



Universidad Nacional del Comahue
Centro Universitario Bariloche

**EFFECTOS DEL MANEJO SILVÍCOLA Y DEL
AMBIENTE LUMÍNICO SOBRE LA VEGETACIÓN EN
PLANTACIONES DE PINO PONDEROSA EN EL
NOROESTE PATAGÓNICO**

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctora en Biología

Lic. María Melisa Rago

Directora: Dra. María Florencia Urretavizcaya

Codirector: Dr. Guillermo Emilio Defossé

2021



RESUMEN

La superficie con plantaciones forestales establecidas en el mundo, incluyendo a la región patagónica, está en aumento, lo cual conlleva diferentes consecuencias para los ecosistemas naturales. Estas consecuencias dependen de factores como el contexto ecológico, la historia de uso y el manejo forestal. Alcanzar un equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad es un objetivo cada vez más buscado en las plantaciones forestales, ya que la biodiversidad favorece la estabilidad de las plantaciones al tiempo que contribuye al mantenimiento de la estructura y las funciones de las comunidades naturales en las que se foresta. El manejo forestal es una actividad que permite controlar la estructura forestal, y por lo tanto, contribuir a mantener los recursos necesarios para la persistencia y el desarrollo de las comunidades naturales. En el noroeste patagónico las plantaciones con coníferas exóticas se han establecido desde la década del '70; primero para la producción de celulosa y particularmente desde los '90 para la producción de madera aserrable como objetivo principal. La especie más utilizada en forestaciones es el pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson), la cual se ha establecido en zonas del ecotono y de la estepa patagónica. Si bien se cuenta con estudios que abarcan diversos aspectos de los efectos que pueden causar las plantaciones en la región, hay otros asociados especialmente a las etapas del manejo forestal que no han sido abordados en profundidad. El objetivo de esta tesis fue evaluar los efectos que producen las plantaciones de pino ponderosa sobre las comunidades vegetales en el Noroeste de Patagonia, y su relación con las etapas del manejo forestal. Para ello se evaluaron atributos de las comunidades vegetales que se desarrollan bajo el dosel de plantaciones de pino ponderosa que abarcan el rango de las estructuras forestales representativas de las plantaciones en la región. También se seleccionaron tres especies de plantas características de la comunidad natural (*Berberis microphylla* G. Forst, *Adesmia volckmannii* Phil., y *Poa ligularis* Nees ex Steud) y se estudió su crecimiento a tres niveles de irradiancia: 20 y 60% de irradiancia respecto al cielo abierto, simulando dos niveles de cobertura del dosel forestal, y 100% de irradiancia. Por otra parte, se evaluó la respuesta durante tres años consecutivos de las comunidades vegetales a alternativas del manejo de los residuos forestales generados por las prácticas de poda y raleo que habitualmente se dejan apilados o en escolleras en el suelo forestal. Las prácticas de reducción de residuos evaluadas fueron el triturado, la quema prescrita y su combinación. Por último, se analizó la potencial contribución de la vegetación en superficie y del banco de semillas del suelo a la persistencia de las comunidades vegetales en el borde e interior de plantaciones a la mitad de su ciclo de rotación. Se encontró que las plantaciones de pino ponderosa afectaron a las comunidades vegetales naturales de la estepa y del ecotono al modificar variables que influyen directamente en el desarrollo de la vegetación como la radiación. Tanto la riqueza como la abundancia total de especies disminuyeron linealmente con variables de la estructura forestal como el área basal y la cobertura del dosel, mientras que las especies más frecuentes y los grupos según su hábito-duración y origen mostraron diferentes respuestas a la radiación que penetra el dosel arbóreo. *Berberis microphylla* y *Adesmia volckmannii* mantuvieron su productividad al 60% de irradiancia, en la cual *Adesmia volckmannii*, además, tendió a aumentarla. Por su parte *Poa ligularis* tendió a disminuir su productividad a partir del 60% de irradiancia. La respuesta general de las comunidades vegetales a tratamientos de reducción de residuos implicó la disminución de su riqueza y su abundancia, seguida por el incremento inmediato de su riqueza y la recuperación más lenta de su abundancia. Si bien las condiciones sitio-específicas influyeron significativamente en la

respuesta de la vegetación, en general el triturado fue el tratamiento de reducción de residuos con el menor impacto negativo sobre la vegetación en el corto plazo. El banco de semillas del suelo estuvo conformado principalmente por hierbas anuales exóticas, mientras que en la vegetación predominaron hierbas y arbustos perennes nativos, los cuales disminuyeron hacia el interior de las plantaciones. Todos estos resultados contribuyen al desarrollo de pautas de manejo forestal que permitirían el mantenimiento de atributos de la comunidad vegetal natural. Mantener el estrato herbáceo-arbustivo es necesario, ya que además de constituir la estructura fundamental de la comunidad natural, las plantas actúan como fuente de propágulos. Para ello, la radiación disponible en el estrato herbáceo-arbustivo es fundamental y puede regularse mediante el manejo forestal. Mantener un rango amplio de estructuras forestales en una plantación favorecería la heterogeneidad lumínica, lo cual promovería una mayor variedad de micrositios para el desarrollo y la persistencia de las especies vegetales. En los casos donde la vegetación haya sido drásticamente disminuida por las plantaciones otros mecanismos de introducción como plantaciones o siembras de especies nativas deberían ser consideradas, ya que el banco de semillas del suelo no sería suficiente para su recuperación. Los resultados también reflejaron la importancia de las particularidades de cada sitio, incluyendo su historia de uso, en la respuesta de la comunidad vegetal a las plantaciones y su manejo forestal, con lo cual estos aspectos deben tenerse en cuenta en la selección del manejo forestal más apropiado para cada situación.

ABSTRACT

The total area of land under forest plantation is increasing globally and in Patagonia. The consequences of this activity on natural ecosystems vary, depending on factors such as ecological context, history of use, and forest management. Reaching a balance between timber production and biodiversity conservation is one of the aims increasingly pursued in forest plantations, since biodiversity contributes to plantation stability while contributing to the maintenance of the structure and functions of natural communities. Through forest management, forest structure is controlled. Thus, forest management can contribute to maintaining the resources necessary for the persistence and development of natural communities. In northwestern Patagonia, exotic conifer plantations have been established since the '70s; first for cellulose production and particularly since the 90's with timber production as the main objective. The most commonly used species in afforestation is the ponderosa pine (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson), which has been established in areas of ecotone and Patagonian Steppe. Although there are studies that cover various aspects of the effects plantations may cause in the region, there are others, especially associated with forest management stages, that have not been thoroughly addressed. The aim of this thesis was to evaluate ponderosa pine plantation effects on plant communities in northwestern Patagonia, and their relation with forest management stages. To achieve this aim, plant community attributes present under the canopy of several ponderosa pine forest structures, representative of the plantations in the region, were evaluated. Also, three characteristic plant species of the steppe (*Berberis microphylla* G. Forst, *Adesmia volckmannii* Phil., and *Poa ligularis* Nees ex Steud) were selected and their growth under three irradiance levels were studied: 20 and 60% simulating two canopy cover level situations, and 100% simulating the open sky situation. Moreover, plant community response to residual slash management generated by pruning and thinning activities, which is usually left on the forest floor, were evaluated during three years in a row. The fuel reduction treatments

implemented were mastication, prescribed fire, and their combination. Finally, the potential contribution of above-ground vegetation and the soil seed bank to the persistence of plant communities in the edge and interior of plantations in the middle of their cycle were analyzed. Ponderosa pine plantations affected the steppe and the ecotone plant communities, due to variable modifications that directly influence plant development, such as solar radiation. Both total species richness and abundance decreased linearly with forest structure variables such as basal area and canopy cover, whereas the most frequent species as well as growth form and origin groups showed different responses to the radiation that penetrates the forest canopy. *Berberis microphylla* and *Adesmia volckmannii* maintained their productivity at 60% irradiance; *Adesmia volckmannii*, also, was seen to increase productivity at this level. *Poa ligularis* productivity tended to decrease at 60% irradiance. The general response of plant communities to fuel reduction treatments involved a decrease of richness and abundance, followed by an immediate increase of richness and a delayed recovery of abundance. Although site-specific conditions influenced plant community response, mastication was, in general, the fuel reduction treatment with the lowest negative impact on initial vegetation recovery. The soil seed bank was mainly composed of exotic annual herbs, whereas native perennial herbs and shrubs predominated in the above-ground vegetation. These groups in the above-ground vegetation decreased from the steppe to the plantation interior. All of these results contribute to the development of forest management guidelines that allow for the maintenance of plant community attributes. The persistence of plants in the herb-shrub stratum is necessary, since they constitute the fundamental structure of natural communities and act as propagule sources. To favor plants persistence, solar radiation availability in the herb-shrub stratum is fundamental, and it can be regulated through forest management. Generating a wide range of forest structures in plantations would favor light heterogeneity, which would promote more microsites for plant species development and persistence. In the cases where vegetation has been drastically diminished by plantations, other mechanisms for their recovery might be considered, such as seedling and planting native species. These results also reflected the importance of site particularities, including the history of use, for plant community responses to plantations and forest management. Thus, considering site particularities it is important to select the most appropriate forest management at each situation.

AGRADECIMIENTOS

Durante estos años muchas personas transcurrieron conmigo, desde distintos lugares y en distintos momentos. A cada una de ellas le agradezco. Le agradezco por acompañarme en el proceso de ir encontrando el lugar a cada una de las piezas de esta tesis.

A mi directora Florencia Urretavizcaya, quien me enseñó, guió y acompañó en todo el proceso, desde la paciencia y la dedicación. A mi codirector Guillermo Defossé, que me invitó a adentrarme en la investigación con responsabilidad, defendiendo con argumentos cada idea. A ambos agradezco profundamente el buen trato con el que trabajamos todos estos años.

A mis compañeros de muestreos, que pusieron el cuerpo en el campo, vivero y laboratorio. Sin ustedes no habría tesis posible: Stefano Gianolini, Cristian Huisca, Melanie Paz, Agustín Williams, Natalia Lederer, Natalia Aránega.

A todos los que compartieron conmigo sus conocimientos y me ayudaron a resolver pequeños y grandes problemas: a Ivonne Orellana por darme la mano, a Liliana Contardi por enseñarme y preguntarme, a Pamela Quinteros por enseñarme a no aflojar, a Marta Grech, Pablo López Bernal y Priscila Willems por las infinitas consultas estadísticas, a Gastón Díaz por enseñarme el mundo de las fotos hemisféricas, a María Laura Besio por mostrarme los bellos detalles del inglés, a Patricia González por ser un portal abierto a la información, a Hector Gonda, Eduardo Tambussi, José Bava, Virginia Alonso, Marina Caselli, Marisel Morales, Ezequiel Marcuzzi, Diego Morbel, Marcela Godoy, Sergio Huenchuman. A quienes respondieron mis consultas por e-mail y a todos los que atendieron cuando golpeé la puerta.

A mis compañeros de oficina, los habitantes: Marina Caselli, Natalia Lederer, Tania Figueroa, Juan Manuel Roggero, Eugenia Salgado, Mariano Aquino, Fernanda Ríos, y los transeúntes. Por los mates, las reflexiones y los silencios, todo fue más agradable con ustedes. A todos los becarios, por los momentos compartidos y el cruce de ideas, preocupaciones y motivaciones.

A los propietarios y administradores de las plantaciones donde realicé los muestreos, y a todos los que colaboraron en la realización de los ensayos.

Agradezco las oportunidades que me brindó este doctorado, a Pete Fulé por su hospitalidad y compartir tantos saberes conmigo, a Margaret Moore, Víctor Fernández, Matthew Weiss y Diny Hartiningtias, por los distintos puntos de vista compartidos.

A la FCNyM que me dio las primeras herramientas, a CONICET y la SCTIPyC del Chubut, que financiaron mi beca de doctorado, a CIEFAP que me dio el lugar de trabajo y todos los recursos necesarios para realizar los muestreos, a UNcoma por acompañarme académicamente estos años, y a quienes financiaron parte de esta investigación (UCAR, PIA 14066 y CONICET, PUE 4116/16).

A las Dras. Luciana Ghermandi, Verónica El Mujtar y Cintia Souto, por los valiosos aportes para mejorar la calidad y claridad de esta tesis.

A mis amigos del alma: Sol Rodríguez, Agustina Reato, Paula Castro, Ioana Liempe, Ariel Neri, Laura Gallo, Ethel Puyol, por su apoyo incondicional. A Alex Cottescu, que me acompañó y me sostuvo en los momentos más difíciles. A mis amigas y colegas de la vida: Micaela Santos, Luciana Laborda, Sofía Zalazar y Daniela de la Fuente. Por nutrirnos entre todas de las experiencias de cada una.

A mi mamá, papá, hermanas y sobrines, por ser la tierra en mis raíces y la alegría en mis días. A mi papá.

Y a las plantas de la estepa, que me cautivaron desde el primer momento en que las observé.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS.....	1
CAPÍTULO 1 Introducción general.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos.....	3
Biodiversidad y formas de abordaje.....	4
Plantaciones forestales en Patagonia.....	5
Impacto ambiental de las plantaciones forestales en Patagonia.....	8
Manejo forestal y biodiversidad.....	10
HIPÓTESIS Y OBJETIVO GENERAL.....	12
Hipótesis general.....	12
<i>Objetivo general</i>	12
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN.....	12
Pregunta de investigación 1.....	12
Pregunta de investigación 2.....	13
Pregunta de investigación 3.....	14
Pregunta de investigación 4.....	15
ÁREA DE ESTUDIO GENERAL.....	16
REFERENCIAS.....	18
CAPÍTULO 2 Relación entre la comunidad vegetal y la estructura forestal de las plantaciones: efectos de la radiación solar sobre la vegetación bajo el dosel en plantaciones de <i>Pinus</i> <i>ponderosa</i>	27
INTRODUCCIÓN.....	28
Pregunta de investigación.....	30
MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
Sitios de estudio.....	31
Muestreo.....	35
<i>Estructura forestal</i>	35
<i>Ambiente lumínico</i>	35
<i>Comunidad vegetal</i>	36
Análisis de datos.....	37
<i>Características de las estructuras forestales y su relación con el ambiente lumínico</i> 37	
<i>Relación de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal con variables de la estructura forestal y del ambiente lumínico</i>	38
<i>Caracterización de la comunidad vegetal en cada sector y relación de la radiación difusa con la presencia y la abundancia de las plantas (agrupadas según su hábito- duración y su origen) y de las especies más frecuentes</i>	38
RESULTADOS.....	39
Características de las estructuras forestales y su relación con el ambiente lumínico.....	39
Relación de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal con variables de la estructura forestal y del ambiente lumínico.....	43
Caracterización de la comunidad vegetal en cada sector y relación de la radiación difusa con la presencia y la abundancia de las plantas (agrupadas según su hábito-duración y su origen) y de las especies más frecuentes.....	46
DISCUSIÓN.....	55
CONCLUSIONES.....	59
REFERENCIAS.....	60

CAPÍTULO 3 Crecimiento de plantas características de la comunidad natural asociadas a plantaciones de <i>Pinus ponderosa</i> : efecto de la irradiancia en condiciones semi controladas.	66
INTRODUCCIÓN.....	67
Pregunta de investigación.....	68
MATERIALES Y MÉTODOS.....	69
Especies seleccionadas.....	69
Diseño experimental.....	70
Caracterización inicial y muestreos destructivos.....	72
Registro de estructuras reproductivas.....	74
Análisis de datos.....	74
<i>Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>74</i>
<i>Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>75</i>
<i>Estructuras reproductivas durante la segunda temporada de crecimiento.....</i>	<i>76</i>
RESULTADOS.....	76
Berberis microphylla.....	76
<i>Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>76</i>
<i>Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>79</i>
Adesmia volckmannii.....	81
<i>Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>81</i>
<i>Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>84</i>
<i>Estructuras reproductivas durante la segunda temporada de crecimiento.....</i>	<i>86</i>
Poa ligularis.....	86
<i>Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>86</i>
<i>Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.....</i>	<i>89</i>
<i>Estructuras reproductivas durante la segunda temporada de crecimiento.....</i>	<i>91</i>
DISCUSIÓN.....	91
CONCLUSIONES.....	94
REFERENCIAS.....	95
CAPÍTULO 4 Respuesta de la comunidad vegetal al manejo de residuos forestales en plantaciones de <i>Pinus ponderosa</i>	100
INTRODUCCIÓN.....	101
Pregunta de investigación.....	103
MATERIALES Y MÉTODOS.....	104
Área de estudio.....	104
Sitios de estudio, diseño experimental y tratamientos de residuos.....	105
Muestreo y clasificación de la vegetación.....	108
Análisis estadísticos.....	109
<i>Respuesta de la riqueza y la abundancia de la vegetación durante los primeros tres años luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos....</i>	<i>109</i>

<i>Respuesta de la riqueza, la abundancia y la composición específica a los tratamientos de residuos comparados con la comunidad natural.....</i>	109
<i>Patrones en la respuesta de la vegetación a los tratamientos de residuos a tres años de su implementación.....</i>	110
<i>Cobertura de residuos y suelo desnudo en los tratamientos de residuos.....</i>	111
RESULTADOS.....	111
Caracterización de los sitios de estudio.....	111
Respuesta de la riqueza y abundancia de la vegetación durante tres años luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos.....	112
Respuesta de la riqueza, la abundancia y la composición vegetal a los tratamientos de residuos comparados con la comunidad natural.....	119
Patrones en la respuesta de la vegetación a los tratamientos de residuos a tres años de su implementación.....	127
Cobertura de residuos y de suelo desnudo en los tratamientos de residuos.....	131
DISCUSIÓN.....	133
CONCLUSIONES.....	138
REFERENCIAS.....	139
CAPÍTULO 5 Estrategias para persistir en la comunidad: banco de semillas del suelo y vegetación en plantaciones de <i>Pinus ponderosa</i>	145
INTRODUCCIÓN.....	146
Pregunta de investigación.....	148
MATERIALES Y MÉTODOS.....	149
Área de estudio.....	149
Muestreo.....	150
Análisis de datos.....	152
<i>Respuesta de la vegetación.....</i>	152
<i>Respuesta del banco de semillas.....</i>	153
<i>Comparación de la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas.....</i>	153
RESULTADOS.....	153
Respuesta de la vegetación.....	154
Respuesta del banco de semillas.....	156
Comparación de la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas	162
DISCUSIÓN.....	164
CONCLUSIONES.....	168
REFERENCIAS.....	168
CAPÍTULO 6 Discusión general y conclusiones.....	174
Discusión general.....	175
Implicancias para el manejo forestal con vista hacia la conservación de la biodiversidad	179
Necesidades de investigación.....	182
REFERENCIAS.....	183
ANEXOS.....	186
TRABAJOS DE RESPALDO.....	194

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Esta tesis se estructura en un primer capítulo introductorio, donde se desarrolla el marco teórico general; cuatro capítulos independientes, cada uno de los cuales abarca una de las preguntas de investigación planteadas; y un capítulo final, donde se discuten los resultados más relevantes y se plantean las conclusiones generales de la tesis. Esta organización procura facilitar la lectura fluida sin recurrir a otros capítulos, y es por ello que pueden existir reiteraciones en el marco teórico así como en los materiales y métodos entre capítulos.

