luz y pueden aprovechar rápidamente los recursos disponibles, serán más abundantes en plantaciones con menor tiempo desde la última intervención, mientras que las especies más tolerantes a la sombra (secundarias y climácicas), serán más abundantes en plantaciones con mayor tiempo desde la última intervención.

Hipótesis 3 y predicciones. Los animales dispersores de semillas visitan con mayor frecuencia las plantaciones de mayor edad que las plantaciones de menor edad, por lo que el arribo de semillas de especies zoocóricas aumenta con la edad de la plantación. Se espera encontrar mayor proporción de especies zoocóricas en plantaciones de mayor edad que en plantaciones de menor edad.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Diseño de muestreo

Se seleccionaron 28 plantaciones de *A. angustifolia*, ocho plantaciones menores a 30 años y 20 plantaciones mayores a 30 años (Figura 3.1). Las plantaciones se seleccionaron teniendo en cuenta la edad de las plantaciones y los años desde la última intervención de corta, se eligieron aquellas plantaciones que estuvieron rodeadas de bosque nativo y que estuvieran, a su vez, distribuidas en el espacio dentro del CAMB. La edad de la plantación se consideró como la cantidad de años desde la plantación hasta el momento que se realizó el muestreo (2014). El tiempo desde la última intervención de corta (tiempo desde la última intervención) se calculó a partir del año que la plantación fue raleada o cosechada hasta el mismo año de muestreo. Esta información se obtuvo teniendo en cuenta la información del Plan de Manejo (Goya et al. 2012), y mediante entrevista con el encargado, el cual contaba con datos desde que comenzó a trabajar en la administración del campo (en el año 1997), para las intervenciones anteriores se revisaron documentos del CAMB. Para aquellas que no hubo información se estimó como mayor a 30 años corroborando dicha estimación el plan de manejo de Ordenación para la Estación Forestal “General Manuel Belgrano” (año 1967-1971 disponible en LISEA).

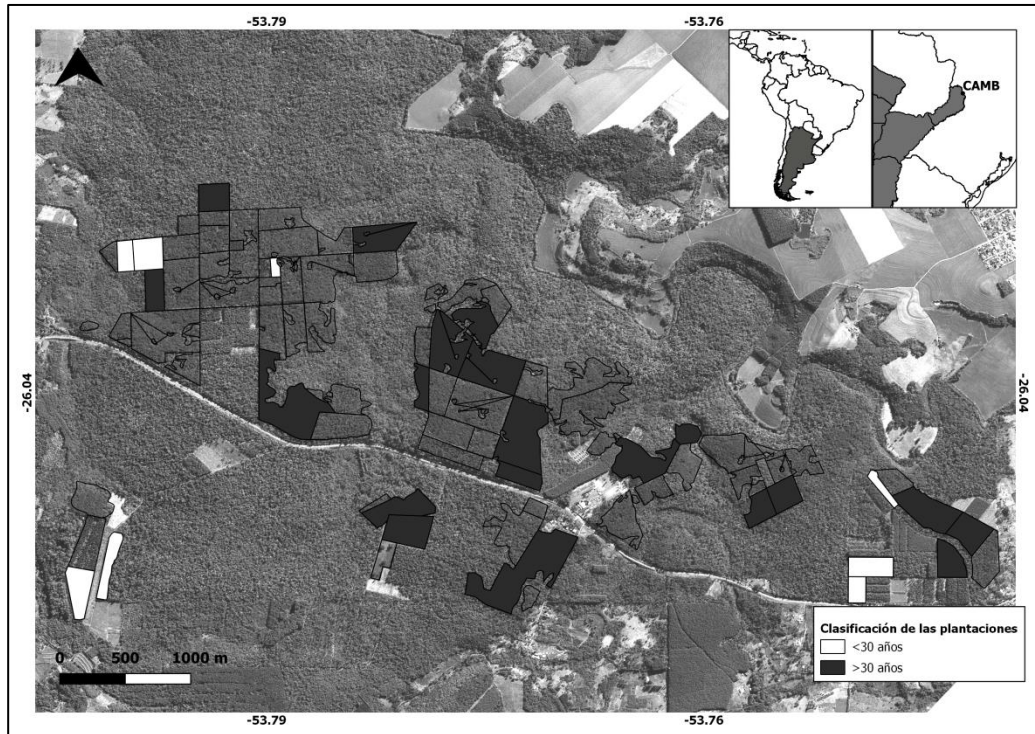


Figura 3.1 Plantaciones de *A. angustifolia* muestreadas en el CAMB (San Antonio, Misiones).

3.2.2 Estructura forestal de las plantaciones

En cada plantación se realizaron parcelas temporarias para estimar el área basal de araucaria (m^2/ha) y la densidad de araucaria (ind/ha). Las parcelas temporarias consistieron en una unidad muestral conformada por cuatro sub-unidades circulares de $300 m^2$, las cuales presentaron una distancia mínima entre sí de 20 m y una distancia mínima al borde de la plantación de 30 m, con excepción de una plantación (J-5) que al presentar menor superficie se debió reducir la distancia entre cada subunidad. En las plantaciones que la superficie lo permitió las subunidades se dispusieron en los vértices de un cuadrado imaginario.

En cada subunidad, se registró el número total de las araucarias plantadas y se midió, a cada una de ellas, el diámetro a 1,30 metros de altura (diámetro a la altura del pecho-DAP).

Además, se estimó la abertura del dosel como un indicador de la disponibilidad de luz en sotobosque (Roxburgh y Kelly 1995). Para ello, en el punto central de cada sub-

unidad circular se tomaron fotos hemisféricas con un trípode a 1,30 m. Se utilizó una cámara digital con lente ojo de pez a 180° (Sigma 8). La abertura del dosel fue calculada con el programa Hemi View (software HemiView Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). El porcentaje de abertura del dosel representa el cielo visible que es visto debajo del canopeo (Frazer et al. 1999). Se obtuvo un valor por plantación calculando el valor promedio entre las cuatro subunidades muestrales.

Con el fin de describir el perfil vertical de una plantación mayor de 50 años, se realizó una transecta de 50 m de largo y 20 m de ancho donde se midieron todos los árboles mayores a 10 cm de DAP. A cada uno, se le midió el DAP, la altura del fuste, la altura de la copa, y el eje mayor y menor de la copa. Se estimó la cobertura de la especie dominante en el sotobosque herbáceo. Los resultados se muestran en un perfil diagrama (Figura 3.14).

3.2.3 Bosque nativo en el entorno, superficie de las plantaciones y uso previo

Se determinó el porcentaje del área de bosque nativo en un área circular de 300 m de radio en torno de cada punto de muestreo siguiendo a lo hallado por Ritter et al. (2018). Para ello, se trabajó con imágenes satelitales Landsat 7, las cuales fueron clasificadas mediante el procedimiento ISODATA (Shila y Ali 2010). La clasificación del entorno, bosque nativo y otro uso del suelo, fue evaluada mediante interpretación visual de la imagen. Se obtuvo un valor para cada plantación muestreada por plantación calculando el valor promedio entre las cuatro subunidades muestrales. La superficie de las plantaciones se obtuvo del plan de manejo del CAMB (Goya et al. 2012). Además, se obtuvo la información del uso previo de las plantaciones mediante entrevista con el encargado y revisión de archivos del CAMB.

3.2.4 Medición de la regeneración de árboles debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia*

En cada plantación se estableció una unidad muestral conformada por cuatro subunidades circulares donde se registraron individuos arbóreos mayores a 50 cm de altura

separados en cuatro clases de tamaño. Al establecer la unidad de muestreo dividida en sub-unidades es posible captar mayor variabilidad espacial que con una unidad muestral contigua (Kangas y Maltamo 2007). A su vez, cada subunidad estuvo conformada por tres parcelas circulares anidadas de tres superficies diferentes: 300 m², 100 m² y 25 m² (Figura 3.2). En las parcelas de 300 m² (las mismas parcelas de 300 m², en donde se midieron las araucarias para estimar la densidad y área basal de la plantación) se relevaron los árboles (> 10 cm DAP) y los renovales 3 (5 cm de DAP < individuos ≤ 10 cm DAP). En parcelas de 100 m², se registraron los renovales 2 (1 cm de DAP > individuos ≤ 5 cm DAP). En parcelas de 25 m², se registraron los renovales 1 (50 cm de altura > individuos ≤ 1 cm DAP). En cada parcela, se midieron el diámetro a la altura de 1,30 m (DAP) de todos los individuos arbóreos y se identificó la especie de cada uno de ellos, a excepción de individuos que no alcanzaron 1,30 m de altura (renovales 1), en cuyo caso se registró sólo la especie. Se utilizó cinta métrica para los individuos mayores a 10 cm de DAP, registrando el perímetro, y se utilizó calibre para los individuos menores a 10 cm de DAP, registrando el diámetro. Las especies se identificaron en campo. Para los casos que no se pudo identificar en campo, se colectaron las hojas para la posterior identificación en gabinete y consulta a expertos. Para considerar si la especie tenía hábito arbóreo se siguió la clasificación realizada por el Instituto Darwinion (base de datos consultada en 2014 y 2015). Esta misma base de datos se utilizó para corroborar el nombre científico.

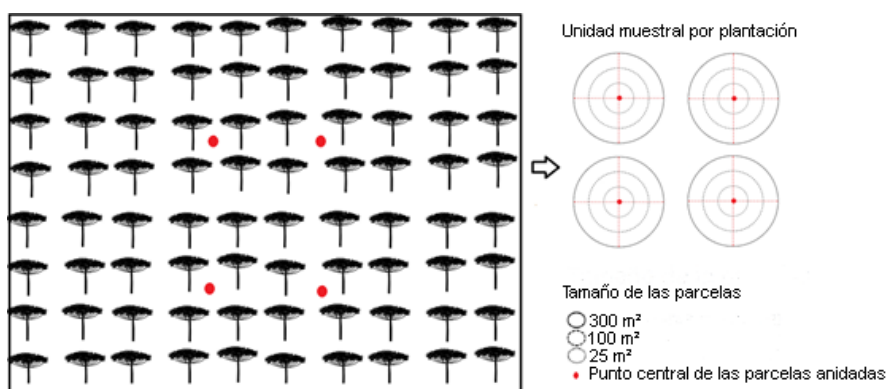


Figura 3.2 Esquema de la unidad muestral realizada en cada plantación. A la izquierda, el rectángulo mayor representa la plantación, el dibujo de los árboles representan las araucarias plantadas, los puntos negros representan el punto central de cada sub-unidad circular de la unidad

muestral. A la derecha, se muestran las parcelas anidadas de diferente tamaño con sus respectivas referencias.

3.2.5 Clasificaciones de las especies

Según los requerimientos para la regeneración las especies de árboles del Bosque Atlántico semideciduo han sido clasificadas en especies pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías y climáticas, las cuales muestran un gradiente donde la primeras son demandantes de luz, de vida corta y pueden aprovechar los recursos luego de un disturbio, mientras las restantes tienen distinta tolerancia a la sombra, son más longevas y crecen en condiciones con escasos o nulos disturbios (Ferretti 1995, Ríos 2010). Siguiendo a Carvalho et al. (2003) se clasificaron a las especies en grupos ecológicos en pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías y climáticas y de acuerdo al modo de dispersión en especies zoocóricas (dispersada por animales) y especies no zoocóricas (dispersadas por viento, por autocoria y/o otro) (Apéndice 3). Para aquellas especies que fueron clasificadas en más de un grupo ecológico, se optó por la categoría más baja con el objetivo de no sobrestimar la capacidad de las plantaciones para retener especies tolerantes a la sombra. Se escogió la clasificación de Carvalho et al. 2003 porque incluye la mayoría de las especies que aparecieron en el CAMB.

3.2.6 Análisis de los datos

Con el objetivo de describir las plantaciones muestreadas se analizaron las relaciones entre edad de la plantación y años desde la última intervención con la estructura forestal de las plantaciones: área basal de araucaria, densidad de araucaria y la abertura del dosel. Primero, se consideraron las variables de forma continua y se realizaron gráficos de dispersión y análisis de correlación de Pearson (Zuur et al. 2007). Luego, se analizaron las características de la plantación como variables categóricas, para ello, se calcularon valores promedio de área basal, densidad y abertura del dosel de araucaria para plantaciones menores a 30 años y plantaciones mayores a 30 años y para plantaciones que fueron intervenidas 5 años, o menos, antes del muestreo y aquellas que fueron intervenidas más de 5 años antes del muestreo. Se evaluaron visualmente las

diferencias de área basal, densidad y abertura del dosel entre categorías de edad y tiempo desde la última intervención mediante gráficos de caja. La significancia de esas diferencias se evaluó mediante la prueba de t Student considerando un valor de significancia de 5% (alfa= 0,05) (Daniel 1999). Previo a ello, se realizaron test de normalidad (Shapiro y Wilk 1965) y homocedasticidad (test de F). En aquellas variables que no cumplieron con el supuesto de normalidad se aplicó el test de Mann-Whitney (Mann y Whitney 1947). Además, se realizó un gráfico que representa el esquema teórico de manejo en una plantación con una densidad de araucaria inicial de 950 ind/ha, con una intensidad de corta de 43% realizada cada quince años donde se graficaron las plantaciones muestreadas. Este gráfico permite comparar las plantaciones muestreadas con un esquema teórico de manejo que se corresponde aproximadamente con la información registrada en el CAMB acerca de frecuencia e intensidad de las intervenciones ya que no se dispuso de información precisa de la intensidad de las cortas para cada plantación. El porcentaje de bosque nativo y el uso previo se analizaron de forma descriptiva, con el objetivo de poder discutir el alcance de los resultados y no de evaluar los diferencias entre plantación.

Con el objetivo de describir los individuos de especies arbóreas que crecieron debajo de las plantaciones de araucaria muestreadas, se contabilizaron el número total de individuos y riqueza registrados en todas las plantaciones, como también la abundancia por clase de tamaño y las especies más abundantes en cada clase de tamaño. Se describen las familias, los géneros y especies más abundantes considerando todo el muestreo. Además se calcularon, para cada plantación, la riqueza y la abundancia de individuos arbóreos por clase de tamaño (renovales 1, renovales 2, renovales 3 y árboles). La riqueza de especies se contabilizó como el número de especies halladas en cada plantación y la abundancia de individuos, se calculó como la suma total de individuos en cada plantación. En esta tesis, el término densidad se utilizó para indicar la abundancia expresada en individuos por hectárea. Para los individuos mayores a 5 cm de DAP se calcularon las abundancias de cada grupo ecológico como número de individuos hallados de especies catalogadas como pioneras, secundarias iniciales, secundarios tardíos y climáticas y se

calculó el número de individuos pertenecientes a especies zoocóricas por unidad de muestreo en relación al total de los individuos hallados en cada plantación.

Con el objetivo de testear las hipótesis propuestas se ajustaron modelos lineales generalizados, la variable respuesta fue para cada modelo la riqueza de especies y abundancia, calculado para tres clases de tamaño de individuos: renovales 1, renovales 2 y los renovales mayores (incluyen los renovales 3, más los árboles). Debido a que todas las variables dependientes fueron discretas ya que provienen de conteos (número de individuos o número de especies) se asumió una distribución de Poisson y se utilizó la función “log” como la función enlace del modelo (Dobson et al. 2008). Para evitar la colinealidad de las variables explicativas se siguió lo sugerido por Dormann et al. (2013), teniendo un valor de correlación de referencia de 0,7. Además, se ajustaron modelos diferentes con aquellas variables que el coeficiente de correlación entre variables resultó ser mayor a 0,4 (ej. Suzuki et al. 2008). Para la selección del modelo se consideró el criterio Akaike basado en la teoría de información (AIC), el modelo que presentó el menor AIC fue el escogido como mejor modelo (Burnham y Anderson 2002). En aquellos modelos escogidos se calculó la bondad de ajuste calculando el pseudo R^2 (Dobson et al. 2008). Para evaluar, si la varianza no explicada por los modelos puede ser explicada por el bosque nativo en el entorno se realizó la correlación entre los residuos de los modelos elegidos y la proporción de bosque nativo en el entorno. Además para los individuos mayores a 5 cm de DAP se ajustaron otros modelos lineales generalizados, en los que la variable respuesta fue abundancia de pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías y climácicas. Por otro lado, se ajustó un modelo lineal generalizado teniendo como variable dependiente la proporción de individuos con dispersión zoocórica en relación al n° total de individuos hallados en la misma unidad de muestreo, en el cual se utilizó la familia binomial, link “logit” (Dobson et al. 2008). Las variables explicativas que se utilizaron en estos modelos fueron las mismas que se utilizaron en los modelos anteriores.

Los análisis se realizaron utilizando R (R Development Core Team, 2014). El paquete “lme4” para los modelos lineales generalizados (Bates et al. 2015), función “glm”, paquete “MASS” función “step AIC” (Venables y Ripley 2002).

3.3 Resultados

3.3.1 Características y estructura forestal de las plantaciones muestreadas

La mínima edad de las plantaciones muestreadas fue de 13 años y la máxima de 67 mientras que el tiempo desde la última intervención varió entre 2 y 30 años (Tabla 3.1). La plantación con menor área basal presentó 12,50 m²/ha y la plantación con mayor área basal presentó 45,05 m²/ha (Tabla 3.1). La plantación con menor densidad de araucaria presentó 67 ind/ha y la que presentó mayor densidad de araucaria tuvo 683 ind/ha (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Características de las plantaciones de *A. angustifolia* muestreadas.

Nombre de la plantación	Edad (años)	Área basal (m ² /ha)	Densidad (ind/ha)	Años desde la última intervención	Uso previo*	Superficie (ha)
J-5	13	16,42	367	5	P	4,54
J-5	13	24,45	542	5	P	2,39
J-5	15	29,23	683	5	P	1,58
J-2	17	12,50	158	2	BN	6,14
J-2	17	20,93	267	2	BN	3,77
J-5	19	25,59	483	5	P	4,85
J-5	19	30,29	558	5	P	3,6
J-5	19	21,91	467	5	BN	0,82
I-18	33	32,18	300	18	BN	9,37
I-4	37	33,48	325	4	BN	4,41
M-10	52	15,44	108	10	BN	4,32

M-4	55	22,63	117	4	BN	4,05
M-4	56	36,21	192	4	BN	4,29
M-30	56	43,48	275	30	BN	3,71
M-4	57	27,14	150	4	BN	5,34
M-2	58	18,73	133	2	BN	2,88
M-30	59	39,47	217	30	BN	8,96
M-4	59	27,98	117	4	BN	9,19
M-4	59	32,80	125	4	BN	10,8
M-4	59	36,55	167	4	BN	14,1
M-30	60	28,43	208	30	BN	9,84
M-4	61	34,13	175	4	BN	8,66
M-2	62	25,38	83	2	BN	3,42
M-4	62	17,83	67	4	BN	7,26
M-13	65	45,05	350	13	BN	2,24
M-4	66	17,51	100	4	BN	5,39
M-9	66	29,07	125	9	BN	7,1
M-30	67	18,15	183	30	BN	9,9

*P=uso previo de plantación, BN=uso previo de bosque nativo.

La edad de la plantación se relacionó de forma negativa con la densidad de araucaria (R de Pearson=-0,75 y $p=2,135e^{-06}$) y el tiempo desde la última intervención se relacionó de forma negativa con la abertura del dosel (R de Pearson=-0,54 y $p=0,002$) (Figura 3.3). Las plantaciones menores de 30 años presentaron menor promedio de área basal de araucaria, mayor promedio de densidad de araucaria y de abertura del dosel promedio (3.4A). Sin embargo, estas diferencias sólo fueron significativas para la densidad de araucaria ($W = 146$, $p\text{-value} = 0,001$). Por otro lado, las plantaciones con cinco años o menos desde la última intervención, presentaron menor promedio de área basal, menor promedio de densidad de araucaria pero mayor promedio de abertura del dosel (Figura 3.4B). Sin embargo, estas diferencias sólo fueron significativas para la abertura del dosel ($W = 136,5$, $p\text{-valor} = 0,001$).

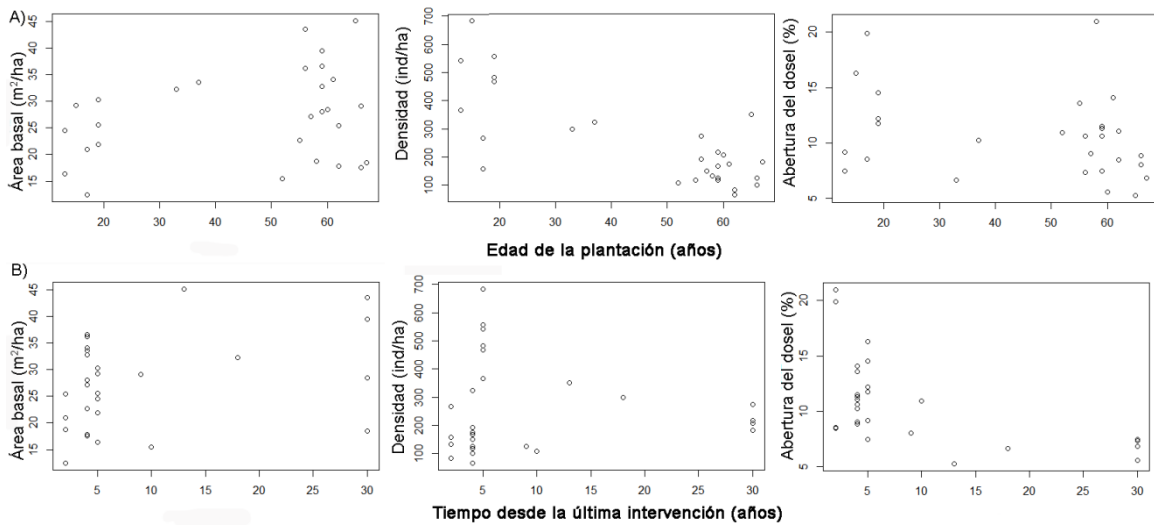


Figura 3.3 Variables estructurales de la plantación en relación a la: A) la edad de la plantación B) el tiempo desde la última intervención.

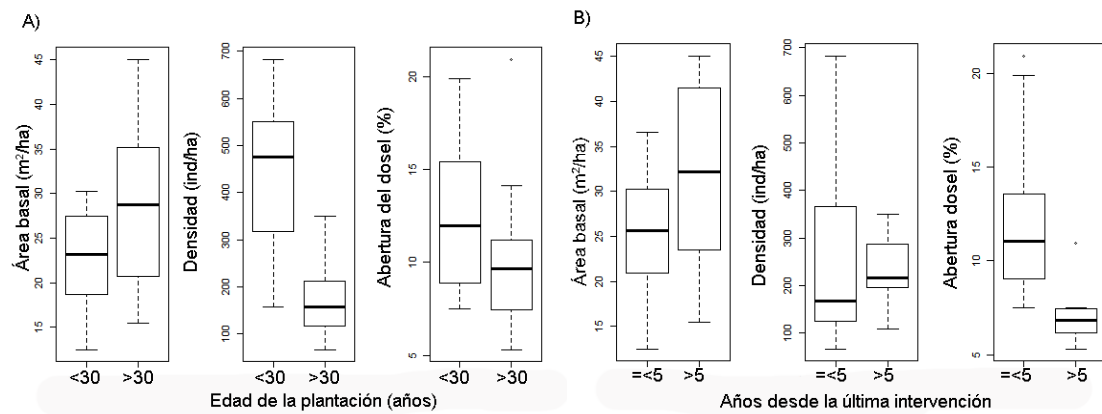


Figura 3.4 Variables estructurales de la plantación en relación a la: A) la edad de la plantación B) el tiempo desde la última intervención considerando ambas como variables categóricas.

Sólo cinco plantaciones muestreadas difirieron claramente en densidad de araucaria respecto de lo esperado para un manejo teórico (Figura 3.5). Tres de ellas fueron plantaciones menores a 20 años, las cuales tienen menor densidad que las modeladas, y dos plantaciones mayores a 50 años que presentaron mayores densidades que las modeladas.

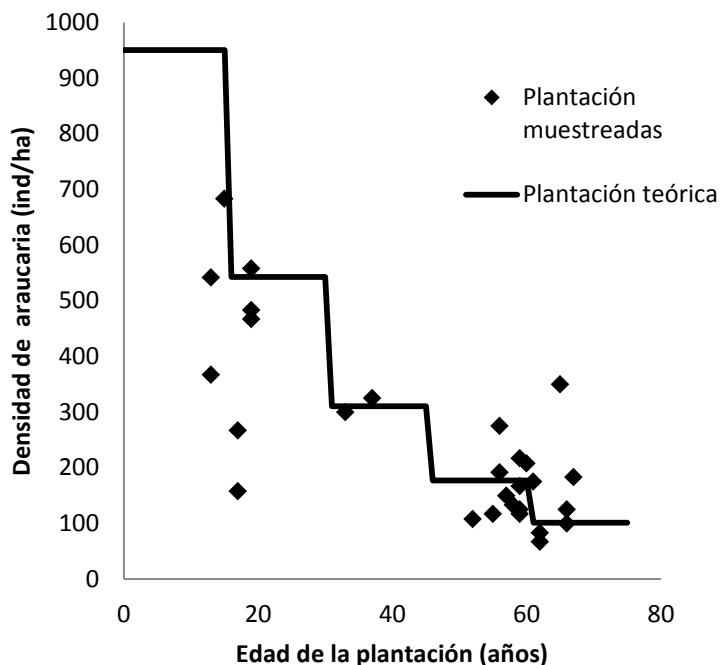


Figura 3.5 Esquema teórico de manejo de una plantación de araucaria plantada con densidad inicial 950 ind/ha, intervenida cada 15 años donde se extraen alrededor del 43% de araucaria en cada intervención (líneas) y densidad real de las plantaciones muestreadas en el CAMB (rombos).

3.3.2 Bosque nativo en el entorno, superficie de las plantaciones muestreadas y uso previo

Todas las plantaciones presentaron bosque nativo en el entorno, y en la mayoría tuvieron más del 20 % de bosque nativo (Figura 3.6). La mayoría de las plantaciones (23) presentaron uso previo de bosque nativo, sólo cinco presentaron como uso previo otra plantación (Tabla 3.1), y se trató en todos los casos de plantaciones menores a 30 años. Además todas las plantaciones muestreadas presentaron una superficie menor a 15 ha.

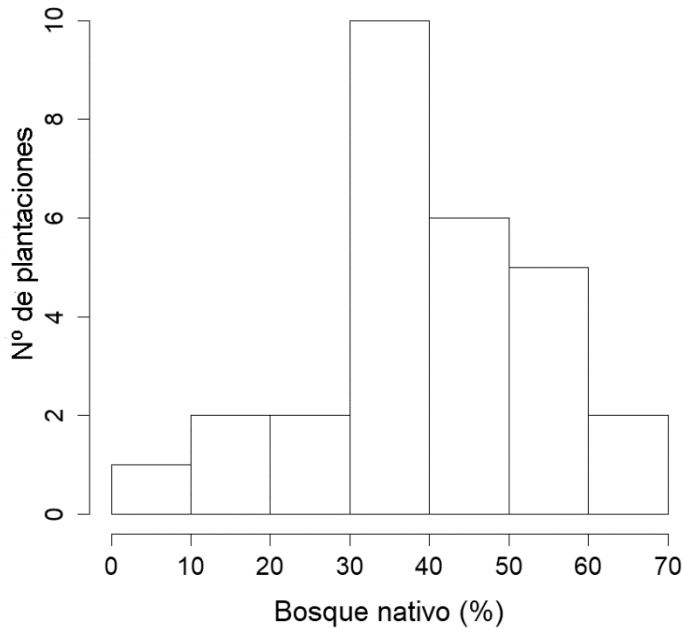


Figura 3.6 Histograma de porcentaje de bosque nativo alrededor de la unidad muestral en 28 plantaciones de *A. angustifolia* (CAMB).

3.3.3 Regeneración espontánea de árboles nativos en el sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia*

En total se registraron 98 especies arbóreas en 2913 individuos regenerando en el sotobosque de las plantaciones de *A. angustifolia*, correspondientes a 37 familias y 71 géneros (Apéndice 3). La familia que presentó mayor riqueza de especies fue Fabaceae (20 especies), le siguió Euphorbiaceae, Lauraceae, Myrtaceae y Rutaceae (6 especies cada una). Las familias con mayor abundancia de individuos fueron: Fabaceae, Meliaceae, Lauraceae y Sapindaceae. Teniendo en cuenta todas las clases de tamaño, las especies que presentaron mayor abundancia fueron *Trema micrantha* (L.) Blume (palo pólvora), seguida por *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart (cancharana), *Cedrela fissilis* Vell. (cedro), *Nectandra angustifolia* (Schrad.) Nees & Mart. (laurel negro), *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil (yerba), *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan. (anchico colorado), *Allophylus edulis* (A. St.-Hil, A. Juss. Cambess) Hieron. Ex Niederl.(cocu), *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart. (anchico blanco), *Cecropia pachystachya* Trécul. (ambay), *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (laurel amarillo), *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (guatambú blanco), *Myrsine balansae* (Mez) Otegui (pororoca) y *Casearia sylvestris* Sw. var. *sylvestris* (burro

caa). Las especies más abundantes de renovales 1 fueron *A. niopoides* (49 individuos), *Matayba elaeagnoides* Radlk (23 individuos), y el resto de las especies presentó una abundancia menor a 20. Las especies más abundantes en renovales 2 fueron *T. micrantha* (91 individuos), *C. canjerana* (66 individuos), *C. fissilis* (47 individuos), *M. balansae* y *C. sylvestris* (41), *Solanum granulosum-leprosum* Dunal (fumo bravo) (40 individuos), *P. rigida* (39), *Muelleria campestris* (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo (raboita) (38) y *B. riedelianum* e *Machaerium paraguariense* Hassl. (isapui para) (26), *A. edulis*, *N. lanceolata* (23), *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (guabirá), (22) *C. pachystachya* (20). Teniendo en cuenta renovales 3 las especies más abundante fueron *T. micrantha* (117), *C. canjerana* (66), *C. pachystachya* (44), *A. edulis* (42), *I. paraguariensis* (37), *B. riedelianum* (31), *C. fissilis* (30), *N. lanceolata* (27), *Jacaranda micrantha* Cham. (caroba) (26), *P. rigida*, *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg (mora blanca), *Tabernaemontana catharinensis* A. DC. (horquetero) con 23 e incienso con 21 individuos el resto de las especies presentaron menos de 20 de individuos. Teniendo en cuenta a los árboles, *C. fissilis* fue la especie más abundante (74), seguida por *N. lanceolata* (63), *I. paraguariensis* (46), *C. canjerana* (39), *Prunus brasiliensis* (Cham. Et Schldtdl.) D. Dietr (persiguero) (27), *P. rigida* (24), *A. edulis* (21), *A. glandulosa* y *N. lanceolata* (20), el resto presentó menos de 20 individuos.

Los individuos de menor tamaño fueron más abundantes en relación a los de mayor tamaño, describiendo una curva de J invertida (Figura 3.7). Además, la mayoría de los individuos categorizados como “árboles” presentaron diámetros entre 10-20 cm DAP (Figura 3.8).

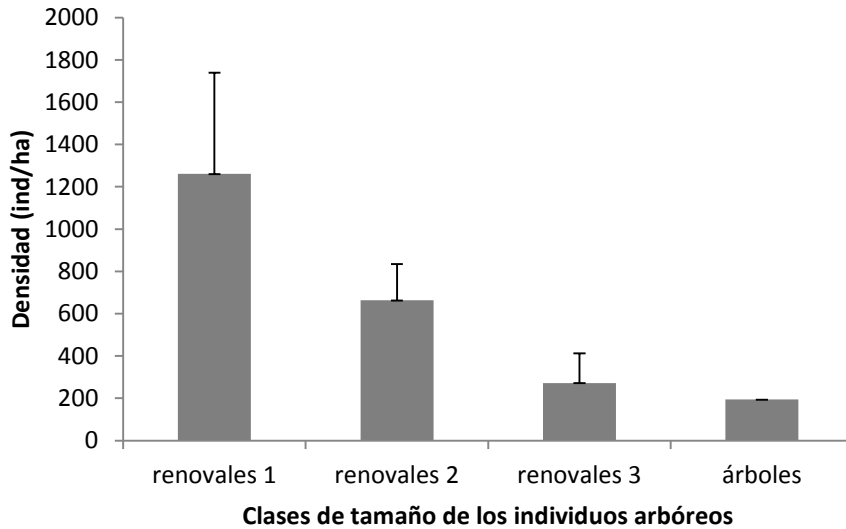


Figura 3.7 Promedio de la densidad (ind/ha) de individuos de especies de árboles nativos hallados debajo de 28 plantaciones de *A. angustifolia* separados por clase de tamaño.

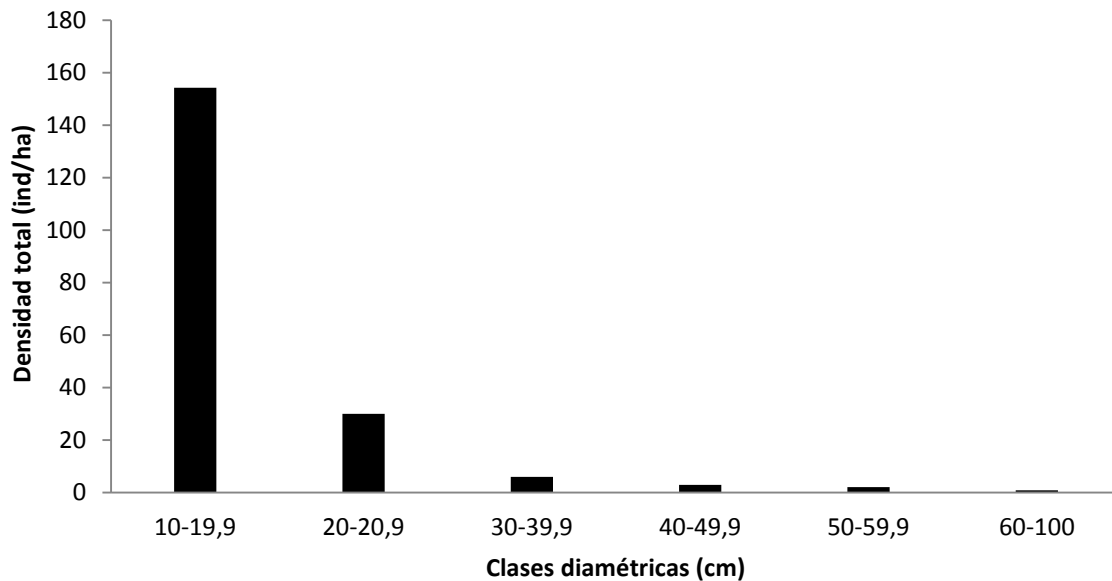


Figura 3.8 Densidad total (ind/ha) de individuos mayores o iguales de 10 cm de DAP de especies de árboles nativos debajo del sotobosque de 28 plantaciones de *A. angustifolia*.

3.3.4 Riqueza y abundancia de árboles nativos en relación a las características de las plantaciones

Las plantaciones menores a 30 años presentaron baja área basal de árboles nativos si se las compara con las plantaciones mayores a 30 años (Figura 3.9A). La distribución de

tamaños de las especies arbóreas nativas siguió una forma de J invertida, es decir, se encontró mayor densidad de individuos de clase de tamaño menores (Figura 3.9B). En las plantaciones menores a 30 años se encontró mayor densidad de los renovales 1 en comparación con plantaciones mayores a 30 años, mientras que en éstas, se encontró mayor densidad de renovales mayores y de árboles (Figura 3.9B).

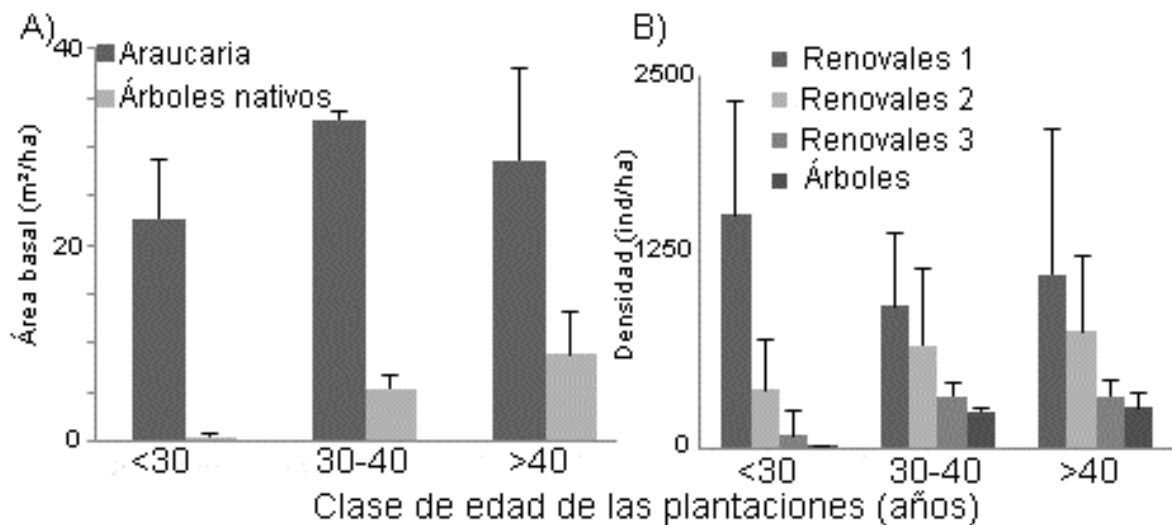


Figura 3.9 A) Área basal de araucaria y área basal de especies arbóreas nativas (individuos mayores a 10 cm de DAP). B) Densidad de araucaria y densidad de especies arbóreas nativas separado por clases de tamaño (individuos mayores a 50 cm de altura). Las barras indican el desvío estándar.

Para los individuos mayores a 1 cm de DAP, la riqueza y la abundancia tendieron a aumentar con la edad de la plantación (Figura 3.10) y el tiempo desde la última intervención (Figura 3.11) pero esta tendencia no se observa tan clara al tener en cuenta la abertura del dosel (Figura 3.12). La riqueza y la densidad de árboles nativos tuvieron una tendencia similar para los renovales 3 y los árboles en relación con la edad y el tiempo desde la última intervención. Por otro lado, en las plantaciones, que fueron intervenidas en los últimos cinco años se observó una gran variabilidad tanto en la riqueza como en la abundancia de especies (Figura 3.11). Además, la riqueza y abundancia de las plantaciones que presentaron uso previo otra plantación tienden a mezclarse con la riqueza y abundancia del resto de las plantaciones que tienen uso previo bosque nativo (Figura 3.10, 3.11 y 3.12).

Para la selección del mejor modelo se partió de base de dos modelos completos con las siguientes variables explicativas: modelo 1: edad de la plantación (años), área basal de araucaria (m^2/ha) y tiempo desde la última intervención (años) y modelo 2: edad de la plantación (años), área basal de araucaria (m^2/ha) y abertura del dosel (%). Teniendo en cuenta el modelo completo 1, que incluyó la edad, el área basal y el tiempo desde la última intervención, las tres variables fueron retenidas (Tabla 3.2) pero los resultados de los modelos no resultaron homogéneos para todas las clases de tamaño (Tabla 3.4) y el modelo que presentó el mayor grado de ajuste fue para los individuos mayores a 5 cm de DAP (Tabla 3.2). La edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención se relacionó positivamente con la abundancia y la riqueza de todas las clases con excepción de la riqueza de los renovales menores a 1 cm de DAP (renovales 1) (Tabla 3.4). El área basal se relacionó de forma inversa con la riqueza y abundancia de individuos menores de 5 cm de DAP, mientras que esta variable no fue retenida en los modelos que incluyeron los individuos mayores a 5 cm de DAP (Tabla 3.4). La correlación entre los residuos de los modelos elegidos y el porcentaje de bosque nativo en el entorno fue significativa en el caso del modelo para la riqueza de renovales 1 (R de Pearson=0,391 y $p=0,039$) y abundancia de renovales 1 (R de Pearson=0,436, $p=0,02$). Por otro lado, al tener en cuenta el modelo 2, la abertura del dosel quedó excluida para todas las clases de tamaño (Tabla 3.3) y para cada clase de tamaño los modelos retuvieron la edad y área basal de araucaria del mismo modo que el modelo anterior (Tabla 3.5).

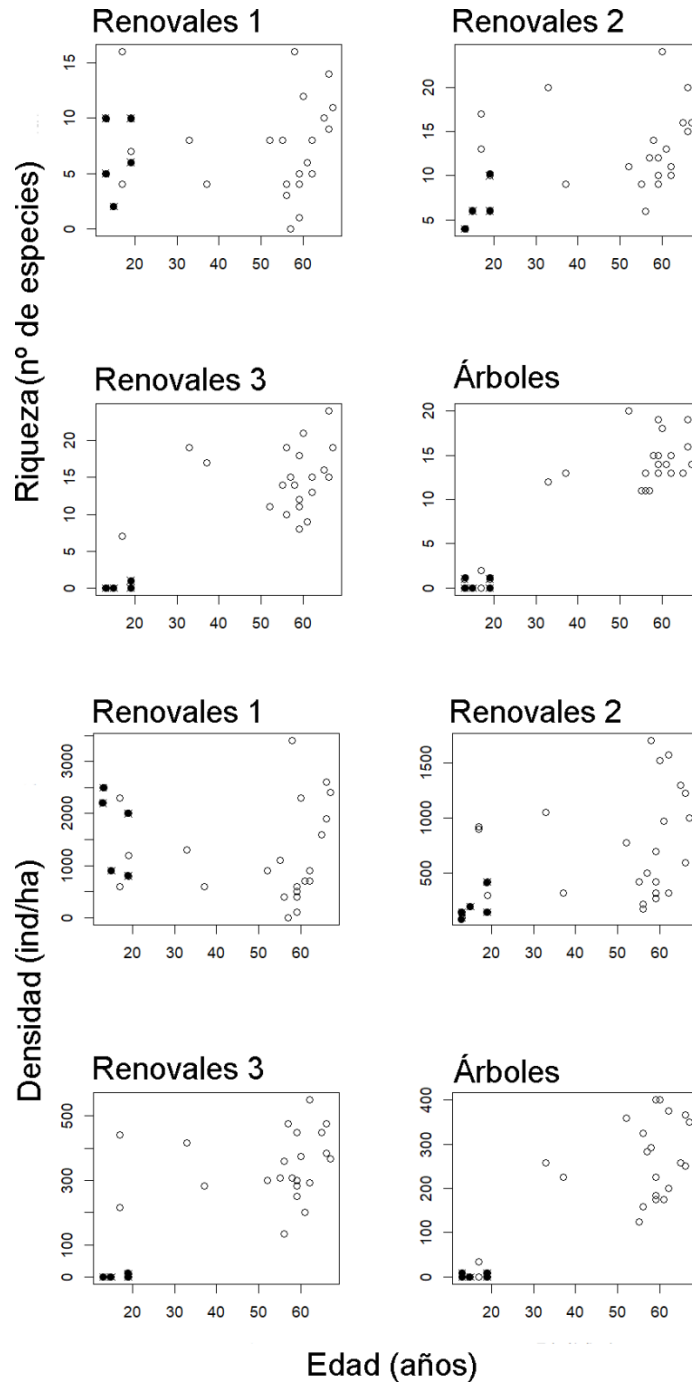


Figura 3.10 Riqueza (número de especies) y densidad (ind/ha) de la regeneración espontánea de árboles en relación a la edad de la plantación (años). Los círculos vacíos representan plantaciones de uso previo bosque nativo mientras que los círculos llenos representan plantaciones de uso previo otra plantación.

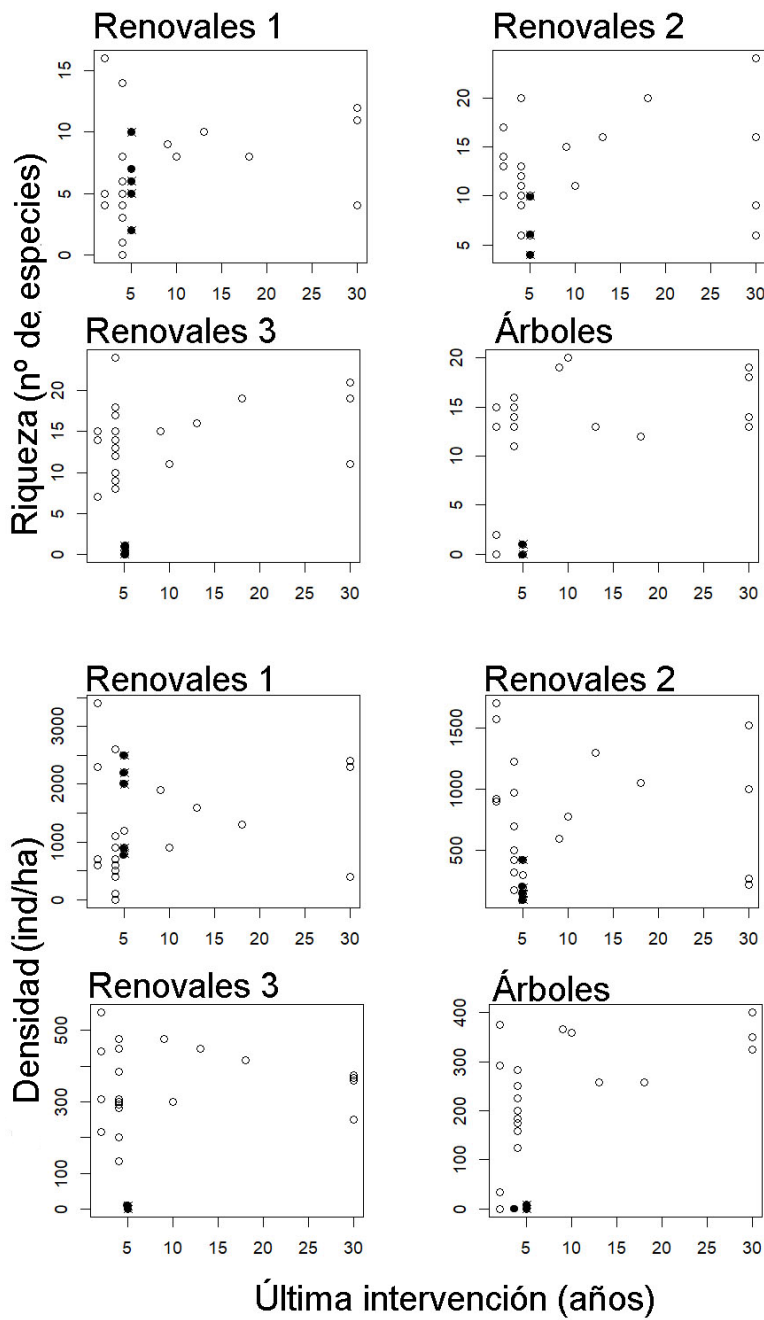


Figura 3.11 Riqueza (número de especies) y densidad (ind/ha) de la regeneración espontánea de árboles en relación con la variable tiempo desde la última intervención (años). Los círculos vacíos representan plantaciones de uso previo bosque nativo mientras que los círculos llenos representan plantaciones de uso previo otra plantación.

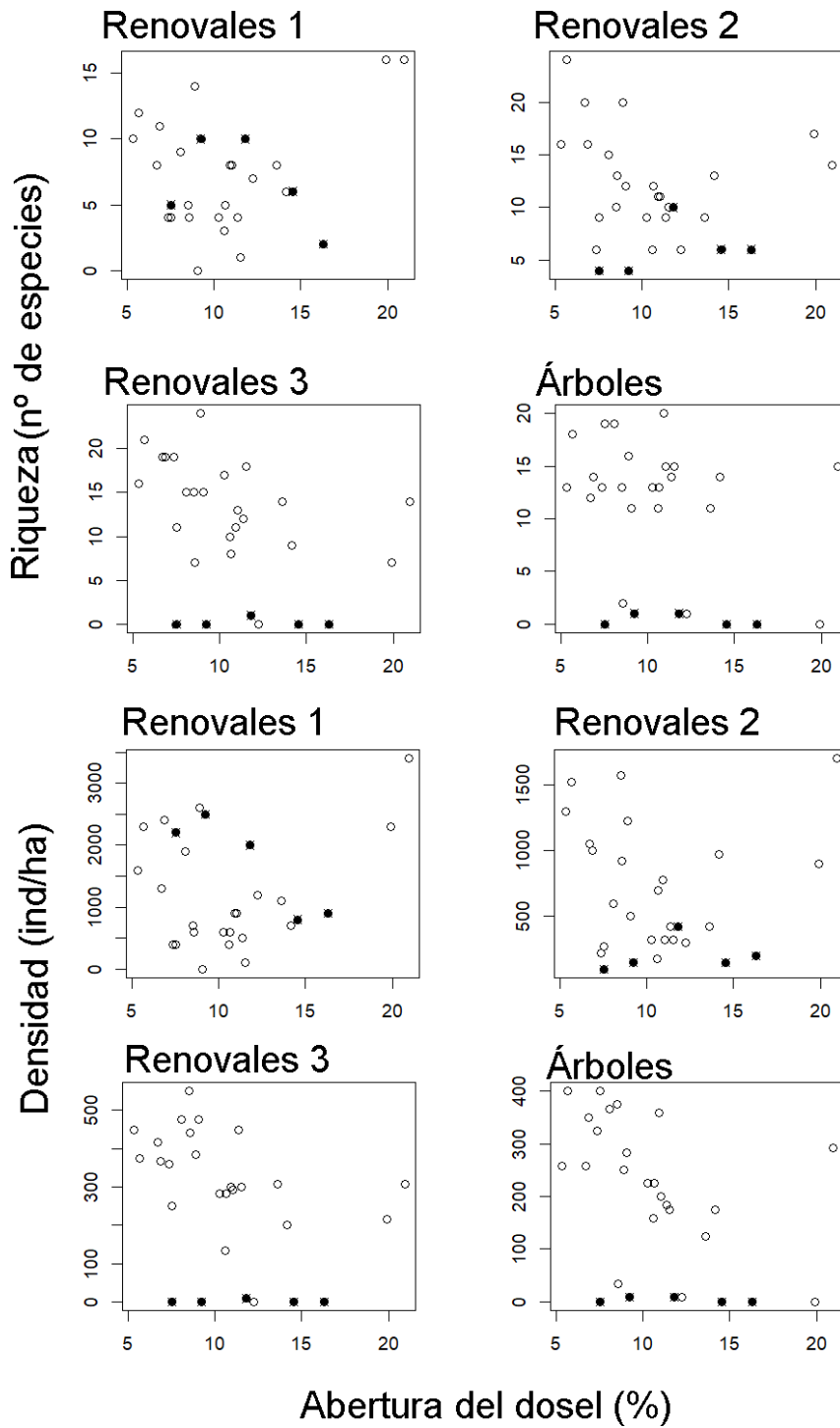


Figura 3.12 Riqueza (número de especies) y densidad (ind/ha) de la regeneración espontánea de árboles en relación con la variable abertura del dosel (%). Los círculos vacíos representan plantaciones de uso previo bosque nativo mientras que los círculos llenos representan plantaciones de uso previo otra plantación.

Tabla 3.2 Modelo seleccionado para predecir abundancia y riqueza por clase de tamaño. A partir del modelo de partida con las siguientes variables explicativas: Edad, Área basal de araucaria, última intervención.

Variable dependiente	Variable explicatoria	AIC	Pseudo R ²
Riqueza de renovales 1	Área basal	165,73	0,137
Abundancia de renovales 1	Última Intervención Edad de la plantación Área basal	254,45	0,247
Riqueza de renovales 2	Última intervención Edad de la plantación Área basal	168,75	0,273
Abundancia de renovales 2	Edad de la plantación Área basal	410,63	0,264
Riqueza de renovales 3 + árboles	Última intervención Edad del de la plantación	208,8	0,632
Abundancia de renovales 3 + árboles	Última intervención Edad de la plantación	602,5	0,578

Tabla 3.3 Modelo seleccionado para predecir abundancia y riqueza por clase de tamaño. A partir del modelo de partida con las siguientes variables explicativas: Edad, Área basal de araucaria, abertura del dosel.

Variable dependiente	Variables explicativas	AIC	Pseudo R ²
Riqueza de renovales 1	Área basal	165,73	0,137
Abundancia de renovales 1	Área basal	259,35	0,197
Riqueza de renovales 2	Edad + Área basal	170,01	0,219
Abundancia renovales 2	Edad+ Área basal	410,63	0,264
Riqueza renovales 3 + árboles	Edad	210	0,615
Abundancia de renovales 3 + árboles	Edad	615,36	0,563

Tabla 3.4 Parámetros de los modelos lineales generalizados elegidos con variable dependiente abundancia y riqueza de individuos arbóreos (GLMs) partiendo de base el modelo Edad, Área basal de araucaria, última intervención.

Variable respuesta	parámetro	valor estimado	valor de z	P
Riqueza de renovales 1	Ordenada al origen	2,718	11,27	<2e-16 ***
	Área basal	-0,028	-3,09	0,002 **
Abundancia de renovales 1	Ordenada al origen	3,129	12,336	< 2e-16 ***
	Última intervención	0,017	2,745	0,006**
	Edad de la plantación	0,006	1,397	0,162
	Área basal	-0,043	5,829	-5,56e-09 ***
Riqueza de renovales 2	Ordenada al origen	2,683	10,818	<2e-16 ***
	Última intervención	0,011	1,894	0,058 .
	Edad de la plantación	0,001	0,492	0,623
	Área basal	-0,014	-1,947	0,051 .
Abundancia de renovales 2	Ordenada al origen	3,561	21,751	< 2e-16 ***
	Edad de la plantación	0,009	3,374	0,001 ***
	Área basal	-0,022	-5,035	4,77e-7 ***
Riqueza de renovales 3 + árboles	Ordenada al origen	0,989	-0,163	5,01e-7
	Última intervención	0,009	2,009	0,044*
	Edad del de la plantación	0,034	5,047	< 2e-16***
Abundancia de renovales 3 + árboles	Ordenada al origen	2,520	6,744	< 2e-16 ***
	Última intervención	0,008	3,984	9,86e-5***
	Edad de la plantación	0,033	9,151	< 2e-16 ***

Tabla 3.5 Parámetros de los modelos lineales generalizados elegidos con variable dependiente abundancia y riqueza de individuos arbóreos (GLMs) partiendo de base el modelo con las siguientes variables explicativas: Edad, Área basal de araucaria, abertura del dosel.

Variable respuesta	parámetro		valor estimado	valor de z	P
Abundancia de renovales 1	Ordenada al origen		3,548	20,282	< 2e-16 ***
	Área basal		-0,039	-5,785	7,24e-9 ***
Riqueza de renovales 2	Ordenada al origen		2,222	10,124	< 2e-16 ***
	Edad de la plantación	la	0,010	3,456	0,001 ***
	Área basal		-0,011	-1,632	0,102
Riqueza de de renovales 3 + árboles	Ordenada al origen		1,005	5,102	3,35e-7 ***
	Edad de la plantación	la	0,035	10,376	< 2e-16 ***
Abundancia de renovales 3 + árboles	Ordenada al origen		2,536	27,21	<2e-16 ***
	Edad de la plantación	la	0,034	20,92	<2e-16 ***

3.3.5 Abundancia para distintos grupos ecológicos de individuos de especies arbóreas en relación a las características de las plantaciones

La relación entre la abundancia de renovales mayores y las variables a nivel de la plantación resultó ser diferente para diferentes grupos ecológicos (Tabla 3.6). La abundancia de especies pioneras, estuvo relacionada con el tiempo desde la última intervención de forma negativa, mientras que para el resto de los grupos la relación fue positiva (Tabla 3.6). La abundancia de especies pioneras fue menor en plantaciones con mayor edad (Figura 3.13). La abundancia de especies secundarias iniciales, secundarias tardías y climácicas fueron mayores en las plantaciones con mayor edad (Figura 3.13 y Tabla 3.6) y mayor tiempo desde la última intervención. El área basal solo fue retenida por el modelo que consideró como variable respuesta a la abundancia de especies secundarias tardías (Tabla 3.6). Las plantaciones con mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención presentaron menor proporción de individuos de especies zoocóricas (Tabla 3.6).

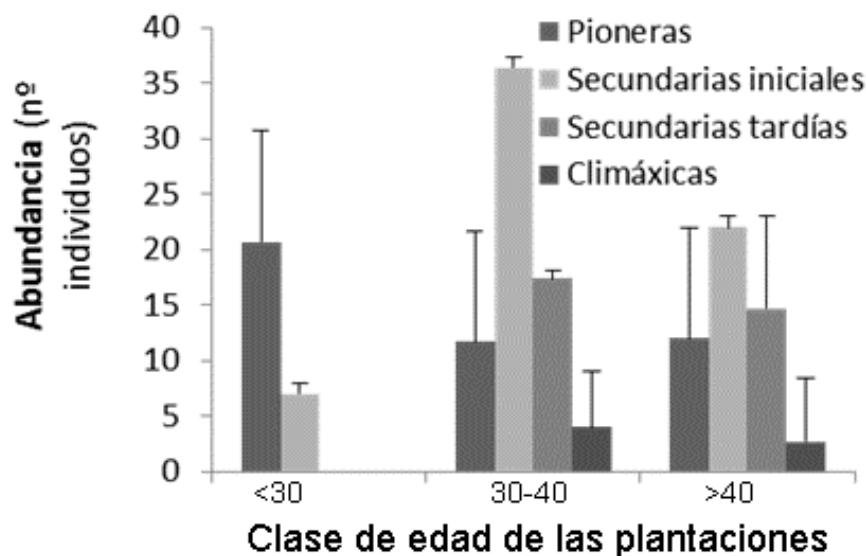


Figura 3.13 Promedio de la abundancia de individuos arbóreos mayores a 5 cm de DAP separados en grupos ecológicos en relación categoría de edad de la plantación (años).

Tabla 3.6 Modelos lineales generalizados con variable dependiente abundancia por grupo ecológico (GLMs).

Variable respuesta	Parámetros	Valor estimado	Valor de z	P
Abundancia de pioneras	Ordenada al origen	0,070	43,2	<2e-16 ***
	Última intervención	-0,030	-4,57	4,89e-06 ***
Abundancia secundarias iniciales	Ordenada al origen	0,225	0,445	0,657
	Última intervención	0,010	2,821	0,004**
	Edad de la plantación	0,775	6,054	1,41e-9 ***
Abundancia secundarias tardías	Ordenada al origen	-2,698	-2,628	0,008**
	Última intervención	0,028	5,516	3,46e-8***
	Edad de la plantación	1,328	5,26	1,44e-7***
	Área basal	-0,014	-2,082	0,037*
Abundancia climáticas	Ordenada al origen	-3,839	-2,479	0,013*
	Última intervención	0,031	4,262	2,03e-5***
	Edad de la plantación	1,317	3,415	0,001***
Zoocóricas	Ordenada al origen	1,580	5,762	8,33e-9 ***
	Última intervención	-0,019	-3,736	0,001e-1 ***
	Edad de la plantación	-0,011	2,356	0,018 *

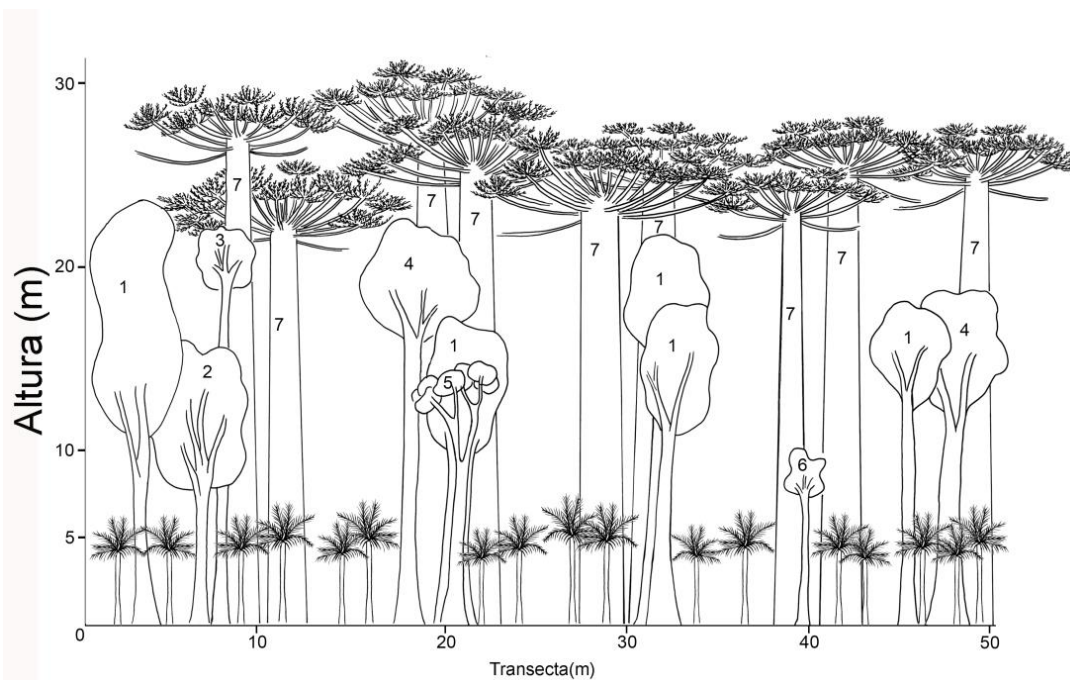


Figura 3.14 Perfil diagrama de una plantación de más de 50 años. Especies nativas que regeneraron espontáneamente: 1: *I. paraguariensis*, 2: *M. elaeagnoides*, 3: *C. trichotoma*, 4: *N. megapotamica*, 5: *C. fissilis*, 6: *A. edulis* y 7 *A. angustifolia* de la plantación. La altura promedio del sotobosque herbáceo fue alrededor de 5 m compuesto por sólo una especie: *Alsophila setosa* Kaulf (*chachi bravo*).

3.4 Discusión

En las plantaciones de *A. angustifolia* estudiadas en el CAMB se encontraron más de 90 especies arbóreas distribuidas en diferentes clases de tamaño y grupos ecológicos. La mayoría de estas especies pueden hallarse en ecosistemas boscosos de la zona, teniendo en cuenta otros estudios realizados en el bosque nativo en el mismo sitio de estudio (Moscovich et al. 2010, Goya et al. 2012), en bosques nativos de Misiones dentro del área de distribución de *A. angustifolia* (Cabrera 1976), como también en otros bosques nativos del Bosque Atlántico semideciduo (Cabrera 1976, Rodríguez et al. 2006). Por ej. se encontraron 64 de las 72 (89%) especies arbóreas encontradas por Moscovich et al. (2010). Entre ellas, se hallaron especies arbóreas típicas del dosel del bosque nativo (ej. *Nectandra spp.*, *C. fissilis*, *C. americana*, *P. rigida*, *B. riedelianum*).

3.4.1 Efecto de las variables de la plantación sobre la abundancia y la riqueza de especies de árboles nativos

La riqueza y abundancia de los renovales y árboles fue mayor en las plantaciones con mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención como se esperaba en la primera hipótesis, con excepción de los renovales 1. El aumento de la riqueza y de la abundancia de árboles nativos en relación a la edad coincide con estudios llevados a cabo en plantaciones de *Pinus taeda* L en el noroeste de Misiones (Dummel y Pinazo 2013, Ritter et al. 2018). Además, en este estudio, las dos plantaciones que presentaron entre 30-40 años, presentaron riqueza y abundancia similar a algunas plantaciones de mayor edad, similarmente a lo encontrado en plantaciones de *A. angustifolia* de Brasil (Barbosa et al. 2009). Por otro lado, entre las plantaciones menores a 20 años, se encontró menor riqueza de individuos entre 5-10 cm de DAP comparado con otras plantaciones de *P. taeda* de la misma edad en zona similar (Ritter et al. 2018). Las actividades de control de malezas realizadas en el campo podrían haber tenido un efecto negativo sobre la riqueza y abundancia en las plantaciones menores de 20 años. Por otro lado, el efecto negativo del área basal de araucaria sobre la riqueza y la abundancia de árboles nativos tendió a observarse en las clases menores contrariamente a lo hallado por Ritter et al. (2018). La diferencia en el efecto del área basal entre ambos tipos de plantaciones podría deberse a que los individuos de araucaria en las plantaciones estudiadas alcanzaron diámetros mucho mayores que los alcanzados en plantaciones de *P. taeda* (Ritter et al. 2018), entonces, el área basal puede ser similar pero con menor densidad de árboles.

Además, el área basal de los árboles nativos fue mayor en plantaciones de mayor edad, lo que refleja cómo la ocupación del sitio por parte de los árboles que crecieron espontáneamente puede ir aumentando a lo largo del tiempo. Además, es posible que mayor área basal en plantaciones de mayor edad se relacione con el aumento de crecimiento de los árboles luego de las cortas de araucaria. Por ejemplo, se ha demostrado que las araucarias remanentes luego de una corta pueden aumentar su crecimiento aun en plantaciones maduras (Goya et al. 2016) por lo que es esperable un efecto similar en los árboles nativos no plantados (Villegas et al. 2009). Sin embargo, la

mayoría de los individuos arbóreos que regeneraron espontáneamente no superaron los 20 cm de DAP, por lo que podría ser necesario estudiar qué condiciones podrían favorecer el crecimiento de estas especies arbóreas.

Si bien se encontró mayor abundancia y riqueza de individuos con mayor tiempo desde la última intervención como se esperaba, también se encontró gran variabilidad de la abundancia y riqueza de especies para todas las clases de tamaño en las plantaciones con menos de cinco años desde la última intervención. Duncan et al. (2003), que estudiaron plantaciones forestales en Uganda, encontraron que la riqueza y abundancia de plántulas decreció inmediatamente después de efectuarse la cosecha, pero luego de un tiempo la riqueza fue similar que antes de realizar la misma. En las plantaciones de *A. angustifolia* estudiadas, las cosechas de araucaria se realizaron de un modo diferente en cada plantación, lo que pudo haber generado variabilidad en los efectos del aprovechamiento en cada plantación. En consecuencia, en las plantaciones se habrían generado marcadas diferencias de riqueza y abundancia de árboles nativos en plantaciones con el mismo tiempo desde la última intervención.

Por otro lado, se encontró menor abertura del dosel en aquellas plantaciones que presentaron mayor tiempo desde la última intervención, similarmente a lo hallado en bosques del Norte de Canadá, donde encontraron que la abertura del dosel decrecía como función del tiempo desde la corta de selección efectuada (Beaudet y Messier 2002). Los autores, además, encontraron que a mayor abertura del dosel hubo mayor transmisión de luz, con *sunfleck* (i.e, destellos de radiación directa) más largos, y mayor duración acumulada del día de los mismos (Beaudet y Messier 2002). La luz es un factor limitante en bosques tropicales, (ej. Denslow 1987) como en subtropicales (Campanello 2008). Sin embargo, esta variable está mejor estudiada en bosques primarios (Ej. Chazdon et al. 1996) que en bosques secundarios (Ej. Guariguata y Ostertag 2008) y es poco conocido en plantaciones de Misiones. Por ejemplo, los valores máximos de la abertura del dosel hallados en las plantaciones de *A. angustifolia* son mayores que en los valores registrados en el estudio de Trentini et al. (2017) que estudió plantaciones de *P. taeda* luego de una raleo, sin embargo, los valores promedios son similares. Si bien se tomaron fotos

hemisféricas para obtener una medida relativa de la disponibilidad de luz que puede llegar al sotobosque, estas no fueron indicadoras de luz para renovales o árboles mayores a 1,30 m de altura debido a la altura de donde se tomaron las fotos. Por ello, similarmente a lo hallado por Montgomery y Chazdon (2002) y Trentini et al. (2017), la disminución de la abertura del dosel puede deberse también al desarrollo del sotobosque herbáceo y arbustivo. Por ejemplo, Pérez Flores et al. (2016) encontraron diferencias de cobertura del sotobosque herbáceo y arbustivo en relación a variables estructurales en las plantaciones de *A. angustifolia* del CAMB.