En el capítulo 1 se introducen la temática de la conservación de la biodiversidad en sistemas productivos y el marco conceptual de biodiversidad, se describe la historia y el estado de las plantaciones forestales en Patagonia y se presentan los estudios más relevantes respecto al impacto que ocasionan sobre el ambiente natural. Se presentan alternativas de manejo forestal, así como distintas herramientas útiles para aumentar la productividad forestal, pero también mediante las cuales se puede fomentar la conservación de la biodiversidad. Luego se plantean las preguntas de investigación, hipótesis, predicciones y objetivos específicos. Finalmente se describe el área general de estudio.

En el capítulo 2 se aborda la primera pregunta de investigación de la tesis, en donde se evalúan las relaciones entre la estructura forestal, el ambiente lumínico y la comunidad vegetal en plantaciones de pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson) bajo manejo tradicional. El manejo forestal tradicional en la región contempla una densidad inicial de plantación de 1.111 plantines por hectárea, con un distanciamiento de 3 x 3 m entre plantines, tres podas, dos raleos y la corta final entre los 36 y 48 años.

En el capítulo 3 se aborda la segunda pregunta de investigación de la tesis, en donde se evalúa el crecimiento de las especies nativas *Berberis microphylla* G. Forst, *Adesmia volckmannii* Phil. y *Poa ligularis* Nees ex Steud bajo tres condiciones de irradiancia durante dos temporadas de crecimiento, simulando dos condiciones de dosel forestal y la condición de cielo abierto.

En el capítulo 4 se aborda la tercera pregunta de investigación de la tesis, en donde se evalúa la respuesta temprana de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo a tratamientos de reducción de residuos generados por las prácticas silvícolas de poda y raleo en plantaciones de pino ponderosa, comparada con la vegetación bajo manejo tradicional y de la comunidad natural. Los tratamientos de reducción de residuos evaluados fueron el triturado, la quema prescrita y su combinación.

En el capítulo 5 se aborda la cuarta pregunta de investigación de la tesis, en donde se compara la vegetación y el banco de semillas del suelo en la comunidad natural y en el borde e interior de rodales aledaños de pino ponderosa, para evaluar su potencial contribución a la regeneración de la comunidad vegetal luego de intervenciones silvícolas.

En el capítulo 6 se sintetiza y discuten los resultados más relevantes de los capítulos 2 a 5, y se plantean los aportes de este trabajo para el mejoramiento y el desarrollo de técnicas silvícolas que favorezcan el equilibrio entre la conservación de la biodiversidad y la productividad en paisajes productivos forestales de la Patagonia, así como necesidades de investigación para seguir avanzando en pos de lograr dicho objetivo.

CAPÍTULO 1

Introducción general



INTRODUCCIÓN

Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos

La conservación de la biodiversidad es reconocida mundialmente como un objetivo importante, ya que cumple un rol fundamental en la estabilidad y funciones de los ecosistemas, y por lo tanto, en la provisión de servicios ecosistémicos (Naciones Unidas, 1992; MEA, 2005; Cardinale et al., 2012). Los disturbios antrópicos pueden ser una amenaza para la biodiversidad si se considera que las estimaciones indican que más del 50% de los bosques y pastizales templados se han convertido para usos antrópicos (MEA, 2005). Entre las estrategias para conservar la biodiversidad, la más difundida es la creación de áreas protegidas. Sin embargo, una limitante de esta estrategia es que la superficie cubierta puede no ser suficiente para conservar toda la biodiversidad (van Rensburg & Mill; 2010; Rusch et al., 2015). Una estrategia complementaria a las áreas protegidas es la conservación en sistemas productivos, la cual permite mantener una mayor superficie de hábitat y conectar áreas fragmentadas (Miller, 1996; Fahrig, 2003). Además, mantener la biodiversidad en un sistema productivo puede ser favorable para mantener la productividad y la estabilidad de dicho sistema en el tiempo (Polasky et al., 2008; van Rensburg & Mill, 2010; Thompson et al., 2014).

Las plantaciones forestales se encuentran entre los disturbios antrópicos que amenazan a la biodiversidad donde es posible aplicar estrategias para alcanzar un equilibrio entre la productividad y la conservación de la biodiversidad. Contrariamente a las áreas de bosque nativo que están en retroceso por deforestación, la superficie con plantaciones forestales establecidas en el mundo está en continua expansión, si bien la variación neta de la superficie forestal es negativa (FAO, 2020). Las plantaciones forestales, entendidas como aquellas compuestas por una o dos especies, coetáneas, plantadas con un espaciamiento regular y manejadas de manera intensiva principalmente con un fin productivo, cubren 131 millones de hectáreas, representando el 3% del área ocupada por plantaciones y bosques nativos en el mundo (FAO, 2020). La mayoría de ellas se localiza en América del Sur, componiéndose casi en su totalidad de especies introducidas (FAO, 2020). Mientras que uno de los principales efectos de las plantaciones forestales es la disminución de la biodiversidad, en algunos casos no se detectan efectos significativos o, al contrario, se registra un aumento de la misma (Hartley, 2002; Carnus et al., 2006; Stephens & Wagner 2007; Brockerhoff et al., 2008; Bremer & Farley 2010; Felton et al., 2010; Paquette & Messier 2010; Braun et al., 2017; Horák et al., 2019). El incremento de la superficie con plantaciones forestales establecidas y las diferentes respuestas de la biodiversidad generan la necesidad de profundizar en las estrategias que permitan conservar la biodiversidad en plantaciones forestales.

El contexto ecológico e histórico del ecosistema natural y el manejo forestal de la plantación pueden ser condicionantes de la respuesta de los organismos biológicos. Mientras que la transición desde un bosque nativo, un matorral o un pastizal a una plantación forestal suele provocar una disminución de la biodiversidad, cuando la transición es desde un suelo degradado a una plantación forestal la biodiversidad no varía o tiende a aumentar (Stephens

& Wagner, 2007; Bremer & Farley, 2010). La disminución de la biodiversidad en los casos mencionados previamente se atribuye a múltiples factores como la preparación del sitio, la cobertura del dosel que limita el establecimiento y el desarrollo de especies con altos requerimientos lumínicos y la barrera física que genera la hojarasca para la germinación (Bremer & Farley, 2010). Por otro lado, las plantaciones forestales en áreas degradadas pueden mejorar las condiciones del suelo al incrementar la materia orgánica y el mantillo, suprimir el desarrollo de especies ruderales que competirían con la vegetación nativa y crear microambientes favorables para la dispersión de semillas, favoreciendo de este modo la biodiversidad (Bremer & Farley, 2010). Además de las observaciones a nivel de comunidad, se ha registrado que las plantaciones forestales pueden proveer de hábitat a especies importantes para el ecosistema nativo (Brockhoff et al., 2003; Nagaike et al., 2003; Quine & Humphrey, 2010). Por otra parte, la estructura de la plantación forestal puede condicionar la magnitud de los cambios en componentes de la biodiversidad, ya que desde que se instala una plantación forestal van sucediendo cambios en algunos de los factores esenciales para el desarrollo y la persistencia de los organismos, como la cantidad y la calidad de la luz (Lieffers & Stadt, 1993; Valladares et al., 2004), y el agua disponible (Buduba, 2006; Gyenge et al., 2011). Estos factores varían de acuerdo a la edad de la plantación y al manejo silvícola que se realice sobre la misma, con diferentes efectos sobre la biodiversidad (Ferris et al., 2000; Sonohat et al., 2004; Cummings & Reid, 2008). Por ejemplo, se ha visto que en plantaciones forestales con edades avanzadas que reemplazan bosques, la vegetación del sotobosque incorpora especies nativas, asemejándose al sotobosque de los bosques nativos (Brockhoff et al., 2003). También se ha registrado que las plantaciones ralas pueden albergar una mayor biodiversidad que las plantaciones densas (Ferris et al., 2000; Cummings & Reid, 2008; Trentini et al., 2017). Por lo tanto, las estrategias para conservar la biodiversidad en las plantaciones forestales deben considerar tanto aspectos particulares del sitio como del manejo forestal (Carnus et al., 2006; Brockhoff et al., 2008; Gyenge et al., 2010).

Biodiversidad y formas de abordaje

La biodiversidad o diversidad biológica se define como “la variabilidad entre los organismos vivos de todos los ecosistemas, y de los complejos ecológicos de los que forman parte, incluyendo la diversidad intra e inter-específica y de los ecosistemas” (Naciones Unidas, 1992). El término comprende distintas escalas biológicas, desde la variación genética dentro de una población, la de especies dentro y entre comunidades, hasta la variación de comunidades en un paisaje (Moreno, 2001). Su estudio ha tomado mayor relevancia en los últimos años debido a su relación con el funcionamiento de los ecosistemas y por las consecuencias de su modificación como resultado de actividades humanas (Maclaurin & Sterelny, 2008).

Existen diferentes índices que representan distintos aspectos de la biodiversidad. A escala de especies, la riqueza, es decir, el número de especies en un área definida, es la medida de biodiversidad más frecuentemente utilizada ya que, además de reflejar aspectos relevantes

de la misma, la detección y cuantificación de especies es relativamente fácil (Moreno, 2001). Sin embargo, la abundancia relativa de las especies, es decir la representatividad de cada una de ellas, es también un componente fundamental de la biodiversidad, principalmente cuando se busca generar recomendaciones o tomar decisiones en favor de la conservación, ya que permite, por ejemplo, identificar aquellas especies que por su baja representatividad en la comunidad pueden ser más sensibles a las perturbaciones ambientales (Moreno, 2001). Si bien los índices que consideran tanto la riqueza como la abundancia relativa de las especies son más completos, muchas veces su interpretación es más difícil y por ello es conveniente presentar la información de la biodiversidad mediante diferentes parámetros e índices complementarios (Moreno, 2001).

Mediante el estudio de la composición, la riqueza y la abundancia de especies es posible tener una buena caracterización de la biodiversidad de una comunidad (Magurran, 1988). En el estudio de comunidades vegetales, la abundancia frecuentemente se mide como cobertura, es decir, como la proporción de terreno ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas de las plantas, especialmente cuando la identificación de individuos resulta difícil por la ausencia de límites netos visibles entre los mismos, como ocurre en el caso de las plantas cespitosas o con forma de cojín (Matteucci & Colma, 1982). Asimismo, las clasificaciones funcionales de las plantas permiten entender las relaciones entre biodiversidad, factores abióticos y procesos ecosistémicos, con menor o mayor profundidad según la clasificación que se realice (Díaz et al., 2002). Las clasificaciones según el hábito-duración de las especies son sencillas de realizar y útiles tanto para caracterizar una comunidad como para analizar cambios entre comunidades (Díaz et al., 2002). Además, las clasificaciones según el origen de las especies también son relevantes cuando se analizan disturbios, ya que en muchos casos los disturbios se asocian con un incremento de especies exóticas (Jauni et al., 2014), si bien esto dependería también del uso y la presencia previa al disturbio de las especies exóticas (Varela et al., 2006; Urretavizcaya et al., 2018).

Plantaciones forestales en Patagonia

A principios del siglo XX comenzó a desarrollarse en Patagonia la actividad forestal con especies exóticas. Las primeras plantaciones se realizaron entre 1910 y 1940 en la Isla Victoria de Bariloche en áreas de bosque nativo degradado por incendios y pastoreo (Koutché, 1942; Bava et al., 2015). Este y otros casos similares en El Bolsón, Epuén y Parque Nacional Los Alerces (Hranilovich et al., 1959; Loguercio et al., 2005) representaron alternativas para mitigar los procesos de erosión y desertificación causados por dichos disturbios (Davel et al., 1999; Urretavizcaya, 2006; Bava et al., 2015). Las experiencias continuaron, esta vez con un enfoque productivista, en estaciones experimentales en El Bolsón y Trevelin (Bava et al., 2015). A partir de 1970 comenzó la plantación intensiva de coníferas exóticas de rápido crecimiento (Schlichter & Laclau, 1998) promocionadas mediante financiamiento del Estado Nacional (Ley 21695/77). Su objetivo inicial fue la producción de celulosa que, al no ser apropiado ambiental, geográfica y económicamente

para la región, cambió hacia la producción maderera a partir de la década del '80 (Bava et al., 2015) acompañada por leyes provinciales (Loguercio & Dececchis, 2006) y la sanción de nuevas leyes nacionales (Ley 25080/98 y subsecuentes). Por otra parte, desde el año 2014 está vigente el Sistema Argentino de Certificación Forestal (CERFOAR), al cual los productores forestales pueden solicitar voluntariamente la incorporación de las tierras dedicadas a plantaciones forestales que gestionan. El CERFOAR establece los criterios del Proceso de Montreal como base para cumplir con los requisitos de certificación de la gestión forestal sostenible, entre los cuales se incluye la conservación de la diversidad biológica y las funciones ecológicas (Chavat, 2015). Actualmente, se plantea además la posibilidad de promover plantaciones forestales para la mitigación del efecto invernadero causado por el excesivo consumo de combustibles fósiles (Defossé et al., 2010; Thompson et al., 2014).

En términos socio-económicos, la plantación forestal con coníferas exóticas es una actividad productiva que genera fuentes de trabajo local y provee de madera, en una región que es importadora neta de este producto (Salvador et al., 2007; Defossé, 2015). Además, contribuye a disminuir la presión de extracción sobre el bosque nativo (Davel, 2008), como también ha sido reportado para otras regiones del mundo (de Groot & van der Meer, 2010). Asimismo, las plantaciones a densidades adecuadas permitirían el desarrollo de sistemas silvopastoriles, proveyendo retornos económicos más frecuentes y diversificados, como los derivados de la obtención de carne o lana (Fernández et al., 2005; Defossé, 2015; Rusch et al., 2015).

Las plantaciones más antiguas se realizaron, principalmente, a altas densidades (2.500 plantas ha⁻¹) y, en general, no recibieron el manejo forestal adecuado, como podas y raleos. Posteriormente las plantaciones se realizaron a densidades iniciales fluctuantes entre 1.600 y 1.400 plantas ha⁻¹, y desde los años '90 se realizan con densidades iniciales de 1.100 y 800 plantas ha⁻¹ (Laclau, 2006). Asimismo, se ha restringido su plantación a zonas sin bosque en la región comprendida entre el borde del bosque nativo y la estepa patagónica (Bava et al., 2015). En esta región ecotonal de la Patagonia, la mayoría de las plantaciones forestales de coníferas son jóvenes, encontrándose aún en la etapa de conducción silvicultural (Loguercio & Dececchis, 2006; Loguercio et al., 2011). Sin embargo, es importante considerar que a nivel regional no existe aún un modelo de desarrollo forestal propio, que guíe tanto los objetivos productivos de la plantación como su ubicación y manejo (Bava et al., 2015).

La superficie actualmente apta para el establecimiento de plantaciones forestales se estima en aproximadamente 2,6 millones de hectáreas, en base a limitantes ambientales, como la aptitud de suelos, la calidad de sitio, la presencia de mallines, las precipitaciones, y otros posibles usos del suelo (Ferrer et al., 1990; Irisarri & Mendia, 1991; Irisarri et al., 1995; Bava et al., 2016). Esta área se extiende sobre suelos Andisoles y transicionales a Molisoles, los cuales tienen una alta capacidad de retención de agua y permeabilidad dada por la presencia de ceniza volcánica, propiedades que favorecen la productividad de las plantaciones forestales (Colmet Daage et al., 1995, Loguercio et al., 2015). Al presente, la superficie dedicada a plantaciones forestales es aproximadamente de 109.000 hectáreas; el

58% se encuentra en la provincia de Neuquén, el 31% en Chubut y el 11% en Río Negro (CIEFAP-UCAR, 2017). Las especies más utilizadas han sido el pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson), representando más del 80% del total, seguido por el pino oregón (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), y el pino radiata (*Pinus radiata* (D. Don)) y el pino murrayana (*Pinus contorta* Douglas ex Louden) en menor proporción (CIEFAP-UCAR, 2017).

El pino ponderosa presenta una amplia distribución natural que se extiende desde el sur de Canadá hasta el norte de México, y desde el centro de Estados Unidos hasta la costa pacífica. Se trata de una especie monoica, la cual tiene la capacidad de producir semillas desde los 7 y hasta los 350 años, si bien las semillas más viables provienen de árboles de entre 60 y 160 años de edad. En su región de origen el principal factor limitante para su crecimiento es la humedad, con lo cual en los sitios más áridos su distribución se relaciona a la disponibilidad hídrica. Además, su persistencia en ambientes severos se debe en parte al vigoroso crecimiento de su raíz principal, la cual puede alcanzar profundidades de 50 cm en pocos meses luego de la germinación. Comúnmente desarrolla diámetros de 76 a 127 cm y alturas de 27 a 40 metros y alcanza edades de 300 a 600 años. Los fuegos de superficie son frecuentes en su área de distribución y esta especie presenta características que la protegen del daño y le permiten adaptarse a dicho régimen, como es la gruesa corteza que desarrollan los árboles más grandes (Oliver & Ryker 1990).

El área identificada como potencialmente apta para el establecimiento de plantaciones forestales en la región patagónica coincide con parte de los distritos Subandino y Occidental, ambos pertenecientes a la Provincia Fitogeográfica Patagónica, y del Ecotono Rionegrino (Soriano, 1956; Cabrera, 1971; Leon et al., 1998; Oyarzabal et al., 2018). El distrito Subandino se caracteriza por una estepa gramínea dominada por *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi que se desarrolla por encima de la isohieta de los 300 mm anuales e ingresa en el sector oriental de los bosques de *Nothofagus* spp. (Soriano, 1956; Leon et al., 1998). En su límite oriental se une con el distrito Occidental en un amplio ecotono. Este distrito se caracteriza por una estepa arbustivo-gramínea dominada por *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romaschenko, *Pappostipa humilis* (Cav.) Romaschenko, *Adesmia volckmannii* Phil. y *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas (Soriano, 1956). El Ecotono Rionegrino ocupa un paisaje de peniplanicies, entre los 300 y 600 msnm, y presenta una fisonomía intermedia entre el típico matorral del Monte y las estepas patagónicas (Leon et al., 1998). La Patagonia ha sido utilizada para el pastoreo de ganado doméstico desde su introducción a fines del siglo XIX, llegando a situaciones de sobrepastoreo, y por lo tanto los ecosistemas presentan distintos niveles de degradación (Soriano, 1952; Defossé & Robberecht, 1987; Bertiller & Bisigato 1998, Oliva et al., 2017). El principal efecto del sobrepastoreo ha sido la reducción de la cobertura vegetal, principalmente de gramíneas palatables (Defossé et al., 1990, Gaitán et al., 2017). Además, el sobrepastoreo ha provocado la disminución de la riqueza de especies y el reemplazo de especies dentro y entre grupos funcionales (Bertiller & Bisigato 1998; Gaitán et al., 2017). Estos cambios han promovido el desarrollo de distintas

comunidades vegetales en la Patagonia, las cuales han sido descritas en términos de estados y transiciones (sensu Westoby et al., 1989), basadas en descripciones florísticas y estructurales de la vegetación bajo diferentes regímenes e intensidades de pastoreo (Bertiller & Bisigato 1998 y citas en él). Además, luego de los disturbios causados por el pastoreo, el viento y la precipitación han promovido procesos de erosión y deposición creando grandes áreas de suelo desnudo, que junto con la pérdida de materia orgánica, nutrientes y semillas limitan el restablecimiento de la vegetación (Ares et al., 1990; Aguiar & Sala 1994; Bertiller & Coronato 1994; Golluscio et al. 2009). Dado que las forestaciones se establecen sobre estos ecosistemas degradados, es difícil determinar con certeza la comunidad prístina de referencia. En esta tesis, se seleccionaron comunidades vegetales de referencia sin plantación forestal, cada una de las cuales se denominó “comunidad natural” ya que presentó algún nivel de degradación.