3.4.2 Efecto de las variables de la plantación sobre la abundancia por grupos ecológicos

El efecto de las variables de la plantación varió al considerar grupos ecológicos diferentes. Como se esperaba (hipótesis 2), se encontró mayor abundancia de especies pioneras en relación a un menor tiempo desde la última intervención, mientras que en plantaciones de mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención se encontró mayor abundancia de especies secundarias iniciales, secundarias tardías y climáticas. Además, en las plantaciones de mayores a 30 años se encontraron todos los grupos de especies, mientras que en las plantaciones menores a 30 años sólo se encontraron especies pioneras y secundarias iniciales teniendo en cuenta los individuos mayores a 5 cm de DAP. Esto parcialmente coincide con lo hallado en plantaciones forestales estudiadas en Australia, donde encontraron las especies más demandantes de luz en plantaciones jóvenes (Keenan et al. 1997). Las intervenciones silvícolas de corta alteran las condiciones del sotobosque, aumentando la disponibilidad lumínica y la temperatura del suelo (Utsugi et al. 2006, Seiwa et al. 2012, Trentini et al. 2017) por lo que las especies demandantes de luz aprovechan rápidamente los recursos disponibles (Campanello et al. 2011, Seiwa et al. 2012). En cambio, al aumentar el tiempo desde la intervención, aumenta la competencia por luz y por otros recursos debido al aumento de la ocupación del sitio por parte de la especie plantada como de las establecidas espontáneamente. En estas condiciones las especies que pueden aprovechar mejor los recursos son aquellas especies que pueden tolerar bajo niveles de luz (Loehle 2000).

En este estudio, se encontró, que la mayoría de las especies que se establecieron en el sotobosque de la plantación presentaron dispersión por animales, en concordancia con lo hallado en otras plantaciones del Bosque Atlántico (Barbosa et al. 2009, Dummel y Pinazo 2013, Vespa et al. 2014) como también en plantaciones tropicales como subtropicales (Denslow y Moermond 1985, Loiselle y Black 1993, Keenan et al. 1999). Sin embargo, a diferencia de lo esperado (hipótesis 3), en este estudio la abundancia de especies zoocóricas disminuyó con la edad y con el tiempo desde la última intervención. Aunque, algunos estudios proponen que las plantaciones pueden ser usadas por pequeños animales que dispersan las semillas de árboles nativos (Parrotta 1995, Wunderle 1997, Holl et al. 2000) este fenómeno no fue suficientemente estudiado. Por ejemplo, Pryde et al. (2015) en plantaciones de *Eucalyptus* encontró mayor porcentaje de especies dispersadas por animales en plantaciones de mayor edad con respecto a plantaciones de menor edad, en concordancia a lo hallado en plantaciones de pino del Bosque Atlántico (Ritter et al. 2018). En plantaciones de *A. angustifolia* de Brasil no se encontraron efectos significativos en relación a la edad (Barbosa et al. 2009). La relación diferente con la edad, podría estar relacionada con características de la especie *A. angustifolia* en relación a otras especies plantadas. *A. angustifolia* es una especie emergente que además posee una copa grande, extendida horizontalmente lo cual reúne características ideales para que las aves la utilicen como perchas (Duarte et al. 2006) y también produce semillas grandes y nutritivas utilizadas por aves y por pequeños mamíferos (Santos et al. 2002) entonces las plantaciones jóvenes como maduras podrían ser visitadas por animales dispersores, independientemente de la complejidad de la plantación.

3.4.3 Regeneración de especies arbóreas debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* con baja intensidad en el uso previo y rodeadas por bosque nativo

En la presente tesis la mayoría de las plantaciones muestreadas estuvieron rodeadas por más del 20% de bosque nativo, como también presentaron baja superficie y presentaron baja intensidad de uso previo. Además, para la clase 1, la variación no explicada por los modelos que incluyen variables a nivel de la plantación puede ser

parcialmente explicada por la superficie de bosque nativo en un área circular de 300 m de radio a la unidad muestral, similarmente a lo hallado en plantaciones de *Pinus taeda* L en la provincia de Misiones, donde encontraron que la riqueza de individuos arbóreos menores a 1 cm de DAP resultó negativamente afectada si el bosque nativo en el entorno ocupaba menos de 20-30% (Ritter et al. 2018). Por ello, es esperable que los propágulos que llegaron a la plantación provengan desde el bosque nativo cercano, del banco de semilla de la plantación como también de aquellas plantaciones maduras que presentaron regeneración de árboles avanzada. La capacidad de regeneración de la vegetación de bosques secundarios en el neotrópico es alta si la fuente de propágulos está cerca y la intensidad del uso de la tierra antes de ser abandonada fue baja (Guariguata y Ostertag 2001). Por ejemplo, en un estudio llevado a cabo en bosques secundarios de Misiones se observó que a partir de los 30 años no se pudo distinguir los bosques secundarios establecidos en sitios con distintos usos previos indicando que este período de tiempo es necesario como para que la llegada de semillas o el crecimiento de los árboles equilibre las diferencias por los distintos usos previos (Holz 2007). Considerando que la mayoría de las plantaciones aquí estudiadas tienen más de 30 años, es esperable que haya ocurrido un fenómeno similar. Para conocer mejor el efecto del paisaje en la disponibilidad de propágulos que pueden llegar a la plantaciones de *A. angustifolia*, deberían estudiarse otras plantaciones de *A. angustifolia* de la zona que tengan mayor grado de aislamiento y/o otras intensidades en el uso previo.

3.5 Conclusiones y consideraciones generales

La riqueza y la abundancia de árboles nativos fue mayor en las plantaciones de mayor edad que en las plantaciones de menor edad, y a su vez, la riqueza y la abundancia fue mayor en las plantaciones que presentaron mayor tiempo desde la última intervención y/o menor área basal de araucaria. Sin embargo, la respuesta de la abundancia de las especies, a la edad de la plantación, el área basal y el tiempo desde la última intervención, varió entre grupos ecológicos. Las especies pioneras fueron más

abundantes en las plantaciones con menor tiempo desde la última intervención, mientras que las especies más tolerantes a la sombra (secundarias y climáticas) presentaron mayor abundancia al aumentar la edad y el tiempo desde la última intervención. El área basal, se relacionó más con la abundancia y la riqueza de los individuos menores. Las especies zoocóricas fueron más abundantes en las plantaciones con menor edad y menor tiempo desde la última intervención, al revés de lo esperado, ocasionado probablemente por la disminución en la abundancia de especies pioneras las cuales son zoocóricas. Por otro lado, las clasificaciones en grupos ecológicos de las estrategias de historias de vida de los árboles enfrentan el problema de utilizar categorías discretas para tratar un gradiente de respuestas de las especies frente a las condiciones heterogéneas que representa el bosque, por lo que estudiar la composición de especies a través de atributos funcionales podría aportar información cuantitativa que contribuya a entender con más detalle la relación entre las variables de la plantación y el desarrollo de ciertas especies.

Apéndice 3. Familias, especies y grupos ecológicos utilizados en esta tesis de las especies de árboles halladas en el sotobosque de *Araucaria angustifolia* del noreste de Misiones. *Fuente de grupos ecológicos: Carvalho et al. 2003. s/c: especies sin clasificar debido a que no se encontró datos.

Familia	Especies	Grupo ecológico*	Grupo dispersión*
Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi var. <i>terebinthifolius</i>	pionera	zoocórica
Annonaceae	<i>Annona neosalicifolia</i> H.Rainer	secundaria inicial	zoocórica
Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H.Rainer	secundaria inicial	zoocórica
Apocynaceae	<i>Aspidosperma australe</i> Müll.Arg.	pionera	no zoocórica
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg	secundaria tardía	no zoocórica
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	s/c	zoocórica
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	secundaria inicial	zoocórica
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil	climáxica	zoocórica
Araliaceae	<i>Aralia warmingiana</i> (Marchal) J. Wen	s/c	zoocórica
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin	pionera	zoocórica
Asteraceae	<i>Vernonanthura petiolaris</i> (DC.) H. Rob.	s/c	zoocórica
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottshling & J.S. Mill.	secundaria inicial	no zoocórica
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	secundaria inicial	zoocórica
Boraginaceae	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell) Arráb. Ex Steud	secundaria inicial	no zoocórica
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC	pionera	zoocórica
Celtidaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	secundaria tardía	zoocórica
Celtidaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	pionera	zoocórica

Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum deciduum</i> A.St.-Hil.	s/c	zoocórica
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. Ssp. Iricurana (Casar.) Secco	secundaria inicial	zoocórica
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg	secundaria inicial	zoocórica
Euphorbiaceae	<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.	pionera	zoocórica
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	secundaria inicial	no zoocórica
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & Downs	secundaria inicial	no zoocórica
Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp.	s/c	no zoocórica
Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart.	pionera	no zoocórica
Fabaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i> (vogel) J. F. Macbr	secundaria inicial	no zoocórica
Fabaceae	<i>Ateleia glazioveana</i> Baill.	pionera	no zoocórica
Fabaceae	<i>Bahuinia forficata</i> Link	pionera	no zoocórica
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.	pionera	zoocórica
Fabaceae	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.	secundaria tardía	zoocórica
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	climática	zoocórica
Fabaceae	<i>Inga affinis</i> DC	s/c	zoocórica
Fabaceae	<i>Inga marginata</i> Willd.	secundaria inicial	zoocórica
Fabaceae	<i>Inga uraguensis</i> Hook. & Arn.	pionera	zoocórica
Fabaceae	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	pionera	no zoocórica
Fabaceae	<i>Muelleria campestris</i> (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	secundaria tardía	no zoocórica
Fabaceae	<i>Dahlstedtia muehlbergiana</i> (Hassl) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	secundaria inicial	no zoocórica
Fabaceae	<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Stellfeld.	pionera	no zoocórica
Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	secundaria tardía	no zoocórica
Fabaceae	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel.	secundaria tardía	no zoocórica

Fabaceae	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão.	secundaria inicial	no zoocórica
Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan.	pionera	no zoocórica
Fabaceae	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub	secundaria inicial	no zoocórica
Lamiaceae	<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.	pionera	zoocórica
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart.	secundaria tardía	zoocórica
Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrad.) Nees & Mart.	secundaria inicial	zoocórica
Lauraceae	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	secundaria tardía	zoocórica
Lauraceae	<i>Ocotea lancifolia</i> (Schott) Mez	s/c	zoocórica
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	secundaria inicial	zoocórica
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	secundaria tardía	zoocórica
Malvaceae	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	pionera	no zoocórica
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	pionera	zoocórica
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	secundaria inicial	zoocórica
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	secundaria inicial	no zoocórica
Meliaceae	<i>Guárea macrophylla</i> Vahl.	s/c	zoocórica
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	secundaria tardía	zoocórica
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	climática	zoocórica
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	secundaria inicial	zoocórica
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Steud. ssp. <i>tinctoria</i>	secundaria inicial	zoocórica
Moraceae	<i>Myrsine balansae</i> (Mez) Otegui	secundaria inicial	zoocórica
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess.Boer	climática	zoocórica

Myrsinaceae	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg.	secundaria tardía	zoocórica
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg.	secundaria tardía	zoocórica
Myrtaceae	<i>Eugenia burkartiana</i> (D. Legrand) D. Legrand*	s/c	zoocórica
Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i> DC.	secundaria tardía	zoocórica
Myrtaceae	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess. var. <i>pyriformis</i>	s/c	zoocórica
Myrtaceae	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman.	s/c	zoocórica
Nyctaginaceae	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb. var. <i>zapallo</i>	s/c	zoocórica
Palmae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	secundaria inicial	zoocórica
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	secundaria tardía	no zoocórica
Primulaceae	<i>Myrsine parvula</i> (Mez) Otegui	s/c	s/c
Rosaceae	<i>Prunus brasiliensis</i> (Cham. Et Schldtdl.) D. Dietr	secundaria inicial	zoocórica
Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	secundaria tardía	no zoocórica
Rutaceae	<i>Helietta apiculata</i> Benth.	secundaria inicial	no zoocórica
Rutaceae	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	s/c	no zoocórica
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. ssp. <i>fagara</i>	secundaria tardía	no zoocórica
Rutaceae	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul.	s/c	no zoocórica
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	pionera	no zoocórica
Salicaceae	<i>Banara parviflora</i> (A. Gray) Benth	s/c	zoocórica
Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos.	s/c	zoocórica
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	secundaria tardía	zoocórica
Salicaceae	<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler.	climáxica	zoocórica
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. var. <i>sylvestris</i>	secundaria tardía	zoocórica

Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil, A. Juss. Cambess) Hieron. Ex Niederl.	secundaria inicial	zoocórica
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	secundaria tardía	zoocórica
Sapindaceae	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	secundaria tardía	no zoocórica
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	secundaria tardía	zoocórica
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	secundaria tardía	zoocórica
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk. ssp. <i>marginatum</i>	secundaria tardía	zoocórica
Simaroubaceae	<i>Picrasma crenata</i> (Vell.) Engl.	s/c	zoocórica
Solanaceae	<i>Solanum granulosum-leprosum</i> Dunal	pionera	zoocórica
Solanaceae	<i>Cestrum laevigatum</i> Schltld.	s/c	zoocórica
Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil.	pionera	zoocórica
Solanaceae	<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.	s/c	zoocórica
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i> Hook. & Arn	secundaria tardía	zoocórica
Symplocaceae	<i>Symplocos celastrinea</i> Mart. ex Miq.	s/c	zoocórica
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	secundaria inicial	no zoocórica
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul.	pionera	zoocórica

Capítulo 4 Grupos de especies y atributos funcionales de las especies arbóreas que se establecieron debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia*

4.1 Introducción

4.1.1 Antecedentes

Los cambios en la vegetación ocurridos después de la incidencia de disturbios fueron entendidos como procesos sucesionales, descritos a nivel de la comunidad o bien a partir de la respuesta de las especies a diferentes condiciones a lo largo de dicho proceso (ej. Clements 1916, Gleason 1917, Egler 1954, Margalef 1963, Odum 1969). Por ello, las clasificaciones por grupo de especies de acuerdo a este enfoque y en función de los requerimientos de regeneración en pioneras, secundarias y climácicas son ampliamente usadas. Si bien los diferentes autores que clasifican a las especies difieren poco en la definición de cada categoría, ésta no siempre se explicita, así como tampoco se esclarece cómo se adjudica la pertenencia de cada especie a un grupo en particular. Por ejemplo, las especies de árboles del Bosque Atlántico semidecíduo fueron clasificadas por diferentes estudios en grupos ecológicos, sobre la base de análisis de caracteres morfológicos (Souza et al. 2014), de observaciones de su regeneración a campo (Das Chagas e Silva y Soares-Silva 2000), o de conocimientos previos no sistematizados (Ferretti 1995, Carvalho et al. 2003). Por otro lado, un enfoque basado en análisis de rasgos morfológicos podría captar mejor las variaciones de los factores ecológicos que las clasificaciones funcionales discretas (Turner 2001, Easdale 2007, Picard et al. 2012) debido a que muchas especies coexisten formando ensambles en la comunidad (Lohele 2000, McGill et al. 2006) dificultando la formación de grupos de especies adecuadamente representados (Wright et al. 2003).

La densidad de madera (DM), la altura de la planta (A) y el peso de la semilla (PS) son algunos de los rasgos morfológicos que han sido reconocidos como importantes para entender el desempeño de las especies de árboles. Estos rasgos funcionan como ejes

independientes que explican diferentes procesos de la regeneración, la supervivencia y el aprovechamiento de los recursos (Westoby 1998, Díaz et al. 2016, Kunstler et al. 2016, Rüger et al. 2018). La densidad de madera representa la biomasa invertida por unidad de volumen (Cornelissen et al. 2003). Las especies con baja densidad de madera pueden producir mayor volumen por unidad de masa que especies de alta densidad de madera (King et al. 2005), por lo que tienen mayor tasa de crecimiento del tallo (Putz et al. 1983, Hacke et al. 2001, Nascimento et al. 2005, Wright et al. 2010, Campanello et al. 2011, Rüger et al. 2012a). Sin embargo, las especies de alta densidad de madera tienen mayor tasa de supervivencia (Augspurger 1984a, van Gelder et al. 2006) y tolerancia a la sombra (Augspurger 1984b, Kitajima 1994, Nascimento et al. 2005).

La altura que pueden alcanzar los individuos de una especie a la madurez fue relacionada con el acceso a posiciones del dosel que permiten mayor o menor disponibilidad de luz (Westoby 1998, Falster y Westoby 2005, Moles et al. 2009). De este modo las especies de los estratos superiores tienen mayores probabilidades de interceptar la energía lumínica que las especies de estratos inferiores, ya que tienen menor cantidad de individuos arbóreos que le proporcionan sombra. También, ha sido relacionada con el grado de recuperación de la vegetación después de un disturbio. Se ha observado un gradiente en el cual en los primeros estadios de la sucesión se desarrollan especies que alcanzan menor altura a la madurez, mientras que en estadios más avanzados de la sucesión se desarrollan especies que alcanzan mayor altura (Falster y Westoby 2005). A su vez, en bosques tropicales, la altura de los árboles ha sido relacionada con la longevidad de la especie (Loehle 2000, Rüger et al. 2012a).

Por otro lado, el tamaño de la semilla, que puede ser medido como el peso de la semilla, influye sobre la reproducción y el establecimiento (Mazer 1990, Paz et al. 2005) y es un indicador del tipo de dispersión. También refleja la habilidad que tiene la especie de establecerse en lugares donde ya se encuentra vegetación desarrollada (Westoby 1998). Por ejemplo, las especies que presentan semillas pesadas tienen sustancia de reservas que permiten sostener el crecimiento de las plántulas en ambientes con escasos recursos

(Kitajima 2002), mientras que las especies que presentan semillas más livianas son mejores colonizadoras en sitios recientemente despejados (Dalling et al. 1998). A su vez, se ha observado que las especies que tienen semillas livianas tienden a producir un gran número de semillas por unidad de esfuerzo reproductivo (Moles et al. 2004), mientras que las especies con semilla más pesada invierten el esfuerzo reproductivo en producir pocas semillas pero con mayor cantidad de reservas (Harms y Dalling 1997).

Por otro lado, las especies no se comportan del mismo modo durante todo su ciclo de vida, debido a las diferencias microambientales a las que cada estadio está sometido en relación a su tamaño (Brokaw y Busing 2000, Montgomery y Chazdon 2002). Por ejemplo, se ha observado que las plantas más grandes exhiben una respuesta más rápida a la liberación de recursos que las plantas más pequeñas (Brokaw y Busing 2000, Montgomery y Chazdon 2002). Por lo tanto, la relación con los atributos funcionales y las tendencias en la regeneración pueden depender del tamaño de la planta (Gibert et al. 2016). En el capítulo 3 de esta tesis, se analizó si las especies incluidas en grupos ecológicos como pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías y climáticas (P, SI, ST y C respectivamente) diferían en la respuesta a las variables de la plantación, especialmente edad, área basal y tiempo desde la última intervención. Se observó que las especies pioneras fueron más abundantes en plantaciones con menor tiempo desde la última intervención, y las especies secundarias y climáticas, que son más tolerantes a la sombra, fueron más abundantes en plantaciones con mayor edad y con mayor tiempo desde la última intervención como cabría esperar, pero que las especies zoocóricas fueron más abundantes en plantaciones de menor edad. El análisis de la influencia de las características de la plantación sobre el establecimiento de árboles nativos podría abordarse desde el análisis de gradientes de la composición de especies y su asociación con atributos funcionales.

4.1.2 Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este capítulo fue comparar el enfoque de grupos ecológicos con el análisis de atributos funcionales cuantitativos para evaluar la respuesta de las especies de árboles nativos establecidos en las plantaciones de *A. angustifolia* con la edad de la plantación, el tiempo desde la última intervención, el área basal y la abertura del dosel.

Los objetivos específicos fueron:

Analizar si los grupos ecológicos clasificados a priori (P, SI, ST y C) difieren en sus valores de atributos funcionales cuantitativos que reflejan la historia de vida de los árboles (DM, A y PS).

Analizar el gradiente de composición de especies arbóreas establecidas debajo del dosel de las plantaciones clasificadas en cuatro clases de tamaño y su relación con la edad, el tiempo desde la última intervención, el área basal y la abertura del dosel de las plantaciones.

Analizar si los gradientes de composición de especies relacionados con variables de la plantación representan gradientes en los atributos funcionales que reflejan la historia de vida de los árboles (DM, A y PS).

Hipótesis 1 y predicciones. Las especies incluidas en diferentes grupos ecológicos difieren en atributos funcionales que están relacionados con aspectos vegetativos, reproductivos y demográficos, como la densidad de la madera, la altura a la madurez y el peso de las semillas. Se espera que la densidad de la madera, la altura a la madurez y el peso de las semillas aumenten en la secuencia de los grupos ecológicos: pioneras-secundarias iniciales-secundarias tardías-climácicas.

Hipótesis 2 y predicciones. Las diferencias entre plantaciones respecto de la edad y el tiempo desde la última intervención, promueven el establecimiento de especies con diferentes requerimientos y en consecuencia, la conformación de diferentes ensambles de especies. Se espera que los gradientes en la composición de especies se correlacionen con

la edad de la plantación, el tiempo desde la última intervención, el área basal y la abertura del dosel.

Hipótesis 3 y predicciones. La probabilidad de ocurrencia de los individuos de menor tamaño depende de sus requerimientos dispersivos y germinativos, mientras que para los individuos mayores esa probabilidad depende de sus requerimientos para su crecimiento y supervivencia. Por lo que se espera que para los renovales con tamaños menores (renovales 1 y 2) el gradiente de composición de especies se correlacione con el peso de las semillas mientras que en los renovales mayores (renovales 3) y árboles se espera que se correlacione con la densidad de la madera y/o la altura a la madurez.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Diseño de muestreo

Los datos utilizados en este capítulo sobre los individuos de especies de árboles establecidos debajo del dosel de *A. angustifolia* provienen del muestreo desarrollado en 28 plantaciones en el CAMB descrito en el capítulo 3.

4.2.2 Grupos ecológicos

Los grupos ecológicos fueron los mismos utilizados en el capítulo 3 de esta tesis: pioneras, secundarias iniciales, secundarias tardías y climácicas. Sin embargo, se amplió la información utilizando varias fuentes para adjudicar el grupo ecológico de cada especie: Ferretti (1995), Das Chagas e Silva y Soares-Silva (2000) y Carvalho (2003). Estos autores difieren la categorización para algunas especies (Apéndice 4C).

4.2.3 Atributos funcionales

Los valores de densidad de madera (DM), la altura que pueden alcanzar los individuos a la madurez (A) y el peso de la semilla (PS) fueron obtenidos desde fuentes bibliográficas. La DM se expresó en g/cm^3 y fue obtenida de diferentes fuentes: Mainieri (1989), Atencia (2003), Rodríguez (2015), y Zanne et al. (2010). Cuando el valor de DM no estuvo disponible para la especie, se utilizó el valor para el género (Slik 2006, Swenson et

al. 2007). La altura a la madurez fue obtenida de Ortega Torres et al. (1989), López et al. (2002) y Carvalho et al. (2003). Se calcularon valores promedios para aquellas especies que se contó con más de una fuente y el correspondiente desvío estándar (Apéndice 4B). El PS es el peso seco de un promedio de semillas, se expresa en gramos (Cornelissen et al. 2003) y se obtuvo de Carvalho et al. (2003). Los valores de los atributos obtenidos desde bibliografía pueden estar sujetos a variación ambiental, geográfica y metodológica (Wright et al. 2010) por lo que se eligieron aquellas fuentes en las que se contó con un mayor número de especies estudiadas con el objetivo de reducir las posibles diferencias metodológicas, y cuando fue posible se optó por los valores obtenidos de fuentes que tomaron los datos dentro del Bosque Atlántico semideciduo. Se asumió que la variación intra-específica en los valores de los atributos fue menor que la variación inter-específica.

4.2.4 Análisis de los datos

Los análisis se realizaron utilizando el software R (R Development Core Team, 2014). La relación entre los atributos funcionales y la categoría de las especies de acuerdo a grupos ecológicos se evaluó mediante la prueba de correlación de Mantel (Mantel 1967). Debido a que esta prueba muestra el grado de relación entre dos matrices de distancia, este tipo de análisis es más adecuado que realizar análisis de la varianza entre los grupos (Legendre y Fortin 2010) ya que permite comparar la matriz de distancia entre especies calculada a partir de la clasificación en grupos realizada por diferentes autores con la matriz de distancia entre especies calculada a partir de los valores de tres atributos funcionales (ver apéndice 4C). Para ello, se utilizaron dos matrices: una matriz de especies por grupos ecológicos: P, SI, ST y C, donde se codificó "1" si la especie fue categorizada en ese grupo o "0" si no lo fue. Y por otro lado una matriz de especies por atributos (DM, A y PS), como presentan diferentes escalas la misma fue estandarizada a media = 0 y varianza = 1. Además, la distribución de cada atributo funcional (DM, A y PS) en relación a los grupos ecológicos (P, SI, ST y C) se mostró mediante gráficos de caja (boxplot). Para ello a las especies que fueron clasificadas además de pioneras como secundarias se les asignó sólo la categoría de pioneras (*Jacaranda micrantha* Cham. (caroba), *Jacaratia spinosa*

(Aubl.) A. DC. (yacartiá), *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (anchico colorado), *Schefflera morototoni* (Aubl.) Maguire, Steyerl & Frodin (cacheta), *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart. (anchico blanco), *Aegiphila brachiata* Vell. y *Zanthoxylum rhoifolium* Lam. (fagara)). Por otro lado, a las especies que fueron clasificadas como secundarias iniciales y secundarias tardías se las llamo como “SI-ST”. Por último, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el fin de analizar la relación multivariada entre las especies a través de sus atributos funcionales (DM, PS y A). *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (pindó) no se consideró en este análisis debido a que no desarrolla un leño verdadero (Familia Arecaceae). Esta especie fue clasificada como secundaria inicial y tiene un peso de semilla de 7 g.

Con el objetivo de analizar la relación entre el gradiente de composición de especies de las plantaciones, las variables de la plantación y los atributos funcionales. Primero, se calculó la frecuencia de cada especie en cada plantación, contabilizando “0” si la especie no fue registrada en alguna de las cuatro sub-unidades de muestreo y “4” como valor máximo si es que fue registrada en las cuatro sub-unidades. Con el fin de reducir la variabilidad por especies raras se calculó la frecuencia por plantación sólo para aquellas especies que aparecieron en al menos tres plantaciones. Segundo, se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP), teniendo en cuenta los valores de frecuencia por especie en cada plantación, para analizar las diferencias de composición de especies entre las plantaciones, lo cual se hizo para cada clase de tamaño. Se utilizó la función “rda” del paquete “vegan” (Oksanen et al. 2015). Debido a que las mayores tendencias de variación de la composición entre plantación representaron tendencias monótonas de variación de la frecuencia de especies, se consideró que los datos resultaron adecuados para la aplicación de ACP según lo recomendado por ter Braak y Prentice (1988). Se analizó el gradiente teniendo en cuenta todas las plantaciones a excepción del ordenamiento para árboles (individuos de más de 10 cm de DAP), en el cual no se incluyeron las plantaciones menores a 20 años, ya que en estas no presentaron o presentaron escasos individuos en esta categoría de tamaño. Tercero, se analizó la relación entre los valores que presentaron las plantaciones en los Componentes Principales 1 y 2 de los ordenamientos del ACP y las

características de la plantación: edad de la plantación, densidad de araucaria, área basal de araucaria, tiempo desde la última intervención y abertura del dosel mediante el análisis de regresiones múltiples con la función “envfit” (Oksanen et al 2015). En los gráficos de los ACP se representaron sólo los vectores de aquellas variables que resultaron ser significativas mediante este análisis. Y finalmente, se analizó la variación funcional asociada con el gradiente composicional reflejado por cada los Componente Principales 1 y 2 del ACP mediante análisis de regresión múltiple. Estos análisis se llevaron a cabo tomando como variable dependiente el puntaje (score) de cada especie en cada uno de los tres primeros ejes en análisis diferentes. En cada caso las variables independientes fueron DM, A y PS. Para el análisis del gradiente de composición se tuvieron en cuenta las especies en las cuales se contó con los tres valores de los rasgos funcionales (DM, A y PS). Se analizó tanto la significancia del modelo y la relación de cada una de las variables independientes, donde fueron retenidas en el modelo final aquellas con $p < 0,05$. Primero, se analizaron las relaciones bivariadas entre variables independientes mediante la correlación de Pearson con la finalidad de detectar colinealidad. La linealidad y la homocedasticidad se evaluaron mediante inspección visual de residuos.

4.3 Resultados

4.3.1 Relación entre grupos ecológicos y caracteres funcionales

La densidad de madera, el peso de la semilla y la altura se encontraron disponibles para el 66,6%, 66,6% y 77,4% respectivamente de las especies halladas en las plantaciones (Apéndice 4B). De las 98 especies arbóreas registradas en el CAMB se encontraron disponibles los datos de las tres variables para 61 especies. De estas 61 especies, 12 fueron clasificadas como pioneras, 8 como climáticas, 32 como secundarias iniciales y 35 como secundarias tardías (Apéndice 4C). Los valores de altura para una misma especie presentaron un promedio de variación entre fuentes bibliográficas de 5 m y la densidad de madera presentó un promedio de la variación de $0,09 \text{ g/cm}^3$, mientras que para el peso de semilla se contó con un valor por especie por lo que no se calculó ni el promedio ni el desvío estándar (Apéndice 4B).

Se observó una correspondencia significativa entre la matriz de especies con las clasificaciones ecológicas (P, SI, ST y C) y la matriz con los tres atributos funcionales (DM, A y PS) ($r=0,22$; $p=0,003$). Además, al considerar cada atributo por separado las correlaciones fueron significativas al utilizar la DM ($r=0,12$; $p=0,019$) y la A ($r=0,12$ y $p=0,03$), ambas positivamente correlacionadas; mientras que al utilizar sólo el PS resultó marginalmente significativo ($r=0,11$ y $p=0,08$). Al adjudicar una sola clasificación para cada especie, las especies pioneras presentaron menor densidad de madera (Figura 4.1 A), hubo variabilidad en los datos con respecto a la altura (Figura 4.1 B) y en las especies climáticas se observó una tendencia a presentar mayor peso de semilla (Figura 4.1 C).

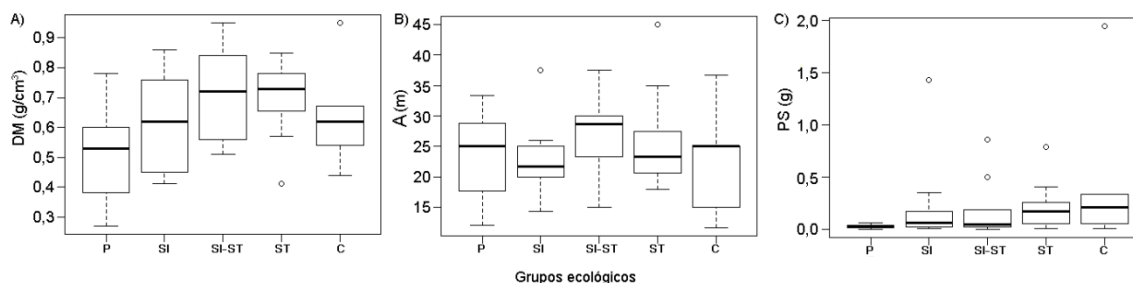


Figura 4.1. Caracteres funcionales por grupos ecológicos para 61 especies arbóreas del Bosque Atlántico semideciduo en Misiones, Argentina. P: pioneras, SI: secundarias iniciales, SI-ST: especies clasificadas como secundarias iniciales y tardías, ST: secundarias tardías, C: climáticas. DM: densidad de madera, A: altura a la madurez, PS: peso de semilla.

En el Análisis de Componentes Principales (ACP) se observó que el Componente Principal 1 (PC1) del ACP (42,3 % de varianza explicada) se asoció positivamente con la DM, el PS y la A mientras que el Componente Principal 2 (PC2) del ACP (32,7 % de la varianza explicada) se asoció positivamente con el PS y negativamente con la A (Figura 4.2). Hacia el extremo negativo del PC1 se localizaron especies con baja DM, semillas livianas y baja A (*Trema micrantha* (L.) Blume (palo pólvora), *Solanum granulatum-leprosum* Dunal (fumo bravo) y *Cecropia pachystachya* Trécul. (ambay). Teniendo en cuenta las especies con mayor DM (lado positivo del PC1) por un lado se ubicó la especie climática (*Holocalyx balansae* Micheli (alecrín) que presentó mayor PS, mientras las especies que se dispusieron hacia el lado negativo del PC2 (especies que presentaron menor PS y mayor A) fueron *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (palo rosa), *Apuleia*

leiocarpa (Vogel) J. F. Macbr (grapia) y *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub (caña fistula). No se encontraron especies con muy baja DM que alcancen altos valores de A, y además, las especies con altos valores de los tres caracteres estuvieron poco representadas.