Impacto ambiental de las plantaciones forestales en Patagonia

Los efectos de las plantaciones de coníferas exóticas sobre las comunidades naturales en Patagonia se han evaluado en ambientes de bosques nativos de *Nothofagus* spp. y de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri y en la estepa (Raffaele & Schlichter, 2000; Rusch et al., 2004; Candan et al., 2006; Corley et al., 2006; Lantschner & Rusch, 2007; Lantschner et al., 2008, 2012; Paritsis & Aizen, 2008; Corley et al., 2012; Orellana & Raffaele, 2012; Pescador & Peris, 2014; Corley et al., 2018; Dezzotti et al., 2019). En general, se ha observado una disminución en la riqueza y la abundancia de especies de la comunidad natural de plantas, la cual es más abrupta en rodales densos que en ralos, y se la atribuye principalmente a las altas coberturas del dosel y a la pérdida de heterogeneidad ambiental (Raffaele & Schlichter, 2000; Rusch et al., 2004; Lantschner et al., 2008; Paritsis & Aizen, 2008; Orellana & Raffaele, 2012; Dezzotti et al., 2019). Además, las plantaciones generan una capa de acículas en el suelo que afecta la germinación de especies (Raffaele & Schlichter, 2000; Orellana, 2011), la cual tiene una lenta descomposición en los ambientes donde se plantan especies forestales (Buduba, 2006). Sin embargo, las plantaciones pueden contribuir a la recuperación de elementos del sistema original en sitios degradados, al excluir el ganado y generar microclimas con menor demanda hídrica (Gyenge et al., 2010). Por ejemplo, se ha documentado que *Festuca pallelescens* tiene similares crecimientos en pastizales y plantaciones forestales con coberturas del dosel de hasta el 85% en el noroeste de Patagonia (Fernández et al., 2006). Esto se atribuye a que el dosel forestal podría reducir la demanda hídrica, ya que la humedad relativa y la temperatura del aire registradas fueron similares bajo el dosel que en el pastizal, mientras que la radiación solar fue mayor en el segundo caso (Fernández et al., 2006). Además, el crecimiento similar de dicha especie bajo el dosel y en pastizales se puede deber a que *Festuca pallelescens* muestra cierta tolerancia a la sombra (Fernández et al., 2004). Esta gramínea forrajera puede ser reemplazada en la comunidad natural por el arbusto *Azorella prolifera*, debido al pastoreo de ganado doméstico, como ha sido registrado en pastizales del suroeste de la provincia del Chubut (Bertiller & Bisigato,

1998). Otros ensamblajes taxonómicos, como los mamíferos, las aves y los insectos, también son afectados por las plantaciones forestales, variando sus respuestas de acuerdo a la estructura y la heterogeneidad vegetal (Gyenge et al., 2010). En general, en todos estos ensamblajes se observan disminuciones en la riqueza y la abundancia de especies cuando las plantaciones son más densas, y se ve un reemplazo en la composición específica cuando reemplazan ambientes de estepa (Lantschner & Rusch, 2007; Lantschner et al., 2008, 2012; Paritsis & Aizen, 2008; Pescador & Peris, 2014; Corley et al., 2018).

Entre los factores abióticos se ha observado que las plantaciones forestales pueden impactar sobre el ambiente lumínico, el ciclo hídrico y las propiedades del suelo de los sistemas naturales en Patagonia. La radiación solar y la heterogeneidad lumínica disminuyen bajo el dosel de las plantaciones, especialmente cuando reemplazan pastizales y arbustales (Bremer & Farley, 2010; Orellana, 2011). Además, los residuos de las podas y raleos, cuando son dejados en el sitio, y las acículas que se acumulan sobre el suelo reducen la radiación disponible para el desarrollo de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo (Raffaele & Schlichter, 2000; Kane et al., 2010). En cuanto al ciclo hídrico se observó que las coníferas exóticas presentan un mayor consumo de agua que el sistema que reemplazan, afectando al balance hídrico (Gyenge et al., 2011). Estas diferencias son mayores cuando las plantaciones son densas y en pastizales. Sin embargo, es posible disminuir el consumo de agua de las coníferas mediante el manejo del área foliar a través de podas y densidad de plantación (Gyenge et al., 2011). Entre las propiedades del suelo, se han detectado algunos cambios en su pH, tornándolo levemente más ácido que el suelo original (Broquen et al., 2005; Buduba, 2006). Sin embargo, el impacto de las plantaciones forestales no es unívoco, ya que depende tanto de la especie cultivada como de las características previas del sitio a forestar y del manejo de las plantaciones, por lo que aún existe un intenso debate sobre estas temáticas (Nosetto & Jobbágy, 2014; Hong et al., 2018).

La introducción de especies biológicas puede generar procesos invasivos (Richardson et al., 2014), los cuales se han detectado para algunas de las coníferas exóticas establecidas en Patagonia. Mientras que los pinos murrayana y oregón han sido identificados como invasores en áreas de estepa y cipresales, el pino ponderosa no se comporta como especie invasora (Sarasola et al., 2006; Orellana & Raffaele, 2010). Sin embargo, las plantaciones de pino ponderosa aún son jóvenes, con lo cual su comportamiento no se conoce completamente en la región, por lo cual debe considerarse que a medida que aumente el área ocupada por plantaciones forestales también lo hace el riesgo de invasión (Raffaele et al., 2015). Por su parte las plantaciones no manejadas han permitido la incidencia de plagas como la avispa barrenadora de los pinos *Sirex noctilio* (Villacide & Corley 2006) y la propagación de incendios catastróficos (Dentoni & Cerne 1999). Las plantaciones de coníferas alteran la estructura de la vegetación y la carga de combustibles, modificando el régimen de fuego de los ecosistemas en los cuales son establecidas (Paritsis et al., 2018). Entre un 2 y 3% de las plantaciones forestales en Patagonia se queman anualmente, incrementándose estos porcentajes con la edad de la plantación (Defossé et al., 2010).

Manejo forestal y biodiversidad

Uno de los objetivos de un plan de manejo forestal es maximizar el crecimiento individual en diámetro de los árboles más valiosos para producir materia prima aserrable de alta calidad. Para ello es necesario mantener el rodal dentro de un rango de densidades que reduzca al mínimo la competencia individual. Las densidades máximas y mínimas entre las que se propone manejar la plantación se expresan en términos de densidad relativa, es decir en proporción a la densidad máxima que puede alcanzar la especie en la región. Entre las metodologías más utilizadas para evaluar la densidad relativa, se encuentra el Índice de Densidad de Reineke (IDR) que se expresa en unidades decimales para un diámetro de referencia (Reineke, 1933). Para el pino ponderosa en la región, el diámetro de referencia se considera de 25 cm (Gonda, 2001). Un modelo de manejo propuesto para un sitio de calidad media en la región indica las siguientes intervenciones a partir de plantaciones a densidades iniciales de 1.111 plantines por hectárea: un raleo pre-comercial a los 10 años (coincidente con un diámetro medio de 8 cm) para disminuir la densidad inicial a 600 plantas por ha, tres podas a los 10, 12 y 15 años para obtener madera de calidad libre de nudos, un raleo comercial a los 21 años (diámetro medio mayor a 25 cm) para disminuir la densidad y otro raleo a los 27 años (diámetro medio mayor a 40 cm) donde se seleccionarían los 200 árboles que quedarían hasta la corta final a los 35 años (Gonda, 2001). Si bien este modelo fue diseñado para maximizar la producción forestal, y es el tradicionalmente utilizado en la región, no tiene en cuenta el o los impactos que su aplicación podría tener sobre el ecosistema natural.

Recientemente el Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca de la Nación (MAGyP), alentó a desarrollar modelos de gestión de las forestaciones, que atiendan a la conservación en los propios sistemas productivos forestales (MAGyP, s.f.). En la región, éstos se llevan a cabo mediante el desarrollo de una evaluación ambiental estratégica de la actividad forestal en Patagonia (Bava et al., 2016), realizada en el marco del Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales (GEF TF 090118). Esta iniciativa es muy importante ya que, además de los beneficios de mantener la biodiversidad para los propios sistemas productivos, contribuye a conservar la biodiversidad de la estepa y del ecotono bosque-estepa que se encuentran poco representadas en los sistemas de áreas protegidas (Chehébar et al., 2013). Para lograr este objetivo, algunas recomendaciones generales indican generar un mosaico heterogéneo mediante la plantación a bajas densidades iniciales de rodales con distintas especies, edades y tamaños, la aplicación de diferentes manejos y la retención de parches de vegetación nativa (Hartley, 2002; Carnus et al., 2006; Rusch et al., 2015).

La superficie actualmente ocupada por plantaciones forestales en Patagonia es sólo un 6% de la potencial y los bloques de plantaciones son en su mayoría menores de 50 ha, siendo sólo unos pocos mayores a 4000 ha (Bava et al., 2016). La mayoría de las plantaciones forestales actuales tienen entre 11 y 25 años, es decir que se encuentran a mitad de su ciclo de rotación (CIEFAP-UCAR, 2017). Se puede considerar entonces que este es un momento

óptimo para que la actividad se desarrolle de un modo sustentable. Si bien se cuenta con estudios que abarcan diversos aspectos de los efectos que pueden causar las plantaciones en la región, hay otros asociados particularmente a las etapas del manejo silvícola que no han sido abordados en profundidad. Durante el ciclo forestal y mediante el manejo silvícola, distintas estructuras forestales son posibles. Conocer cómo es la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo en diferentes estructuras forestales, las cuales presentan diferentes condiciones ambientales, por ejemplo niveles de radiación, es relevante para establecer cuáles son aquellas que permiten un mejor desarrollo de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo. Además, siendo la radiación uno de los factores más limitantes para el desarrollo de la vegetación bajo el dosel arbóreo (Valladares et al., 2004), es útil conocer la respuesta de especies características de la comunidad natural ante distintos niveles de irradiancia. Por otra parte, el desarrollo de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo puede ser inhibido por la sombra provocada por los residuos forestales generados por los tratamientos silvícolas de poda y raleo que tradicionalmente se apilan en escolleras o montículos, los cuales al mismo tiempo incrementan el riesgo de incendio por sus propiedades combustibles (Dentoni & Cerne 1999; Kane et al., 2010). Es importante, entonces, evaluar la respuesta de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo ante alternativas de reducción de dichos residuos. Finalmente, debido a que la mayoría de las plantaciones en la región no han llegado aún al momento de cosecha final, no se conoce cómo responderá el sistema al cambio en las condiciones ambientales que se generen. Si se realiza cosecha a tala rasa, la erosión podría constituir uno de los impactos más negativos de la actividad. Por lo tanto, puede pensarse en alternativas de cosecha que vayan removiendo la cobertura arbórea a medida que avanza la cobertura de herbáceas y arbustivas o la reforestación (Schlichter & Laclau, 1998). El reservorio de semillas en el suelo, denominado banco de semillas del suelo, podría ser fundamental para la revegetación luego de estos disturbios (Thompson, 2000), por lo que es relevante conocer su composición y tamaño. Esta tesis aporta conocimiento sobre estos aspectos, lo cual permitirá avanzar en el desarrollo de pautas de manejo específicas para alcanzar un equilibrio entre productividad forestal y conservación de la biodiversidad.

HIPÓTESIS Y OBJETIVO GENERAL

Hipótesis general

Un adecuado manejo de las plantaciones forestales permite mantener atributos de la comunidad vegetal natural en cada una de las etapas silvícolas, favoreciendo el equilibrio entre la conservación de la biodiversidad y la productividad forestal en la Patagonia.

Objetivo general

Evaluar los efectos que producen las plantaciones de pino ponderosa sobre las comunidades de plantas vasculares en el Noroeste de Patagonia, y su relación con las etapas del manejo forestal, para contribuir al mejoramiento y desarrollo de técnicas silvícolas que favorezcan el equilibrio entre la conservación de la biodiversidad y la productividad en paisajes productivos forestales de la Patagonia.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Pregunta de investigación 1

¿Cómo es la relación entre las variables de la estructura forestal de las plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut bajo manejo tradicional y del ambiente lumínico bajo su dosel? ¿Cómo se relacionan dichas variables con la comunidad vegetal que se desarrolla en el estrato herbáceo-arbustivo?

Hipótesis

La estructura forestal de la plantación modifica la radiación solar disponible bajo el dosel arbóreo, debido principalmente a cambios en el área basal y la cobertura del dosel. La persistencia y el desarrollo de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo dependen de la estructura forestal y del ambiente lumínico. La radiación solar disponible bajo el dosel arbóreo influye de manera diferente a las especies del estrato herbáceo-arbustivo al tener las mismas distintos requerimientos lumínicos.

Predicciones

- Las variables de la estructura forestal que explicarán la mayor variabilidad de la radiación solar que penetra el dosel serán el área basal y la cobertura del dosel.
- La radiación solar que penetre el dosel disminuirá de manera proporcional a medida que aumente el área basal y la cobertura del dosel de la estructura forestal.
- Las variables que explicarán la mayor variabilidad de la riqueza de especies y la abundancia total de la comunidad vegetal serán la radiación difusa, el área basal y la cobertura del dosel.
- La riqueza de especies y la abundancia total de la comunidad vegetal disminuirá a medida que aumente el área basal y la cobertura del dosel de la estructura forestal, y a medida que disminuya la radiación difusa.

- Los grupos de especies según su hábito-duración, origen y las especies más frecuentes del estrato herbáceo-arbustivo presentarán diferente relación entre su probabilidad de presencia, y diferente correlación entre su abundancia, y la radiación solar que penetre el dosel.

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar las estructuras forestales presentes en el rango de plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut bajo manejo tradicional y los niveles de radiación solar que penetra el dosel en cada una de ellas, y evaluar su relación.
- 2) Determinar la relación de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo con variables de la estructura forestal y de la radiación solar que penetra el dosel arbóreo.
- 3) Analizar cuál es la probabilidad de presencia y la correlación de las especies de la comunidad vegetal agrupadas según su hábito-duración, su origen, y de las especies más frecuentes, con la radiación solar que penetra el dosel.

Pregunta de investigación 2

¿Cómo logran persistir y desarrollarse las especies características de la comunidad natural bajo el dosel de plantaciones forestales donde las irradiancias son menores a las que habitualmente reciben en la estepa patagónica?

Hipótesis

La disminución de la irradiancia genera modificaciones en la morfología y la fisiología de especies vegetales características de la comunidad natural de la estepa patagónica. Estas modificaciones mantienen estable su productividad hasta un umbral de irradiancia, a partir del cual la productividad de las especies disminuye.

Predicciones

- La proporción de hojas aumentará mientras que la proporción de raíz disminuirá a menor irradiancia, respecto a la biomasa total.
- El área foliar específica y la razón de área foliar aumentarán a menor irradiancia.
- Las tasas de crecimiento y de asimilación neta se mantendrán constantes a alta y media irradiancia, y disminuirán a baja irradiancia.
- La biomasa total y la cantidad de estructuras reproductivas disminuirá a baja irradiancia.

Objetivos específicos

Para cada especie evaluada en tres condiciones de irradiancia que simulan situaciones de cielo abierto y de dos aperturas del dosel forestal (100, 60 y 20% respecto de cielo abierto):

- 1) Determinar la biomasa total, la asignación de biomasa y el área foliar específica en distintos momentos de la estación de crecimiento durante dos temporadas de crecimiento.
- 2) Evaluar las variaciones de la tasa de crecimiento relativo y los componentes morfológico y fisiológico, en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.
- 3) Analizar si la formación de estructuras reproductivas es afectada por el nivel de irradiancia, en la segunda temporada de crecimiento del ensayo.

Pregunta de investigación 3

¿Cuál es la respuesta temprana de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo en plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut a tratamientos de reducción de los residuos generados por las prácticas silvícolas de poda y raleo?

Los tratamientos de residuos considerados fueron la práctica tradicional de apilado de residuos sobre el suelo forestal (escolleras o montículos), considerado como tratamiento control, y los tres tratamientos de reducción de residuos más recomendados: triturado, quema prescrita, y triturado seguido por quema prescrita.

Hipótesis

La reducción de residuos forestales mediante la implementación de técnicas de triturado y quemas prescritas favorece el desarrollo de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo al liberar espacio y recursos. Mientras que la recuperación de la riqueza de especies sucede en etapas iniciales y el origen de las mismas varía de acuerdo al tratamiento implementado, la recuperación de la abundancia de las especies requiere de más tiempo, el cual varía según el hábito-duración de las especies, y depende de la composición y la estructura del estrato herbáceo-arbustivo previa y de la técnica de reducción de residuos implementada.

Predicciones

- La riqueza de especies vegetales disminuirá inmediatamente luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos y se recuperará luego de un año.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la proporción de especies exóticas será mayor en los tratamientos que involucren fuego.
- La abundancia de especies vegetales disminuirá inmediatamente luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos y requerirá más de un año para recuperarse.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la abundancia de hierbas y gramíneas se recuperará antes que la de arbustos.

- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la composición de especies variará entre sitios y tratamientos de residuos en función de las condiciones propias de los sitios, su historia de uso y la estructura forestal de sus plantaciones.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la cobertura de suelo desnudo aumentará y la de residuos disminuirá en los tratamientos que involucren fuego.

Objetivos específicos

- 1) Analizar la evolución de la riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies de la comunidad vegetal durante los primeros tres años luego de la reducción de los residuos forestales, en distintos sitios con plantaciones forestales del noroeste de Chubut.
- 2) Evaluar la riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies y la composición específica de la comunidad vegetal en los tratamientos de residuos luego de tres años de la reducción de los residuos, comparado con la comunidad natural.
- 3) Determinar si la respuesta de la comunidad vegetal es similar entre tratamientos de residuos en sitios que presentan diferentes condiciones de sitio.
- 4) Analizar cómo varía la cobertura de residuos y de suelo desnudo entre tratamientos de residuos luego de la reducción de los mismos.

Pregunta de investigación 4

¿Es posible que la comunidad vegetal persista y se desarrolle a partir de la vegetación en superficie y del banco de semillas del suelo en plantaciones de pino ponderosa del noroeste del Chubut que se encuentran a mitad de su ciclo de rotación?

Hipótesis

La vegetación del estrato herbáceo-arbustivo es afectada por las plantaciones de pino ponderosa, lo cual impacta en el banco de semillas del suelo. Además, la distancia a la comunidad natural disminuye la posibilidad de revegetación, incrementando el impacto de las plantaciones sobre la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo. Sin embargo, parte de la vegetación nativa persiste en la vegetación en superficie o en el banco de semillas del suelo en la plantación forestal, conformando una fuente de propágulos potenciales para la recuperación de la vegetación luego de la implementación de prácticas silvícolas.

Predicciones

- La riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies disminuirá, y la composición específica variará, tanto en la vegetación en superficie como en el banco de semillas del suelo, desde la comunidad natural al interior de la plantación.
- La composición de especies será diferente entre la vegetación en superficie y el banco de semillas del suelo en la plantación, con predominancia de especies perennes nativas en la vegetación y anuales exóticas en el banco de semillas, incluyendo la presencia de especies nativas en ambos compartimentos.

Objetivos específicos

- 1) Comparar la riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies, y la composición de la comunidad vegetal presente en la vegetación en superficie (a) y en el banco de semillas del suelo (b) entre la comunidad natural, el borde de la plantación y su interior en plantaciones de pino ponderosa del noroeste del Chubut en mitad de su ciclo de rotación.
- 2) Analizar la similitud entre la composición de especies de la vegetación en superficie y del banco de semillas del suelo en el borde de la plantación, en su interior, y en la comunidad natural.

ÁREA DE ESTUDIO GENERAL

El área de estudio se localiza en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina (**Figura 1.1**). Fitogeográficamente corresponde a los distritos Subandino y Occidental de la provincia Patagónica (Soriano 1956; Leon et al., 1998, Oyarzabal et al., 2018). El distrito Subandino se caracteriza por una estepa gramínea dominada por *Festuca pallescens*, la cual es gradualmente reemplazada, a lo largo de un gradiente de disminución de la precipitación, hasta el distrito Occidental, el cual se caracteriza por una estepa gramíneo-arbustiva dominada por gramíneas de los géneros *Festuca*, *Bromus*, *Hordeum*, y *Pappostipa* y los arbustos *Azorella prolifera*, *Adesmia volckmannii* y *Berberis microphylla* (Bertiller et al., 1995). La cobertura vegetal es de 25 a 50%, con diferentes niveles de degradación causados por el impacto del sobrepastoreo ocurrido a partir de la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX (Soriano, 1952; Defossé & Robberecht, 1987; Ares et al., 1990; Oliva et al., 2017). Las especies dominantes son gramíneas, hierbas y arbustos perennes nativos, mientras que las especies exóticas son mayormente hierbas anuales y bienales, representando el 85 y 15% de la composición total, respectivamente (Speziale & Ezcurra, 2011).

El clima es Templado-Mediterráneo; los veranos son cálidos y secos, y los inviernos fríos y húmedos (Köppen & Geiger, 1936). Debido a esto los incendios naturales forman parte de este ecosistema, ocurriendo con una frecuencia de nueve años a escala de paisaje y cada 11 a 24 años a escala de comunidad (Oddi & Ghermandi, 2015). La temporada de incendios es

durante la estación seca, desde octubre a abril, especialmente entre enero y marzo (Oddi & Ghermandi, 2016).

Las plantaciones más antiguas se encuentran en áreas de bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Austrocedrus chilensis*, en donde la precipitación alcanza los 1.500 mm, y las más recientes en áreas de ecotono bosque-estepa y estepa, donde la precipitación varía entre 700 mm al oeste y 300 mm al este (Bava et al., 2016). Para responder a las preguntas de investigación 1, 3 y 4 se seleccionaron sitios con plantaciones y sectores aledaños con comunidades vegetales naturales. En cada capítulo correspondiente se describe con detalle cada uno de los sitios seleccionados.

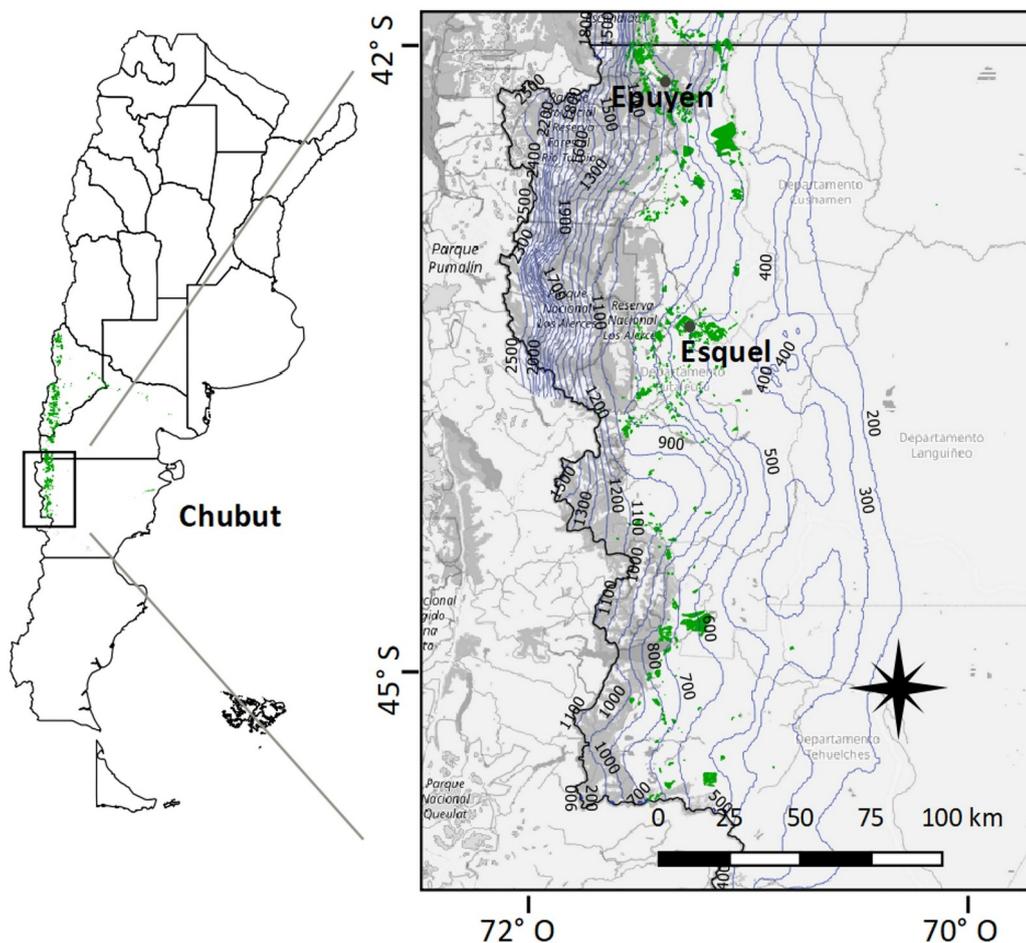


Figura 1.1 Ubicación de las plantaciones de pino ponderosa en el noroeste de Chubut [verde, obtenidas del inventario nacional de plantaciones forestales (CIEFAP-UCAR, 2017)]. El bosque andino-patagónico se indica en gris oscuro y la estepa patagónica en gris claro. Las líneas representan las isohietas anuales [obtenidas del geoportal idesa (IDESIA, s.f.)].

REFERENCIAS

- Aguiar, M. R., & Sala, O. E. (1994). Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos*, *70*, 26–34.
- Ares, J. O., Beeskow, A. M., Bertiller, M. B., Rostagno, C. M., Irisarri, M. P., Anchorena, J., Defossé, G. E., & Merino, C. A. (1990). Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia, Argentina. En A. Breymer (Ed.), *Managed Grasslands, Regional Studies* (pp. 149-175). Amsterdam: Elsevier.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., Orellana, I. A., Ríos Campano, M. F., Davel, M. M., Gonda, H., Heitzmann, L., Gómez, M., González, M. A., Salvador, G., & Zacconi, G. (2016). *Evaluación ambiental estratégica Patagonia Andina. Una visión sobre dónde y cómo forestar.* (p. 119). Esquel: CIEFAP – FUNDFAEP.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., & Salvador, G. (2015). ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. *Ecología Austral*, *25*, 101–111.
- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, *8*, 191–199.
- Bertiller, M. B., & Coronato, F. (1994). Seed bank patterns of *Festuca pallescens* in semiarid Patagonia (Argentina): a possible limit to bunch reestablishment. *Biodiversity and Conservation*, *3*, 57–67.
- Bertiller, M. B., Elissalde, N. O., Rostagno, C. M., & Defossé, G. E. (1995). Environmental patterns and plant distribution along a precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, *29*, 85–97.
- Braun, A. C., Troeger, D., Garcia, R., Aguayo, M., Barra, R., & Vogt, J. (2017). Assessing the impact of plantation forestry on plant biodiversity: A comparison of sites in Central Chile and Chilean Patagonia. *Global Ecology and Conservation*, *10*, 159–172.
- Bremer, L. L., & Farley, K. A. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, *19*, 3893–3915.
- Brockhoff, E. G., Ecroyd, C. E., Leckie, A. C., & Kimberley, M. O. (2003). Diversity and succession of adventive and indigenous vascular understorey plants in *Pinus radiata* plantation forests in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, *185*, 307–326.
- Brockhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., & Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, *17*, 925–951.
- Broquen, P., Candan, F., Falbo, G., Girardin, J. L., & Pellegrini, V. (2005). Impacto del *Pinus ponderosa* sobre la acidificación de los suelos de la transición bosque-estepa, SO del Neuquén, Argentina. *Bosque*, *26*, 63–74.
- Buduba, C. G. (2006). Modificaciones en el pH y contenido de materia orgánica en suelos del ecotono estepa / bosque andino patagónico por implantación de pino ponderosa Carlos. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.*
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, *14*, 25.

- Candan, F., Broquen, P., & Pellegrini, V. (2006). Cambios en el sotobosque asociados al reemplazo de la vegetación natural por *Pinus ponderosa* Dougl. con diferentes manejos (SO de Neuquén, Argentina). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 15, 50–65.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockerhoff, E. G., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., & Walters, B. (2006). Planted Forests and Biodiversity. *Journal of Forestry*, 104, 65–77.
- Chavat F. (2015). Anexo II. Mecanismo de Certificación Forestal Argentino. En L. Chauchard, M.C. Frugoni & C. Nowak (Eds.) *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 505-523). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Chehébar, C., Novaro, A., Iglesias, G., Walker, S., Funes, M., Tammone, M., & Didier, K. (2013). *Identificación de áreas de importancia para la biodiversidad en la estepa y el monte de Patagonia*. (p. 111). Buenos Aires: Wildlife Conservation Society, INIBIOMA, The Nature Conservancy.
- CIEFAP-UCAR [Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico – Unidad para el Cambio Rural] (2017). *Inventario nacional de plantaciones forestales. Inventario de plantaciones forestales en secano. Región patagonia*. MINAGRI
- Colmet Daage, F., Lanciotti, M., & Marcolin, A. (1995). *Importancia forestal de los suelos volcánicos de la Patagonia Norte y Central, Climo-topo-secuencias de suelos y vegetación* (p. 27) Francia: ORSTOM – Bariloche: INTA.
- Corley, J. C., Dimarco, R. D., Fischbein, D., Lantschner, M. V., Martínez, A. S., Masciocchi, M., Mattiacci, A., Paritsis, J., & Villacide, J. M. (2018). A synthesis on the impact of non-native conifer plantations on ant and beetle diversity in north-western Patagonia. *Southern Forests*, 80, 285–291.
- Corley, J., Sackmann, P., Rusch, V., Bettinelli, J., & Paritsis, J. (2006). Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest Ecology and Management*, 222, 162–166.
- Corley, J. C., Villacide, J. M., & Vesterinen, M. (2012). Can early thinning and pruning lessen the impact of pine plantations on beetle and ant diversity in the Patagonian steppe? *Southern Forests*, 74, 195–202.
- Cummings, J., & Reid, N. (2008). Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1187–1211.
- Davel, M. (2008). Estimación de la productividad de sitio. En M. Davel (Ed.), *Establecimiento y manejo del pino oregón en Patagonia* (pp. 30–42). Esquel: CIEFAP.
- Davel, M., Burschel, P., & Ortega, A. (1999). Determinación de la productividad de sitio para

- pino oregón en la Patagonia Andina. En *Folleto de Divulgación N° 13*. Esquel: CIEFAP GTZ.
- de Groot, R. S., & van der Meer, P. J. (2010). Quantifying and valuing goods and services provided by plantation forests. En J. Bauhus, P. J. van der Meer, & M. Kanninen (Eds.), *Ecosystem Goods and Services from Plantation Forests* (pp. 16–42). London: Earthscan.
- Dentoni, M. C., & Cerne, S. B. (1999). La atmósfera y los incendios. *Plan Nacional de Manejo del Fuego. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable*. Argentina.
- Defossé, G. E. (2015). ¿Conviene seguir fomentando las plantaciones forestales en el norte de la Patagonia? *Ecología Austral*, 25, 93–100.
- Defossé, G. E., Bertiller, M. B., & Ares, J. O. (1990). Above-ground phytomass dynamics in a grassland steppe of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, 43, 157–160.
- Defossé, G. E., Loguercio, G., Oddi, F. J., Molina, J. C., & Kraus, P. D. (2010). Potential CO₂ emissions mitigation through forest prescribed burning: A case study in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 261, 2243–2254.
- Defossé, G. E., & Robberecht, R. (1987). Patagonia: Range Management at the End of the World. *Rangelands*, 9, 106–109.
- Dezzotti, A., Mortoro, A., Medina, A., Sbrancia, R., & Beltrán, H. A. (2019). Plant richness and life form diversity along vegetation and forest use gradients in Northwestern Patagonia of Argentina. *Cerne*, 25, 301–313.
- Díaz, S., Gurvich, D. E., Pérez, N., & Cabido, M. (2002). ¿Quién Necesita Tipos Funcionales de Plantas? *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 37, 135–140.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 34, 487–515.
- FAO [Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura] (2020). *Evaluación de los recursos forestales mundiales: Principales resultados*. Roma.
- Felton, A., Knight, E., Wood, J., Zammit, C., & Lindenmayer, D. (2010). A meta-analysis of fauna and flora species richness and abundance in plantations and pasture lands. *Biological Conservation*, 143, 545–554.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2004). Shade acclimation in the forage grass *Festuca pallezensis*: Biomass allocation and foliage orientation. *Agroforestry Systems*, 60, 159–166.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2005). Desarrollo de sistemas silvopastoriles basados en coníferas exóticas. *IDIA XXI. Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario*, 247–249.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2006). Growth of *Festuca pallezensis* in silvopastoral systems in Patagonia, part 1: Positive balance between competition and facilitation. *Agroforestry Systems*, 66, 259–269.
- Ferrer, J., Irisarri, J., & Mendía, J. (1990). *Estudio regional de suelos de la provincia de Neuquén*. Secretaría de Estado del COPADE, Provincia de Neuquén-Consejo Federal de Inversiones de Argentina. Vol. 5.

- Ferris, R., Peace, A. J., Humphrey, J. W., & Broome, A. C. (2000). Relationships between vegetation, site type and stand structure in coniferous plantations in Britain. *Forest Ecology and Management*, 136, 35–51.
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V., Ciari, G., Salomone, J. M., Massara, V., Martínez, G. G., & Maestre, F. T. (2017). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, 29, 210–218.
- Golluscio, R. A., Austin, A. T., García Martínez, G. C., Gonzalez-Polo, M., Sala, O. E., & Jackson, R. B. (2009). Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the patagonian steppe: Combination of direct and indirect effects. *Ecosystems*, 12, 686–697.
- Gonda, H. (2001). Manejo de Pino Ponderosa. Modelo preliminar para plantaciones en sitios de calidad media en la Patagonia andina. *Patagonia Forestal*, 3, 7–10.
- Gyenge, J. E., Fernández, M. E., Licata, J., Weigandt, M., Bond, B. J., & Schlichter, T. M. (2011). Uso del agua y productividad de los bosques nativos e implantados en el NO de la patagonia: Aproximaciones desde la ecohidrología y la ecofisiología. *Ecología Austral*, 21, 271–284.
- Gyenge, J. E., Fernández, M. E., Rusch, V., Sarasola, M., & Schlichter, T. M. (2010). Towards Sustainable Forestry Development in Patagonia: Truths and Myths of Environmental Impacts of Plantations with Fast-Growing Conifers. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3, 9–22.
- Hartley M. J. (2002). Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155, 81–95.
- Hong, S., Piao, S., Chen, A., Liu, Y., Liu, L., Peng, S., Sardans, J., Sun, Y., Peñuelas, J., & Zeng, H. (2018). Afforestation neutralizes soil pH. *Nature Communications*, 9, 1–8.
- Horák, J., Brestovanská, T., Mladenović, S., Kout, J., Bogusch, P., Halda, J. P., & Zasadil, P. (2019). Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 433, 343–348.
- Hranilovich, M., Hranilovich, S., & Gribaldo, V. (1959). Plan de Ordenación Cuartel Lago Epuyén. *Administración Nacional de Bosques, Secretaría de Estado de Agricultura y Ganadería, Poder Ejecutivo Nacional*.
- IDESA [Infraestructura de datos espaciales de la Provincia de Salta]. (s.f) *Precipitación media anual-Argentina*. http://geoportal.idesa.gob.ar/layers/geonode%3Aprecipitacion_anual
- Irisarri, J., & Mendia, J. (1991). *Reconocimiento de suelos y evaluación de la aptitud forestal de la región precordillerana de la Pcia. de Río Negro*. CFI.
- Irisarri, J., Mendia, J., Roca, C., Buduba, C., Valenzuela, F., Epele, F., Fraseto, F., Ostertag, G., Bobadilla, S., & Andenmatten, E. (1995). *Zonificación de las tierras para la forestación. Provincia del Chubut*. Dirección General de Bosques y Parques de la Provincia del Chubut. Formato digital.
- Jauni, M., Gripenberg, S., & Ramula, S. (2015). Non-native plant species benefit from disturbance: A meta-analysis. *Oikos*, 124, 122–129.

- Kane, J. M., Morgan Varner, J., Knapp, E. E., & Powers, R. F. (2010). Understory vegetation response to mechanical mastication and other fuels treatments in a ponderosa pine forest. *Applied Vegetation Science*, *13*, 207–220.
- Köppen, W., & Geiger, R. (1936). *Das geographische System der Klimate*. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Koutché, V. (1942). *Boletín Forestal Estación Forestal de Puerto Anchorena Isla Victoria su organización y trabajos*. Ministerio de Agricultura. Dirección de Parques Nacionales.
- Laclau, P. (2006). Fijación de carbono en ecosistemas boscosos y herbáceos del norte de la Patagonia. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina*.
- Lantschner, M. V., & Rusch, V. (2007). Impacto de diferentes disturbios antrópicos sobre las comunidades de aves de bosques y matorrales de *Nothofagus antarctica* en el NO Patagónico. *Ecología Austral*, *17*, 99–112.
- Lantschner, M. V., Rusch, V., & Hayes, J. P. (2012). Habitat use by carnivores at different spatial scales in a plantation forest landscape in Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, *269*, 271–278.
- Lantschner, M. V., Rusch, V., & Peyrou, C. (2008). Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, *17*, 969–989.
- Leon, R. J. C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, *8*, 125–144.
- Lieffers, V., & Stadt, K. (1993). Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Botany*, *24*, 1193–1198.
- Loguercio, G. A., Buduba, C., & La Manna, L. (2005). Estación Forestal Puerto Limonao, en el recuerdo de Don Julio Oszurst. *Patagonia Forestal*, *11*, 5–6.
- Loguercio, G. A., & Decicchis, F. (2006). Forestaciones en la Patagonia Andina: potencial y desarrollo alcanzado. Parte 1. *Patagonia Forestal*, *1*, 4–8.
- Loguercio, G. A., Gonda, H., & Jovanovski, A. (2011). Necesidad de manejo de los bosques plantados en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. *Producción Forestal*, *1*, 13–17.
- Loguercio G. A., & Frugoni M. C. (2015). La calidad de sitio. En L. Chauchard, M. C. Frugoni, & C. Nowak (Eds.), *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 142–164). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Maclaurin, J., & Sterelny, K. (2008). *What is biodiversity?* Chicago: The University of Chicago Press.
- MAGyP [Ministerio de Agricultura Ganadería y Pesca]. (s.f) *Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales*.
https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/proyectos_forestales/institucional/
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*. New York: Princeton

University.