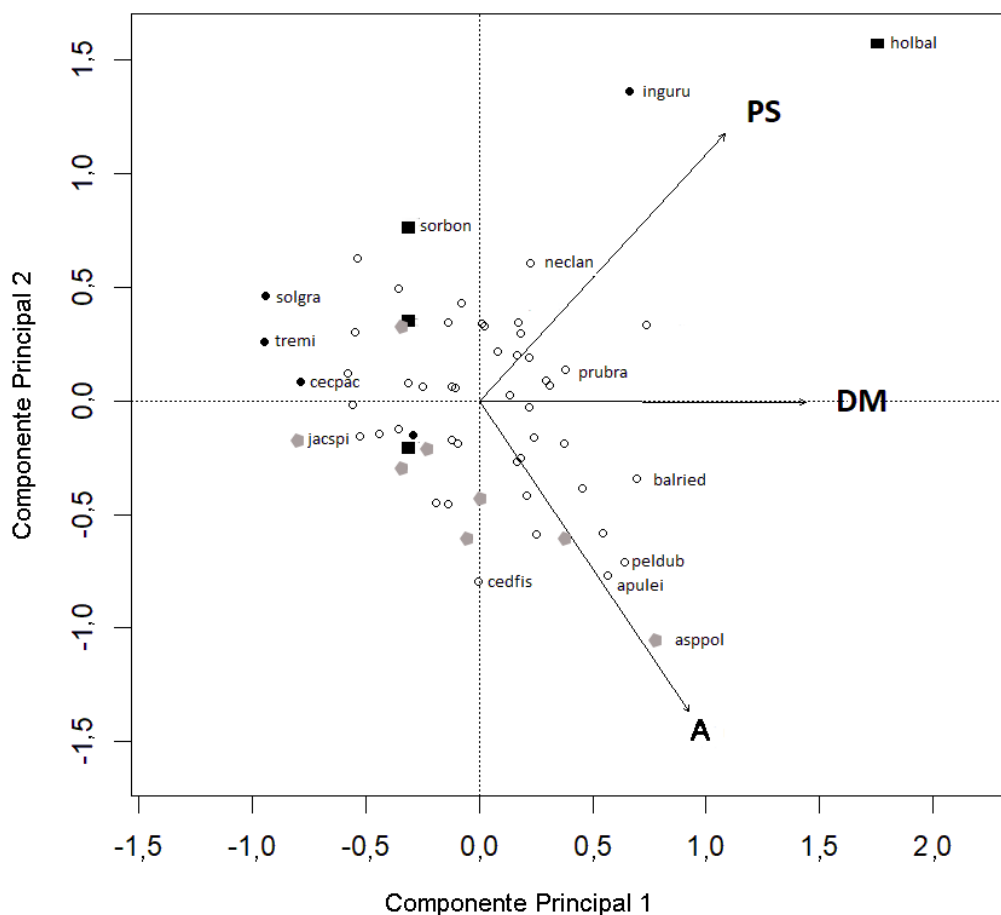


Figura 4.2 Análisis de componentes principales de los atributos funcionales de 61 especies de árboles del Bosque Atlántico semideciduo de Misiones. (DM=densidad de madera, A=altura a la madurez y PS=peso de semilla), los códigos de las especies están en el apéndice 4A). Los círculos negros corresponden a especies que han sido clasificadas solo como pioneras, los círculos vacíos son especies que han sido clasificadas solo como secundarias (ya sea inicial o tardía), los cuadrados negros corresponden a especies que han sido clasificadas solo como climácicas y los rombos grises corresponden a especies que han sido clasificadas en más de un grupo ecológico.

4.3.2 Gradiente de composición de especies en relación a las características de la plantación

La edad de la plantación estuvo asociada con el PC1 de ACP en todas las clases de tamaño (Figura 4.3). La relación de las restantes variables con el gradiente de composición fue distinta para cada clase de tamaño (Figura 4.3). En los renovales 2 (1 cm de DAP > individuos \leq 5 cm DAP), renovales 3 (5 cm de DAP < individuos \leq 10 cm DAP), y en los árboles (individuos > 10 cm DAP), el gradiente de composición representado por el PC1 estuvo asociado con la edad de la plantación y los años desde la última intervención (Figura 4.3B, 4.3C, 4.3D). En el ordenamiento de árboles se observa que las variables edad y tiempo desde la última intervención tienen sentidos opuestos (Figura 4.3D), mientras que para los renovales 2 y 3 tienen el mismo sentido (Figura 4.3B, 4.3C). La abertura del dosel estuvo relacionada solo con el PC1 de los renovales 2 (Figura 4.3B).

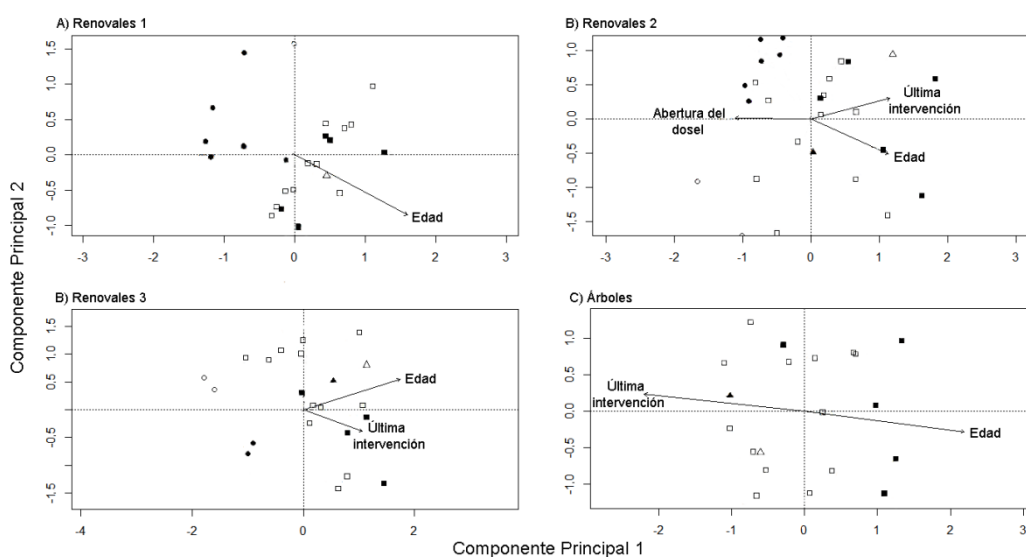


Figura 4.3 Análisis de Componentes principales (ACP) basado en la frecuencia de especies halladas en plantaciones de *A. angustifolia* del CAMB mostrando las plantaciones y las variables externas significativas del análisis de envfit. Las plantaciones menores a 20 años están representadas con círculos, las plantaciones entre 30 y 40 años están representadas por triángulos y las plantaciones mayores a 30 años están representadas por cuadrados. Las formas sin color indican que fueron intervenidas en los últimos 10 años y lo contrario para las formas en negro. Edad: Edad de la plantación de araucaria (años) Última intervención: años desde la última cosecha o raleo de árboles de araucaria. Abertura del dosel: % de luz visible obtenido a partir del análisis de fotos

hemisféricas. Renovales 1 (50 cm de altura > individuos \leq 1 cm DAP), Renovales 2 (1 cm de DAP > individuos \leq 5 cm DAP), Renovales 3 (5 cm de DAP < individuos \leq 10 cm DAP) y Árboles (individuos > 10 cm DAP).

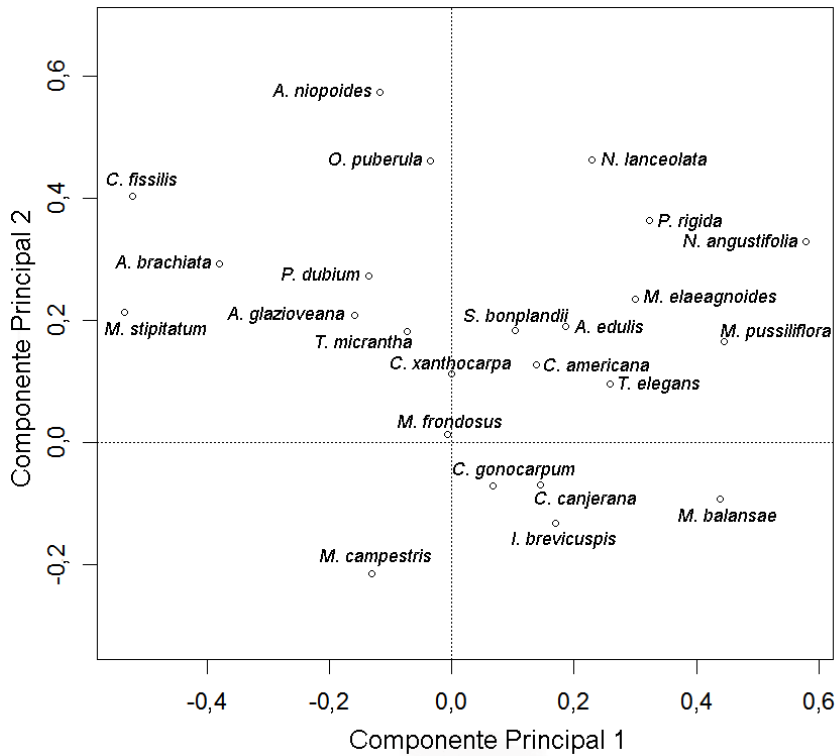


Figura 4.4 Análisis de Componentes principales (ACP) de los renovales 1 (50 cm de altura > individuos \leq 1 cm DAP), basado en la frecuencia de especies por plantación halladas en plantaciones de *A. angustifolia* del CAMB, mostrando las especies. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

En los renovales 2, las especies asociadas a menor edad de las plantaciones fueron *C. pachystachya*, *A. brachiata* y *J. micrantha* (Figura 4.5) y las especies positivamente asociadas con plantaciones de mayor edad fueron *P. rigida*, *M. balansae*, *Allophylus edulis* (A. St.-Hil, A. Juss. & Cambess) Hieron. Ex Niederl. (cocu), *Muellera campestris* (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo (raboita), *Casearia decandra* Jacq., *Trichilia elegans* A. Juss., *Helietta apiculata* Benth (canela venado) y *A. niopoides* (Figura 4.5). Las especies asociadas a mayor abertura del dosel fueron: *M. stipitatum*, *P. dubium* y *Ocotea puberula* (Rich.) Nees (laurel guaicá) (Figura 4.5). La especie que estuvo asociada a menor edad de la plantación y menor tiempo desde la última intervención fue *T. micrantha* y,

contrariamente, las especies que estuvieron relacionadas con mayor tiempo desde la última intervención y mayor edad de la plantación fueron *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C Burger, Lanj. & Wess. Boer (ñandipa), *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (laurel amarillo), *Machaerium paraguariense* (isapui pará) y *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (gutambú blanco) (Figura 4.5).

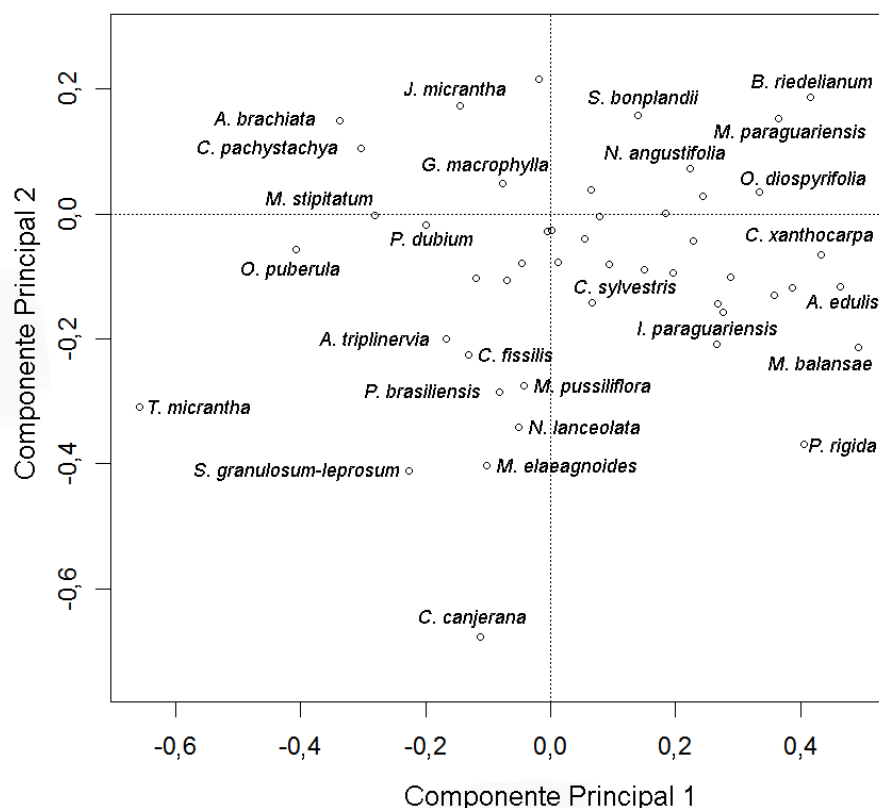


Figura 4.5 Análisis de Componentes principales (ACP) de los renovales 2 (1 cm de DAP > individuos ≤ 5 cm DAP), basado en la frecuencia de especies por plantación halladas en plantaciones de *A. angustifolia* del CAMB mostrando las especies. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

Teniendo en cuenta los renovales 3, en un gradiente conjunto de edad y tiempo de intervención hacia el lado negativo del PC1 quedan las plantaciones de menor edad y con menor tiempo de intervención asociadas con las especies *C. pachystachya*, *J. spinosa*, *T. micrantha* y *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (mora). Por otro lado, hacia el lado positivo del PC1 las especies asociadas a plantaciones con mayor edad y mayor tiempo

desde la última intervención fueron *N. lanceolata*, *Ocotea diospyrifolia* (Meisn.) Mez (laurel ayuí) e *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil (yerba). Además, *C. canjerana*, *J. micrantha*, *C. fissilis*, *B. riedelianum* y *C. sylvestris* estuvieron asociadas a las plantaciones de mayor edad pero menor tiempo desde la intervención (Figura 4.6).

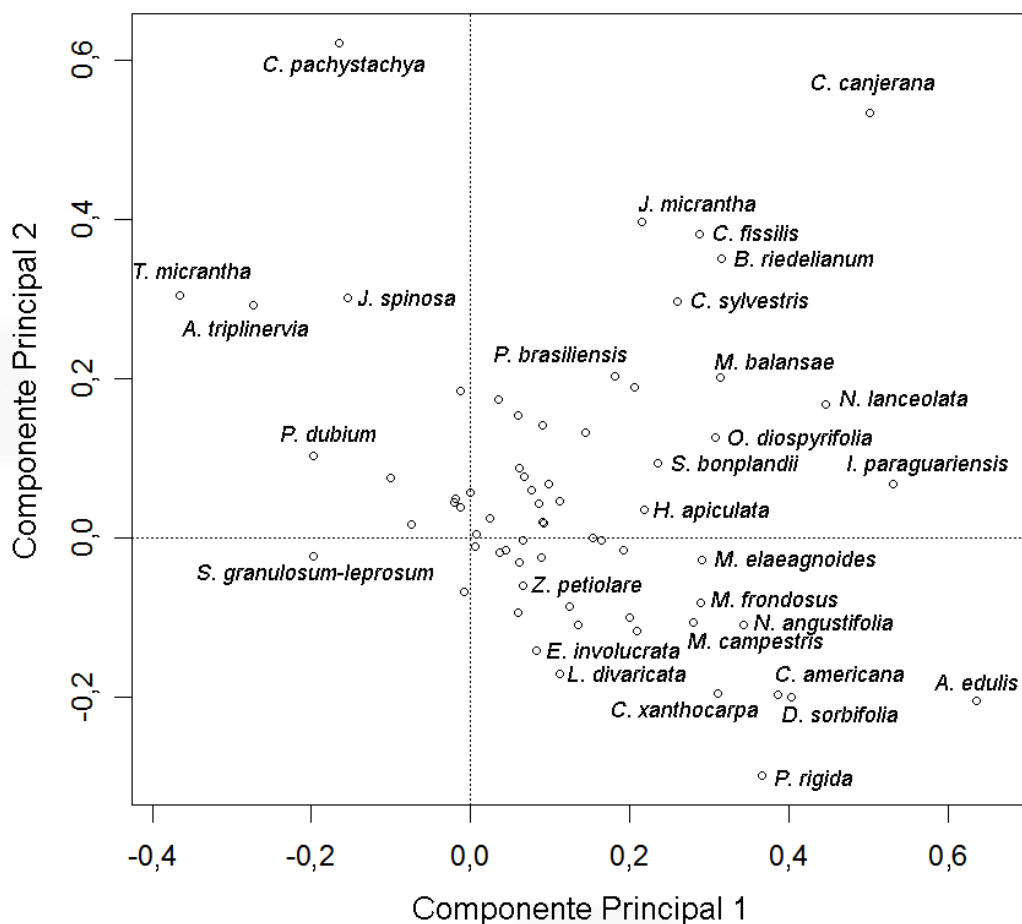


Figura 4.6 Análisis de Componentes principales (ACP) de los renovales 3 (5 cm de DAP < individuos ≤ 10 cm DAP), basado en la frecuencia de especies por plantación halladas en plantaciones de *A. angustifolia* del CAMB, mostrando las especies. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

Teniendo en cuenta el ordenamiento para los árboles, las especies asociadas a plantaciones con menor tiempo desde la última intervención y menor edad fueron *C. canjerana*, *J. spinosa*, *C. pachystachya*, *A. glandulosa* y *Prunus brasiliensis* (Cham. Et Schldtdl.) D. Dietr (persiguero). Las especies asociadas a plantaciones con mayor edad y menor tiempo desde el última intervención fueron: *P. rigida*, *H. balansae*, *H. apiculata*,

Casearia lasiophylla Eichler., *C. decandra*, *Diatenopteryx sorbifolia* Radlk. (maría preta), *Cordia americana* (L.) Gottshling & J.S Mill (guayubira) y *Matayba elaeagnoides* Radlk. (camboatá blanco) (Figura 4.7).

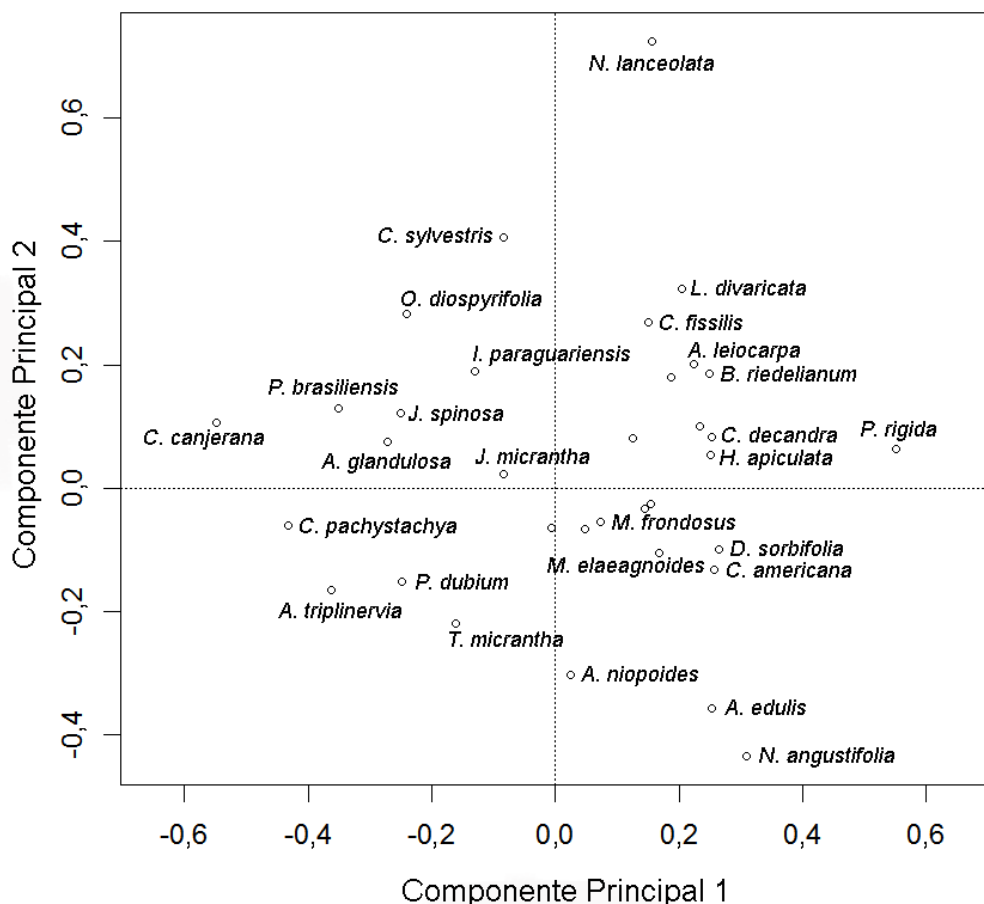


Figura 4.7 Análisis de Componentes principales (ACP) de los árboles (individuos > 10 cm DAP), basado en la frecuencia de especies por plantación halladas en plantaciones de *A. angustifolia* del CAMB, mostrando las especies. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

4.3.3 Análisis del gradiente de composición de especies en las plantaciones y la relación con atributos funcionales

Los gradientes de composición de especies representados por los Componentes Principales de ACP se relacionaron con atributos funcionales en las tres clases de individuos mayores a 1 cm de DAP, sin embargo, los modelos presentaron bajo porcentaje de varianza explicada (Tabla 4.1). De todos estos modelos, el único atributo funcional que presentó un ajuste significativo en relación con el PC1 fue la DM. Excepto para el gradiente

de composición de los renovales 1, las especies con valores más altos de DM estuvieron asociadas a plantaciones de mayor edad. A su vez, para el caso de renovales 3 este atributo también se relacionó con el PC2 que tendió a separar plantaciones de edad similar con diferente tiempo desde la última intervención.

Tabla 4.1. Valor de la varianza explicada y la significancia para los modelos significativos de regresión entre los valores de los Componentes Principales 1 y 2 (CP1 y CP2) del Análisis de Componentes Principales (ACP) de cada tamaño de individuos y los atributos funcionales.

Variable respuesta	R ²	p
CP1 de ACP renovales 2	0,203	0,002
CP1 de ACP renovales 3	0,059	0,041
CP2 de ACP renovales 3	0,101	0,010
CP1 de ACP de árboles	0,126	0,028

Tabla 4.2. Modelos significativos de regresión entre los valores de los Componentes Principales 1 y 2 (CP1 y CP2) del Análisis de Componentes Principales (ACP) de cada tamaño de individuos y la densidad de madera.

Variable respuesta	Parámetro	Valor estimado	Valor de t	P
CP1 de ACP renovales 2	Ordenada al origen	-0,254	-2,877	0,006**
	Densidad de madera	0,451	-3,31	0,002**
CP1 de ACP renovales 3	Ordenada al origen	-0,049	-0,797	0,429
	Densidad de madera	0,195	2,092	0,041*
CP2 de ACP renovales 3	Ordenada al origen	0,223	3,079	0,003**
	Densidad de madera	-0,288	-2,649	0,011 *
CP1 de ACP árboles	Ordenada al origen	-0,228	-2,008	0,054 ,
	Densidad de madera	0,397	2,312	0,028 *

Teniendo en cuenta el gradiente de composición de especies de árboles asociado a plantaciones con la edad (Componente Principal 1) se observó que las especies que presentaron DM menor a 0,5 g/cm³ tuvieron mayor frecuencia en plantaciones de menor edad, mientras que las especies que presentaron DM mayor de 0,5 g/cm³ se hallaron principalmente en plantaciones de mayor edad, con excepción de *C. canjerana* (Figura 4.8). Por otro lado, aunque el ordenamiento para renovales 1, no presentó ningún atributo

significativo que explique la variación de sus ejes, las especies con semilla más pesada tendieron a ser más frecuentes en las plantaciones de mayor edad (Figura 4.9).

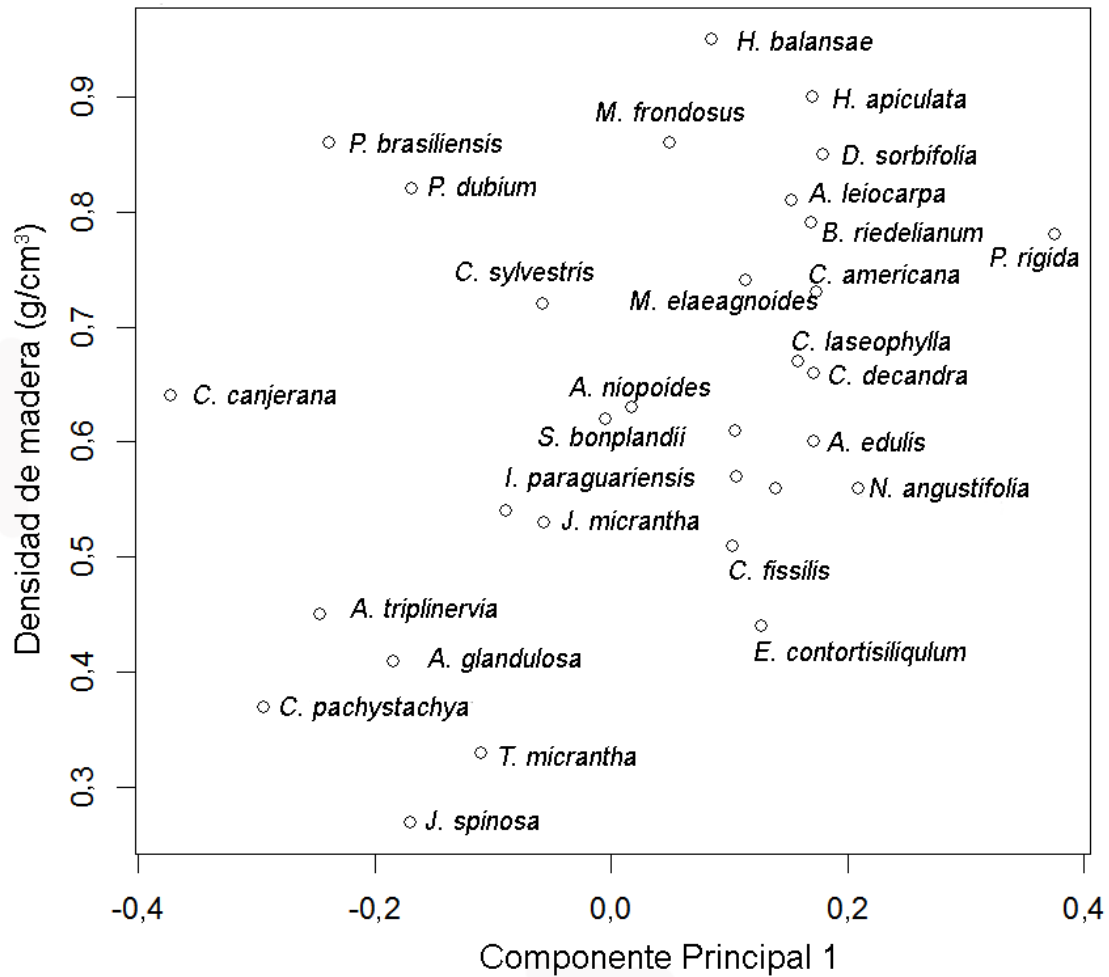


Figura 4.8 Densidad de madera versus los valores de las especies para el Componente Principal 1 del ACP de las especies de árboles. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

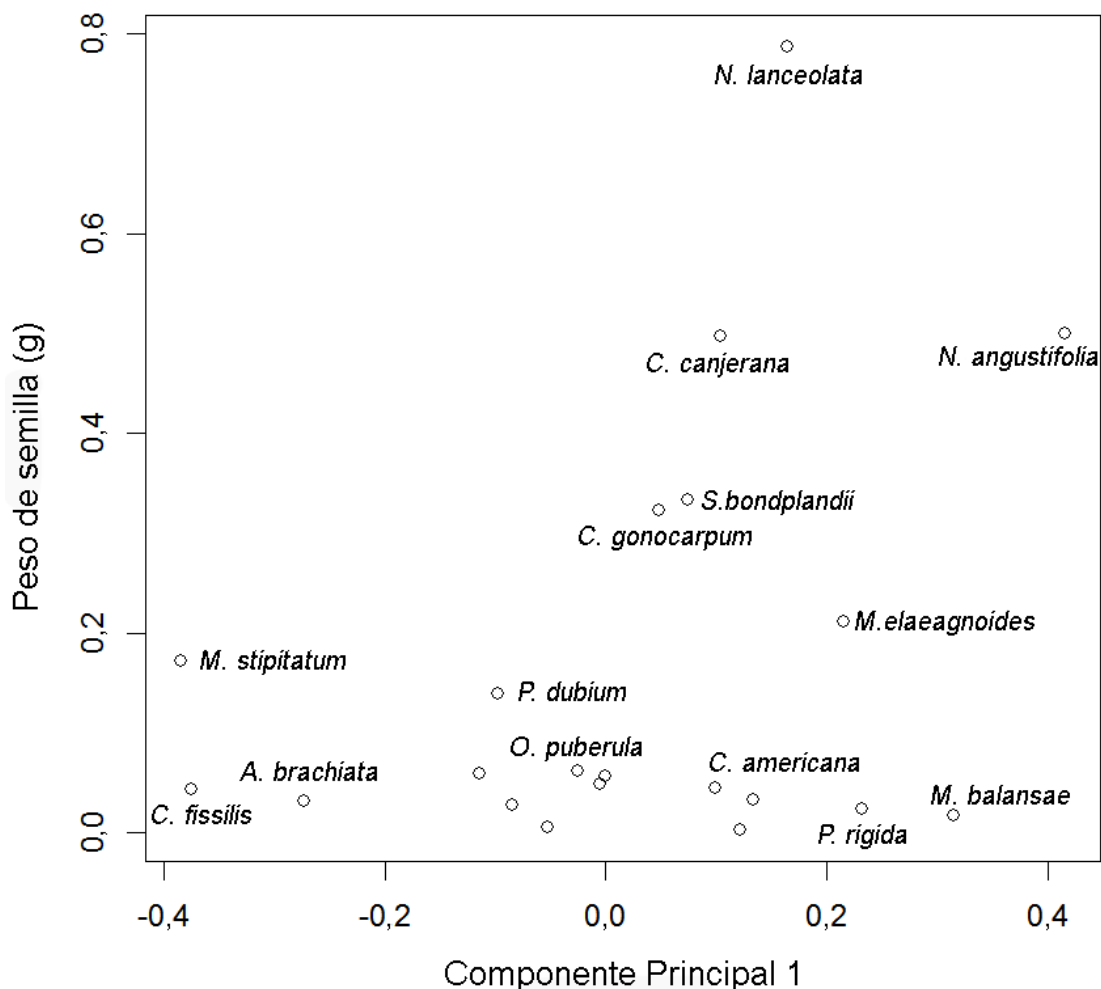


Figura 4.8 Peso de semilla versus los valores de las especies para el Componente Principal 1 del ACP renovales 1. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

4.4 Discusión

4.4.1 Relación entre grupos ecológicos y caracteres funcionales

Las clasificaciones ecológicas de las especies analizadas se corresponden parcialmente con los caracteres funcionales que reflejan diferencias de crecimiento, tolerancia a la sombra, longevidad y estrategias reproductivas, lo cual se encuentra parcialmente de acuerdo con lo planteado en la hipótesis 1. Las diferencias más claras se observan al comparar la densidad de la madera entre las especies que fueron clasificadas como pioneras y el resto de las especies. Sin embargo, existe una amplia superposición entre los valores de estos caracteres considerando a las especies con categorías

intermedias. En este estudio las especies de baja densidad de la madera (menores a $0,4 \text{ g/cm}^3$) y con bajos valores de altura (menor a 15 m) corresponden a especies de mayor crecimiento, más demandantes de luz y menos longevas o también llamadas pioneras de vida corta: *T. micrantha* y *S. granulorum-leprosum* (Vázquez-Yanes 1998, Carvalho et al. 2003). En el otro extremo se encontró sólo una especie (*H. balansae*) que presentó alta densidad de la madera (mayor a $0,8 \text{ g/cm}^3$), alto peso de semilla (1,9 g), la cual es clasificada como climáxica. Por otro lado, la mayoría de las especies fueron clasificadas como secundarias y tienen densidades de madera entre $0,4$ y $0,8 \text{ g/cm}^3$ presentando diferencias en la altura a la madurez y en el modo de dispersión de la semilla. Estos resultados concuerdan con Wright et al. (2003) y Campanello et al. (2011) ya que existe mayor proporción de especies con características intermedias respecto de las que claramente se identifican como pertenecientes a los extremos de las especies pioneras y no pioneras propuesto por Swaine y Whitmore (1988). Además, la superposición entre diferentes compromisos funcionales en el Bosque Atlántico semidecíduo puede deberse a que en esta ecorregión conviven especies características de bosques secos y húmedos (Oyarzabal et al. 2018), que presumiblemente han evolucionado en diferentes condiciones ambientales. Las especies de bosques secos presumiblemente evolucionaron en ambientes con alta radiación y sequía estacional, mientras que las de ambientes húmedos evolucionaron en ambientes sin estacionalidad hídrica pero con menor disponibilidad de radiación en general, por ello tendrían diferente combinación de atributos. Además, en los bosques subtropicales, las especies tienen menores tasas de crecimiento y mayor densidad de madera si se las compara con las de bosques tropicales (Souza et al. 2014).

La asociación parcial entre la densidad de la madera y el peso de las semillas encontrada en el ACP, sugiere que las especies de menor densidad de la madera, y en consecuencia mayor crecimiento, tendieron a presentar semillas livianas propias de especies con características reproductivas de ruderales (Grime 1974). Sin embargo, entre las especies de mayor densidad de la madera, se observó una amplia variación en el peso de las semillas reflejada en la relación del peso de la semilla con el PC2 del ACP. Este resultado sugiere que entre las especies de mayor densidad de la madera, existe una

amplia variación de estrategias reproductivas, coincidiendo con lo propuesto por Forgiarini et al. (2015). La mayoría de las especies estudiadas que pueden alcanzar el dosel superior presentaron semillas livianas y son dispersadas por viento (ej. *P. rigida*), mientras que en los estratos inferiores las especies presentaron mayor peso de semilla y son dispersadas por animales (ej. *Guárea macrophylla* Vahl (cedrillo). En este sentido la dispersión de las especies anemócoras estaría facilitado por su altura (Greene y Johnson 1989), mientras que las especies de los estratos inferiores son las que podrían ser más dependientes de la presencia de animales dispersores.