- Matteucci, S. D., & Colma A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Washington: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico
- MEA [Evaluación de los Ecosistemas del Milenio]. (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Washington: Island Press.
- Miller, K. (1996). Conserving biodiversity in managed landscapes. En R. C. Szaro & D. W. Johnston (Eds.), *Biodiversity in Managed Landscapes: Theory and Practice* (pp. 425–441). Oxford: University Press.
- Moreno, C. E. (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis SEA
- Naciones Unidas. (1992). *Convenio sobre la diversidad biológica*. New York: Environmental Policy and Law.
- Nagaike, T., Hayashi, A., Abe, M., & Arai, N. (2003). Differences in plant species diversity in *Larix kaempferi* plantations of different ages in central Japan. *Forest Ecology and Management*, 183, 177–193.
- Nosetto, M. D., & Jobbagy, E. G. (2014) Plantaciones Forestales: sus servicios e impactos hidrológicos; *Producción Forestal*, 8, 8-20.
- Oddi, F. J., & Ghermandi, L. (2015). Dendroecological potential of shrubs for reconstructing fire history at landscape scale in Mediterranean-type climate grasslands: The case of *Fabiana imbricata*. *Dendrochronologia*, 33, 16–24.
- Oddi, F. J., & Ghermandi, L. (2016). Fire regime from 1973 to 2011 in north-western Patagonian grasslands. *International Journal of Wildland Fire*, 25, 922-932.
- Oliver, W. W., & Ryker, R. A. (1990). *Pinus ponderosa* Dougl. Ex Laws. En R. M. Burns & B. H. Honkala (technical coordinators), *Silvics of North America, Volume 1. Conifers. Agriculture Handbook* (pp 413-424). Washington: Department of Agriculture.
- Oliva, G., García, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., & Gaitán, J. (2017). *Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extra andina*. Trelew: INTA Centro Regional Patagonia Sur.
- Orellana, I. A. (2011). Efecto de borde de las plantaciones de *Pseudotsuga menziesii* sobre comunidades vegetales naturales en el noroeste patagónico. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina*.
- Orellana, I., A. & Raffaele, E. (2010). The spread of the exotic conifer *Pseudotsuga menziesii* in *Austrocedrus chilensis* forests and shrublands in northwestern patagonia, Argentina. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 40, 199–209.
- Orellana, I. A., & Raffaele, E. (2012). Effect of *Pseudotsuga menziesii* Plantations on Vascular Plants Diversity in Northwest Patagonia, Argentina. En Gbolagade Akeem Lameed (Ed.) *Biodiversity Enrichment in a Diverse World* (pp. 195–208). IntechOpen.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades

- de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40–63.
- Paquette, A., & Messier, C. (2010). The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 27-34.
- Paritsis, J., & Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management*, 255, 1575–1583.
- Paritsis, J., Landesmann, J. B., Kitzberger, T., Tiribelli, F., Sasal, Y., Quintero, C., Dimarco, R. D., Barrios-García, M. N., Iglesias, A. L., Diez, J. P., Sarasola, M., & Nuñez, M. A. (2018). Pine plantations and invasion alter fuel structure and potential fire behavior in a Patagonian forest-steppe ecotone. *Forests*, 9, 1–16.
- Pescador, M., & Peris, S. (2014). Effects of Patagonian pine forestry on native breeding birds. *Forest Systems*, 23, 403–410.
- Polasky, S., Nelson, E., Camm, J., Csuti, B., Fackler, P., Lonsdorf, E., Montgomery, C., White, D., Arthur, J., Garber-Yonts, B., Haight, R., Kagan, J., Starfield, A., & Tobalske, C. (2008). Where to put things? Spatial land management to sustain biodiversity and economic returns. *Biological Conservation*, 141, 1505–1524.
- Quine, C. P., & Humphrey, J. W. (2010). Plantations of exotic tree species in Britain: irrelevant for biodiversity or novel habitat for native species? *Biodiversity and Conservation*, 19, 1503–1512.
- Raffaele, E., Nuñez, M. A., & Relva, M. A. (2015). Plantaciones de coníferas exóticas en Patagonia: los riesgos de plantar sin un manejo adecuado. *Ecología Austral*, 25, 89–92.
- Raffaele, E., & Schlichter, T. (2000). Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositios en estepas del noroeste patagónico. *Ecología Austral*, 10, 151–158.
- Reineke, H. L. (1933). Perfecting a Stand-Density Index for Even- Aged Forests. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627–638.
- Richardson, D. M., Hui, C., Nuñez, M. A., & Pauchard, A. (2014). Tree invasions: Patterns, processes, challenges and opportunities. *Biological Invasions*, 16, 473–481.
- Rusch, V., Sarasola, M., Corley, J., Schlichter, T., Paritsis, J., Bettinelli, J., & Peyrou, C. (2004). Sustentabilidad de las Plantaciones de Coníferas Introducidas en la región Andino Patagónica: Biodiversidad e Invasión. *PIA 01/00*. Bariloche, Argentina.
- Rusch, V., Vila, A., Marques, B., & Lantschner, V. (2015). *Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Fundamentos y practicas aplicadas a forestaciones del noroeste de la Patagonia*. (p. 128). Buenos Aires: MINAGRI-UCAR.
- Salvador, G., Fernández, M. V., & Robles, G. E. (2007). Mercado de madera para la construcción proveniente de plantaciones. Estudio exploratorio en la provincia del Chubut. *Actas de la Primera Reunión sobre Forestación en la Patagonia "ECOFORESTAR 2007"*, 449–450, Esquel.
- Sarasola, M. M., Rusch, V. E., Schlichter, T. M., & Ghersa, C. M. (2006). Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino

- Patagónica. *Ecología Austral*, 16, 143–156.
- Schlichter, T., & Laclau, P. (1998). Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral*, 8, 285–296.
- Sonohat, G., Balandier, P., & Ruchaud, F. (2004). Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Forestry Chronicle*, 85, 583–592.
- Soriano, A. (1952). La regeneración de la vegetación en las Zonas Áridas. *Ciencia e Investigación*, 8, 544–549.
- Soriano, A. (1956). Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10, 323–348.
- Speziale, K. L., & Ezcurra, C. (2011). Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75, 890–897.
- Stephens, S. S., & Wagner, M. R. (2007). Forest plantations and biodiversity: A fresh perspective. *Journal of Forestry*, 105, 307–313.
- Thompson, I. D., Okabe, K., Parrotta, J. A., Brockerhoff, E., Jactel, H., Forrester, D. I., & Taki, H. (2014). Biodiversity and ecosystem services: lessons from nature to improve management of planted forests for REDD-plus. *Biodiversity and Conservation*, 23, 2613–2635.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of soil seed banks. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 215–235). CABI Publishing.
- Trentini, C. P., Campanello, P. I., Villagra, M., Ritter, L., Ares, A., & Goldstein, G. (2017). Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: Impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management*, 384, 236–247.
- Urretavizcaya, M. F. (2006). Restauración postfuego de bosques de ciprés de la cordillera: comportamiento de distintos plantines a 4 y 5 años de su plantación. *Ecofuego. Segunda Reunión Patagónica y Tercera Nacional sobre Ecología y Manejo del Fuego, Esquel, CIEFAP*.
- Urretavizcaya, M. F., Peri, P. L., Monelos, L., Arriola, H., Oyharçabal, M. F., Contardi, L., Muñoz, M., Sepúlveda, E., & Defosse, G. (2018). Condiciones de suelo y vegetación en tres bosques quemados de *Nothofagus pumilio* en Argentina y experiencias para su restauración activa. *Ecología Austral*, 28, 383–399.
- Valladares, F., Aranda, I., & Sánchez-Gómez, D. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 335–369). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A.
- van Rensburg, T., & Mill, G. (2010). Biodiversity conservation in managed landscapes. En J. Lovett & D. Ockwell (Eds.), *A handbook of environmental management* (p. 44). London: Edward Elgar.
- Varela, S. A., Gobbi, M. E., & Laos, F. (2006). Banco de semillas de un bosque quemado de *Nothofagus pumilio*: efecto de la aplicación de compost de biosólidos. *Ecología Austral*, 16, 63–78.

Villacide, J. M., & Corley, J. C. (2006). Control de niveles de poblaciones endémicas de la avispa de los pinos *Sirex noctilio* (Hymenoptera siridae) mediante raleo sanitario de hospederos atacados. *RIA*, 35:121-134.

Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42, 266–274.

CAPÍTULO 2

**Relación entre la comunidad vegetal y la estructura forestal de las plantaciones:
efectos de la radiación solar sobre la
vegetación bajo el dosel en plantaciones de
*Pinus ponderosa***



INTRODUCCIÓN

Mantener la vegetación bajo el dosel de plantaciones forestales es beneficioso tanto para la estabilidad de la plantación como para la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo, ya que la biodiversidad favorece la estabilidad y funciones de los ecosistemas (Cardinale et al., 2012). La persistencia y el desarrollo de la vegetación en plantaciones forestales dependen en gran medida del acceso a recursos como luz, agua y nutrientes. Mediante prácticas de manejo forestal como el control de la densidad de plantación, podas y raleos, se pueden mantener estructuras forestales que permitan que la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo tenga acceso a los recursos necesarios para su desarrollo (Cummings & Reid, 2008; Rusch et al., 2015).

La radiación solar se ve sumamente reducida bajo el dosel de las plantaciones forestales establecidas en ambientes donde naturalmente no existía un componente arbóreo, convirtiéndose en el principal factor limitante de la vegetación en estos ambientes (Bremer & Farley, 2010; Orellana, 2011). La disponibilidad de radiación solar para el estrato herbáceo-arbustivo bajo el dosel arbóreo depende en gran medida de la composición arbórea y de la estructura del rodal (Sonohat et al., 2004; Bartemucci et al., 2006; Valladares & Guzmán, 2006). La radiación solar total que llega a la Tierra abarca el espectro de longitudes de onda entre los 290 y 3000 nanómetros, de los cuales el 45% corresponde a la radiación fotosintéticamente activa. Éstas, junto a otras longitudes como las del infrarrojo, actúan en funciones fisiológicas importantes para el desarrollo vegetal (Larcher, 1995). En su trayecto a través del dosel, la radiación se va atenuando a medida que es absorbida por las plantas, y su distribución en tiempo y espacio varía en función de la estructura del follaje y del movimiento de la Tierra (Larcher, 1995). La radiación total que penetra el dosel se descompone en sus fracciones directa y difusa. La radiación directa es aquella que se transmite sin sufrir cambios en su dirección, mientras que la radiación difusa es multidireccional, al reflejarse o absorberse por nubes y partículas atmosféricas (Valladares et al., 2004). Ambas fracciones de la radiación son importantes para el desarrollo de la vegetación; sin embargo, la radiación difusa toma relevancia bajo coberturas arbóreas, y la vegetación que crece en ese sotobosque es sensible a cambios en esta fracción (Roderick et al., 2001). Para varias especies de coníferas se encontró que la radiación que llega al sotobosque disminuye exponencialmente a medida que aumenta el área basal del rodal (Sonohat et al., 2004). En otros casos, las variables estructurales relacionadas al tamaño y densidad de los árboles no son buenos predictores de la radiación transmitida, y sí lo son variables del dosel (Plateros-Gastélum et al., 2018), o bien, los modelos predictivos mejoran al combinar estos tipos de variables (Comeau & Heineman, 2003).

Las especies vegetales varían en sus requerimientos lumínicos óptimos, siendo más o menos tolerantes a la sombra (Valladares et al., 2004). Si bien existe una base genética que determina cual es la condición lumínica óptima para el desarrollo de una especie, las plantas tienen la capacidad de aclimatarse ante cambios en el ambiente lumínico (Larcher, 1995). Algunas de estas respuestas pueden ser rápidas y reversibles, por ejemplo el movimiento de

las hojas y la reubicación de los cloroplastos, mientras que otras se ajustan durante la morfogénesis, como el alargamiento de los entrenudos y el incremento del área foliar específica (Larcher, 1995). Sin embargo, si bien las plantas heliófilas pueden aclimatarse a la sombra, y viceversa, su capacidad para utilizar el recurso lumínico puede no ser suficiente para persistir y desarrollarse en las nuevas condiciones lumínicas (Larcher, 1995; Poorter et al., 2019). Por ello, en ambientes donde naturalmente no existe un componente arbóreo, su incorporación provoca que la comunidad vegetal sea reemplazada por especies más tolerantes a la sombra, mientras que especies con altos requerimientos lumínicos disminuyen su presencia o abundancia (Buscardo et al., 2008; Bravo-Monasterio et al., 2016).

Las plantaciones forestales para producción maderera en la Patagonia Argentina se establecen exclusivamente en áreas del ecotono y de la estepa desde el año 1982 (Bava et al., 2015). En estas áreas la vegetación predominante está representada por comunidades de arbustos bajos y gramíneas, que presentan distintos niveles de deterioro estructural debido al sobrepastoreo al que han estado sometidas desde la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX (Soriano, 1956; Ares et al., 1990; Oliva et al., 2017). El principal cambio que ha producido la actividad ganadera fue la disminución de la cobertura vegetal de gramíneas palatables (Gaitán et al., 2017). Además, el sobrepastoreo ha provocado la disminución de la riqueza de especies, el reemplazo de especies dentro y entre grupos funcionales, y el incremento de la proporción de suelo desnudo, lo cual ha resultado en distintos estados y transiciones de las comunidades vegetales (Bertiller & Bisigato 1998).

La principal especie forestal utilizada es el pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson). El manejo forestal tradicional en dichas plantaciones contempla una densidad inicial de plantación de 1.111 plantines por hectárea, con un distanciamiento de 3 x 3 m entre plantines, tres podas, dos raleos y la corta final entre los 36 y 48 años (Davel et al., 2015; Gonda et al., 2015). También existen estudios que revelan que otras propuestas de manejo son posibles, alcanzando niveles satisfactorios de producción para densidades iniciales de rodal menores (Gonda et al., 2007), así como la opción de sistemas silvopastoriles, donde se reúnen en una misma unidad de terreno la producción silvícola y la ganadera (Caballé et al., 2016).

Las plantaciones con coníferas exóticas en la región han provocado, en general, disminuciones de la riqueza y la abundancia de especies de la comunidad natural de plantas y cambios en su composición específica, que se atribuyen principalmente a las altas coberturas del dosel y a la pérdida de heterogeneidad ambiental (Raffaele & Schlichter, 2000; Rusch et al., 2004; Lantschner et al., 2008; Paritsis & Aizen, 2008; Orellana & Raffaele, 2012; Dezzotti et al., 2019). Si bien estos cambios han sido más abruptos en plantaciones densas que en ralas (Fernández et al., 2002, 2006; Rusch et al., 2004, 2015; Paritsis et al., 2006; Lantschner et al., 2008), la cuantificación de los parámetros dasométricos de las diferentes estructuras forestales que pueden caracterizar una plantación y su relación con la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo no ha sido exhaustivamente estudiada. En este capítulo se analizan y se establecen relaciones entre variables de la estructura forestal, la

radiación transmitida a través de diferentes estructuras forestales y atributos de la comunidad vegetal. Esta información puede ser útil para definir si variables usualmente obtenidas en inventarios forestales, como el área basal, pueden ser utilizadas para predecir el estado general de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo. Además, los resultados obtenidos aportan información relevante para el mejoramiento de las pautas de manejo forestal que promuevan tanto la productividad forestal como la conservación de la biodiversidad.

Pregunta de investigación

¿Cómo es la relación entre las variables de la estructura forestal de las plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut bajo manejo tradicional y del ambiente lumínico bajo su dosel? ¿Cómo se relacionan dichas variables con la comunidad vegetal que se desarrolla en el estrato herbáceo-arbustivo?

Hipótesis

La estructura forestal de la plantación modifica la radiación solar disponible bajo el dosel arbóreo, debido principalmente a cambios en el área basal y la cobertura del dosel. La persistencia y el desarrollo de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo dependen de la estructura forestal y del ambiente lumínico. La radiación solar disponible bajo el dosel arbóreo influye de manera diferente a las especies del estrato herbáceo-arbustivo al tener las mismas distintos requerimientos lumínicos.

Predicciones

- Las variables de la estructura forestal que explicarán la mayor variabilidad de la radiación solar que penetra el dosel serán el área basal y la cobertura del dosel.
- La radiación solar que penetre el dosel disminuirá de manera proporcional a medida que aumente el área basal y la cobertura del dosel de la estructura forestal.
- Las variables que explicarán la mayor variabilidad de la riqueza de especies y la abundancia total de la comunidad vegetal serán la radiación difusa, el área basal y la cobertura del dosel.
- La riqueza de especies y la abundancia total de la comunidad vegetal disminuirá a medida que aumente el área basal y la cobertura del dosel de la estructura forestal, y a medida que disminuya la radiación difusa.
- Los grupos de especies según su hábito-duración, origen y las especies más frecuentes del estrato herbáceo-arbustivo presentarán diferente relación entre su probabilidad de presencia, y diferente correlación entre su abundancia, y la radiación solar que penetre el dosel.

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar las estructuras forestales presentes en el rango de plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut bajo manejo tradicional y los niveles de radiación solar que penetra el dosel en cada una de ellas, y evaluar su relación.
- 2) Determinar la relación de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo con variables de la estructura forestal y de la radiación solar que penetra el dosel arbóreo.
- 3) Analizar cuál es la probabilidad de presencia y la correlación de las especies de la comunidad vegetal agrupadas según su hábito-duración, su origen, y de las especies más frecuentes, con la radiación solar que penetra el dosel.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio

El área de estudio se encuentra en el noroeste de la provincial del Chubut, Argentina. Fitogeográficamente corresponde a los distritos Subandino y Occidental de la provincia Patagónica (Cabrera, 1971). El distrito Subandino se caracteriza por una estepa gramínea, dominada por gramíneas de la especie *Festuca pallescens* St. Ives Parodi. A lo largo de un gradiente de oeste a este de disminución de la precipitación, esta vegetación es gradualmente reemplazada por una estepa arbustivo-gramínea, la cual caracteriza al distrito Occidental, donde dominan gramíneas de los géneros *Festuca*, *Bromus*, *Hordeum* y *Pappostipa*, y los arbustos *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas, *Adesmia volckmannii* Phil., y *Berberis microphylla* G. Forst (Bertiller et al., 1995). Con una cobertura vegetal del 25 al 50%, las comunidades vegetales naturales presentes en la actualidad en la región representan distintos estados de degradación, dado principalmente por el sobrepastoreo a las que han estado sometidas desde la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX (Soriano, 1952; Bertiller & Bisigato 1998, Gaitán et al., 2017, Oliva et al., 2017). El clima es Templado-Mediterráneo; con veranos cálidos y secos, e inviernos fríos y húmedos (Köppen & Geiger, 1936). Las plantaciones de pino ponderosa se encuentran en áreas con precipitaciones entre 700 mm y 300 mm (Bava et al., 2016).