El uso de la densidad de la madera para caracterizar la historia de vida de árboles tropicales y subtropicales resulta más confiable que otros caracteres, ya que la relación inversa entre la densidad de la madera y el crecimiento y la demanda de luz representa un resultado consistente, tanto en el Bosque Atlántico de Misiones (Campanello et al. 2011, Rodríguez 2015) como en bosques amazónicos (Nascimento et al. 2005) y bosques tropicales en Panamá (Wright et al. 2010, Rüger et al. 2012a). Por otro lado, en árboles tropicales la tolerancia a la sombra es independiente de la altura del árbol (Kooyman y Westoby 2009, Wright et al. 2010). Por ejemplo, en un bosque tropical de Bolivia, donde se estudiaron los anillos de crecimiento de seis especies no pioneras, se observó que entre las especies que forman parte de la estructura del dosel existe una amplia variación en sus estrategias de crecimiento (Brienen y Zuidema 2006). Además, Falster y Westoby (2005) proponen que la altura puede estar asociada a dos gradientes. Uno es el sucesional, en el que las primeras especies que aparecen, alcanzan menor altura a la madurez, presentan menor densidad de madera, son colonizadoras de rápido crecimiento y presentan tejidos poco durables, por ello presentan ciclo de vida más corto que luego son reemplazadas por especies que presentan mayor altura, mayor densidad de madera, y ciclo de vida mas largo. El segundo gradiente, es el que se establece en bosques maduros, con estructura vertical más compleja, donde las especies más bajas son especies del sotobosque mientras que las especies más altas son las que pueden alcanzar el dosel y aprovechar mayor disponibilidad de luz.

4.4.2 Composición de especies en relación con las variables de la plantación y a los atributos funcionales

Las variaciones de la composición de especies se asociaron a variables de la plantación en coincidencia con lo planteado en la hipótesis 2. A su vez, esos gradientes de la composición de especies se relacionaron con variaciones de los atributos funcionales en acuerdo con lo planteado en la hipótesis 3, aunque con un grado bajo de variación explicada. En los árboles, renovales 2 y renovales 3, el gradiente de composición de las especies que fue asociado a la edad de las plantaciones se relacionó sólo con la densidad de madera reflejando un gradiente en términos de adquisición de recursos. Por otro lado, aunque las variaciones de composición en los individuos menores de 1 cm de DAP (renovales 1) no fueron significativas, las semillas más pesadas se encontraron en plantaciones de mayor edad.

T. micrantha y *S. granulosum-leprosum* estuvieron asociadas a plantaciones de menor edad y con menor tiempo desde la última intervención. *T. micrantha* es una especie de alta demanda de luz (intolerante a la sombra) (Carvalho et al. 2003), de vida corta y exhibe una rápida respuesta a la ocurrencia de disturbios que ocasionan una reducción de la cobertura del dosel (Vázquez-Yanes 1998). Además, posee semillas pequeñas que pueden permanecer en el banco de semillas (Dalling et al. 1997), pero también puede ser dispersada por variedad de aves (Trejo 1976). Otras especies con mayor frecuencia en plantaciones de menor edad y menor tiempo desde la última intervención fueron *C. pachystachya* y *Alchornea* spp., las cuales tienen características similares a las mencionadas anteriormente, pero alcanzan mayores alturas (entre 15-25 m) y podrían ser más longevas. Por ejemplo, *C. pachystachya* fue la única especie pionera que se encontró en estadios sucesionales avanzados del Bosque Atlántico de Paraguay (Kammesheidt 1998). Por otro lado, *A. edulis*, *S. bonplandii*, *Eugenia* spp. presentaron mayor frecuencia en plantaciones de mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención, estas especies presentan alturas menores que 20 m, pero presentan densidad de madera mayor que *T. micrantha* y *S. granulosum-leprosum* y son especies que caracterizan el estrato

arbóreo inferior de bosques maduros (Sruur et al. 2009). La mayor presencia de estas especies en plantaciones de mayor edad podría indicar una diferenciación estructural en las plantaciones, probablemente similar a lo que ocurre en bosques de regeneración avanzada.

En el presente estudio las especies *C. canjerana*, *C. fissilis*, *J. micrantha*, *N. lanceolata*, que presentan densidad de madera intermedia, presentaron mayor frecuencia en plantaciones de mayor edad, pero con menor tiempo desde la última intervención. En algunas de estas especies, se ha demostrado que tienen capacidad de aclimatarse a nuevas condiciones de radiación, ajustando características hidráulicas y fotosintéticas, presentando tasas de crecimiento mayores que especies con mayor densidad de madera (Campanello et al. 2008, Moretti et al. 2019). Esto puede estar indicando que estas especies pueden responder a un disturbio, ya sea ocasionado por un claro en el bosque de forma natural o por las aberturas del dosel provocadas por las intervenciones silvícolas. Además, *C. canjerana* es una especie que tiene alta capacidad de rebrote y propagación vegetativa, y ha sido asociada a disturbios en Bosque Atlántico de Paraguay (Zanini et al. 2014). Por otro lado, especies del dosel con densidad de madera alta (ej. *P. rigida*, *H. balansae*, *D. sorbifolia* y *M. frondosus*) aumentaron claramente su frecuencia con la edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención.

Se propone un modelo conceptual que tiene como objetivo reunir los resultados empíricos aquí expuestos con los datos teóricos discutidos (Figura 4.10). La densidad de la madera (asociada al eje x) está relacionada a un gradiente de tolerancia a la sombra, mientras que la altura de la planta (asociada al eje y) relacionada con el acceso a la luz. Pero además, entre las especies de mayor altura hay mayor proporción de especies dispersadas por viento y entre las especies que alcanzan menor altura hay mayor proporción de especies dispersadas por animales. En este estudio los atributos funcionales densidad de madera, la altura y el peso de semilla se utilizaron para identificar diferencias cuantitativas entre los grupos ecológicos discretos interpretables en términos de requerimientos para la regeneración dentro de las plantaciones de *A. angustifolia*. La

obtención de estos datos desde la bibliografía, en lugar de la utilización de datos locales, implica una pérdida de exactitud, sin embargo, permite evaluar un número grande de especies. Además, las diferencias entre especies en la tolerancia a la sombra y su capacidad de aclimatación también pueden estar relacionadas con atributos foliares como el área foliar específica (Campanello et al. 2011). Es posible que la variación de especies que no fue captada por la densidad de madera pueda explicarse parcialmente por este carácter. En el capítulo siguiente de esta tesis se presentan valores de crecimiento de un número menor de especies y se analizan la relación con estos atributos funcionales y valores de área foliar, área foliar específica y concentración en hojas obtenidos de hojas cosechadas en el CAMB.

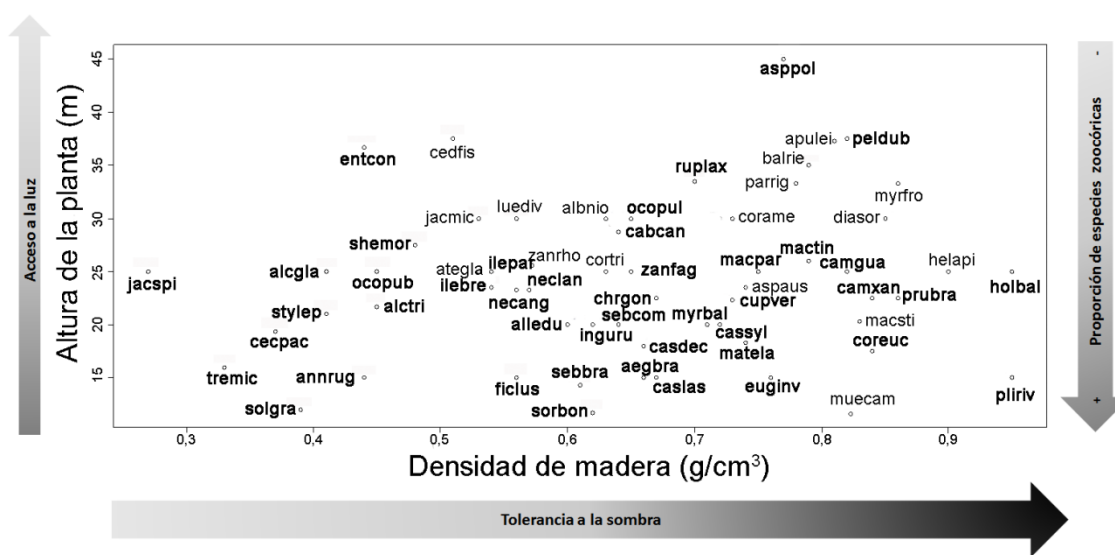


Figura 4.10 Síntesis y modelo conceptual basado en la densidad de madera y altura a la madurez para 61 especies arbóreas estudiadas en plantaciones de *A. angustifolia* del Bosque Atlántico semi-deciduo de Misiones, Argentina. Las especies que están en negrita presentan dispersión zoocórica. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A al final de este capítulo.

4.5 Conclusiones y consideraciones generales

Las clasificaciones de las especies en grupos ecológicos definidos en clases discretas se corresponden parcialmente con los atributos funcionales analizados, densidad de madera, peso de semilla y altura. Las mayores diferencias en los atributos funcionales se encuentran entre las especies clasificadas como pioneras y las clasificadas como

climáticas, sin embargo, la mayoría de las especies analizadas presentan valores intermedios de estos atributos. La correspondencia entre las clasificaciones y los atributos detectada por la prueba de Mantel sugiere que las especies difieren en la combinación de los atributos más que en los atributos considerados individualmente. El uso de otro tipo de atributos funcionales podría ser necesario para encontrar diferencias dentro de las especies que se encuentran en el intermedio del gradiente.

La densidad de madera fue el atributo funcional que estuvo relacionado con el gradiente de composición asociado a la edad de las plantaciones, lo que sugiere que ese atributo permite diferenciar especies que pueden establecerse y crecer en sitios con distinta disponibilidad de recursos. Además, en estas plantaciones de *A. angustifolia* se encontraron especies que pueden alcanzar diferentes alturas, reflejando diferencias en la estructura vertical. Por lo que, la densidad de madera junto con la altura permitió entender la diferenciación composicional en las plantaciones, en términos de tolerancia a la sombra y posición de las especies en el dosel. Analizar la respuesta de la supervivencia y crecimiento de las especies teniendo la edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención y relacionarla con atributos funcionales, permitirá comprender mejor los patrones aquí descritos.

Apéndice 4A. Familia, nombre científico y código de especies utilizados en los Análisis de Componentes Principales *especies presentes en al menos tres plantaciones.

Familia	Especie	Código	Renovales 1	Renovales 2	Renovales 3	Árboles
Annonaceae	<i>Annona neosalicifolia</i> H.Rainer	rolsal			*	
Annonaceae	<i>Annona rugulosa</i> (Schltdl.) H.Rainer	annrug		*	*	
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A.DC.	tabcat			*	
Apocynaceae	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	asppol		*		
Aquifoliaceae	<i>Ilex brevicuspis</i> Reissek	ilebre	*	*	*	
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil	ilepar		*	*	*
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyer. & Frodin	schmor			*	
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottshling & J.S Mill	corame	*	*	*	*
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	coreca			*	
Boraginaceae	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell) Arráb. Ex Steud	cortri		*	*	
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC	jacspi		*	*	*
Celtidaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	tremic	*	*	*	*
Euphorbiaceae	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. Ssp. Iricurana (Casar.) Secco	alcgla		*	*	*
Euphorbiaceae	<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll. Arg.	alctri		*	*	*
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	sebbr		*	*	*
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & Downs	sebcom		*	*	
Fabaceae	<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart.	albnio	*	*	*	*
Fabaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J. F. Macbr	apulei			*	*
Fabaceae	<i>Ateleia glazioveana</i> Baill.	atglaz	*	*	*	
Fabaceae	<i>Enterolobium contortisiliquulum</i> (Vell.) Morong.	entcon			*	*
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	holbal			*	*
Fabaceae	<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	jacmic		*	*	*
Fabaceae	<i>Muelleria campestris</i> (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	mue cam	*	*	*	
Fabaceae	<i>Machaerium paraguariense</i> Hassl.	macpar		*	*	
Fabaceae	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel.	macsti	*	*	*	

Fabaceae	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemao.	myrfro	*	*	*	*
Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan.	parrig	*	*	*	*
Fabaceae	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub	peldub	*	*	*	*
Lamiaceae	<i>Aegiphila brachiata</i> Vell.	aegbra	*	*		
Lauraceae	<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrad.) Nees & Mart.	necang	*	*	*	*
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart.	neclan	*	*	*	*
Lauraceae	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	ocodyo		*	*	*
Lauraceae	<i>Ocotea lancifolia</i> (Schott) Mez	ocolan			*	
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	ocopub	*	*	*	
Melastomataceae	<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	micpus	*	*		
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart	cabcan	*	*	*	*
Meliaceae	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedfis	*	*	*	*
Meliaceae	<i>Guárea macrophylla</i> Vahl.	guamac		*	*	
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	triele	*	*	*	
Moraceae	<i>Ficus luschnathiana</i> (Miq.) Miq.	ficlus			*	
Moraceae	<i>Myrsine balansae</i> (Mez) Otegui.	myrbal	*	*	*	
Moraceae	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C Burger, Lanj. & Wess. Boer	sorbon	*	*	*	*
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg.	camxan	*	*	*	
Myrtaceae	<i>Eugenia involucrata</i> DC.	euginv			*	
Myrtaceae	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess. var. pyriformis	eugpyr			*	
Nyctaginaceae	<i>Pisonia zapallo</i> Griseb. var. zapallo	pizzap				*
Palmae	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (cham.) Glassman	syarom			*	*
Polygonaceae	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	ruplaxi		*	*	
Rosaceae	<i>Prunus brasiliensis</i> (Cham. Et Schldtdl.) D. Dietr	prubra		*	*	*
Rutaceae	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	balrie		*	*	*
Rutaceae	<i>Helietta apiculata</i> Benth.	helapi		*	*	*
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. ssp. fagara	zanfag			*	
Rutaceae	<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul.	zanpet			*	

Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	zanrho		*		
Salicaceae	<i>Banara parviflora</i> (A. Gray) Benth	banpar			*	
Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i> Clos.	bantom			*	
Salicaceae	<i>Casearia decandra</i> Jacq.	casdec		*		*
Salicaceae	<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler.	caslas		*	*	*
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw. var. <i>sylyvestris</i>	cassyl		*	*	*
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil, A. Juss. Cambess) Hieron. Ex Niederl.	alledu	*	*	*	*
Sapindaceae	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	cupver		*	*	
Sapindaceae	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	diasor			*	*
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	matela	*	*	*	*
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	chrgon	*	*	*	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	ghrmar		*	*	
Simaroubaceae	<i>Picrasma crenata</i> (Vell.) Engl	piccre			*	
Solanaceae	<i>Solanum granulosum-leprosum</i> Dunal	solgra		*	*	
Solanaceae	<i>Cestrum laevigatum</i> Schltldl.	ceslae		*		
Solanaceae	<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil.	solpse			*	
Symplocaceae	<i>Symplocos celastrinea</i> Mart. ex Miq.	symcel			*	
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i> Mart. Zucc.	luediv			*	
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul.	cecpac		*	*	*

Apéndice 4B. Atributos funcionales por especie. A: Altura a la madurez (m). PS: Peso de semilla (g). DM: Densidad de madera (g/cm^3). *El primer valor es el valor promedio del valor del atributos si se conto con mas de una fuente, el segundo valor es el desvío estándar. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A.

Código	A (m)*	PS (g)	DM(g/cm^3)*
aegbra	15,0	0,031	0,66
albnio	30,0 ±5	0,028	0,63 ±0,01
alcgla	25,0	0,051	0,41 ±0,04
alctri	21,7 ±2,89	0,022	0,45 ±0,02
alledu	20,0 ±0,00	0,033	0,6
annrug	15,0	0,351	0,44
apulei	37,3 ±6,80	0,062	0,81 ±0,01

aspaus	23,5	0,171	0,74
asppol	45,0 ±5	0,175	0,77 ±0,06
ategla	25,0	0,059	0,53 ±0,00
balried	35,0 ±0,00	0,400	0,79 ±0,09
cabcan	28,7 ±5,50	0,498	0,64 ±0,10
camgua	25,0	0,048	0,82
camxan	22,5 ±3,53	0,056	0,84 ±0,03
casdec	18,0	0,213	0,66
caslas	15,0	0,048	0,67
cassyl	20,0	0,008	0,72
cecpac	19,3 ±5,13	0,001	0,37 ±0,06
cedfis	37,5 ±3,53	0,043	0,51 ±0,04
chrgon	22,5 ±3,53	0,323	0,67 ±0,10
corame	30,0	0,045	0,73 ±0,05
coreca	17,5 ±3,53	0,185	0,84 ± 0,44
cortri	25,0 ±5	0,038	0,63
cupver	22,3 ±2,52	0,294	0,73
diasor	30,0 ±7,07	0,078	0,85 ±0,15
entcon	36,7 ±5,77	0,206	0,44 ± 0,08
euginv	15,0	0,143	0,76
ficlus	15,0	0,000	0,56 ±0,20
helapi	25,0 ±0,00	0,020	0,9 ±0,06
holbal	25,0 ±0,00	1,941	0,95 ±0,14
ilebre	23,5 ±2,12	0,003	0,54
ilepar	25,0 ±7,07	0,008	0,54
inguru	20,0	1,428	0,62
jacmic	30,0	0,008	0,53 ±0,05
jacspi	25,0 ±7,07	0,035	0,27
muecam	12,0	0,8	0,81
luediv	30,0 ±5,53	0,004	0,56
macpar	25,0 ±0,00	0,323	0,75 ±0,09
macsti	20,3 ±4,51	0,172	0,83 ±0,02
mactin	26,0	0,003	0,79
matela	18,3 ±2,89	0,211	0,74 ±0,01
myrbal	20,0	0,017	0,71
myrfro	33,3 ±2,89	0,049	0,86 ±0,05
necang	23,3 ±2,88	0,500	0,56 ±0,05
neclan	23,3 ±2,89	0,788	0,57 ±0,04
ocopub	25,0 ±0,00	0,062	0,45 ±0,03
ocopul	30,0	0,207	0,65
parrig	33,3 ±2,88	0,024	0,78
peldub	37,5 ±3,53	0,139	0,82 ±0,11

pliriv	15,0	0,001	0,95
prubra	22,5 ± 3,53	0,238	0,86 ± 0,10
ruplax	33,5 ± 2,12	0,053	0,7
schmor	27,5 ± 3,53	0,037	0,48 ± 0,06
sebbra	14,3 ± 6,02	0,172	0,61 ± 0,09
sebcom	20,0	0,018	0,64
solgra	12,0	0,010	0,39 ± 0,02
sorbon	11,7 ± 3,51	0,333	0,62
stylep	21,0 ± 3,60	0,132	0,41 ± 0,01
tremic	16,0 ± 5,66	0,006	0,33 ± 0,11
zanfag	25,0	0,019	0,65
zanrho	25,5 ± 3,53	0,014	0,57

Apéndice 4C. Grupo ecológico por especie. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 4A

Código	Pionera	Secundaria inicial	Secundaria tardía	Climax	Fuente
aegbra	1	1	0	0	1
albno	1	1	0	0	1
alcgla	0	1	0	0	1, 2, 3
alctri	0	1	0	0	1
alledu	0	1	1	0	1,2,3
annrug	0	1	0	0	1
apulei	0	1	1	0	1, 2
aspaus	0	0	1	0	1
asppol	0	0	1	1	1,2,3
ategla	1	0	0	0	1
balried	0	0	1	0	1,2,3
cabcan	0	1	1	0	1,2
camgua	0	0	1	0	1
camxan	0	0	1	0	1
casdec	0	0	1	0	1,2
caslas	0	0	0	1	1
cassyl	0	0	1	0	1
cecpac	1	0	0	0	1,2,3
cedfis	0	1	1	0	1,3
chrgon	0	0	1	0	1, 2
corame	0	1	1	0	1,2,3
coreca	0	1	1	0	1,2,3
cortri	0	1	1	0	1,2,3
cupver	0	0	1	0	1,2
diasor	0	0	1	0	1,2

entcon	1	1	0	1	1,2,3
euginv	0	1	0	0	1
ficlus	0	1	1	0	1
helapi	0	1	1	0	1
holbal	0	0	0	1	1,2,3
ilebre	0	1	1	0	1,2
ilepar	0	0	0	1	1
inguru	1	0	0	0	1
jacmic	0	1	0	0	1,4
jacspi	1	0	1	0	1,2,3
muecam	0	1	1	0	1
luediv	0	1	1	0	1,2,3
macpar	0	0	1	0	1,2
macsti	0	0	1	0	1,2,3
mactin	0	1	0	0	1,2,3
matela	0	0	1	0	1,2
myrbal	0	1	0	0	1
myrfro	0	1	1	0	1,2,3
necang	0	1	1	0	1,2,3
neclan	0	0	1	0	1,2
ocopub	0	1	0	0	1
ocopul	0	0	1	0	1,2
parrig	1	1	1	0	1,2,3
peldub	0	1	0	0	1,2
pliriv	0	0	0	1	2
prubra	0	1	0	0	1
ruplax	0	0	1	0	1
schmor	1	1	1	1	1,2
sebbra	0	1	0	0	1,2
sebcom	0	1	0	0	1,2
solgra	1	0	0	0	1
sorbon	0	0	0	1	1,2
stylep	0	0	1	0	1
tremic	1	0	0	0	1,2,3
zanfag	0	0	1	0	1
zanrho	1	1	0	0	1

*Autores: 1: Carvalho (2003), 2: Das Chagas e Silva and Soares-Silva (2000) y 3: Ferretti (1995).

Capítulo 5 Crecimiento, supervivencia y atributos funcionales en renovales de especies de árboles debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia*

5.1 Introducción

5.1.1 Antecedentes

Los principales moduladores del crecimiento de la regeneración arbórea son la competencia y la distribución de los recursos dentro del bosque (Coates et al. 2003, Kobe 2006). En renovales de especies arbóreas en Misiones, la disponibilidad de luz es el factor más importante que determina el crecimiento y supervivencia, y esto ha sido estudiado mayormente en renovales creciendo en bosques nativos (Campanello 2004, Villagra 2013). En plantaciones comerciales las intervenciones silvícolas cambian la disponibilidad de recursos y las relaciones competitivas (Battaglia 2002, Coates 2003, Sprugel et al. 2009), por ejemplo, la disponibilidad de luz está afectada por la aplicación de las intervenciones silvícolas como los raleos (Trentini et al. 2017). Además, la estructura vertical, horizontal y distribución espacial de los árboles dentro de las plantaciones pueden incidir en los niveles de luz que llegan al sotobosque de la plantación, tal como incide en los bosques nativos (Kohyama et al. 2015).

Por otro lado, las diferencias entre especies en su respuesta a las condiciones de crecimiento en el bosque nativo y en las plantaciones pueden caracterizarse como diferentes estrategias de historia de vida. La teoría de estrategias de historia de vida explica cómo diferencias en la asignación de recursos a distintos órganos se traduce en diferencias de crecimiento, supervivencia, reproducción y dispersión (Westoby et al. 2002). A nivel global, se ha reconocido, que diferentes atributos reflejan las estrategias de historias de vida de las plantas, como ser las tasas demográficas, aptitud reproductiva y capacidad para aprovechar recursos después de un disturbio (Westoby 1998, Kunstler et al. 2016, Rüger et al. 2018) y con ello comprender el gradiente de las estrategias de las especies con crecimiento rápido y especies con crecimiento lento, también planteado

como adquisición de recursos *versus* tolerancia al estrés (Grime 1977, Grime y Pierce 2012, Reich 2014). Las especies con estrategias adquisitivas se desarrollan en ambientes con alta disponibilidad de recursos debido a que presentan una baja inversión en tejidos durables, pero una alta tasa de retorno, mientras que las especies con estrategias conservativas pueden desarrollarse en ambientes con baja disponibilidad de recursos ya que presentan mayor inversión en tejidos durables y el retorno es más lento (Wright et al. 2004, Reich et al. 2014). Por ejemplo, las especies con mayor área foliar específica, presentan baja inversión estructural reflejada en un menor contenido de materia seca foliar y una menor dureza, además presentan altas tasas de fotosíntesis y respiración, como también, presentan una alta concentración de nutrientes en las hojas (nitrógeno y fósforo) (Reich et al. 1999, Niinemets 2001, Wright et al. 2004, Poorter y Bongers 2006). Esta combinación de características las hace vulnerables al ataque de herbívoros (Coley et al. 1983). En el otro extremo, las especies que tienen bajos valores de área foliar específica, presentan baja concentración de los mismos nutrientes, y una mayor inversión en estructuras foliares que incrementan la longevidad de la hoja y la hacen más resistente frente a los herbívoros (Coley et al. 1983, Westoby 1998, Reich et al. 1999). Por otro lado, las especies con baja densidad de la madera, invierten los recursos adquiridos en un rápido crecimiento con baja inversión en compuestos resistentes a los herbívoros y experimentan altas tasas de mortalidad (Enquist et al. 1999), mientras que las especies con mayor densidad de la madera presentan menores tasas de crecimiento (Poorter et al. 2008, Kunstler et al. 2016), mayor estabilidad mecánica (van Gelder et al. 2006) y experimentan menores tasas de mortalidad (Putz et al. 1983, Hacke et al. 2001, Augspurger y Kelly 1984). En condiciones de baja disponibilidad de recursos, la selección favorece el almacenamiento y desarrollo de defensas, como estrategia de acumulación y conservación de los mismos (Kitajima 1996). En este sentido, las especies con densidades de madera intermedias, tienen mayor capacidad para aclimatarse a situaciones fluctuantes (Campanello et al. 2008) por lo que pueden aprovechar las nuevas condiciones generadas luego de un disturbio.

Además, se ha propuesto que las tasas intrínsecas de crecimiento de especies diferentes deberían ser comparadas al mismo tamaño y disponibilidad de luz, ya que, las especies pioneras pueden tener altas tasas de crecimiento porque se desarrollan principalmente en claros donde reciben mayor luz o porque tienen un crecimiento intrínseco mayor o ambas características (Rüger et al. 2012b). Además, se ha observado que las especies con historias de vida conservativas, que tienen bajas tasas de crecimiento y alta tolerancia a la sombra tienen poco aumento del crecimiento como respuesta a la disponibilidad de luz (Strauss-Debenedetti y Bazzaz 1996, Valladares y Niimements 2008). En Misiones se encontró que el crecimiento de renovales de árboles nativos en plantaciones de *Pinus taeda* L (pino) respondió positivamente a la abertura del dosel solo para las especies de rápido crecimiento (Ritter 2017). Sin embargo, no se sabe cómo se relaciona esa respuesta con atributos funcionales de esas especies ni cómo podrían responder en plantaciones con características diferentes como las de *Araucaria angustifolia*

5.1.2 Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este capítulo fue evaluar el crecimiento y supervivencia de individuos de especies de árboles establecidos debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* agrupados a través de atributos funcionales que reflejen características de historia de vida de las especies.

Los objetivos específicos fueron:

Determinar el crecimiento, supervivencia y reclutamiento de renovales de especies de árboles que regeneraron espontáneamente en plantaciones que representan un gradiente de condiciones de manejo definido por la edad y el tiempo desde la última intervención.

Determinar el área foliar (AF), el área foliar específica (AFE) y la concentración de nitrógeno, fósforo y potasio foliar (N, P y K) para estas mismas especies.

Analizar si el crecimiento de estos mismos renovales se relaciona con atributos funcionales que han sido reconocidos como indicadores de estrategias adquisitivas-conservativas (AFE, AF, N, P, K, DM, A y PS).

Determinar grupos de especies en función de los atributos nombrados y analizar si los grupos de especies presentan diferencias en crecimiento en relación a la edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención.

Hipótesis 1 y predicciones. Las diferencias de crecimiento y supervivencia entre las especies dependen de sus atributos funcionales. Se espera que las especies que presentan atributos funcionales con bajo costo de construcción (menor DM y A, mayor AFE, AF, N, P y K) presentarán mayores valores promedio de crecimiento y menores valores supervivencia que las especies que presentan atributos funcionales con alto costo de construcción (mayor DM y A y menor AFE, AF y nutrientes).

Hipótesis 2 y predicciones. La disponibilidad de recursos disminuye con la edad de la plantación y con el tiempo desde la última intervención por lo que especies agrupadas por sus atributos funcionales en adquisitivas, intermedias y conservativas responderán de diferente manera a estas variables. Se espera que las especies adquisitivas disminuyan el crecimiento y la supervivencia más acentuadamente que las especies intermedias y las conservativas en plantaciones con mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención.

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Crecimiento y supervivencia

En el CAMB, en julio del año 2015, se instalaron parcelas permanentes para medir el crecimiento y la supervivencia de renovales arbóreos en el sotobosque de diez plantaciones de *A. angustifolia*. Las diez plantaciones seleccionadas representaron un gradiente de distinta edad y tiempo desde la última intervención (Tabla 5.1). Previamente, se eligieron las especies más frecuentes que regeneraron en el sotobosque de las plantaciones de *A. angustifolia* y que además representan un gradiente de

comportamiento ecológico según los análisis anteriores (capítulo 4). En cada plantación, se marcaron individuos de árboles de las especies seleccionadas que presentaran entre 1-10 cm de DAP. Se midieron como máximo cinco individuos de la misma especie en cada plantación, los cuales estuvieron al menos a tres metros de distancia entre sí. Cada individuo se rotuló con una chapa, se marcó con aerosol y se registró su ubicación mediante un Sistema de Posicionamiento Geográfico (GPS). A los individuos más chicos (1-5 cm de DAP), se le sujetó la chapa a un alambre que se les colocó alrededor del tallo y el DAP se midió teniendo una referencia fija a 1,30 m del suelo y se marcó el perímetro del tallo con un marcador indeleble blanco. En los individuos mayores (5-10 cm de DAP), la chapa se le colocó mediante un clavo a 1,30 m desde el suelo y el DAP se midió por encima del clavo. Luego de dos años y finalizada la estación de crecimiento (julio del 2017) se remidieron los individuos marcados: se registró el DAP, y si estaba vivo o muerto. Se consideraron muertos a aquellos individuos que se encontró algún resto que permitiera reconocer la marca o la chapa. Debido a que las remediciones se hicieron con calibre forestal y/o cinta diamétrica se puso énfasis en repetir las mediciones exactamente en los lugares marcados, con el fin de reducir errores de muestreo.

Además, en julio del 2015 se seleccionaron un subconjunto de cuatro plantaciones donde se realizaron parcelas de 10 x 50 m, en las cuales se marcaron todos los individuos entre 1-5 cm de DAP. En julio del 2017, se realizó la remediación en donde se anotó la especie de los individuos que estuvieran en el rango de 1-5 cm de DAP que no estuvieran marcados y se los consideró como un ingreso a la clase (individuo reclutado). Se registró el número y especie de los reclutamientos.

Tabla 5.1 Características de las plantaciones donde se midió el crecimiento y la supervivencia de renovales de especies arbóreas (CAMB). *Plantaciones que también se registró el reclutamiento.

Plantación	Edad al 2017 (años)	Última intervención al 2017 (años)
J-3*	15	3
J-4	19	4
J-1	21	1
I-6*	39	6
M-32*	58	32
M-6*	61	6
M-4	68	4
M-32	69	32
M-3	59	3
M-6b	59	6

5.2.2 Medición de área foliar específica, área foliar y concentración de nutrientes

Para la medición de área foliar específica (AFE), área foliar (AF) y contenido foliar en hojas se siguió el protocolo de Cornelissen et al. (2003). Alrededor de las parcelas permanentes, se realizaron transectas para buscar como mínimo cinco individuos de las mismas especies seleccionadas para crecimiento y supervivencia. Para escoger los individuos se tuvo en cuenta que: (1) estuvieran dispersos en la plantación, por lo que no se colectaron hojas de aquellos individuos que estuvieran al lado, con un máximo 3 de individuos de una misma especie en una misma plantación, y que (2) los individuos presentaran entre 5 a 10 cm de DAP, que estuvieran sanos y lo más iluminados posible. De cada individuo se colectaron al menos dos hojas. Se buscaron hojas sanas, expandidas y que estuvieran expuestas a la luz. Sin embargo, esto no pudo alcanzarse para el 100% de las especies debido a que muchos individuos se encontraron debajo del dosel. Para alcanzar las hojas, se utilizó una pértiga de 10 m. Las hojas se colectaron en bolsa plástica con su correspondiente rótulo. El mismo día de ser colectadas se escanearon y pesaron en fresco con balanza de precisión. Luego de escaneadas se volvieron a guardar en bolsas plásticas en heladera y se transportaron en una conservadora. Se colectaron como mínimo dos hojas de 128 individuos pertenecientes a 25 especies. En gabinete se descartaron las hojas enfermas. En caso de contar con hojas de diversos tamaños se eligió la mayor, la del tamaño medio y la menor. A las hojas compuestas, se les saco el raquis tanto para calcular

área foliar como para el análisis de nutrientes pero se les dejó el raquídeo. En el caso de las pinnaticompuestas se escanearon solo los foliolulos de un folíolo (*Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart (anchico blanco), *Holocalyx balansae* Micheli (alecrín), *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan (anchico colorado), *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub. (caña fístula)), por lo que para estimar el área total de la hoja se multiplicó dicha área por la cantidad de folíolos. En los casos en que los tamaños de los foliolulos no fueran similares se escogió el mayor y el menor y se contaron por separado para hacer la estimación, para luego calcular el promedio. Por otro lado, para el caso de *Cecropia pachystachya* Trécul (ambay), que es una especie que presenta hojas grandes palmadas, las hojas fueron más grandes que el tamaño del escáner, por lo que se dividió la lámina foliar y se procedió a escanear cada partición. Luego, para obtener el área foliar se sumaron todas las divisiones pertenecientes a una misma hoja (Cornelissen et al. 2003).

Posteriormente, se calculó el área foliar a través de las imágenes escaneadas utilizando el programa Image Tool 3.00 software, desarrollado por la Universidad de Texas Health Science en San Antonio (UTHSCSA 2002). Es decir, se estimó el área foliar fresca de la lámina proyectada. El valor se expresó en cm^2 . Para obtener la masa seca primero se colocó el material foliar en una estufa a 60°C durante 48 h y luego se la pesó con balanza de 0,1 g de precisión (PB1502 Metler Toledo). El área foliar específica (AFE: m^2/kg) se calculó dividiendo el AF por la masa seca de la misma.

Se calculó concentración de nitrógeno (N), potasio (K) y fósforo (P) foliar por especie. Para ello se utilizó el material foliar seco en los cuales se calculó AFE, pero se juntó todas las hojas provenientes de los individuos de la misma especie y se lo trituró en un molino de mesa tipo Wiley con una malla de 500 micrones. Se envió al laboratorio de Servicios Analíticos de Suelos de Plantas y Ambientes de Bahía Blanca (CERZOS-CONICET-UNS) con el fin de determinar las concentraciones de N, K y P. Las determinaciones de N se realizaron por el método semi-micro Kjeldahl. Los otros nutrientes (K y P) se determinaron mediante una digestión ácida de la muestra y lectura por espectrometría de emisión por plasma inducido. El AFE, AF y la concentración de nutrientes en hojas (N, P y

K) se calcularon sin el pecíolo. Además, se utilizaron las mismas citas para obtener los valores de densidad de madera (DM), peso de semilla (PS) y altura (A) que se utilizaron en el capítulo 4 de esta tesis (apéndice 5A).

5.2.3 Análisis de los datos

Para los atributos foliares medidos en campo, se llevaron a cabo análisis descriptivos mediante medidas de tendencia central y variabilidad, así como la asociación entre atributos mediante la correlación de Pearson. Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de reducir el número de variables utilizadas para describir los atributos foliares. Se consideraron los valores promedio por especie de AF y AFE y la concentración total por especie N, P y K. Debido a que las variables estuvieron expresadas en diferentes unidades se llevó a cabo una estandarización de los datos previamente a realizar los análisis.

Luego, en base a estos resultados, se designaron: especies “adquisitivas” a las especies que presentaron mayor concentración de nutrientes, mayor AF o AFE pero menor DM; especies “intermedias” a las especies que presentaron valores intermedios entre los extremos; y especies “conservativas” a las especies que tuvieron menor concentración de los tres nutrientes, menores valores de AF y AFE y valores más altos de DM.

Para analizar el crecimiento, la supervivencia y el reclutamiento se realizaron los siguientes cálculos: (1) Se calculó el incremento periódico (IPA) como la diferencia entre la medida de final y la inicial del tallo al DAP dividido por el período de seguimiento y se expresó en cm/año. Además se calculó el Crecimiento Relativo (CR) como la diferencia de los DAP de las dos mediciones dividido el promedio de los mismos. Para el cálculo de tasas de crecimiento, se usaron sólo las especies que estuvieran representadas por al menos tres individuos. Además, en los muestreos en campo de seguimiento del crecimiento es frecuente que se observen valores negativos de crecimiento lo cual puede ser atribuido a errores de medición en plantas que presentaron escaso crecimiento o a procesos de

decaimiento del crecimiento debido a una sequía (Martínez Pastur et al. 2006) como también a una pérdida de vigor previa a la muerte de la planta (Chao et al. 2008, Rodríguez 2015). Estos valores negativos, pueden ser transformados con un factor de corrección (Rüger et al. 2012b), o pueden ser eliminados considerando que son errores de medición. Debido a la imposibilidad de determinar en cada caso, cual es la causa de la variación negativa del DAP, en este trabajo se consideró que en ambas situaciones reflejaron individuos sin crecimiento, por ello los valores negativos de crecimiento fueron reemplazados por 0. (2) La supervivencia se calculó, como la proporción de individuos vivos al final del período de observación respecto del número de individuos marcados inicialmente. En los gráficos, con fines visuales, se llevó el valor de probabilidad a porcentaje. Se obtuvieron valores promedio de IPA, CR y supervivencia por especie y por plantación. (3) El reclutamiento se analizó describiendo las especies y el número de individuos reclutados en cada parcela.

Para analizar la relación entre crecimiento (IPA y CR) y los atributos funcionales, (densidad de madera (DM), altura de la planta (A), peso de semilla (PS) área foliar (AF), área foliar específica (AFE), concentración foliar de nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K)) primero se realizó un análisis exploratorio de las variables respuestas de forma uni-variada y de forma bi-variada. Luego se ajustaron modelos lineales generalizados tomando el IPA y el CR como variables dependientes y los mencionados atributos funcionales como variables explicativas. Debido a que tanto el IPA como CR son variables continuas, se analizaron gráficamente las familias de distribución normal y gamma como también se analizó la log-normal, esto se hizo con gráficos de distribución de frecuencia acumulada y de cuartiles de los datos versus datos esperados para cada distribución. Para seleccionar las variables que se ajustaron mejor a las variables explicativas se comenzó con un modelo que incluyó a todas las variables y luego se ajustaron modelos sucesivos cada uno con una variable menos. El modelo que presentó el menor Criterio de Información de Aikaike (AIC) fue el modelo considerado como el más adecuado (Burnham y Anderson 1998). El ajuste del modelo se evaluó mediante el cálculo de pseudo R^2 (Dobson et al. 2008).

Para analizar el crecimiento de acuerdo a los grupos funcionales (especies adquisitivas, intermedias o conservativas) en relación a las variables de la plantación, se llevaron a cabo modelos lineales generalizados con el mismo procedimiento descrito en el párrafo anterior; pero como variables respuestas se utilizaron el promedio de CR y el promedio de IPA de las especies adquisitivas, intermedias o adquisitivas y como variables explicativas: a la edad y al tiempo desde la última intervención. No se realizaron modelos lineales generalizados con variable dependiente supervivencia porque la mayoría de los individuos presentaron valores de supervivencia de 1, por ello solo se realizó un análisis descriptivo de los valores promedio de supervivencia por plantación. Por otro lado, se describieron las especies que presentaron individuos muertos, como también el número de individuos reclutados por plantación.

Los análisis se realizaron utilizando R (R Development Core Team 2014). Se utilizó el paquete Vegan (Oksanen et al. 2015), función “rda” para el Análisis de Componentes Principales. El paquete “fitdistrplus” para analizar la distribución de probabilidades (Delignette-Muller y Dutang 2015). El paquete “lme4” para los modelos lineales generalizados, función “glm” (Bates et al. 2015).

5.3 Resultados

5.3.1 Crecimiento y supervivencia de renovales de especies arbóreas del sotobosque de las plantaciones de *A. angustifolia*

De un total de 502 individuos marcados 389 sobrevivieron, 36 fueron encontrados muertos, y 72 no se encontraron. Los individuos no encontrados pertenecieron a diferentes especies, entre las más abundantes fueron *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. (cancharana) (diez individuos), *Cedrela fissilis* Vell. (cedro misionero) (ocho individuos), *Solanum granulosum-leprosum* Dunal (fumo-bravo) (seis individuos), *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess.Boer (ñandipá), *Trema micrantha* (L.) Blume (palo pólvora) y *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. (cinco individuos), *P. rigida* y *Myrsine balansae* (Mez) Otegui (pororoca) (cuatro individuos), entre otras. Por otro lado, se asignó valor “0”

de crecimiento a 26 individuos que presentaron valores negativos de crecimiento. Los valores de IPA negativo variaron entre -0,3 y -0,015 cm con promedio de -0,1 cm y un desvío estándar de 0,08 cm y los valores de CR negativo variaron entre -0,17 y -0,005 cm, con un de promedio -0,05 cm y un desvío 0,04 cm.

Las especies que presentaron mayores CR e IPA fueron *Alchornea glandulosa* Poepp. Ssp. *Iricurana* (Casar.) Secco (mora blanca), *C. pachystachya*, *Muellera campestris* (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo (raboitá), *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (laurel amarillo), *T. micrantha* y *S. granulosum-leprosum* (Figura 5.1A), estas presentaron al menos un individuo con valores de IPA mayores a 1,5 cm en los dos años de medición (Figura 5.1B).

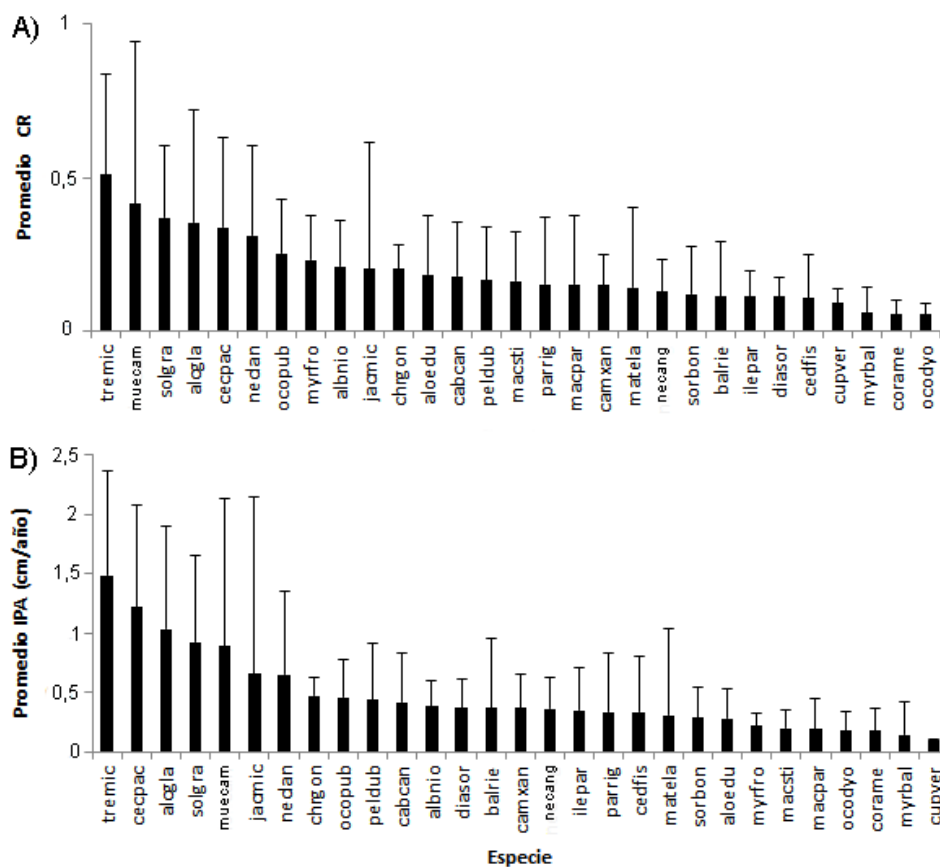


Figura 5.1 Crecimiento promedio por especie arbóreas del sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia* (renovales de 1-10 cm de DAP). A) Crecimiento relativo (CR) B) Incremento periódico anual (IPA). Período de seguimiento de los individuos dos años en plantaciones de *A. angustifolia*

del CAMB. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 5 al final de este capítulo.

5.3.2 Crecimiento y supervivencia en relación a variables de la plantación

Los renovales establecidos en plantaciones de menor edad presentaron mayor crecimiento promedio (CR e IPA) que los renovales establecidos en las plantaciones de mayor edad, con excepción de una plantación de 61 años de edad la cual fue intervenida cinco años antes del muestreo (Figuras 5.2A y 5.2B).

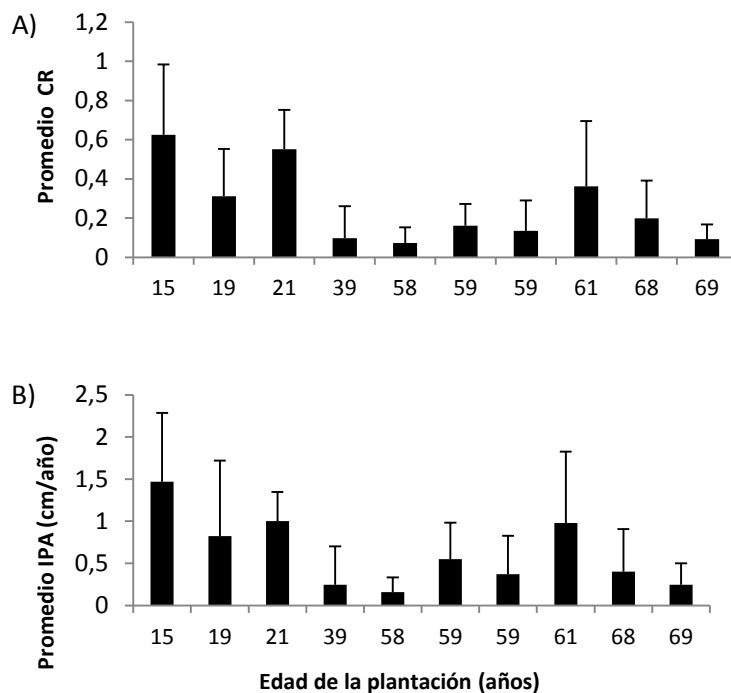


Figura 5.2 Crecimiento promedio de los individuos del sotobosque de plantaciones de *A. angustifolia* (renovales de 1-10 cm de DAP) en relación a la edad de la plantación.: A) Crecimiento relativo (CR) B) Incremento periódico anual (IPA)

Por otro lado, de los 36 individuos encontrados muertos, 24 se encontraron en plantaciones de menor edad, por el contrario los renovales establecidos en plantaciones de mayor edad presentaron mayor promedio de supervivencia con excepción de una plantación de 61 años de edad (M-6) que presentó similares valores de supervivencia que plantaciones de menor edad. (Figura 5.3).

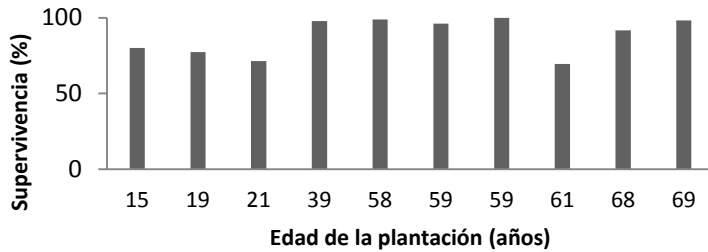


Figura 5.3 Promedio de supervivencia por plantación.

Los individuos muertos pertenecieron a distintas especies, se encontraron 18 individuos muertos de la especie *T. micrantha*, seis individuos de la especie *S. granuloso-leprosum*, dos de la especie de *C. fissilis* y dos de *C. canjerana*, mientras que de las siguientes especies se encontraron un individuo muerto: *C. pachystachya*, *I. paraguariensis*, *M. balansae*, *N. lanceolata*, *Prunus brasiliensis* (Cham. Et Schldtdl.) D. Dietr (persiguero), *Ocotea puberula* (Rich.) Nees (laurel guaica), *P. dubium* y *Machaerium stipitatum* (DC.) Vogel. (isapui moroti). El resto presentó valores de supervivencia de 1.

Además, la plantación de menor edad presentó mayor número de individuos reclutados, mientras que la plantación de mayor edad e intervenida hace más 30 años al momento del muestreo, no presentó ningún individuo reclutado (Figura 5.4). Las especies que reclutaron fueron: *C. fissilis*, *N. lanceolata*, *C. pachystachya*, *T. micrantha*, *M. stipitatum*, *Casearia sylvestris* Sw. (burro caa), *A. glandulosum*, *Chrysophyllum gonocarpum* (Mart. Eichler) Engl. (aguaí), *P. rigida* y *Matayba elaeagnoides* Radlk. (camboatá blanco). En la Tabla 5.4 se describen las especies que reclutaron en cada plantación.

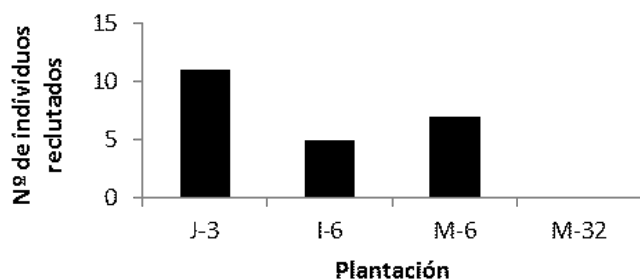


Figura 5.4 Número de individuos reclutados por plantación.

Tabla 5.4 Especies de individuos reclutados en cada plantación.

Plantación	Especie
J-3	<i>C. fissilis</i> , <i>N. lanceolata</i> , <i>P. rigida</i> , <i>T. micrantha</i> , <i>M. stipitatum</i> .
I-6	<i>N. lanceolata</i> , <i>C. sylvestris</i> , <i>A. glandulosa</i> , <i>N. lanceolata</i> , <i>C. gonocarpum</i>
M-6	<i>M. elaeagnoides</i> , <i>C. fissilis</i> , <i>S. granulosum-leprosum</i> , <i>C. pachystachya</i> , <i>A. glandulosa</i>

5.3.3 Atributos foliares

El valor promedio de concentración foliar de nitrógeno (N) fue de 36,87 mg/g con un desvío estándar de 1,5 mg/g la especie que presentó mayor N fue *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (guatambú blanco) (59,3 mg/g) y la especie que presentó menor N fue *C. fissilis* (17,2 mg/g). El valor promedio de la concentración foliar de fósforo (P) fue 1,6 mg/g con un desvío estándar de 0,49 mg/g la especie con mayor P fue *C. pachystachya* (2,5 mg/g) y la que presentó menor fue *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (1 mg/g). El valor promedio de la concentración foliar de potasio (K) fue 13,25 mg/g con un desvío estándar de 0,51 mg/g, la especie que presentó mayor K fue *Jacaratia spinosa* (Aubl.)A. DC (25,7 mg/g) y la que presentó menor K fue *P. dubium* (5,6 mg/g). Considerando todos los individuos de todas las especies, el valor promedio de AFE fue 24,10 m²/kg con un desvío estándar de 7,67 m²/kg, y el promedio para AF fue 327,84 cm², con un desvío estándar de 356,81 cm², aunque cinco especies (*C. canjerana*, *C. pachystachya*, *C. fissilis*, *J. micrantha* y *P. dubium*,) presentaron mayores valores que el promedio, el promedio sin contar estas especies fue 153,43 cm². La especie con menor AFE fue *S. bonplandii*, (promedio de muestras de 5 individuos fue 11,97 m²/kg), mientras que la de mayor fue *P. rigida*. 41,66 m²/kg. La especie que presentó menor AF fue *H. balansae* con 25,56 cm² y la que presentó mayor AF fue *C. fissilis* 1502,55 cm².

En el Análisis de Componentes Principales se observó que las concentraciones de nutrientes (P, N y K) estuvieron asociadas con el Componente Principal 1 (CP1) (varianza explicada 33%) (Figura 5.5). Sin embargo, la concentración de nitrógeno (N) también estuvo asociada con el Componente Principal 2 (CP2) (varianza explicada 26%) con sentido opuesto al AF. A lo largo del gradiente de concentración de nutrientes foliares,

representado por el CP1, se diferenciaron *C. pachystachya* y *T. micrantha* hacia el extremo de mayor concentración de nutrientes mientras que *N. lanceolata*, *S. bonplandii* y *C. xanthocarpa* hacia el extremo de menor concentración de nutrientes foliares. Por otro lado, en el CP2, se diferenciaron *C. fissilis* y *C. canjerana* como las especies de mayor área foliar y menor concentración de N mientras que *A. niopoides* y *B. riedelianum* se ubicaron hacia el extremo opuesto, como las especies de menor área foliar y mayor concentración de N. Además, *S. granulolum-leprosum*, *A. glandulosa* y *T. micrantha* presentaron mayor concentración de los tres nutrientes. *C. canjerana*, *P. dubium* y *C. pachystachya* presentaron el mayor tamaño de la hoja pero se separaron porque la última presentó mayor concentración de P y K que las dos primeras. En el Componente Principal 3 (CP3) (varianza explicada 25%) tuvo mayor relevancia el AFE, donde en el extremo del gradiente con mayor valor de AFE se dispusieron *P. rigida*, *Jacaranda micrantha* Cham. (caroba) y en el extremo con menor AFE se dispusieron *M. balansae*, *C. gonocarpum* e *I. paraguariensis*.

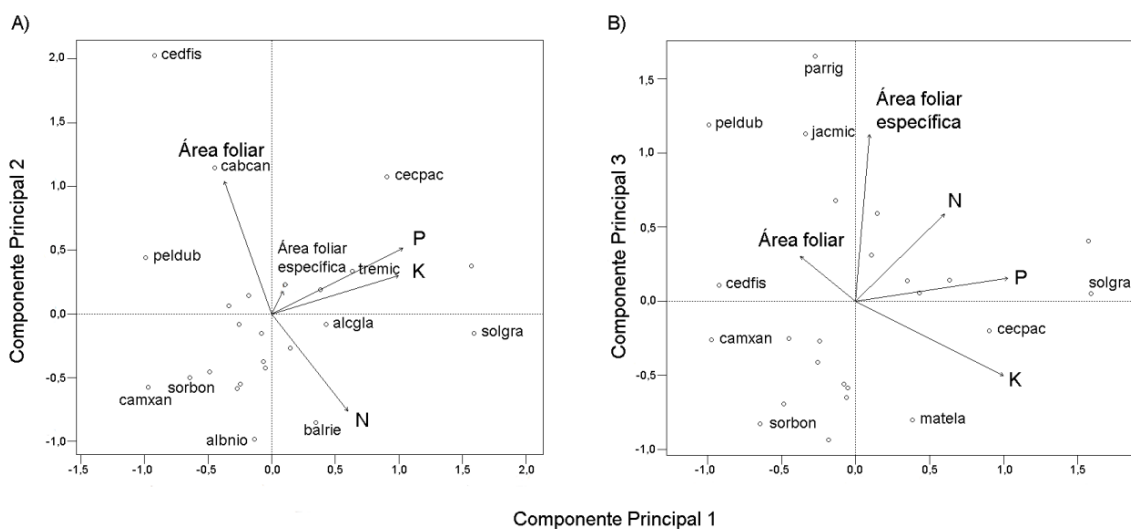


Figura 5.5 Análisis de componentes principales para la economía foliar A) Componente Principal 1 vs Componente Principal 2 B) Componente Principal 1 vs Componente Principal 3. Las especies están representadas por círculos y la relación con atributos foliares por vectores: área foliar, área foliar específica, concentración de fósforo (P), Potasio (K) y Nitrógeno (N). El código de la especie consta de las tres primeras letras del género y las tres primeras letras del epíteto específico. Los nombres completos de las especies se encuentran en el apéndice 5 al final de este capítulo.

5.3.4 Crecimiento en relación con atributos funcionales

El análisis de la relación entre el crecimiento y los atributos funcionales se llevó a cabo para 22 especies. El crecimiento absoluto (IPA) se correlacionó significativamente ($r=0,59$) con la DM ($r=-0,68$) (Figura 5.6A), con P ($r=0,77$) (Figura 5.6E) y con el Componente Principal 1 (CP 1) (Figura 5.6G). Similares relaciones se encontraron para el crecimiento relativo (CR) que resultó significativamente correlacionado con CP1 ($r=0,54$), con DM ($r=-0,56$) (Figura 5.7A), con P ($r=0,67$) (Figura 5.7E) pero también resultó significativo para A ($r=-0,49$) (Figura 5.7B). Las especies que presentaron DM menor que $0,4 \text{ g/cm}^3$ tendieron a tener mayores crecimientos (Figura 5.6).

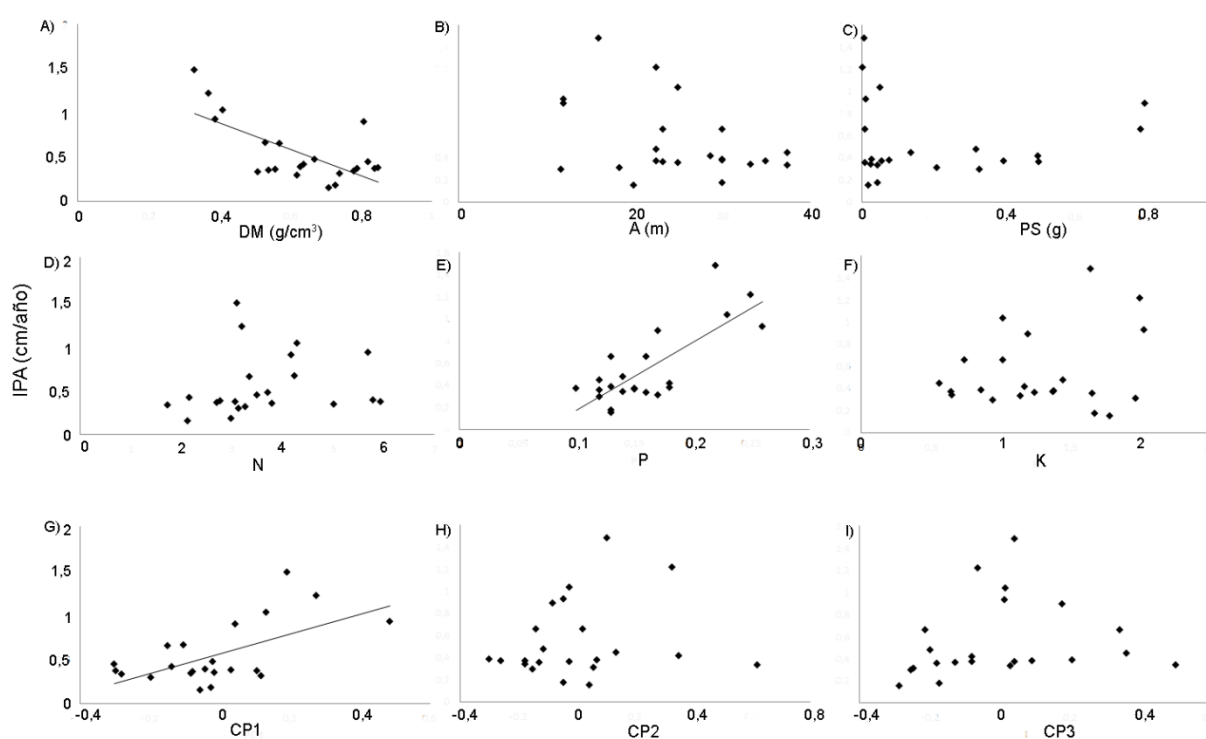


Figura 5.6 Incremento periódico anual en relación a los atributos funcionales. DM=densidad de madera, A=altura de los árboles a la madurez, PS=peso de semilla, N=concentración de nitrógeno foliar, P=concentración de fósforo foliar, K=concentración de potasio foliar, CP1= Componente Principal 1 del ACP de atributos foliares, CP2= Componente Principal 2 del ACP de atributos foliares y CP3= Componente Principal 3 del ACP de atributos foliares. Las líneas de tendencias se representaron en aquellas relaciones bi-variadas con correlación de Pearson significativas ($p<0,05$).

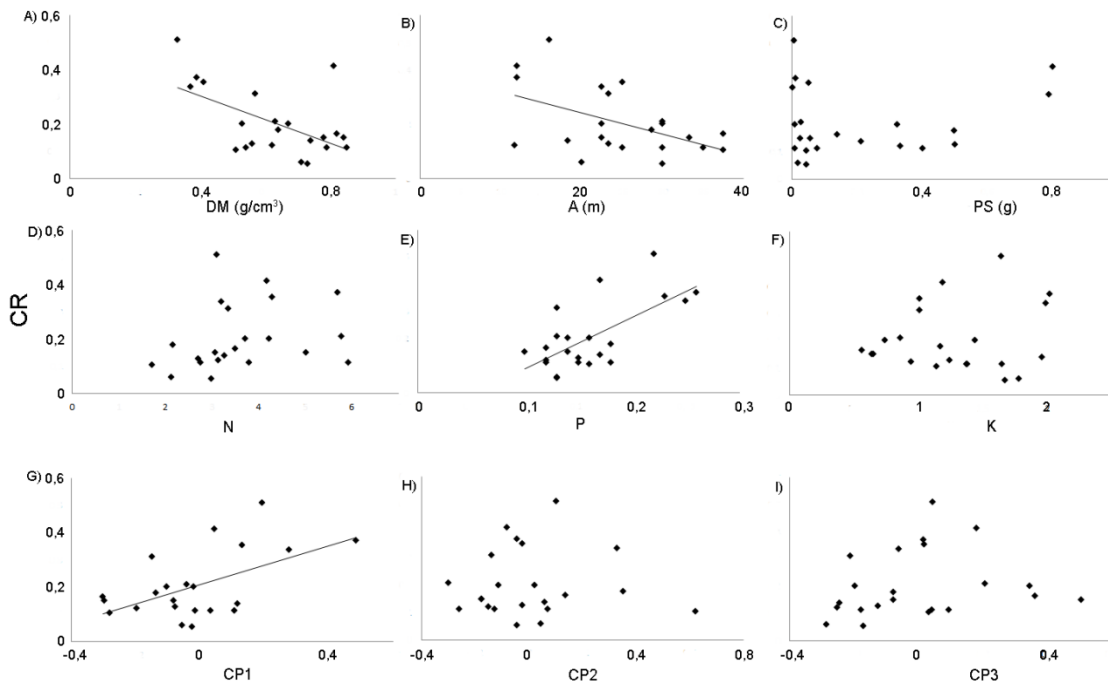


Figura 5.7 Crecimiento relativo en relación a los atributos funcionales. DM=densidad de madera, A=altura de los árboles a la madurez, PS=peso de semilla, N=concentración de nitrógeno foliar, P=concentración de fósforo foliar, K=concentración de potasio foliar, CP1= Componente Principal 1 del ACP de atributos foliares, CP2= Componente Principal 2 del ACP de atributos foliares y CP3= Componente Principal 3 del ACP de atributos foliares. Las líneas de tendencias se representaron en aquellas relaciones bi-variadas con correlación de Pearson significativas ($p < 0,05$).

La distribución de probabilidades de la variable respuesta que mejor se ajustó a los datos fue log-normal. En los GLM ajustados las variables independientes retenidas fueron DM, y CP1 y CP3 (Tabla 5.1), los modelos no retuvieron otro atributo funcional. Tanto el crecimiento absoluto (IPA) como relativo (CR) resultaron mayores para especies con menor densidad de la madera, mayor concentración de nutrientes en las hojas y mayor AFE. El pseudo R^2 para el primer modelo fue 0,599 y para el segundo modelo fue 0,471. La significancia de las tres variables en el mismo modelo indicó una contribución independiente de esos atributos.

Tabla 5.2. Resultado de los modelos seleccionados que mejor se ajusta al crecimiento relativo (CR) e incremento periódico anual (IPA) en función de los atributos funcionales. DM=densidad de madera, CP1 y CP3= Componente Principal 1 y 3 del ACP de atributos foliares.

Variable respuesta	Parámetro		Valor estimado	Valor de z	P
IPA (promedio por especie)	Ordenada al origen		0,401	1,083	0,005 **
	DM		-1,785	-3,181	0,005**
	CP1		1,420	3,007	0,007 **
	CP3		1,313	3,046	0,007 **
CR (promedio por especie)	Ordenada al origen		-0,721	-1,662	0,114
	DM		-1,570	-2,388	0,028 *
	CP1		1,284	2,321	0,032 *
	CP3		1,242	2,461	0,024 *

5.3.5 Crecimiento de especies adquisitivas, intermedias y conservativas en relación a las variables de la plantación

En relación a los resultados anteriores se analizó el crecimiento de los renovales agrupados en tres categorías de especies: “adquisitivas” que presentaron mayor concentración de nutrientes y menor DM (*A. glandulosa*, *C. pachystachya*, *S. granulosum-leprosum* y *T. micrantha*), “intermedias” que presentaron valores intermedios de DM y con mayor AF (*C. canjerana*, *C. fissilis*, y *P. dubium*) y conservativas al resto de especies que presentaron menor concentración de los tres nutrientes, menores valores de AF y AFE y valores mayores de DM. En las especies caracterizadas como conservativas el crecimiento decreció al aumentar la edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención (Figura 5.8 A y Tabla 5.2). En las intermedias se observó una tendencia similar pero con mayor dispersión, y los modelos no ajustaron (Figura 5.8B y Tabla 5.2). En las adquisitivas no hubo ninguna tendencia de variación con la edad de la plantación ni con el tiempo desde la última intervención teniendo en cuenta el conjunto de las plantaciones analizadas, sin embargo se observó como el crecimiento declinó con la edad si se sacan del análisis dos plantaciones maduras recientemente intervenidas (Figura 5.8C y Tabla 5.2).