Dentro del área de estudio, se seleccionaron tres sitios con una superficie forestada mayor a 100 hectáreas que presentaran manejo tradicional y un amplio rango de estructuras forestales (**Figura 2.1**, **Tabla 2.1**). Los sitios presentaron cierta heterogeneidad entre sí, dada la heterogeneidad natural de la estepa patagónica (Soriano, 1956, Oyarzabal et al., 2018) y la historia de uso previa a la plantación. La precipitación media anual registrada para los sitios varió entre 500 y 600 mm, de acuerdo a datos de la plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017). En cada sitio se identificaron los rodales con área basal promedio baja (hasta 10 m² ha⁻¹), intermedia (entre 10 y 20 m² ha⁻¹) y alta (entre 20 y 35 m² ha⁻¹), y se seleccionó un rodal de cada uno y un sector cercano a la plantación con vegetación de la comunidad natural, obteniéndose cuatro sectores por sitio (**Figura 2.2**). En el sitio 2 no se encontró ningún rodal

con área basal promedio baja, por lo cual se seleccionaron dos rodales con área basal promedio intermedia. En el sitio 3 se incluyó un segundo rodal de área basal promedio baja, con densidad de plantación inicial de 3 x 6 m. Esta densidad no es típica de las plantaciones en Patagonia, pero sería factible su promoción y por ello se consideró adecuado incluir este rodal dentro del análisis. Se excluyeron rodales con diámetro medio menor a 8 cm ya que, al tener alturas menores a 3 m, se consideró que la disminución en la radiación sería mínima y los rodales que presentaron signos de intervención forestal reciente. Rodales con área basal mayor a 30 m² ha⁻¹ no son comunes en el área de estudio y no se encontraron en los sitios estudiados. Asimismo, en sitios donde existen plantaciones con dichas condiciones, la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo es muy escasa (*ver capítulo 4*). En cada rodal se estableció un área de 2 ha en donde se seleccionaron aleatoriamente ocho puntos con una distancia mínima de 12 m entre sí, mediante el software QGIS (QGIS Development Team, 2016). Para evitar el efecto de borde, el área se estableció a una distancia mínima de 50 m de cada borde del rodal. En el sector de la comunidad natural se estableció una superficie de igual dimensión (2 ha), y con el mismo método se seleccionaron cinco puntos. Cada punto seleccionado se estableció como centro de parcela, a partir de la cual se estableció una parcela circular de 8 m de radio (200 m²) y una parcela central cuadrada de 4 m².

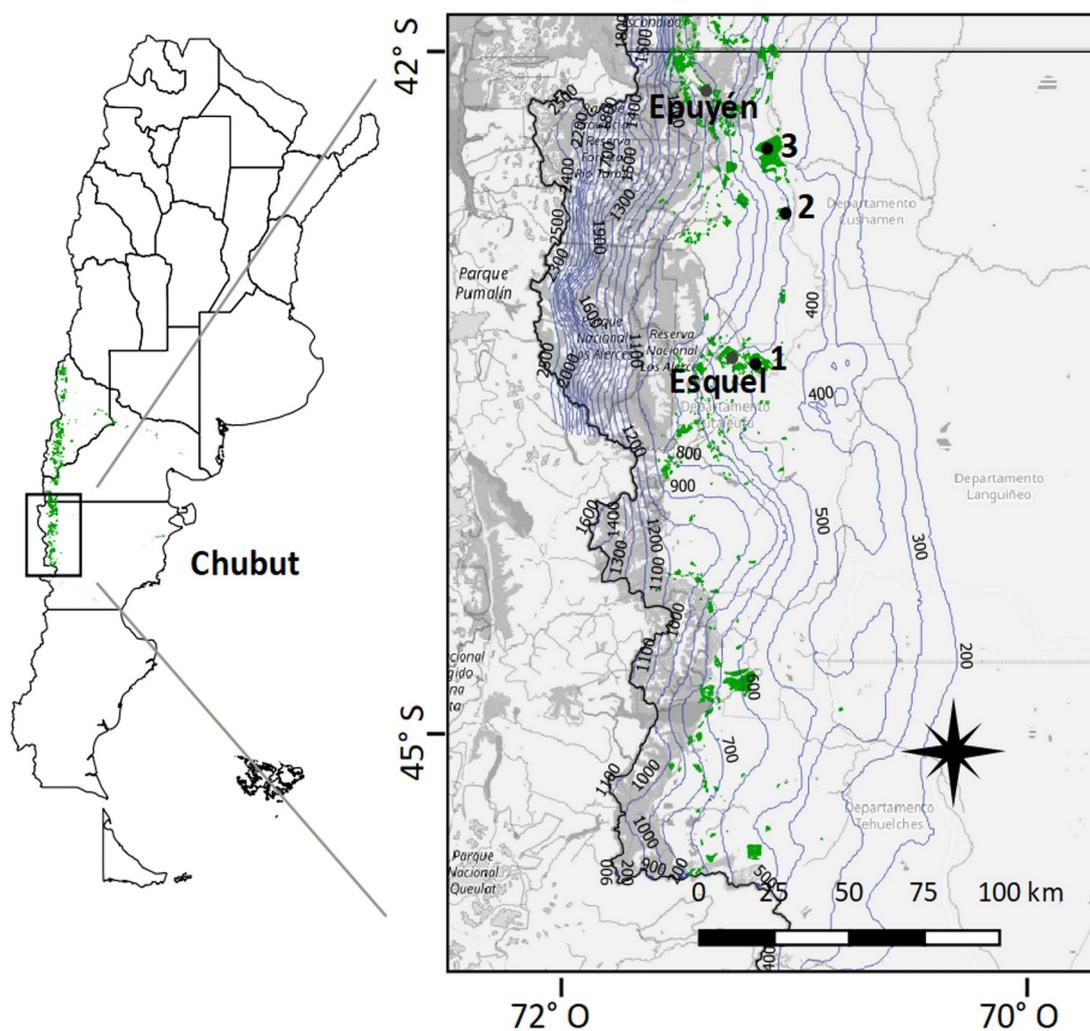


Figura 2.1 Ubicación de las plantaciones de pino ponderosa en el noroeste de Chubut (verde) y de los tres sitios de estudio. El bosque andino-patagónico se indica en gris oscuro y la estepa patagónica en gris claro. Las líneas representan las isohietas anuales.

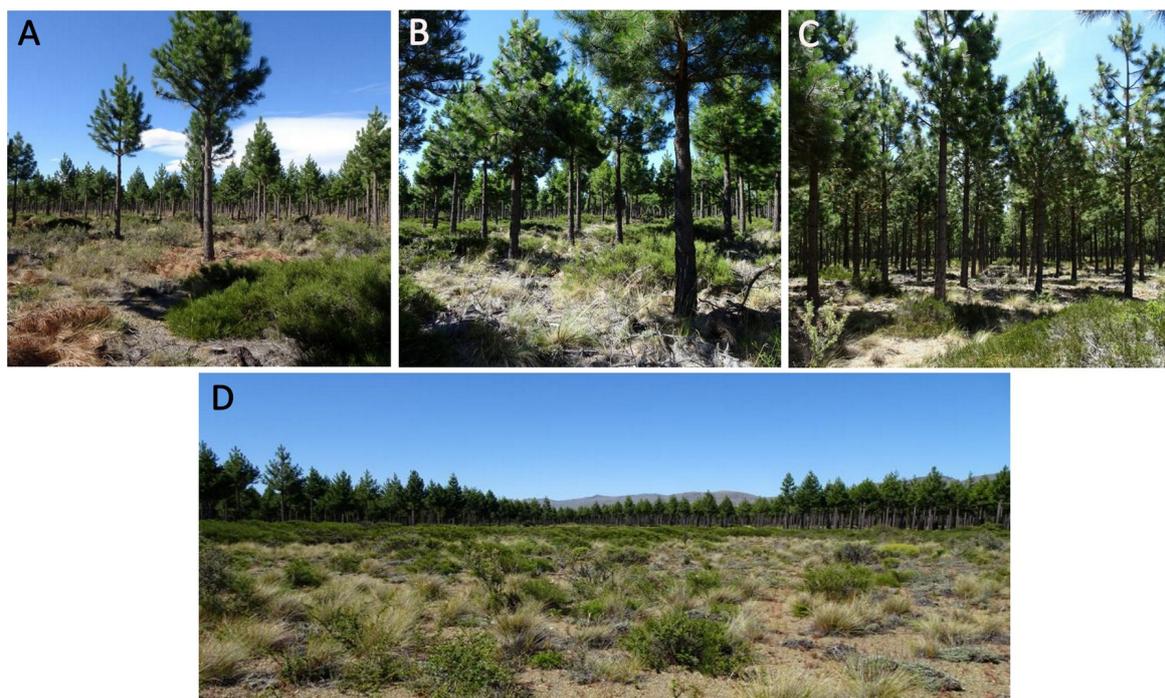


Figura 2.2 Imágenes de los sectores seleccionados en un sitio: rodales con área basal promedio baja (A), intermedia (B), alta (C) y de un sector adyacente de la comunidad natural (D).

Tabla 2.1 Características de los rodales seleccionados en cada sitio.

Sitios y coordenadas	Área basal promedio m ² ha (error estándar)	Año plantación	Edad	Prácticas silvícolas realizadas	
Sitio 1					
42° 54' S 71° 15' O	Baja	9,04 (1,6)	2006	12	1ra poda, 1er raleo
	Intermedia	18,68 (0,77)	2001	17	1ra poda, 1er raleo
	Alta	23,13 (0,73)	1998	20	2da poda, 1er raleo
Sitio 2					
42° 29' S 71° 06' O	Intermedia	14,69 (1,26)	2005	14	1ra poda, 1er raleo
	Intermedia	14,25 (1,11)	1997	22	1ra poda, 1er raleo
	Alta	24,04 (1,58)	2000	19	1ra poda, 1er raleo
Sitio 3					
42° 17' S 71° 10' O	Baja	7,95 (0,63)	2000	19	1ra poda, 1er raleo
	Baja*	8,47 (0,74)	1996	23	1ra poda, 1er raleo
	Intermedia	11,21 (0,95)	1997	22	1ra poda, 1er raleo
	Alta	20,05 (1,44)	1992	27	2da poda, 1er raleo

*rodal con plantación a densidad inicial de 3x6m. Los demás rodales con plantación a densidad inicial de 3x3m.

Muestreo

Estructura forestal

Para caracterizar la estructura forestal en cada parcela circular (200 m²) se registró el diámetro a la altura del pecho (DAP, a 1,3 m de altura) de todos los árboles presentes y se midió la altura de inicio de copa verde y altura total de los cuatro árboles más cercanos al centro de la parcela, según cada punto cardinal N-S-E-O. En el centro de cada parcela, se estimó la cobertura del dosel con un densiómetro según la metodología de Lemmon (1956). En cada rodal se registraron las prácticas silvícolas realizadas y se obtuvo la edad de plantación mediante la consulta a técnicos y propietarios, o mediante el conteo de entrenudos (Gonda, 2001). Además, en cuatro puntos según los puntos cardinales, a 1 m del centro de parcela se midió la profundidad de hojarasca. Las mediciones se realizaron durante los veranos del 2018 y 2019. A partir de esta información se obtuvieron variables que describen la estructura forestal (**Tabla 2.2**).

Ambiente lumínico

Para caracterizar la radiación que penetra el dosel en cada estructura forestal se tomaron fotografías hemisféricas. Las fotos se tomaron al atardecer con el cielo completamente despejado, utilizando una cámara Nikon Coolpix 5700 con lente ojo de pez FC-E9. En el centro de cada parcela se posicionó la cámara sobre un trípode a un metro de altura con su parte superior orientada al norte, y se niveló. Se ajustaron los parámetros apertura del diafragma en $f = 5$, sensibilidad ISO = 100 y calidad de fotografía en la mayor posible para asegurar nitidez y profundidad de campo. Además, se seleccionó un claro en un área cercana de la comunidad natural, donde se tomó una fotografía al comienzo y otra a mitad de la sesión en modo automático para establecer la velocidad de obturación. En cada parcela se tomaron cuatro a cinco fotografías ajustando manualmente la velocidad de obturación (un paso menos que la velocidad automática en el claro, misma velocidad que el claro, y dos o tres pasos más) para obtener fotografías con distintas exposiciones. De cada parcela, se seleccionó aquella fotografía con mayor exposición y sin efecto blooming (Thimonier et al., 2010), y luego se procesaron con el software Hemisfer (Schleppi et al., 2007; Thimonier et al., 2010). Se indicaron las coordenadas geográficas y altitud correspondientes a cada fotografía y se especificó la proyección del lente. Los parámetros utilizados fueron los establecidos por defecto: el coeficiente de transmisión de la radiación a cielo abierto de 0,8, y el coeficiente de cielo nublado estándar de 1 (un cielo uniformemente nublado tomaría el valor de 0). Las fotos se convirtieron en imágenes binarias (blancos y negros puros) mediante la aplicación automática de un umbral con el método de Nobis & Hunziker (2005). Dado que con la localización y la orientación de cada fotografía el software calcula la posición del sol a lo largo del tiempo mediante un modelo astronómico, de cada fotografía se estimó el porcentaje de radiación total, directa y difusa, para un año. También se estimó el tiempo (en minutos) de radiación directa para un año (**Tabla 2.2, Figura 2.3**). El porcentaje de radiación total, directa y difusa corresponde a la proporción del flujo fotónico incidente total, directo y difuso,

respectivamente, en la superficie por encima del dosel que es transmitido al punto donde la fotografía es tomada (Rich, 1990).

Tabla 2.2. Variables estimadas de la estructura forestal y del ambiente lumínico de cada parcela.

Variable	Información incluida	Ecuación (unidades)
<i>Variables de la estructura forestal</i>		
Altura (A)	Tamaño árbol	(m)
Altura inicio de copa verde (AC)	Manejo	(m)
Diámetro cuadrático medio (DCM)	Tamaño árbol	$((\sum DAP^2)/n)^{0.5}$ (cm)
Densidad (D)	Densidad	$(n/\text{área})$ (árboles ha ⁻¹)
Área basal (AB)	Tamaño árbol y Densidad	$((\sum (\pi * ((DAP/2)^2)))/n) * (n/\text{área})$ (m ² ha ⁻¹)
Índice de densidad Reineke (IDR)	Tamaño árbol y Densidad	$(n/\text{área}) * (((\sum DAP^2)/n)^{0.5})/25)^{1.7653}$
Cobertura del dosel (CD)	Dosel	(%)
Profundidad de hojarasca (PH)	Manejo (Residuos forestales)	(cm)
<i>Variables del ambiente lumínico</i>		
Radiación total (RT)	Radiación	(%)
Radiación directa (RDR)	Radiación	(%)
Radiación difusa (RDF)	Radiación	(%)
Minutos de radiación directa (mRDIR)	Radiación	(Minutos año ⁻¹)

DAP: Diámetro a la altura del pecho, n: número de árboles, IDR (Reineke, 1933).

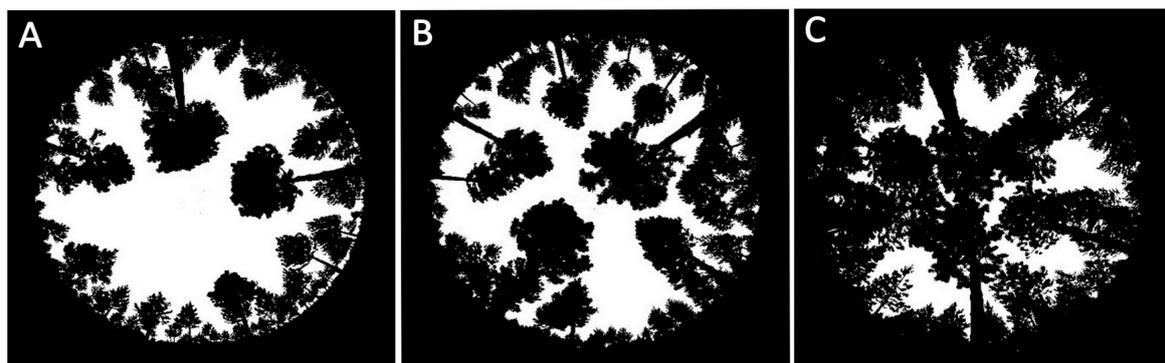


Figura 2.3 Imágenes binarias del dosel en parcelas de rodales con área basal promedio baja (A), intermedia (B) y alta (C).

Comunidad vegetal

Para caracterizar la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo se registraron todas las especies de plantas vasculares y se estimó la abundancia de cada especie como porcentaje de cobertura aérea, en cada parcela central (4 m²) durante los meses de diciembre y enero. Para tener una mejor caracterización de la composición de especies, en cada parcela circular (200 m²) se registraron todas las especies presentes. Las especies no reconocidas en el campo fueron herborizadas e identificadas en laboratorio según Correa (1969-1999) y Zuloaga et al. (2019). Las especies identificadas se clasificaron según su origen en nativas y exóticas, y según su hábito-duración en gramíneas anuales, gramíneas perennes,

hierbas anuales (incluyen a las bienales), hierbas perennes, y arbustos (incluyen a los subarbustos), de acuerdo a Zuloaga et al. (2019).