Tabla 5.2 Modelos significativos de promedio de crecimiento relativo (CR) e incremento periódico anual (IPA) de especies conservativas en relación a la edad y al tiempo desde la última intervención de las plantaciones de *A. angustifolia*. Nivel de significancia * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

Variable respuesta	Parámetro	Valor estimado	P	Pseudo R^2 del modelo
CR conservativas	Ordenada al origen	-0,473	0,317	0,534
	Edad	-0,027	0,016 *	
CR conservativas	Ordenada al origen	-1,267	0,002 **	0,417
	Tiempo desde la última intervención	-0,044	0,044 *	
IPA conservativas	Ordenada al origen	0,142	0,739	0,473
	Edad	-0,022	0,028 *	
IPA conservativas	Ordenada al origen	-0,473	0,075 .	0,448
	Tiempo desde la última intervención	-0,040	0,342	

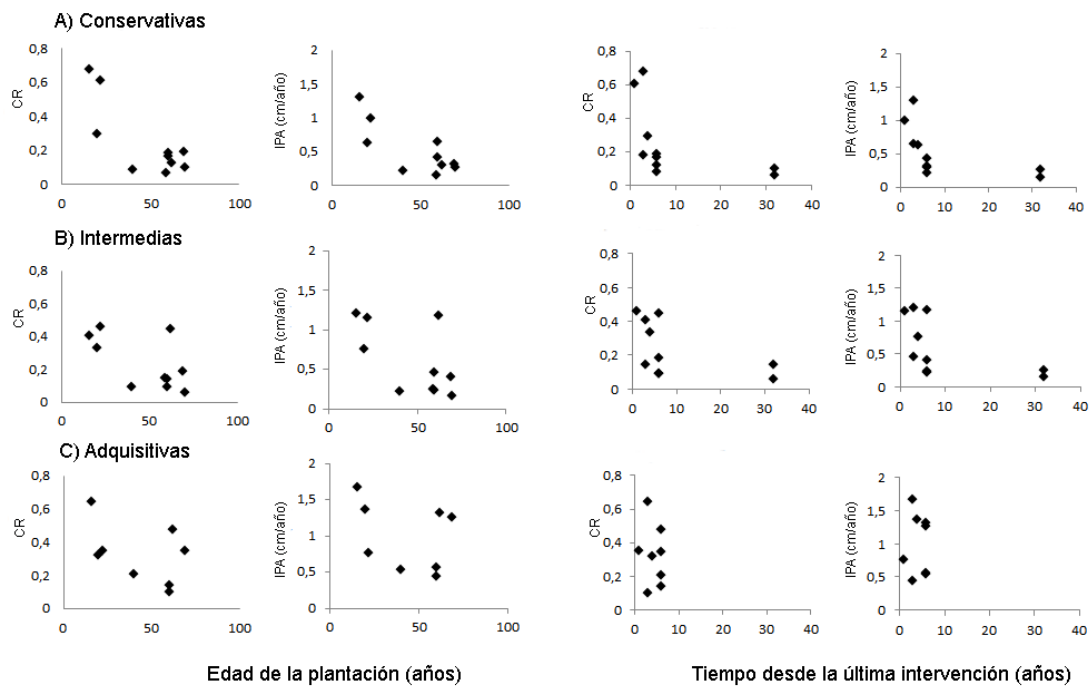


Figura 5.8 Promedio de crecimiento relativo (CR) y del incremento periódico anual (IPA) de los renovales por plantación en relación a los grupos funcionales, plantaciones ordenadas según la edad y plantaciones ordenadas según años desde la última intervención al 2017. A) especies conservativas B) especies intermedias C) especies adquisitivas.

5.3.6 Supervivencia en relación con atributos funcionales

T. micrantha y *S. granulosum-leprosum* presentaron los menores valores de supervivencia. Estas especies, además, presentaron menor A, menor DM y mayores concentración foliar de nutrientes. Las especies que presentaron valores altos de supervivencia conformaron un gradiente para los atributos funcionales DM, PS, A, CP foliar (Figura 5.9). Sin embargo, entre las relaciones bi-variadas la única que resultó significativa fue la concentración foliar de P, opuesta a la supervivencia (r Pearson=-0,54, p =<0,05) (Figura 5.9B).

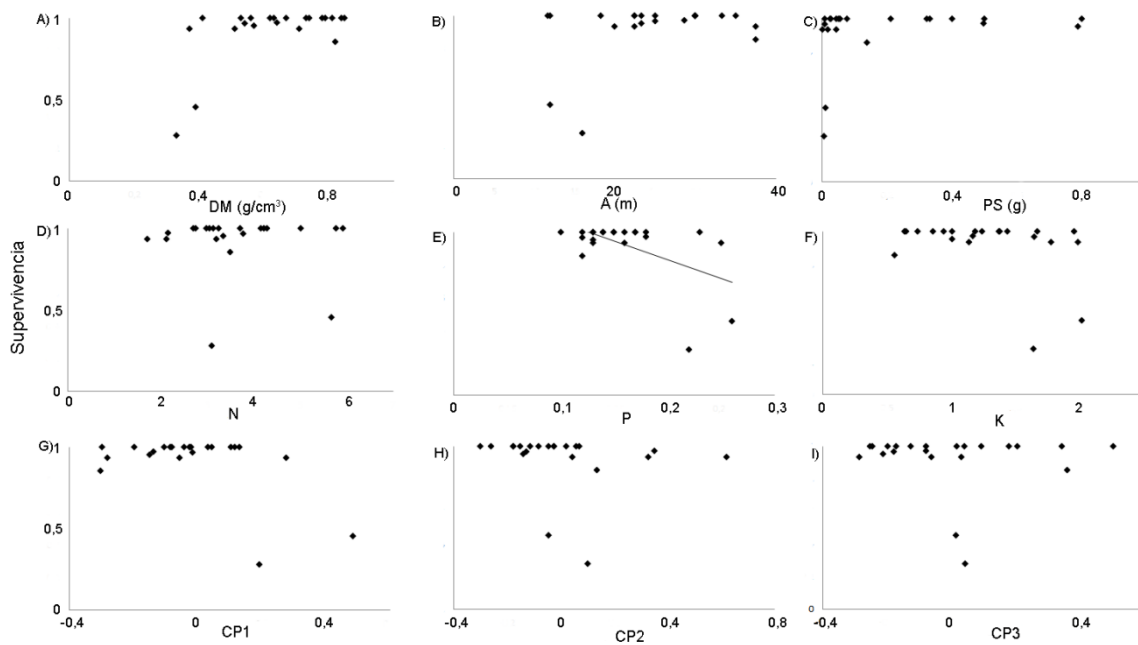


Figura 5.9 Supervivencia expresado en valores de probabilidad en relación a los atributos funcionales. DM=densidad de madera, A=altura de los árboles a la madurez, PS=peso de semilla, N=concentración de nitrógeno foliar, P=concentración de fósforo foliar, K=concentración de potasio foliar, CP1= Componente Principal 1 del ACP de atributos foliares, CP2= Componente Principal 2 del ACP de atributos foliares y CP3= Componente Principal 3 del ACP de atributos foliares. Las líneas de tendencias se representaron en aquellas relaciones bi-variadas con correlación de Pearson significativas (p <0,05).

5.4 Discusión

5.4.1 Crecimiento, supervivencia y atributos funcionales

Los atributos funcionales descritos se relacionaron con las tasas de crecimiento de la manera esperada para un gradiente entre especies adquisitivas-conservativas en acuerdo con lo planteado, ya que las especies que presentaron mayores crecimientos fueron las especies con mayor concentración de nutrientes foliares, mayor área foliar específica y menor densidad de madera (hipótesis 1). Además, los caracteres foliares se relacionaron con el crecimiento de manera independiente de la densidad de la madera. No se encontró relación del crecimiento con el peso de la semilla y los modelos no retuvieron la altura. Los resultados por lo tanto, acuerdan parcialmente con lo encontrado en otros estudios. Por ejemplo, en bosques neotropicales se observó una relación significativa entre el crecimiento de árboles y la densidad de madera, altura, peso de semilla y en menor medida relacionado con área foliar (Poorter et al. 2008). Las diferencias halladas podrían deberse a que en el caso de Poorter et al. (2008) se midieron en árboles y en esta tesis se midió el crecimiento en renovales (individuos menores a 10 cm de DAP). Sin embargo, en un estudio llevado a cabo en el Bosque Atlántico semideciduo de Brasil, encontraron una correlación negativa entre el crecimiento de renovales y la densidad de madera sólo bajo condiciones favorables de crecimiento y no encontraron el compromiso esperado para los árboles, lo que atribuyen a la ausencia de pioneras y la sobre-representación de especies de crecimiento lento con madera pesada (Forgiarini et al. 2015).

En este estudio, las especies con mayor área foliar y mayor concentración de nutrientes fueron *A. glandulosa*, *C. pachystachya*, *S. granuloso-leprosum* y *T. micrantha*. A su vez, las dos últimas presentan menor altura y menor densidad de madera y tuvieron la menor supervivencia y el mayor crecimiento, lo que se corresponde con las características descritas para especies adquisitivas de vida corta. *T. micrantha* es una especie de crecimiento rápido y de ciclo de vida corto (Vázquez-Yanes 1998), la misma tiene un tasa de recambio foliar alta (Ewel 1976) lo que permite mantener una alta

captación de energía lumínica a través de las hojas frescas. Las hojas con mayor concentración foliar tienen la ventaja de poder tener mayores tasas fotosintéticas pero tiene como desventajas ser más susceptibles a la herbívora (Wright et al. 2001).

En cuanto a las especies con menor concentración de nutrientes, debido a que el Componente Principal 2 (Análisis de Componentes Principales) que estuvo relacionado al área foliar también podría ser un eje que refleje la tolerancia a la sombra, por ejemplo, *C. canjerana*, *C. fissilis* y *P. dubium* se separaron por poseer mayor área foliar que el resto de las especies. Las especies arbóreas con mayor área de la lámina corresponden a especies más demandantes de luz (Poorter y Bongers 2006), lo que permitiría aprovechar la energía lumínica cuando se abre un claro en un bosque (Carvalho 2003, Campanello et al. 2011). Por otro lado, considerando que muchas especies no tendieron a separarse en el análisis multivariado, podría interpretarse que existe una proporción importante de especies con requerimientos similares para la regeneración, correspondiendo a tolerantes o semi-tolerantes a la sombra. Las especies con densidades de madera mayor y con menor área foliar específica tienen mayor tolerancia al estrés (Chave et al. 2006, Poorter et al. 2008, Kraft et al. 2010, Fan et al. 2012), asociadas a mayor concentración de sustancias de defensa como taninos y/o resinas, lo que se traduce en tasas de mortalidad menores.

Para entender mejor la relación entre el crecimiento y los atributos funcionales podría requerirse de datos obtenidos en períodos de observación mayores de dos años. Las especies arbóreas crecen lentamente, son de vida larga por lo que requieren el monitoreo de grandes poblaciones a lo largo de un periodo mayor de tiempo (Poorter et al. 2008). Por otro lado, podría ser necesario incorporar otros atributos funcionales. Por ejemplo, en un estudio tropical fue necesario incorporar densidad estomática, densidad de la venación foliar y tasa de asimilación de dióxido de carbono además del área foliar específica y la concentración de fósforo con el objetivo de ajustar modelos para predecir tasas vitales con mayor grado de ajuste (Medeiros et. al 2018). Así mismo, de los 502 individuos marcados en 2017, se pudieron remedir alrededor de 86% de los individuos, esto puede deberse tanto a la dinámica propia de los renovales como también puede

estar relacionado con el método de parcela permanente elegido. Es probable que algunos de los individuos no encontrados hayan muerto, y que su rápida descomposición haya dificultado su reconocimiento. Por ejemplo para las especies, *T. micrantha*, *S. granulosum-leprosum* y *J. spinosa*, se observó una rápida descomposición. También es posible que algunos individuos no encontrados hayan quedado debajo de fustes muertos de *A. angustifolia*. A pesar de que se registró la posición de los individuos con un GPS y se les colocó cinta de color, la cual permaneció los dos años del estudio, es posible que con otro método de parcelas permanentes se obtengan mejores resultados. Por ejemplo, el método de mapeo por cuadrantes podría ser más adecuado, ya que al registrar la posición exacta de los individuos, permite que si un individuo no se encuentra pueda ser considerado como muerto con mayor grado de certidumbre.

5.4.2 Crecimiento y supervivencia en relación a variables de la plantación

A diferencia de lo esperado en la hipótesis 2, las especies agrupadas como adquisitivas e intermedias no presentaron una disminución del crecimiento en relación a la edad de la plantación y al tiempo desde la última intervención, por el contrario las especies conservativas sí presentaron una disminución del crecimiento en relación a estas variables. En las especies adquisitivas e intermedias resultaba esperable una mayor respuesta del crecimiento frente las variables que reflejaban mayor o menor disponibilidad de recursos, de manera similar a lo encontrado por Ritter (2017) y Rüger et al. (2012). Que no se hayan encontrado esas relaciones podría deberse a que los individuos de esas especies se ubicaron en micrositios cuyas condiciones diferían de las predominantes en la plantación. En una escala menor de análisis es frecuente que haya distribución desigual de los recursos tanto como nutrientes en el suelo y disponibilidad de agua como también disponibilidad lumínica (Boyden et al. 2012). Los individuos de las especies poco tolerantes a la sombra, en general, mueren al no encontrar condiciones de alta disponibilidad de radiación, por lo cual se los encuentra generalmente sólo en micrositios favorables en donde además su crecimiento es muy rápido (Campanello 2004). Por otro lado, en un estudio llevado a cabo en el Parque Nacional Iguazú, con especies con

distinto grado de tolerancia a la sombra, plantadas en claros, las especies tolerantes a la sombra crecieron más que las menos tolerantes, debido a que estas últimas presentaron mayor porcentaje de herbívora (Villagra et al. 2012). A la vez, en un estudio llevado a cabo en plántulas plantadas en un Bosque subtropical de China encontraron que las especies de sucesión temprana tuvieron mayores tasas de crecimiento que las intermedias/tardías a altos niveles de irradiación (Li et al. 2014). La edad y el tiempo desde la última intervención resumieron el efecto de diferentes factores que afectan el crecimiento de los renovales que no fueron medidos. La existencia de esas relaciones permite el uso de estas variables en el diseño de un manejo de plantaciones que tenga como objetivo un aumento de diversidad.

5.5 Conclusiones y consideraciones generales

Las diferencias de crecimiento se asociaron con atributos funcionales que caracterizan al eje de diferenciación entre adquisitivas y conservativas. Las especies que presentaron mayor concentración de nutrientes en combinación con mayor área foliar específica y menor densidad de madera tuvieron mayor promedio de crecimiento. Entre las especies con menor concentración de nutrientes, se separaron aquellas especies con mayor área foliar. Pero la mayoría de las especies presentó baja concentración de nutrientes en hoja, baja área foliar específica y área foliar pero densidad de madera de intermedia a pesada, con lo cual otros atributos funcionales podrían ser necesarios para entender o predecir el crecimiento en este juego de especies.

Se encontró que todos los grupos analizados crecieron en todas las plantaciones pero se encontró que las especies conservativas crecieron más en plantaciones de menor edad, mientras que en las especies adquisitivas e intermedias no se encontró una respuesta del crecimiento a la edad de la plantación y el tiempo desde la última intervención.

Apéndice 5. Atributos funcionales de las especies. N=concentración de nitrógeno foliar (mg/g), K=concentración de potasio foliar (mg/g), P=concentración de fósforo foliar (mg/g), AFE= área específica foliar (m²/kg), AF= área foliar (cm²), A=altura de los árboles a la madurez (m), PS=peso de semilla (g), DM=densidad de madera (g/ cm³).

Nombre de la especie	Código	N	P	K	AFE	AF	A	PS	DM
<i>Albizia niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart.	albnio	57,8	1,3	8,6	25,42	99	30	0,028	0,63
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. Ssp. Iricurana (Casar.) Secco	alcgla	42,9	2,3	10,1	19,2	129,2	25	0,051	0,41
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	balried	59,3	1,5	13,7	19,22	109,7	35	0,4	0,79
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart	cabcan	21,6	1,8	11,7	20,01	817,2	28,7	0,498	0,64
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg.	camxan	30,6	1	6,4	19,7	24,1	22,5	0,056	0,84
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul.	cecpac	32	2,5	19,9	22,72	533,1	22,5	0,001	0,37
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	cedfis	17,2	1,6	11,4	23,55	1502,6	37,5	0,043	0,51
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	chrgon	37,1	1,4	14,4	15,49	53,7	22,5	0,323	0,67
<i>Cordia americana</i> (L.) Gottshling & J.S Mill	corame	29,8	1,3	16,7	21,45	18,2	30	0,045	0,73
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	diasor	27,6	1,8	13,8	32,68	53,6	30	0,078	0,85
<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil	ilepar	37,9	1,2	16,5	18,14	47,2	25	0,008	0,54
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	jacmic	42,3	1,6	7,4	34,43	445,4	30	0,008	0,53
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	matela	32,6	1,7	19,6	16,71	185,7	18,3	0,211	0,74
<i>Muelleria campestris</i> (Mart. ex Benth.) M.J. Silva & A.M.G. Azevedo	muecam	41,7	1,7	11,9	31,18	51,1	12	0,8	0,81
<i>Myrsine balansae</i> (Mez) Otegui.	myrbal	21,3	1,3	17,8	18,95	66,3	20	0,017	0,71
<i>Nectandra angustifolia</i> (Schrad.) Nees & Mart.	necang	27	1,5	12,4	21,39	18,6	23,3	0,5	0,56
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart.	neclan	33,5	1,3	10,1	13,46	47	23,3	0,788	0,57
<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan.	parrig	50,2	1,4	6,5	41,67	128,9	33,3	0,024	0,78
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub	peldub	35	1,2	5,6	35,73	773,2	37,5	0,139	0,82
<i>Solanum granulosum-leprosum</i> Dunal	solgra	56,9	2,6	20,2	20,74	56,9	12	0,01	0,39
<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C Burger, Lanj. & Wess. Boer	sorbon	31,3	1,2	9,4	11,97	25,9	11,7	0,333	0,62
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	tremic	31	2,2	16,4	29,75	32,8	16	0,006	0,33

Capítulo 6 Principales conclusiones de la tesis, limitaciones y perspectivas futuras

6.1 Principales conclusiones de la tesis y limitaciones del estudio

En el presente estudio se analizó por primera vez la riqueza, la abundancia, la composición y el crecimiento de las especies arbóreas que se establecieron espontáneamente debajo del dosel de plantaciones de *A. angustifolia* ubicadas en el Bosque Atlántico semideciduo de Misiones (Argentina). El Bosque Atlántico semideciduo reúne especies de bosques tropicales estacionalmente secos y de bosques húmedos, que han evolucionado en condiciones ambientales diferentes, por lo cual es un ecosistema interesante, aunque complejo, para el estudio de las relaciones entre historias de vida de las especies y sus respuestas bajo diferentes condiciones de manejo. Para entender los ensambles de especies de árboles en función de variables de la plantación se utilizaron grupos ecológicos discretos determinados *a priori* y atributos funcionales recopilados de la bibliografía y medidos a campo. Esto permitió, por un lado, avanzar en modelos conceptuales para caracterizar a las especies del Bosque Atlántico de Misiones, y por otro lado entender el efecto de las variables de la plantación en la composición de especies de árboles desde un enfoque cuantitativo. En ambos casos, utilizando atributos funcionales como clases discretas, se obtuvieron resultados similares: en las plantaciones estudiadas las características de la plantación como edad, tiempo desde la última intervención y área basal afectaron de distinto modo el establecimiento de especies con diferentes requerimientos. De forma general, las especies más demandantes de luz, fueron más abundantes y frecuentes en plantaciones con menor edad y menor tiempo desde la última intervención. Estas especies tuvieron características coincidentes con especies con una estrategia adquisitiva en cuanto al uso de los recursos (presentaron menor densidad de madera, ciclo de vida corto, y mayores tasas de crecimiento). Las especies tolerantes a la sombra fueron más abundantes y frecuentes en plantaciones con mayor edad y mayor tiempo desde la última intervención, y coincidieron con una estrategia conservativa

(mayor densidad de madera, ciclo de vida más largo y menores tasas de crecimiento). Sin embargo, el uso de atributos funcionales aportó información menos ambigua que el uso de grupos ecológicos discretos lo que permite entender mejor el comportamiento de las especies como también comparar los resultados con otros estudios.

En coincidencia, con muchos estudios en el Bosque Atlántico, como de otros bosques tropicales y subtropicales del mundo, la densidad de la madera estuvo relacionada inversamente con el crecimiento en diámetro. Además, los atributos foliares, como la concentración de nutrientes y el área foliar específica explicaron variaciones de crecimiento no explicadas por la densidad de la madera. Este resultado indica que, entre las especies analizadas, esos caracteres resultaron independientes y que los caracteres foliares pueden complementar la diferenciación entre especies adquisitivas y conservativas. Además, la altura de la planta permite realizar una diferenciación en la posición que ocupa la especie en el dosel. Por otro lado, el uso de valores tomados de la bibliografía para los atributos funcionales representa otra fuente de variación dado que pueden existir diferencias relacionadas con variaciones geográficas así como con las condiciones de crecimiento de los individuos. Se espera poder obtener resultados más ajustados si se amplía las bases de datos disponibles sobre estos atributos funcionales en Misiones.

En este estudio las variables de edad y el tiempo desde la última intervención se utilizaron para resumir el efecto de diferentes factores que afectan la regeneración de especies arbóreas dentro de las plantaciones. La edad como un indicador de ocupación del sitio, ya que a medida que transcurre el tiempo desde la plantación aumenta el tamaño de los fustes de las araucarias plantadas, como también de otros árboles nativos debajo del dosel de la plantación y el desarrollo de vegetación arbustiva y/o herbácea. El tiempo desde la última intervención como una relación con el tiempo desde el momento que se efectuaron las intervenciones y por ende las que permitieron la liberación de los recursos tanto lumínicos como subterráneos. Debido a que durante todo el ciclo de la plantación se realizaron intervenciones como raleos y cosecha de araucaria, las plantaciones de mayor

edad presentaron menor densidad de araucaria, por lo que el efecto de esta variable estuvo asociado a la edad, mientras que el área basal de araucaria solo fue retenida en los modelos para explicar la riqueza y/o abundancia de individuos arbóreos de tamaños menores. Por otro lado, la abertura del dosel no fue retenida en los modelos para explicar la riqueza y abundancia de especies arbóreas en las plantaciones, y solo fue retenida en los modelos para explicar el gradiente de composición de especies de los renovales 2. Como se indicó anteriormente esta falta de asociación podría deberse a que la abertura del dosel fue tomada con fotos hemisféricas a una altura del piso de 1,3 m, por lo cual representó el efecto conjunto de la cobertura arbórea y arbustiva. Además, la incidencia del sotobosque en la disminución de la abertura del dosel a partir del momento de las intervenciones podría ser lo suficientemente rápida como para determinar las marcadas diferencias en esta variable observada entre plantaciones con 5 o menos años desde la última intervención respecto de aquellas en las que transcurrió más tiempo. Dado que la variable no fue retenida por los modelos, es probable que las diferencias entre plantaciones en la cobertura del dosel de araucarias, la cobertura aportada por árboles nativos establecidos así como por vegetación arbustiva, y su efecto sobre la regeneración, hayan sido captados por la edad de la plantación, el tiempo desde la última intervención y en menor medida por el área basal que fueron las variables retenidas por los modelos.

Las plantaciones de araucaria del CAMB estudiadas, ofrecieron una oportunidad única de estudio, para evaluar la relación de riqueza, abundancia, composición y crecimiento de árboles nativos en relación a grupos ecológicos y a sus atributos funcionales, y principalmente a variables a nivel de la plantación, ya que las mismas se desarrollan dentro de una matriz de bosque nativo, presentan edades mucho mayores al turno típico de la zona, y fueron intervenidas durante todo el ciclo de la plantación. Sin embargo, dado que todos los muestreos se llevaron a cabo en una única área con características singulares en la provincia de Misiones, el estudio carece de repeticiones y por lo que los resultados podrían no resultar directamente generalizables. Especialmente porque no existen actualmente en la provincia plantaciones de araucaria con rasgos similares de edad, o no presentan altas proporciones de bosque nativo en el entorno y en

general presentan una historia de uso más intensivo del suelo que las plantaciones aquí estudiadas. Por ello, es posible que las tendencias de riqueza o la abundancia por grupos ecológicos, observadas en el CAMB, resulten diferentes en otras áreas de la ecorregión del Bosque Atlántico semidecidual, en función de diferencias en la disponibilidad de propágulos y diferencias en las condiciones de crecimiento. Los resultados de esta tesis podrían representar un valor de referencia observado en las mejores condiciones respecto de esos factores. Estas relaciones también podrían haber sido afectadas por variables no tomadas en cuenta, o por simplificaciones asumidas respecto de otras. Por ejemplo, no se dispuso de información cuantitativa respecto de la intensidad de las intervenciones realizadas en las plantaciones, como tampoco se dispuso con detalle el modo de realizar la cosecha en cada plantación. Además, no se tomaron en cuenta variaciones en el sustrato entre plantaciones muestreadas que podrían afectar las probabilidades de establecimiento de algunas especies. Por otro lado, el efecto del bosque nativo en el entorno se cuantificó como una proporción areal sin considerar diferencias estructurales o de composición florística en el área estudiada, como tampoco se evaluaron las diferentes formas de las plantaciones de araucaria y en consecuencia distinta longitud de borde en contacto con bosque nativo. La eventual incidencia de esas simplificaciones pudo aumentar la variación no explicada por los modelos ajustados. En consecuencia se puede concluir que las relaciones encontradas entre los patrones de regeneración y las variables de la plantación resultan observables a pesar de esas simplificaciones y podrían mejorar si se adoptan aproximaciones de mayor detalle. La coincidencia de los resultados de esta tesis con otros estudios permite admitir la confiabilidad de las principales conclusiones. En este caso, las relaciones observadas podrían considerarse conservadoras y la inexistencia de relaciones debería revisarse en estudios más detallados.

6.2 Perspectivas futuras: potencialidades de las plantaciones de *A. angustifolia* con fines de conservación de la biodiversidad y/o restauración de bosques degradados

En esta tesis la mayoría de las plantaciones de *A. angustifolia* presentaron mayor edad y menor densidad que las plantaciones de *P. taeda* estudiadas por Ritter (2017) y es posible que las plantaciones de *A. angustifolia* presenten mayor heterogeneidad producto de tener más tiempo de crecimiento y varias intervenciones de cosecha. Sin embargo, en ambos estudios desarrollados de forma similar en la provincia de Misiones se observó mayor riqueza, abundancia y especies más tolerantes a la sombra en plantaciones de mayor edad. Además, en las plantaciones de *A. angustifolia* estudiadas se encontraron renovales de individuos arbóreos de mayor tamaño. Esto indica que plantaciones manejadas con turnos largos son más favorables para el desarrollo de especies arbóreas que plantaciones con turnos menores coincidiendo con resultados en diferentes regiones del mundo. Estos resultados son relevantes para el diseño de plantaciones comerciales que además de tener el objetivo productivo de madera para aserrado tengan como objetivo aumentar la diversidad debajo del dosel de la especie plantada. Esto es contrario a la tendencia actual de los productores ya que actualmente existe un aumento de la superficie de plantaciones de especies que requieren menores turnos como es el caso del aumento plantaciones de *Eucalyptus* como también una disminución de las hectáreas plantadas con *Araucaria*. Una pregunta que sería interesante resolver es si las diferencias encontradas en cuanto a la regeneración de árboles nativos en plantaciones de *Pinus spp.* y *A. angustifolia* pueden ser debido a las características propias de la especie plantada o si en realidad las diferencias encontradas depende de las intervenciones silvícolas de cada sistema (o de ambas).

Por otro lado, los resultados de la tesis son relevantes teniendo en cuenta la degradación que existe en el Bosque Atlántico y su necesidad de restauración. Un trabajo reciente llevado a cabo en plantaciones de *A. angustifolia* abandonadas, bosques de *A. angustifolia* y plantaciones de *Pinus* en el bosque subtropical de Brasil concluyó que la

regeneración pasiva puede ser la mejor estrategia de restaurar el bosque de araucaria (Malysz et al. 2019). Esto es coincidente con Zanini y Ganade (2005) que proponen que en el Bosque Atlántico el establecimiento de especies arbóreas está condicionado por procesos de dispersión y facilitación. A su vez, estudios realizados en bosques secundarios de Misiones han demostrado que la capacidad de la recuperación de la vegetación luego de un disturbio suele ser alta (Holz 2007, Ríos 2010). En este sentido, los árboles plantados pueden actuar como perchas, funcionando como atractivos a frugívoros, favoreciendo la dispersión de semillas debajo del sotobosque (Wunderle 1997). Por ejemplo, dentro de las plantaciones del CAMB se encontraron fructificadas a las siguientes especies: *A. angustifolia*, *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart (cancharana), *Jacaratia spinosa* (Aubl.) A. DC (yacaratia), *Allophylus edulis* (A. St.-Hil, A. Juss. Cambess) Hieron. Ex Niederl. (cocu) y *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (pindó) (observación personal) estas especies poseen un fruto nutritivo que representan recursos importantes para aves y pequeños mamíferos (ej. Gris et al. 2012). Por otro lado, la probabilidad de éxito de las estrategias para la restauración de ecosistemas en regiones tropicales se incrementa cuando la inversión monetaria inicial es mínima pero además cuando existe la posibilidad a mediano o corto plazo de que la inversión tenga un retorno real (Aronson et al. 2006). Por ello, plantaciones forestales de *A. angustifolia* podrían planificarse con el objetivo de restablecer la cobertura arbórea, y mediante intervenciones silvícolas de corta ir obteniendo una renta de los árboles plantados, a la vez que una densidad y área basal de araucaria adecuada, que favorezca el establecimiento y el crecimiento de árboles nativos. El hecho de tratarse de una especie nativa de la cuál se conoce muchos aspectos de su biología y silvicultura, la convierte en una especie ideal para utilizar en proyectos de restauración de la cobertura arbórea en áreas de bosque nativo degradado que no pueden ser convertidas a otros usos pero sí aprovechadas de manera sostenible.

Por otra parte, en las plantaciones de *A. angustifolia* estudiadas, como también en las plantaciones de *P. taeda* estudiada por Ritter 2017, se han encontrado especies de árboles con aptitud comercial: *C. canjerana*, *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl. (guatambú blanco), *Cedrela fissilis* Vell. (cedro), *Cordia trichotoma* (Vell) Arráb. Ex Steud

(loro negro), *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez (laurel negro) y *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub (caña fistola) (Tortorelli 1956). De estas especies en las plantaciones de *A. angustifolia* se hallaron 57,37 árboles por hectárea y a su vez estuvieron representadas en distintas clases de tamaño. Lo que indica la posibilidad de poder desarrollar plantaciones mixtas entre *A. angustifolia* y otras especies de árboles nativas y comerciales, ya sea manejando la regeneración natural si es que llegan los propágulos, como en el caso del CAMB o estableciendo plantaciones mixtas desde plantines (Olguin datos no publicados). Para ello es necesario entender mejor las situaciones que favorecen el crecimiento y supervivencia de dichas especies como también analizar la factibilidad evaluando la rentabilidad de estos sistemas a corto, mediano y a largo plazo. Más estudios son necesarios, para evaluar qué zonas serían más aptas para proyectos de restauración o rehabilitación, o qué zonas son más aptas para plantaciones comerciales manejadas además con fines conservación y/o plantaciones mixtas.

En conclusión, plantaciones de *A. angustifolia* establecidas cerca de fuente de propágulos manejadas con turno largos y varias intervenciones en su ciclo generan las condiciones adecuadas para que se establezcan diversas especies de árboles de distintos grupos funcionales. Dependiendo de los objetivos de la plantación, podría conducirse la regeneración espontánea para aumentar la diversidad estructural de la plantación, aumentando la riqueza y la abundancia de otras especies como también podrían aumentarse el crecimiento de aquellas especies deseadas.

Bibliografía

Adler, P.B., Salguero Gomez, R., Compagnoni, A., J.S. Hsu, Ray Mukherjee J., Mbeau Ache C., Franco, M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Science*, 111 (2):740-745.

Alaback, P.B., Herman, F.R. 1988. Long-term response of understory vegetation to stand density in Picea-Tsuga forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 21:534–539.

Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M. 2008. Natural Regeneration of *Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch in Forest plantations after thinning. *The Open Forest Science Journal*, 1(1):54–60.

Aronson, J., Blignaut, J.N, Milton, S.J., Clewell, A.F. 2006, 'Natural capital : the limiting factor', *Ecological Engineering*, 28 (1):1-5.

Atencia, M. E. 2003. Densidad de maderas. Argentina: INTI CITEMA.

Augspurger, C.K. 1984a. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65:1705-1712.

Augspurger, C.K., Kelly, C.K. 1984b. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, 61:211-217.

Barbosa, C.E.A., Benato, T., Cavalheiro, A.L., Torezan, J.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 Paraná State, Brazil. *Restoration Ecology*, 17 (1):85-94.

Barlow, J., Gardner, T.A., Araujo, I.S., Avila-Pires, T.C., Bonaldo, A.B., Costa, J.E., Esposito, M.C., Ferreira, L.V., Hawes, J., Hernandez, M.I.M., Hoogmoed, M.S., Leite, R.N., Lo-Man-Hung, N.F., Malcolm, J.R., Martins, M.B., Mestre, L.A.M., Miranda- Santos, R., Nunes-Gutjahr, A.L., Overal, W.L., Parry, L., Peters, S.L., Ribeiro-Junior, M.A., da Silva, M.N.F., da

Silva Motta, C., Peres, C.A. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104: 18555-18560.

Bates, D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*.

Battaglia, M.A., Mou, P., Palik, B., Mitchell, R.J. 2002. The effect of spatially variable overstory on the understory light environment of an open-canopied longleaf pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32:1984-1991.

Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C. 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258(4):525-537.

Beaudet, M., Messier, C. 2002. Variation in canopy and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: an assessment based on hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 110:217-228.

Boyden, S., Montgomery, R., Reich, P.B., Palik, B., 2012. Seeing the forest for the heterogeneous trees: stand-scale resource distributions emerge from tree-scale structure. *Ecological Applications*, 22(5): 1578-1588.