Análisis de datos

Características de las estructuras forestales y su relación con el ambiente lumínico

Para caracterizar las estructuras forestales y los ambientes lumínicos, se obtuvieron la media y el rango de cada variable, y se graficaron en función del área basal. Para evaluar la relación entre las variables estructurales con las del ambiente lumínico se realizaron regresiones lineales simples y múltiples, utilizando únicamente las parcelas dentro de las plantaciones. Entre las variables del ambiente lumínico se seleccionó a la radiación difusa como única variable respuesta, ya que fue la que mejor se correlacionó con las variables estructurales. Previo a la modelización se graficaron todas las variables predictoras en función de la variable respuesta para establecer si el patrón era lineal o no lineal, y se agregaron términos polinomiales en caso de ser necesario. Para realizar los análisis se utilizaron modelos lineales generales mixtos, para los cuales se trataron como efectos fijos a las variables predictoras y como efectos aleatorios al factor sector (con 10 niveles: 3, 3, y 4 rodales en el sitio 1, 2 y 3, respectivamente) anidado en el factor sitio (con tres niveles: sitio 1, sitio 2 y sitio 3) (función lmer, paquete lme4) (Bates et al., 2015). Las regresiones lineales simples se realizaron para cada una de las variables de la estructura forestal. Las regresiones lineales múltiples se realizaron a partir de todas las variables de la estructura forestal excepto profundidad de hojarasca, ya que las fotografías se tomaron a 1 m de altura y por lo tanto no existiría un efecto de la profundidad de hojarasca sobre la radiación estimada, excluyendo luego las mediciones de cobertura del dosel, y finalmente excluyendo las mediciones de cobertura del dosel y de altura. Se tomó este criterio para evaluar si modelos con variables de medición sencillas y comúnmente utilizadas en inventarios forestales son suficientes para tener una buena predicción de la variable respuesta. Se utilizó el método stepwise basado en el criterio de información de Akaike (AIC), para seleccionar el mejor modelo (función step, paquete stats) (R Core Team, 2019). Una vez obtenido cada modelo, se corroboró la significancia de cada una de las variables, las cuales se eliminaron si el p -valor $> 0,05$ hasta obtener un modelo con todos sus parámetros significativos. Para todos los modelos estimados se mantuvo la intercepción, aunque no fuese significativa, ya que de este modo el R^2 representa la variabilidad estimada por el modelo y es útil como medida de comparación entre modelos. Se obtuvieron dos valores de R^2 (Nagakama & Schielzeth, 2013), el R^2 marginal, que hace referencia a la cantidad de variabilidad explicada por los efectos fijos del modelo, y el R^2 condicional, que hace referencia a la cantidad de variabilidad explicada por el modelo completo, incluyendo los efectos aleatorios (función r.squaredGLMM, paquete MuMIn) (Barton, 2020). Valores negativos en la intercepción no son un problema ya que la regresión es útil sólo para el rango de las variables incluidas en dicho modelo. Se corroboraron los supuestos de normalidad mediante la prueba Shapiro-Wilk (función shapiro.test, paquete stats) (R Core Team, 2019) y la homocedasticidad mediante el análisis de los residuales. Para

los modelos lineales generales mixtos múltiples se chequeó la posible colinealidad entre variables mediante el cálculo del factor de inflación de varianza (función `vif`, paquete `car`) (Fox & Weisberg, 2019). También se chequeó la presencia de posibles valores atípicos (función `rstandard`, paquete `dplyr`) (Wickham et al., 2020), los cuales se mantuvieron excepto que comprometieran la corroboración de algún supuesto. Para realizar los análisis se utilizó el software R (R Core Team, 2019).

Relación de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal con variables de la estructura forestal y del ambiente lumínico

Para evaluar la relación entre la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal con las variables estructurales y del ambiente lumínico se realizaron regresiones lineales simples y múltiples. Para estos análisis se utilizaron por un lado todas las parcelas (incluyendo las de plantación y de comunidad natural) y por otro solo las parcelas de plantación. Las regresiones lineales simples se realizaron para tres variables predictoras que dieran información del tamaño y la densidad de la estructura forestal, de la cobertura del dosel y de la radiación, respectivamente (**Tabla 2.2**). Cuando más de una variable daba esa información, se seleccionó aquella con correlación más fuerte con la variable respuesta. Las regresiones lineales múltiples se estimaron en principio a partir de todas las variables (incluyendo las de la estructura forestal y del ambiente lumínico), luego sólo a partir de las variables de la estructura forestal, posteriormente excluyendo la profundidad de hojarasca, luego excluyendo la profundidad de hojarasca y la cobertura del dosel, y finalmente excluyendo la profundidad de hojarasca, la cobertura del dosel y las alturas. Se tomó este criterio para evaluar si modelos con variables de medición sencillas y comúnmente utilizadas en inventarios forestales son suficientes para tener una buena predicción de las variables respuestas. La estimación de los modelos se realizó tal como se detalla en el apartado anterior. En el caso de los modelos en los cuales se incluyeron las parcelas de la comunidad natural, se considero la comunidad natural como un nivel más del factor sector.

Caracterización de la comunidad vegetal en cada sector y relación de la radiación difusa con la presencia y la abundancia de las plantas (agrupadas según su hábito-duración y su origen) y de las especies más frecuentes

Para caracterizar la comunidad vegetal en cada sector se obtuvo el porcentaje de ocurrencia de cada especie vegetal en las parcelas circulares (200 m²). El porcentaje de ocurrencia se calculó para cada sector como la frecuencia de aparición de cada especie por parcela dividido el total de parcelas para dicho sector y multiplicado por 100. Las parcelas por sector fueron 15, 24, 32 y 24 en la comunidad natural y rodales de área basal promedio baja, intermedia y alta, respectivamente.

Para evaluar la relación de la radiación difusa con la presencia y la abundancia de los grupos de especies según su hábito-duración y su origen y las especies registradas en más del 10% del total de las parcelas centrales (4 m²), se realizaron regresiones logísticas y

correlaciones de Kendall. La variable del ambiente lumínico seleccionada fue la radiación difusa, ya que es una variable que afecta directamente a la vegetación, sobre todo bajo dosel (Roderick et al., 2001; Tinya & Ódor, 2016), y fue la que presentó correlaciones más fuertes con las variables de la estructura forestal. Para evaluar la probabilidad de presencia de los grupos de especies y de las especies más frecuentes en función de la radiación difusa, se realizaron regresiones logísticas, mediante la utilización de modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial (función glmer, paquete lme4) (Bates et al., 2015). Se trató como efecto fijo a la radiación difusa, y como efectos aleatorios al factor sector (con 11 niveles) anidado en el factor sitio (con tres niveles). Para evaluar la variabilidad explicada por cada modelo se obtuvieron los R^2 marginal (R^2m) y condicional (R^2c) (Nagakama & Schielzeth, 2013). Para evaluar la correlación de la radiación difusa con la abundancia total, de los grupos de especies y de las especies más frecuentes, se realizaron correlaciones de Kendall. Para los grupos según su hábito-duración y las especies más frecuentes se consideró como abundancia el porcentaje de cobertura aérea, mientras que para las nativas y exóticas se consideró como abundancia el porcentaje de especies de cada origen. Se utilizaron sólo las parcelas centrales donde se registró presencia de las variables respuesta, con lo cual el n varió para las distintas variables. La correlación de Kendall permite correlacionar variables que no presentan distribución normal. Su interpretación es similar a otras correlaciones, mediante el estadístico tau que puede tomar valores entre 0 y 1 (0 sin correlación, 0,1-0,3 correlación baja, 0,3-0,5 correlación mediana, 0,5-1 correlación fuerte).

RESULTADOS

Características de las estructuras forestales y su relación con el ambiente lumínico

Las variables de la estructura forestal y las variables del ambiente lumínico presentaron un rango de variación que se resume en la **tabla 2.3**.

Tabla 2.3 Valor medio y rango de las variables estructurales y del ambiente lumínico en las parcelas ($n = 80$) ubicadas dentro de las plantaciones de pino ponderosa.

Variables	Parcelas Promedio (rango)
Altura (m)	7,5 (4,3-10,4)
Altura inicio de copa verde (m)	3,7 (1,7-5,6)
Diámetro cuadrático medio (cm)	19,8 (12,3-26,3)
Densidad (árboles-ha ⁻¹)	475 (200-850)
Índice densidad Reineke	329 (72-644)
Área basal (m ²)	15,2 (3,0-31,3)
Cobertura del dosel (%)	35,3 (0,0-78,1)
Profundidad de hojarasca (cm)	2,1 (0,0-10,1)
Radiación difusa (%)	59,3 (24,3-91,4)
Radiación directa (%)	54,2 (13,5-91,4)
Radiación total (%)	59,4 (18,0-91,1)
Minutos radiación directa (min-año ⁻¹)	110.882 (19.232-196.369)

Las estructuras forestales seleccionadas abarcaron un rango de área basal de 3 a 31,3 m² ha⁻¹. Dentro de este rango otras variables de la estructura forestal como la densidad, el diámetro cuadrático medio, la altura y la cobertura del dosel también presentaron un amplio rango, que estuvo asociado positivamente con el área basal, debido a la dinámica propia de los rodales. Es decir, dado que un aumento del área basal implica un aumento de la densidad de árboles y/o un aumento del diámetro cuadrático medio, era esperable encontrar una relación positiva entre dichas variables. Además, a medida que los árboles crecen incrementan tanto su diámetro como su altura por lo tanto, si había una relación positiva con el diámetro cuadrático medio era esperable encontrar una relación similar con la altura. Finalmente, una mayor área basal implica una mayor superficie ocupada por árboles, lo que conlleva a una mayor cobertura del dosel. La altura de inicio de copa verde se mantuvo en un rango más estrecho, ya que es función directa de la práctica silvícola de poda. La profundidad de hojarasca fue variable en todo el rango de área basal, ya que a la hojarasca acumulada por la caída natural desde los árboles se sumó la hojarasca proveniente de las ramas podadas que fueron dejados en el sitio en todos los rodales evaluados. El índice de densidad de Reineke se correlacionó muy estrechamente con el área basal, ya que es una medida de la densidad relativa (**Tabla 2.4, Figura 2.4**). El ambiente lumínico, caracterizado por los porcentajes de radiación directa, difusa y total, y por los minutos de radiación directa anual, se correlacionó negativamente con el área basal (**Tabla 2.4, Figura 2.5**).

Tabla 2.4 Correlaciones de Pearson y Kendall entre el área basal y las variables de la estructura forestal y del ambiente lumínico para las parcelas dentro de las plantaciones ($n = 80$).

Variables	ÁREA BASAL	
	Pearson	p-valor
Altura	0,75	<0,001
Diámetro cuadrático medio	0,78	<0,001
Densidad	0,66	<0,001
Índice densidad Reineke	1	<0,001
Cobertura del dosel	0,82	<0,001
Radiación directa	-0,78	<0,001
Radiación difusa	-0,9	<0,001
Radiación total	-0,86	<0,001
Minutos radiación directa	-0,85	<0,001
	Kendall	
Altura inicio de copa verde	0,18	0,018
Profundidad de hojarasca	0,23	0,003

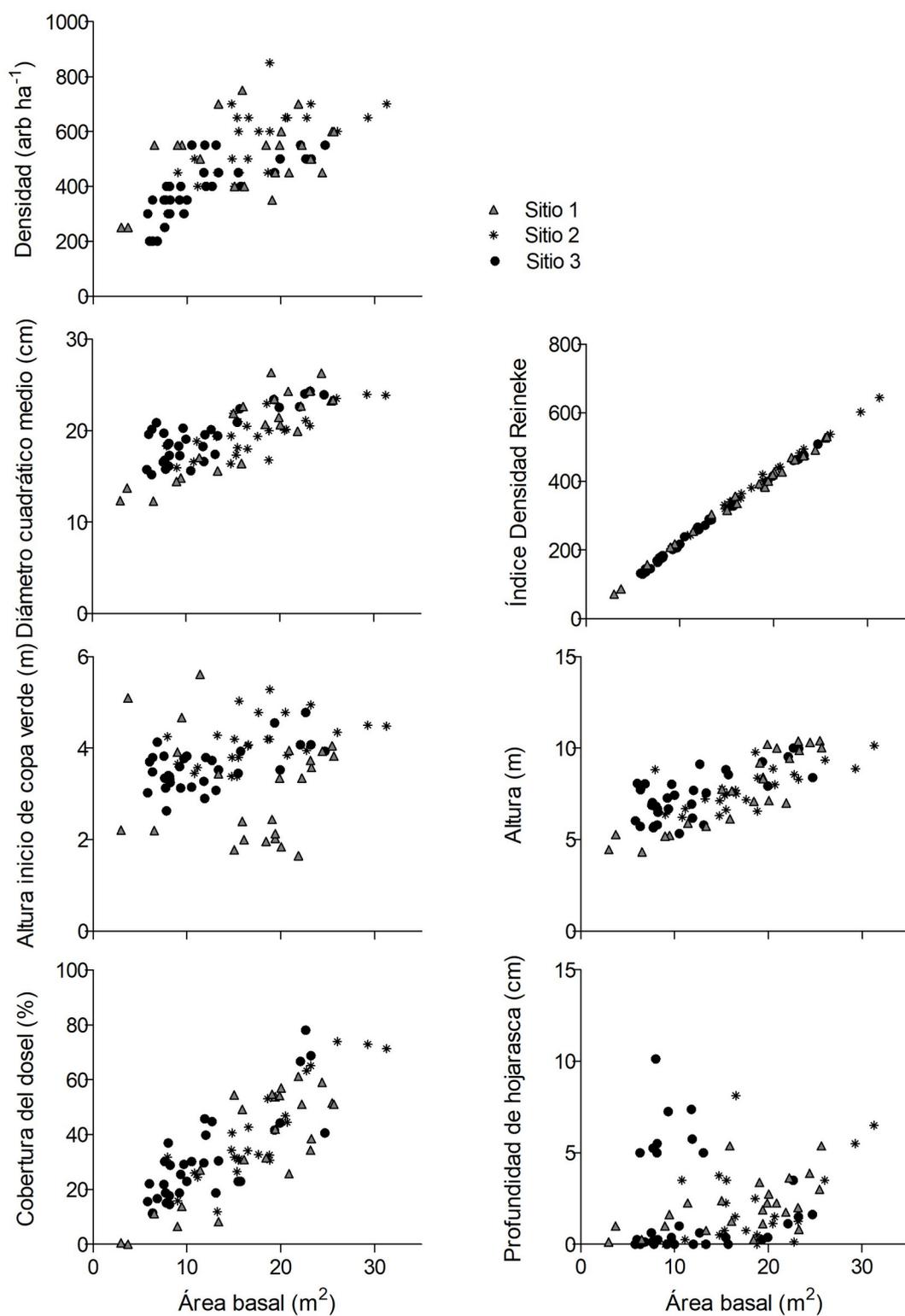


Figura 2.4 Rango de las variables de la estructura forestal en relación con el área basal en las parcelas localizadas en las plantaciones en cada sitio.

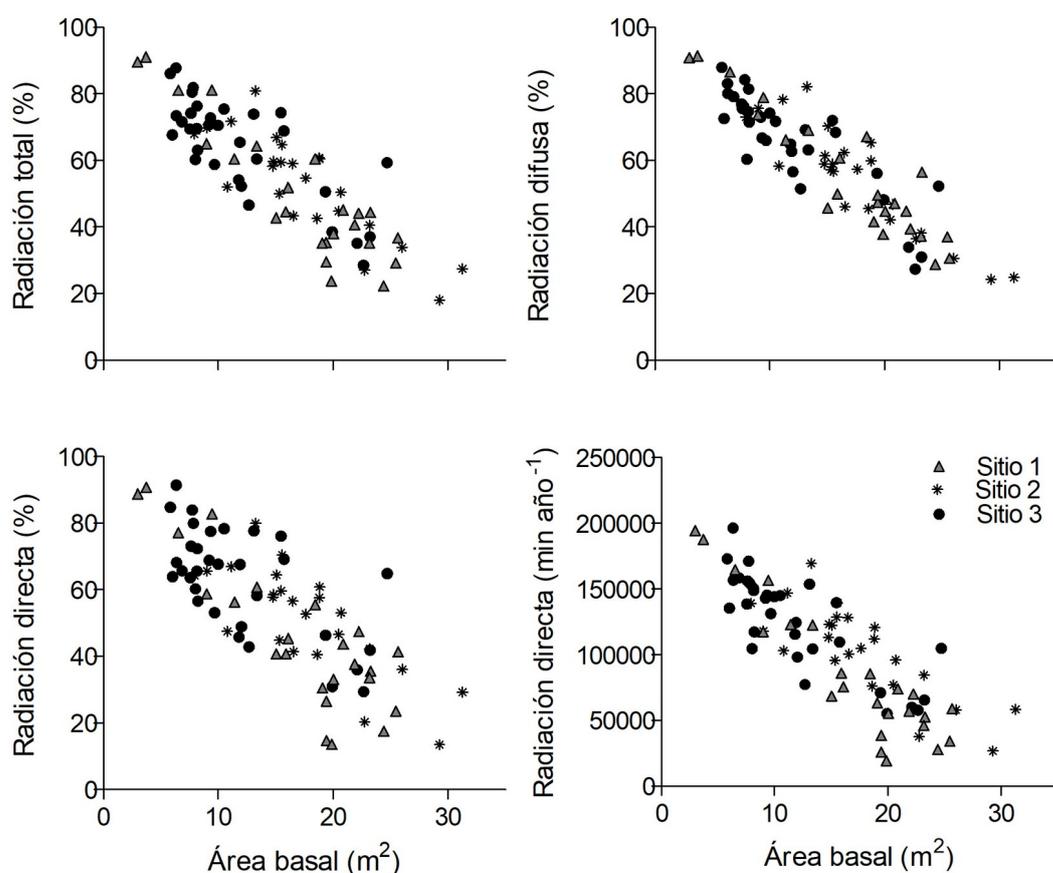


Figura 2.5 Rango de las variables del ambiente lumínico en relación con el área basal en las parcelas localizadas en las plantaciones en cada sitio.

Las variables de la estructura forestal que explicaron la mayor variabilidad de la radiación difusa fueron la cobertura del dosel y el área basal, las cuales explicaron el 92% de la variabilidad de la radiación difusa cuando se consideraron en conjunto (Ecuaciones 1, 2 y 7, respectivamente, **Tabla 2.5**, **Figura 2.6**).

Tabla 2.5 Regresiones lineales simples y múltiples de la radiación difusa (%) en función de la altura (A, m), altura de inicio de copa verde (AC, m), diámetro cuadrático medio (DCM, cm), densidad (D, árboles ha⁻¹), índice de densidad de Reineke (IDR), área basal (AB, m²) y cobertura del dosel (CD, %).