Brienen, R.W., Zuidema, P.A. 2006. Lifetime growth patterns and ages of Bolivian rain forest trees obtained by tree ring analysis. *Journal of Ecology*, 94:481-493.

Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., Sayer, J. 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17(5):925-951.

Brokaw, N., Busing, R.T. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(5):183-188.

Burnham, K. P., Anderson, D.R. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Cabanne, G. S., Zurita, G. A., Seipke, S. H., Bellocq, M. I. 2007. Range expansion, density and conservation of the Araucaria Tit-spinetail *Leptasthenura setaria* (Furnariidae) in Argentina: the role of araucaria *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) plantations. *Bird Conservation International*, 17(04):341-349.

Cabrera, A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de 528 Agricultura y Jardinería, Tomo II, Fascículo 1, Ed. Acme, Buenos Aires.

Camacho, M.P. 1980. Técnicas de raleo forestal. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Departamento de Ingeniería Forestal. Centro de Investigación Forestal, San José.

Campanello, P.I. 2004. Diversidad, crecimiento y fisiología de árboles en la Selva Misionera: efectos de los cambio de la estructura y funcionamiento del ecosistema producido por la invasión de lianas y bambúceas. Tesis de posgrado. Universidad Nacional de Buenos Aires.

Campanello, P.I, Gatti G., Goldstein, G. 2008. Coordination between water-transport efficiency and photosynthetic capacity in canopy tree species at different growth irradiances. *Tree Physiology*, 28 (1): 85-94.

Campanello, P. I., M. G. Gatti, L. Montti, M. Villagra, and G. Goldstein. 2011. Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina). *Ecología Austral*, 21:285-285.

Campanello I. P., Von Below J., Hilgert N. I., Cocke C. L., Villagra M., Di Francescantonio D., García D. S., Jaramillo M., Gauto O. A., Goldstein G. 2019. ¿Es posible el uso sostenible del bosque en Misiones? Necesidades de manejo a diferentes escalas, investigación, intervenciones de alto impacto y más recursos económicos. *Ecología Austral*, 29:122-137.

Carvalho, P.E.R., 2003. Espécies Arbóreas Brasileiras. Brasília. Brasil. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). EMBRAPA Florestas.

Chao, K.J., Phillips, O.L., Gloor, E., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., Martínez, R.V. 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96(2):281-292.

Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale T.A., Steege H.ter, Webb C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16:2356–67.

Chazdon, R.L., Pearcy R.W., Lee, D.W., Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses to contrasting light environments. pp 5-55. In: Mulkey S.S., Chazdon R.L., Smith A.P. (eds) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Springer, Boston, MA.

Chazdon, R.L. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6:51-71.

Chazdon, R.L., Peres, C.A., Dent D., Sheil, D., Lugo, A.E., Lamb, D., Stork, N.E., Miller, S.E. 2009. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, 23:1406-1417.

Chen, Y., Cao, Y. 2014. Response of tree regeneration and understory plant species diversity to stand density in mature *Pinus tabulaeformis* plantations in the hilly área of the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 73: 238-245.

Clark, D. A., D. B. Clark. 1992. Life History Diversity of Canopy and Emergent Trees in a Neotropical Rain Forest *Ecological Monographs*, 62:315-344.

Clements, F.E. 1916. *Plant succession an analysis of development of vegetation*. Carnegie Institute Publication, Washington, DC.

Coates, K.D., Canham, C.D., Beaudet, M., Sachs, D.L., Messier, C., 2003. Use of a spatially explicit individual-tree model (SORTIE/BC) to explore the implications of patchiness in structurally complex forests. *Forest Ecology and Management*, 186: 297-310.

Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53:209-233.

Cornelissen, J.H.C., Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J.P., Marzano, B., Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S. III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science*, 230:895-899.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel S., Garnier, E., Díaz S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, Morgan, H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51:335-380.

Correa De Temchuk, M., Olinuk J.A., Pedemonte, R. 2003. Contornos de lluvia para la provincia de Misiones. Análisis geoestadístico. Informe Técnico 85. EEA Cerro Azul, Misiones.

Dalling, J.W., Dwaine, M.D., Garwood, N.C. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13:659-680.

Dalling, J. W., Hubbell, S.P., Silvera, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among pioneer trees. *Journal of Ecology*, 86:674-689.

Daniel, W.W. Biostatistics. A foundation for analysis in the health sciences. 1999. 7th ed. New York: John Wiley and Sons Inc.

Das Chagas E Silva, F., Soares-Silva, L. H. 2000. Arboreal flora of the Godoy Forest State Park, Londrina, Pr. Brazil. *Edinburgh Journal of Botany*, 57(1), 107-120.

Delignette-Muller, M.L., Dutang, C. 2015. fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions. *Journal of Statistical Software*, 64(4): 1-34.

Denslow, J.S, Moermond, T.C. 1985. Fruit display and foraging strategies of small frugivorous birds. In: Arayand, W. G. D., Correa, M.D (Eds), The Botany and Natural History of Panama, Missouri Botanical Garden, St. Louis.

Denslow, J. S. 1987. Tropical Rainforest Gaps and Tree Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 18:431-451.

Di Bitetti, M., Placci, G., Dietz L.A. 2003. Una visión de biodiversidad para la ecoregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Diseño de un Paisaje para la Conservación de la Biodiversidad y prioridades para las acciones de conservación. Washington, D.C., USA. World Wildlife Fund.

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M, Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A.7, Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. Journal of Vegetation Science, 15:295-304.

Díaz, S., Lavorel S., de Bello, F., Quetier, F., Grigulis, K., Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 104:20684-20689.

Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C, Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirt, C., Colin., Prentice, C.I, Garnier, E., Bönisch, G, Westoby, M.,Poorter, H., Reich, P.B, Moles, A.T, Dickie, J., Andrew, N. Gillison, A.N, Zanne, A.E, Chave, J.S., Wright, J., Sheremet'ev, S.N, Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D, Gorné, L.D. 2016. The global spectrum of plant form and function. Nature, 529(7585), 167-171.

Dobson, A.J. 2008. An introduction to generalized linear models. Third edition. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL.

Dormann, C.F., Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carr G, ... Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36:27-46.

Duarte, L.D.A.S, Dos Santos MMG, Hartz SM, Ecologia DDe, Federal U., Cp, A. B. G. 2006. Role of nurse plants in Araucaria Forest expansion over grassland in south Brazil, 520-528.

Dummel, C.J., Pinazo, M.A. 2010. 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(3):331-342.

Duncan, R.S., Chapman, C.A. 2003. Consequences of plantation harvest during tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 173(1-3):235-250

Easdale, T.A., Healey, J.R., Grau, H.R., Malizia, A. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology*, 95:1234-1249.

Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio*, 4:412-417.

Enquist, B. J., West, G.B, Charnov, E.L., Brown J.H. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature (London)*, 401:907-911.

Ewel, J.J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology*, 293-308.

Ewers, R. M., Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1):117-142.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:487-515.

Falster, D.S., Westoby, M. 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology*, 93(3), 521-535.

Fan, Z-X, Zhang, S-B, Hao G-Y, Ferry Slik J. W, Cao K-F. 2012 Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology*, 100:732-41

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2015. Recursos Forestales Mundiales 2015. Retrieved from www.fao.org/3/a-i4793s.pdf

Ferretti, A.R., Kageyama, P.Y., Árboez, G.F., Santos, J.D., Barros, M.I.A., Lorza, R.F., C. Oliveira, C. 1995. Classificação das espécies arbóreas em grupos ecológicos para revegetação com nativas no estado de São Paulo. *Florestar Estatístico*, 3(7):73-77.

Fischer, J., Lindenmayer, D. B. 2006. Beyond fragmentation: a new conceptual landscape model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos*, 112: 473-480.

Fonseca, C.R., Ganade, G., Baldissera, R., Becker, C.G., Boelter, C.R., Brescovit, A.D., Camposa, L.M., Flecka, T., Fonseca, V.S., Hartzc, S.M., Jonera, F., Käffera, M.I., Leal-Zancheta, A.M., Marcellif, M.P., Mesquitaa, A.S., Monding, C.A., Paza, C.P., Petrya, M.V., Piovensana, F.N., Putzkeh, J., Stranza, A., Vergaraa, M., Vieira, E.M. 2009. Towards an ecologically-sustainable forestry in the Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 142(6): 1209-1219.

Forgiarini, C., Souza, A. F., Longhi, S. J., Oliveira, J. M. 2015. In the lack of extreme pioneers: trait relationships and ecological strategies of 66 subtropical tree species. *Journal of Plant Ecology*, 8(4):359-367.

Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging Software to Extract Canopy Structure and Gap Light Transmission Indices from True-colour Fisheye Photographs, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>

Gasic, M., E. Mutarelli, R. Falcone, J. López, E. Orfila. 1955. "Plan de Ordenación del Cuartel San Antonio" Administración Nacional de Bosques.

Gasic, M., E. Mutarelli, R. Falcone. 1950. "Plan de Ordenación del Cuartel San Antonio". Buenos Aires: Administración Nacional de Bosques.

Gasic, M., J. López, O. Fluxa; R. Juan. 1951. "Plan de Ordenación del Cuartel Rolador". Buenos Aires: Administración Nacional de Bosques.

Geldenhuys, C.J. 1997. Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Province, South Africa. *Forest Ecology and Management*, 99:101–115.

Gibert, A., Gray, E.F., Westoby, M., Wright, I.J., Falster, D.S., Wilson, S. 2016. On the link between functional traits and growth rate: meta-analysis shows effects change with plant size, as predicted. *Journal of Ecology*, 104(5):1488-1503.

Gleason, H.A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 43:463-481.

Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine M.D., Forni E. 2005. Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics : looking for a strategy. *Annals for Forest Science*, 62:785-96.

Goya, J., Sandoval, M., Arturi, M., Burns, S., Russo, F., Santaca, M., Azcona Sañudo. M. 2012. Plan de Manejo Forestal del Campo Anexo Manuel Belgrano perteneciente a EE-A Montecarlo de INTA, Misiones.

Goya, J.F.; Sandoval, L.M.; Pinazo, M.A; Ritter, L.; Medina, M.; Arturi, M. F. Efecto del raleo sobre el crecimiento diamétrico en plantaciones de *Araucaria angustifolia* de más de 50 años en el NE de Misiones, Argentina. 2016. Jornadas técnicas forestales y ambientales. Misiones. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones-Ministerio de Agro industria de la Nación, INTA.

Greene, D.F., Johnson, E.A. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, 70:339-347.

Grime, J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250:26-31.

Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance for ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111:1169-94.

Grime, J.P., Pierce, S. 2012. *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems*. New York: Wiley-Blackwell, Chichester.

Gris, D., Temponi, L. G., Marcon, T. R. 2012. Native species indicated for degraded área recovery in Western Paraná, Brazil. *Revista Árvore*, 36(1):113-125.

Groeneveld, J., Alves, L.F., Bernacci, L.C., Catharino, E.L.M., Knogge, C., Metzger, J.P., Pütz, S., Huth A. 2009. The impact of fragmentation and density regulation on forest succession in the Atlantic rain forest. *Ecological Modelling*, 220(19):2450-2459.

Guariguata, M.R., Ostertag, R. 2008. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 38(1):255-265.

Guevara, S., Purata, S.E., van der Maarel E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, 66:77-84.

Hacke, U.W., Sperry, J.S. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systems*, 4(2): 97-115.

Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.

Harms, K. E., Dalling, J.W. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology*, 13:617-621.

Hartley, M.J. 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155:81-95.

Henle, K., Lindenmayer, D.B, Margules, C.R; Saunders, D.A, Wissel, C. 2004. Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodiversity and Conservation*, 13:1-8.

Holl, K.D., Loik, M.E., Lin, E.H.V, Samuels, I.A. 2000. Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, 8:33

Holz, S. 2007. Patrones de cambios durante la recuperación de la vegetación en campos agropecuarios abandonados del Bosque Atlántico del Alto Paraná. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. UBA. Doctorado en Ciencias Biológicas.

Hoppes, W.G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in Illinois woodland. *Ecology* 69:320-329.

Hunter Jr., M.L., 1990. Wildlife, forest, and forestry. In: Principles of managing forests for biological diversity. Prentice-Hall, New Jersey.

Iezzi, M. E., Cruz, P., Varela, D., Angelo, C. De, Bitetti, M. S. Di. 2018. Tree monocultures in a biodiversity hotspot : Impact of pine plantations on mammal and bird assemblages in the Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 424(9-2018):216-227.

Igarashi, T., Masaki, T., Nagaike, T., Tanaka, H. 2016. Species richness of the understory woody vegetation in Japanese cedar plantations declines with increasing number of rotations. *Journal of Forest Research*, 21:291-299.

IGN 2018. <https://www.ign.gob.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/Principal>

Jobidon, R., Guillaume, C., Thiffault, N. 2004. Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management*, 198:209-221.

Kammesheidt, L. 1998. The role of tree sprouts in the restorations of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology*, 139(2):155-165.

Kangas, A. y Maltamo, M. 2007. *Forest inventory. Methodology and applications*. Springer.

Kanowski, J., Catterall, C.P., Wardell-Johnson, G.W., Proctor, H., Reis, T. 2003. Development of forest structure on cleared rainforest land in eastern Australia under different styles of reforestation. *Forest Ecology and Management*, 183(1–3):265-280.

Kanowski, J., Catterall, C., Proctor, H., Reis, T, Tucker, N., Wardell-Johnson, G. 2005a. Biodiversity values of timber plantations and restoration plantings for rainforest fauna in tropical and subtropical Australia, in Erskine, P. and Lamb, D. and Bristow, M. (ed), *Reforestation in the Tropics and Subtropics of Australia Using Rainforest Tree Species*. pp. 183-205. Australia: Rainforest CRC.

Kanowski, J., Catterall, C. P., Wardell-Johnson, G. W. 2005b. Consequences of broadscale timber plantations for biodiversity in cleared rainforest landscapes of tropical and subtropical Australia. *Forest Ecology and Management*, 208(1-3):359-372.

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(1-2):117-131.

Keenan, R.J, Lamb, D, Parrotta J, Kikkawa, J. 1999. Ecosystem Management in Tropical Timber Plantations. *Journal of Sustainable Forestry* 9(1-2):117-134.

Keenan R. J., Reams G. A., Achard F., de Freitas J. V., Grainger A., Lindquist E. 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment. *Forest Ecology and Management*, 352:9-20.

King, D.A, Davies, D.J., Nur Supardi M.N., Tan, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology*, 19:445-453.

Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98:419-428.

Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (eds S. S. Mulkey, R. L. Chazdon A. P. Smith), pp. 559–597. Chapman Hall, New York.

Kitajima, K. 2002. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. *Functional Ecology*, 16:433-444.

Kobe, R.K. 2006. Sapling growth as a function of light and landscape-level variation in soil water and foliar nitrogen in northern Michigan. *Oecologia*, 147:119-133

Kohyama, T.S., Potts, M.D., Kohyama, T.I., Kassim, A.R., Ashton, P.S. 2015. Demographic properties shape tree size distribution in a Malaysian rain forest. *The American Naturalist*, 185(3):367-79.

Kooyman, R.M. Westoby, M. 2009. Costs of height gain in rainforest saplings: main-stem scaling, functional traits and strategy variation across 75 species. *Annals of Botany*, 104: 987–993.

Kraft, N.J.B., Metz, M.R., Condit, R.S., Chave, J. 2010. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist*, 188:1124-36

Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., Poorter, L., Vanderwel, M., Ghislain Vieilledent g., Wright J., Aiba M., Baraloto, C., Caspersen, J., Cornelissen, J.H.C, Gourlet-Fleury, S., Hanewinkel, M., Herault, B., Kattge J., Kurokawa H., Onoda, Y., Peñuelas, J., Hendrik Poorter, H., Uriarte, M., Richardson, S., Ruiz-Benito P., I-Fang Sun I-F., Ståhl, G., Swenson, N.G., Thompson, J., Westerlund, B., Wirth, C., Zavala, M.A., Zeng, H., Zimmerman, J.K., Zimmermann, N.E, Westoby, M. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585):204-207.

Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luiza, R.C.C., Ribeiro, J.E. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effect, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS One*, 2 (10):1017.

Lavorel, S., Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits-revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16:545-556.

Legendre, P., Fortin, M.J. 2010. Methodological advances inference of spatial structure. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources*, 10:831-844

Li, Y., Härdtle, W., Bruelheide, H., Nadrowski K., Scholten, T., Wehrden, H., Oheimb, G. 2014. Site and neighborhood effects on growth of tree saplings in subtropical plantations (China) *Forest Ecology and Management*, 327:118-127.

Liebsch, D., Marques, M.C.M., Goldenberg, R. 2008. How long does the Atlantic Rain Forest take to recover after a disturbance? Changes in species composition and ecological features during secondary succession. *Biological Conservation*, 141:1717-1725

Lindenmayer, D., Franklin, J.F., 2002. *Conserving Forest Biodiversity: A Comprehensive Multiscale Approach*. Island Press, U.S.A.

Loehle, C. 2000. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *The American Naturalist*, 156(1):14-33.

Loiselle, B.A., Blake, J.G. 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a Neotropical lowland wet forest. *Vegetatio*, 107/108:177-189

López, J.A., Little, L., G.F. Ritz, J.S. Rombold, W.J. Hahn. 2002. Árboles comunes del Paraguay. *Ñandeyvyra mata kuera*, Cuerpo de Paz, Asunción, Paraguay.

Loumeto, J.J., Huttel, C. 1997. Understory vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. *Forest Ecology and Management*, 99:65-81.

Mainieri, C.J., Peres-Chimelo. 1989. Fichas de características das maderas brasileiras. Instituto de Pesquisas Tecnológicas. Sao Paulo, Brasil.

Malysz, M., Müller, S. C., Milesi, S. V., Stival dos Santos, A., Overbeck, G.E. 2019. Functional patterns of tree communities in natural *Araucaria* forests and old monoculture conifer plantations, *Acta Botanica Brasilica*, 33 (4):777-785

Mann, H.B., Whitney, D.R., 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*, 18:50-60.

Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27:209-220.

Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*, 97:357-374.

Martínez Pastur, G.M., Lencinas, M.V., Cellini, J.M., Mundo, I. 2006. Diameter growth: Can live trees decrease? *Forestry*, 80(1):83-88.

MAyDS (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable). 2017. Ley 26331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos. Informe de estado de implementación 2010-2015. Buenos Aires, Argentina.

MAyDS 2018. <https://mapas.ambiente.gob.ar/geonetwork/srv/spa/catalog.search#/home>

Mazer, S.J. 1990. Seed mass of Indiana dune genera and families taxonomic and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, 4:326-357.

McGill, B.J., B.J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21:178-185.

MEA (Millenium Ecosystem Assessment). 2005. Ecosystems and human well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, D.C.

Medeiros, C.D., Scoffoni, C., John, G., Bartlett, M.K., Inman-Narahari, F., Ostertag, R., Cordell S., Giardina C., Sac L. 2018. An extensive suite of functional traits distinguishes Hawaiian wet and dry forests and enables prediction of species vital rates. *Functional Ecology*, 33:712-734.

Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., Tabarelli, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(8), 461-468.

Moles, A.T., D.S. Falster, M. R. Leishman, M. Westoby. 2004. Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology*, 92:384-396.

Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A., Leishman, M. R. 2009. Global Patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97:923-932.

Montgomery, R.A., Chazdon, R.L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia*, 131(2):165-174.

Moretti, A.P., Olguin, F.Y., Pinazo, M.A., Gortari, F., Bahima, J.V., Graciano, C. 2019. Supervivencia y crecimiento de un árbol nativo maderable bajo diferentes coberturas de dosel en el Bosque Atlántico, Misiones, Argentina. *Ecología Austral*, 29:099-111.

Moscovich, F., Dummel, C., Pinazo, M., Knebel, O., Alcaraz, R. 2010. Caracterización fitosociológica de una porción de bosque nativo misionero secundario , con intervención antrópica. *Quebracho*, 18(3384):24–36.

Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *TREE*, 10:58-62.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853.

Nagai, M., Yoshida, T. 2006. Variation in understory structure and plant species diversity influenced by silvicultural treatments among 21- to 26-year-old *Picea glehnii* plantations. *Journal of Forest Research*, 11(1): 1–10.

Nascimento, H.E.M., Laurance, W., Condit, R., Laurance, S., D'Angelo, S., Andrade, A.C. 2005. Demographic and life-history correlates for Amazonian trees. *Journal of Vegetation Science*, 16:625-634.

Nathan, R, Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends of Ecology and Evolution*, 15: 278-285.

Niinemets, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per área, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82:453-469.

Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 16:262-270.

Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J.,

Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., Kassem, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51(11):933-938.

Oksanen, A.J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens H.H., Wagner, H. 2015. Package "vegan".

Ortega Torres, E., L. Stutz de Ortega, R. Spichiger. 1989. Flora del Paraguay. Conservatoire et Jardinbotaniques de la Ville de Geneve.

Otto, R., García-del-Rey, E., Méndez, J., Fernández-Palacios, J.M. 2012. Effects of thinning on seed rain, regeneration and understory vegetation in a *Pinus canariensis* plantation (Tenerife, Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, 280:71-81.

Oyarzabal M., Clavijo J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, L., Maturo, H.M., Aragón, R., Campanello, I.P., Prado, D., Oesterheld, M., León, R.J.C. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1): 040-063.

Parrotta, J.A. 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science*, 6: 627-636.

Parrota, J.A., Turnbull, J.W., Jones, N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99:1-7.

Paz, H.S., Mazer, J, Martínez-Ramos, M. 2005. Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): within and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology*, 19:707-718.

Pérez Flores, M., Lencinas, M. V, Ritter L.J, Arturi, M.F., Medina, M, Derguy, M.R; Rojas J. L; Pinazo M. A.; Cellini, J.M. 2016. Efecto de las características estructurales de las plantaciones y del tiempo transcurrido desde el ultimo raleo en la cobertura del sotobosque de plantaciones de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze en el noreste de

Misiones, Argentina. Argentina. Iguazu. Libro. Resumen. Congreso. VI Reunión Binacional de Ecología-XXVII Reunión Argentina de ecología-XXIII Reunión de la sociedad de ecología de Chile. IBS-INTA-APN-UNAM-CeIBA

Picard, N., Köhler, P., Mortier, F., Gourlet-Fleury, S. 2012. A comparison of five classifications of species into functional groups in tropical forests of French Guiana. *Ecological Complexity*, 11:75–83.

Pietrek, A.G., Branch, L.C. 2011. Native plantations as an important element for biodiversity in vanishing forested landscapes: a study of the near threatened araucaria tit spinetail (*Leptasthenura setaria*, Furnariidae). *Austral Ecology*, 36:109-116.

Plan de ordenación para la estación forestal “General Manuel Belgrano” San Antonio-Misiones. Año 1967-1971. Plan de trabajo del Centro de Estudios del Bosque Subtropical

PNRBN. Plan Nacional de Restauración de Bosques Nativos. 2018. Programa Nacional de Protección de los Bosques Nativos Dirección Nacional de Bosques Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable.

Poorter, L., Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 87:1733-1743.

Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manriquez, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O., Wright, I. J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7):1908-1920.

Primack, R., Rozzi R., Feinsinger P., Dirzo R., Massardo, F. 2001. Fundamentos de la conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México D.F.

Pryde, E.C., Holland, G.J., Watson, S.J., Turton, S.M., Nimmo, D.G. 2015. Conservation of tropical forest tree species in a native timber plantation landscape. *Forest Ecology and Management*, 339:96-104.

Putz, F.E., Coley, Pd., Lu, K., Montalvo, A., Alello, A. 1983. Uprooting and snapping and of trees: structural determinants and ecological characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 13:1011-102.

Rau, M. 2005. Land Use Change and Natural Araucaria Forest Degradation Northeastern Misiones, Argentina, Thesis.

R Development Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>

Reich, P.B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102:275-301.

Reich, P.B. 2014. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102:275-301.

Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B. et al. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80:1955-1969.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Ponzoni, F., Martensen, A.C., Hirota, M. 2009. Brazilian Atlantic forest: how much is left and how the remaining forest is distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142:1141-1153.

Ríos, R.C. 2010. Capacidad regenerativa da floresta missioneira argentina frente a distúrbios antrópicos Tesis doctoral. Universidade Federal do Paraná.

Ritter, L.J., Goya, J.F., Pinazo, M.A., Campanello, P.I., Eichelberg, R., Rojas, L., Arturi, M.F. 2016. Mecanismos de establecimiento de árboles nativos en plantaciones de *Pinus taeda* L. en el N de Misiones, Argentina. *Revista Forestal, Yvyrareta*, 23:21-26

Ritter, L. 2017. Regeneración de árboles nativos en plantaciones de *Pinus taeda* L. en el norte de Misiones: efectos del manejo a nivel del rodal y el paisaje. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP.

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.

Rodríguez, M. E., Cardozo, A., Díaz, M. R. 2006. Ecología y manejo de los bosques de Argentina. Los bosques nativos misioneros: estado actual de su conocimiento y perspectivas, 1552(3300): 1-34.

Rodríguez, S.A. 2015. Propiedades biomecánicas y Propiedades biomecánicas y ecofisiológicas de especies de ecofisiológicas de especies de árboles nativos y cultivados en la provincia de Misiones. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Roxburgh, J.R., Kelly D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. *New Zealand Journal of Ecology*, 19:213-217.

Rüger, N., Wirth, C., Wright, S.J., Condit, R. 2012a. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology*, 93:2626-2636.

Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S.P., Condit, R. 2012b. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology*, 97:1360-1368.

Rüger, N., Comita, L.S, Condit, R., Purves, D., Rosenbaum, B., Visser, M.D, Wright, S.J., Wirth, C. 2018. Beyond the fast–slow continuum: demographic dimensions structuring a tropical tree community. *Ecology Letters*, 21:1075-1084.

Santos, A.J., Corso, N.M., Martins, G., Bittencourt, E. 2002 Aspectos productivos e comerciais do pinhao no Estado do Paraná. *Floresta*, 32(2):163-169.

Seiwa, K., Etoh, Y., Hisita, M., Masaka, K., Imaji, A., Ueno, N., Hasegawa, Y., Konno, M., Kanno, H., Kimura, M. 2012. Roles of thinning intensity in hardwood recruitment and diversity in a conifer, *Criptomeria japonica* plantation: a 5 year demographic study. *Forest Ecology and Management*, 269:177-187.

Selwyn, M.A., Ganesan, R. 2009. Evaluating the potential role of Eucalyptus plantations in the regeneration of native trees in southern Western Ghats, India. *Tropical Ecology*, 50(1): 173-189.

Senbeta, F., Teketay, D., Näslund, B Å. 2002. Native woody species regeneration in exotic tree plantations at Munessa-Shashemene Forest, southern Ethiopia. *New Forests*, 24(2): 131-145.

Shapiro, S.S.; Wilk, M. B. 1965. "An analysis of variance test for normality (complete samples)". *Biometrika*, 52 (3–4):591-611.

Shila, H, N. and Ali, R, S. 2010. "Comparison of Land Covers Classification Methods in Etm+ Satellite Images (Case Study: Ghamishloo Wildlife Refuge)", *Journal of Environmental Research and Development*, 5(2):279-293.

SIFIP. Sistema de información Foresto Industrial de la Provincia de Misiones. 2015. Disponible en <https://www.desarrolloforestal.com.ar/sifip/>. Acceso: junio 2019.

Slik, J.W. F. 2006. Estimating species-specific wood density from the genus average in Indonesian trees. *Journal of Tropical Ecology*, 22:481-482

Smith, D.M., Larson BC, Kelty MJ, Ashton PMS. 1997. The Practice of Silviculture: Applied Ecology, Ninth Edition. John Wiley Sons, Inc.

Son, Y., Yoon, Y.L., Young, C.J., Kim, Z.S. 2004. Light availability and understory vegetation four years after thinning in a *Larix-leptolepis* plantation of central Korea. *Journal of Forest Research*, 9(2), 133-139.

Souza, A. F, Forgiarini, C., Longhi, S.J., Morales Oliveira, J. 2014. Detecting ecological groups from traits: a classification of subtropical tree species based on ecological strategies. *Brazilian Journal of Botany*, 37:441-452.

Sprugel, D. G., Rascher, K.G., Gersonde, R., Dovciak, M., Lutz, L.A., J.A., Halpern, C.B. 2009. Spatially explicit modeling of overstory manipulations in young forests: Effects on stand structure and light. *Ecological Modelling*, 220:3565-3575.

Srur, M., Gatti, F., Benesovsky, V., Herrera, J., Melzew, R., Camposano M. 2009. Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. En: Parque Nacional Iguazú, Conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina (B. Carpinetti et al. eds.): Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina.

Stephens, S., Wagner, M. 2007. Forest plantations and biodiversity: a fresh perspective. *Journal of Forestry*, 105 (September), 307-313.

Strauss-Debenedetti, S., Bazzaz, F. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (eds S. S. Mulkey, R. L. Chazdon A. P. Smith), pp. 162-186. Chapman Hall, New York.

Suzuki, Deanna H.O., Edward C.R. 2008. Developing landscape habitat models for rare amphibians with small geographic ranges: a case study of Siskiyou Mountains salamanders in the western USA. *Biodiversity and Conservation*, 17:2197-2218.

Swaine, M.D., Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75:81-86.

Swenson, N.G, Enquist, B.J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its communitywide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3):451-459.

Tabarelli, M., Peres, C.A. 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation*, 106:165-176

ter Braak, C.J.R., Prentice, I. 1988. A theory of gradient analysis. *Advance Ecology Research*, 18:271-317.

Thomas, S., Halpern C, Falk D, Liguori D, Austin K .1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications*, 9: 864-879.

Tortorelli, L. A. 1956. *Maderas y Bosques Argentinos*. Buenos Aires, Ed. ACME XXVII.

Trejo, L. 1976. Diseminación de semillas por aves en 'Los Tuxtlas', Veracruz. In: Gómez-Pompa A, Vázquez-Yanes C, Del Amo S and Butanda A (eds) *Regeneración de selvas*. Compañía Editorial Continental, México D. F.

Trentini, C.P., Campanello, P.I., Villagra, M., Ritter, L.J., 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.

Turner, I.M. 2001. *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.

USDA. 2006. *Keys to Soil Taxonomy*. United States Department of Agriculture. Décima 707 edición. Washington, DC. EEUU.

UTHSCSA ImageTool, downloaded 30 March 2017, available at <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>. Last revision 22 February 2002.

Utsugi, E., Kanno, H., Ueno, N., Tomita, M., Saitoh, T., Kimura, M., Kanou, K., Seiwa, K. 2006. Hardwood recruitment into conifer plantations in Japan: Effects of thinning and

distance from neighboring hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 237(1-3): 15–28.

Valladares, F., Niinemets, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1):237-257.

van Gelder, H.A., Poorter, L., Sterck, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171:367-78.

Vázquez-Yanes, C. 1998. *Trema micrantha* (L.) Blume (Ulmaceae): A promising neotropical tree for site amelioration of deforested land. *Agroforestry Systems*, 40(1):97-104.

Venables, W.N., Ripley, B.D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.

Vespa, N.I., Zurita, G.A., Bellocq, M.I. 2014. Functional responses to edge effects: seed dispersal in the southern Atlantic Forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 328: 310-318.

Vespa, N.I., Zurita, G.A., Gatti, G.M., Bellocq, M.I. 2018. Seed movement between the native forest and monoculture tree plantations in the southern Atlantic forest: A functional approach. *Forest Ecology and Management*, 430:126-133.

Vieira, I.C.G, Uhl, C., Nepstad D. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. as a succession facilitator in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio*, 115:91-99.

Villagra, M. 2012. Plasticidad morfológica y fisiológica de especies arbóreas del Bosque Atlántico en respuesta a cambios en la disponibilidad de luz y nutrientes. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Villagra, M., Campanello, P. I., Bucci, S. J., Goldstein, G. 2013. Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species. *Tree Physiology*, 33(12):1308-1318.

Villegas, Z., Peña-Claros, M., Mostacedo, B., Alarcón, A., Licona, J.C., Leño, C., Pariona, W., Choque, U. 2009. Silvicultural treatments enhance growth rates of future crop trees in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 971-977.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2):213-227.

Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1):125-159.

Westoby, M. Wright, I.J. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trend in Ecology & Evolution*, 21:261-268.

Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70(3):536-538.

Wigley, T.B., Roberts, T.H. 1997. Landscape-level effects of forest management on faunal diversity in bottom-land hardwoods. *Forest Ecology and Management*, 90:141-154

Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. pp. 3-18. En: Wilson E.O. Ed. *Biodiversity*, National Academic Press, Washington, D.C.

Wright, I.J., Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia*, 127:21-29.

Wright, I.J., Westoby, M., Reich, P.B. 2002. Convergence towards higher leaf mass per área in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 90(3):534-543.

Wright, S.J., Muller-landau, H.C., Condit, R., Hubbell, S.P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology*, 84:3174-3185.

Wright, I.J, Reich, P.B, Westoby, M., et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821-7.

Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N. J. B., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E. , Condit, R. , Dalling, J. W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E.S., P. Hubbell, P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador C.M. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 12:3664-3674.

Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99:223-235.

Zanini, L., Ganade, G. 2005. Restoration of Araucaria Forest: The Role of Perches, Pioneer Vegetation, and Soil Fertility. *Restoration Ecology*, 13(3):507-514.

Zanini, K.J., Bergamin, R.S., Machado, R.E., Pillar, V.D., Müller, S.C., 2014. Atlantic rain forest recovery: successional drivers of floristic and structural patterns of secondary forest in Southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 25:1056-1068.

Zanne, A.E., Westoby, M., Falster, D.S., Ackerly, D.D., Loarie, S.R., Arnold, S.E.J., Coomes, D.A. 2010. Angiosperm wood structure : global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97(2): 207-215.

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.

Zuur, A.Z., Ieno, E. I., Smith, G.M. 2007 *Analysing Ecological Data*. Springer, New York