RADIACIÓN DIFUSA			
N° Ecuación	R ² m	R ² c	AIC
Regresiones lineales simples			
1 86,90-0,78xCD	0,82	0,89	519
2 95,67-2,40xAB	0,82	0,82	556
3 97,75-0,12xIDR	0,81	0,81	560
4 126,35-3,41xDCM	0,48	0,65	612
5 116,91-7,57xA	0,52	0,67	609
Regresiones lineales múltiples			
A partir de todas las variables estructurales			
6 120,36-0,56xCD-3,69xA-0,03D	0,92	0,93	489
7 95,32-0,60xCD-1,05xAB	0,92	0,93	493
Variables estructurales (sin CD)			
8 106,71-2,01xAB-2,23xA	0,84	0,84	550
Variables estructurales (sin CD, A, ni AC)			
9 111,12-0,1xIDR-0,97xDCM	0,82	0,82	556

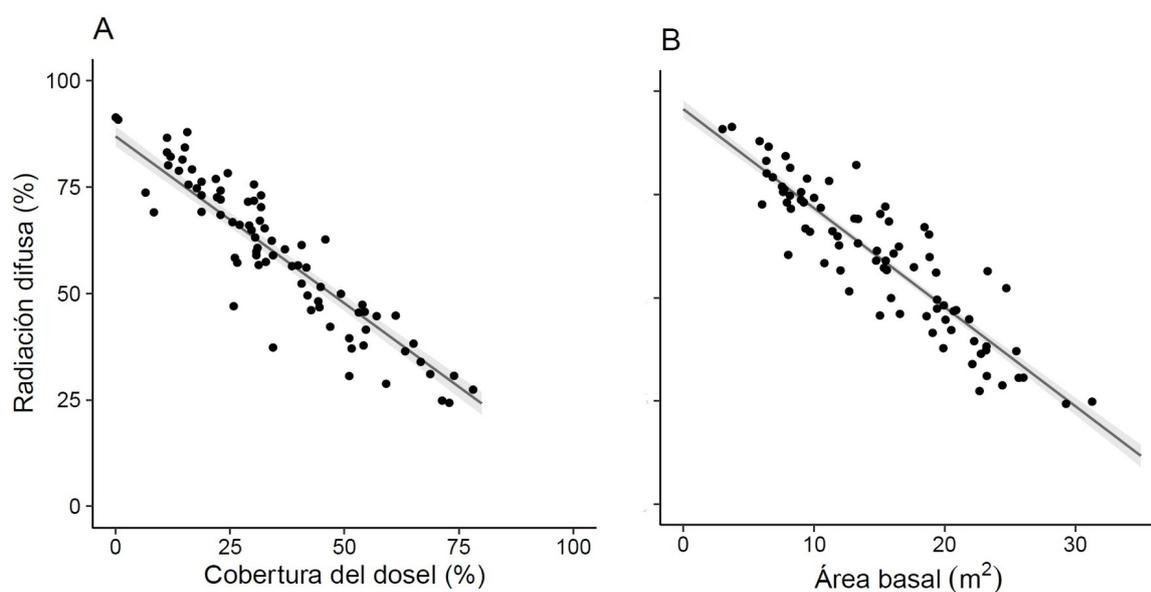


Figura 2.6 Porcentaje de radiación difusa en función de la cobertura del dosel (A) y del área basal (B). La línea representa la regresión lineal simple para el rango evaluado y el sombreado su intervalo de confianza.

Relación de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal con variables de la estructura forestal y del ambiente lumínico

Al considerar las variables independientemente, la radiación difusa, el área basal y la cobertura del dosel explicaron el 39, 36 y 31% de la variabilidad de la riqueza total, respectivamente, y el 36, 36 y 35% de la abundancia total, respectivamente (**Figura 2.7**).

Tanto los modelos en los que se consideraron las parcelas de la comunidad natural como en aquellos donde se excluyeron, el patrón de regresión lineal tuvo un buen ajuste y se observó una disminución de la riqueza y la abundancia total de la vegetación a medida que la radiación difusa disminuyó y a medida que el área basal y la cobertura del dosel se incrementaron.

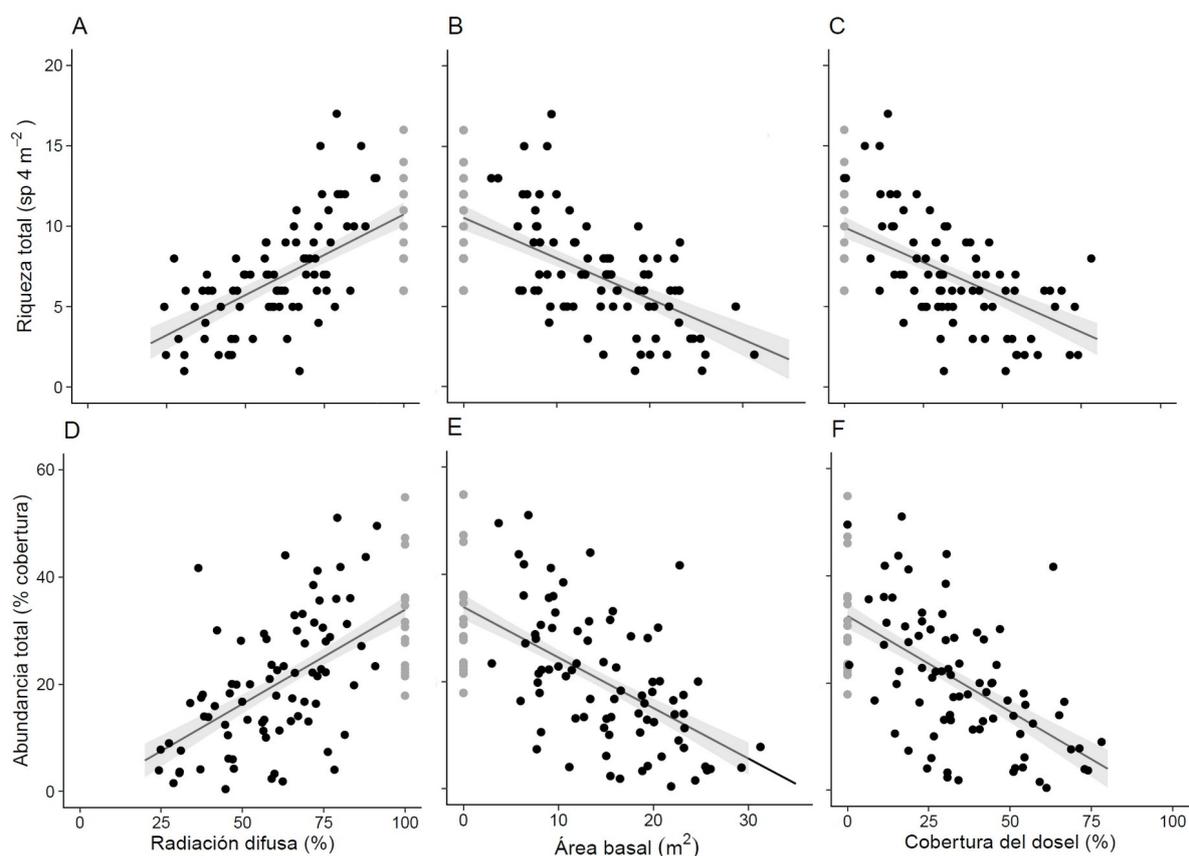


Figura 2.7 Riqueza total (A, B, C) y abundancia total (D, E, F) en función de la radiación difusa, el área basal y la cobertura del dosel. Los círculos negros indican las parcelas dentro de las plantaciones y los círculos grises las parcelas de la comunidad natural. Las líneas representan las regresiones lineales simples en el rango correspondiente, y el sombreado su intervalo de confianza.

Al considerar en conjunto todas las variables de la estructura forestal y del ambiente lumínico, los modelos seleccionados explicaron entre el 29 y 53% de la variabilidad de la riqueza total, y entre el 35 y 39% de la abundancia total (Tabla 2.6). La radiación difusa sólo fue significativa para la riqueza total en los modelos que consideraron tanto las parcelas de plantación como las de la comunidad natural, mientras que la variable que más se repitió en los distintos modelos fue el área basal, a la cual se sumaron en algunos casos la altura de inicio de copa verde y la profundidad de hojarasca. Mientras que el incremento de la altura de inicio de copa verde se asoció positivamente con la riqueza y la abundancia total, el incremento de la profundidad de hojarasca se asoció negativamente con ambas variables (Tabla 2.6).

Tabla 2.6 Regresiones lineales simples y múltiples de la riqueza total (especies 4m⁻²) y de la abundancia total (% cobertura) en función de las variables estructurales: altura (A, m), altura inicio de copa verde (AC, m), diámetro cuadrático medio (DCM, cm), densidad (D, árboles ha⁻¹), índice de densidad de Reineke (IDR), área basal (AB, m²), profundidad de hojarasca (PH, cm) y cobertura del dosel (CD, %), y de las variables del ambiente lumínico: radiaciones difusa (RDF, %), directa (RDR, %) y total (RT, %) y minutos de radiación directa (mRDR, min-año⁻¹).

RIQUEZA TOTAL					ABUNDANCIA TOTAL				
N°	Ecuación	R ² m	R ² c	AIC	N°	Ecuación	R ² m	R ² c	AIC
EN PLANTACIONES Y COMUNIDAD NATURAL									
<i>Regresiones lineales simples</i>									
1.1	0,73+0,1xRDF	0,39	0,59	451	2.1	-1,24+0,35xRDF	0,36	0,44	718
1.2	10,54-0,25xAB	0,36	0,54	458	2.2	33,92-0,94xAB	0,36	0,42	719
1.3	9,94-0,09xCD	0,31	0,49	459	2.3	32,51-0,36xCD	0,35	0,45	717
<i>Regresiones lineales múltiples</i>									
A partir de todas las variables									
1.4	-4,13+0,14xRDF+0,86xAC	0,46	0,59	446	2.4	34,31-0,82xAB-1,16xPH	0,39	0,45	716
Solo variables estructurales									
1.5	9,36-0,33xAB+0,87xAC -0,26xPH	0,45	0,58	450	Ecuación 2.4				
Variables estructurales (sin PH)									
1.6	9,31-0,36xAB+0,88xAC	0,44	0,56	453	Ecuación 2.3				
Variables estructurales (sin PH ni CD)									
Ecuación 1.6					Ecuación 2.2				
Variables estructurales (sin PH, CD, A, ni AC)									
Ecuación 1.2					Ecuación 2.2				
SOLO EN PLANTACIONES									
<i>Regresiones lineales simples</i>									
1.7	-0,10+0,12xRDF	0,39	0,54	377	2.5	-3,40+0,40xRDF	0,31	0,41	604
1.8	11,45-0,30xAB	0,36	0,50	384	2.6	36,24-1,07xAB	0,32	0,39	605
1.9	10,19-0,09xCD	0,29	0,43	386	2.7	32,58-0,36xCD	0,29	0,43	604
<i>Regresiones lineales múltiples</i>									
A partir de todas las variables									
1.10	11,24+1,54xAC-0,22xAB- 0,31xDCM-0,24xPH	0,53	0,61	375	2.8	37,16-0,96xAB-1,21xPH	0,35	0,43	602
Solo variables estructurales									
Ecuación 1.10					Ecuación 2.8				
Variables estructurales (sin PH)									
1.11	7,54-0,35xAB+1,29xAC	0,48	0,56	379	Ecuación 2.7				
Variables estructurales (sin PH ni CD)									
Ecuación 1.11					Ecuación 2.6				
Variables estructurales (sin PH, CD, A, ni AC)									
Ecuación 1.8					Ecuación 2.6				

Caracterización de la comunidad vegetal en cada sector y relación de la radiación difusa con la presencia y la abundancia de las plantas (agrupadas según su hábito-duración y su origen) y de las especies más frecuentes

En el total de las parcelas (95 x 200 m²) se registraron 102 especies de plantas vasculares, tres de ellas se identificaron sólo hasta nivel de género y dos no pudieron ser identificadas. Las especies se distribuyeron en 37 familias, con más representantes de las familias Asteraceae y Poaceae. Predominaron las especies nativas, con 84 representantes, mientras que las exóticas registradas fueron 15. Según el hábito-duración, 23 fueron arbustos, 42 hierbas perennes, 32 gramíneas perennes, 18 hierbas anuales y 3 gramíneas anuales. En abundancia predominaron las especies nativas, con mayor cobertura de arbustos y gramíneas perennes, seguido por hierbas perennes. La mayoría de las especies exóticas fueron hierbas y gramíneas anuales. Del total de especies, sólo 67 fueron registradas en las parcelas centrales (4 m²), y de ellas sólo 20 tuvieron una frecuencia mayor al 10% del total de las parcelas relevadas (**Tabla 2.7**).

Tabla 2.7. Porcentaje de ocurrencia de plantas vasculares en las parcelas circulares (200m²) de la comunidad natural y rodales de área basal promedio baja, intermedia y alta. Las especies exóticas están subrayadas. * indica las especies que fueron registradas en la parcela circular, pero en ninguna parcela central (4m²). En negrita se indican las especies que fueron registradas en más del 10% de las parcelas centrales.

Hábito-duración y familia	Especies	Ocurrencia por sector (%)			
		Comunidad natural	Baja	Intermedia	Alta
Arbustos					
Anacardiaceae	<i>Schinus patagonicus</i>	7	4	6	29
	* <i>Schinus roigii</i>		8		
Apiaceae	<i>Azorella prolifera</i>	87	88	59	25
Asteraceae	* <i>Baccharis linearis</i>	27	4		
	<i>Baccharis neaei</i>	13		13	8
	* <i>Grindelia prunelloides</i>				8
	* <i>Haplopappus glutinosus</i>	40	4	3	4
	* <i>Mutisia decurrens</i>		4		8
	* <i>Mutisia oligodon</i>			9	
	* <i>Nardophyllum bryoides</i>	7	8	13	4
	<i>Senecio bracteolatus</i>	20	25	34	29
	<i>Senecio filaginoides</i>	73	50	63	46
	<i>Senecio sp.</i>	20		28	8
	<i>Senecio tehuelches</i>	60	25	56	29
Berberidaceae	<i>Berberis microphylla</i>	73	67	72	92
Ephedraceae	* <i>Ephedra chilensis</i>	13	8	19	8
Fabaceae	<i>Adesmia volckmannii</i>	47	75	16	46
Francoaceae	<i>Balbisia gracilis</i>			3	
Rhamnaceae	<i>Discaria articulata</i>	60	63	63	67
Rosaceae	* <i>Rosa rubiginosa</i>		8	3	13
	* <i>Tetraglochin acanthocarpum</i>	7	4		

Hábito-duración y familia	Especies	Ocurrencia por sector (%)			
		Comunidad natural	Baja	Intermedia	Alta
Solanaceae	<i>Fabiana imbricata</i>			25	4
Verbenaceae	<i>Junellia tridactylites</i>	27			
Gramíneas perennes					
Poaceae	<i>Bromus setifolius</i>	80	96	81	71
	<i>*Elymus angulatus</i>				4
	<i>Festuca argentina</i>	67	38	47	50
	<i>Festuca pallescens</i>	47	67	44	42
	<i>Hordeum comosum</i>	73	83	81	92
	<i>Muhlenbergia asperifolia</i>	7	8	6	
	<i>Pappostipa humilis</i>	33	4	41	71
	<i>Pappostipa speciosa</i>	67	100	50	58
	<i>*Poa sp.</i>		4		
	<i>Poa ligularis</i>	27	96	63	54
	<i>*Poa pratensis</i>			6	4
	<i>Trisetum spicatum</i>	20	29	9	17
	<i>*Koeleria premollis</i>		4		4
	<i>Koeleria vurilochensis</i>	27	4		
	<i>gram_no idenA</i>	7			
	<i>gram_no idenB</i>				4
Hierbas perennes					
Amaryllidaceae	<i>*Rhodophiala mendocina</i>			3	
Apiaceae	<i>*Azorella microphylla</i>	13			
	<i>*Eryngium paniculatum</i>				4
	<i>*Sanicula graveolens</i>		4		
Apocynaceae	<i>Diplolepis mucronata</i>				8
Asteraceae	<i>Conyza larrainiana</i>	53	21	3	4
	<i>Hypochaeris hookeri</i>	7			
	<i>*Hypochaeris incana</i>	7	4	3	4
	<i>*Hypochaeris montana</i>	7			4
	<i>*Leucheria achillaeifolia</i>		8	25	
	<i>*Perezia recurvata</i>	20	17	3	
	<i>Taraxacum officinalis</i>	13	54	13	13
Calceolariaceae	<i>*Calceolaria polirrhiza</i>	7	4		4
	<i>*Calceolaria sp.</i>	7			
Caprifoliaceae	<i>Valeriana clarionifolia</i>	20	29	28	8
Caryophyllaceae	<i>Cerastium arvense</i>	67	92	47	33
	<i>*Silene chilensis</i>			3	
Cyperaceae	<i>Carex sp.</i>	33	42	16	4
	<i>*Carex patagonica</i>				4
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia collina</i>	60	54	63	63
Fabaceae	<i>Adesmia corymbosa</i>	20	4		
	<i>Adesmia lotoides</i>		17		4
Geraniaceae	<i>Geranium magellanicum</i>	20			
Iridaceae	<i>Olsynium junceum</i>	47	75	59	33
	<i>Sisyrinchium arenarium</i>	73	71	38	21

Hábito-duración y familia	Especies	Ocurrencia por sector (%)			
		Comunidad natural	Baja	Intermedia	Alta
	<i>Sisyrinchium macrocarpum</i>	7		3	
	<i>Sisyrinchium patagonicum</i>			6	
	<i>Solenomelus segethii</i>		4		8
Loasaceae	<i>Blumenbachia dissecta</i>		4	13	
	<i>Pinnasa bergii</i>	13	33	9	4
Montiaceae	<i>Montiopsis gayana</i>	33			
Plumbaginaceae	<i>Armeria maritima</i>	33	42	13	4
Polygalaceae	<i>Polygala salasiana</i>	7	4		4
	<i>Rumex acetosella</i>	100	92	19	13
Ranunculaceae	<i>Anemona multifida</i>	33	33	13	21
Rosaceae	<i>Acaena pinnatifida</i>	80	83	75	83
	<i>Acaena poeppigiana</i>	20	8		
	<i>Acaena splendens</i>	67	79	72	67
Rubiaceae	<i>*Oreopolus glacialis</i>	7	4	3	
Schoepfiaceae	<i>Arjona tuberosa</i>	13	21		4
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum incisum</i>		17	3	
Violaceae	<i>Viola maculata</i>	27	17	16	17
Gramíneas anuales					
Poaceae	<i>*Apera interrupta</i>		4		
	<i>Bromus tectorum</i>	20	21		29
Hierbas anuales					
Asteraceae	<i>*Carduus thoermeri</i>	20	29	3	
	<i>*Conyza primulifolia</i>	7			
	<i>*Tragopogon dubius</i>			3	
	<i>Triptilion achilleae</i>	7	21	6	
Boraginaceae	<i>Myosotis stricta</i>		13		4
	<i>Plagiobothrys verrucosus</i>		13		
Brassicaceae	<i>Descurainia sophia</i>			3	
Calyceraceae	<i>Boopis gracilis</i>	33	42	28	13
Fabaceae	<i>Vicia bijuga</i>		4		
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i>	7	8		
Onagraceae	<i>Camissonia dentata</i>	7	4		
	<i>Epilobium brachycarpum</i>	33	25		
	<i>*Oenothera odorata</i>	7			
Polemoniaceae	<i>Collomia biflora</i>	20		13	4
	<i>*Polemonium micranthum</i>				4
Polygalaceae	<i>*Polygala darwiniana</i>			3	
Rubiaceae	<i>Galium richardianum</i>	40	71	25	17
Scrophulariaceae	<i>*Verbascum thapsus</i>	13	17		8

Se observó un aumento en la probabilidad de presencia de las hierbas perennes y anuales en función de la radiación difusa, así como una correlación positiva entre la radiación difusa y la abundancia de arbustos, hierbas perennes y hierbas anuales (**Tabla 2.8** y **Figuras 2.8, 2.9**).

Tabla 2.8. Regresiones logísticas de la probabilidad de presencia y correlaciones de Kendall de las especies agrupadas según su hábito-duración, origen y especies más frecuentes en función de la radiación difusa (RDF, %). Las especies exóticas están subrayadas.

Especies, hábito-duración y origen	Regresiones logísticas (probabilidad de presencia)				Correlaciones de Kendall		
	Ecuación	p-valor	R ² m	R ² c	n	TAU	p-valor
Arbustos					85	0,18	0,018
<i>Adesmia volckmannii</i>					16		
<i>Azorella prolifera</i>					18	0,46	0,009
<i>Berberis microphylla</i>	$1 / (1 + e^{- (1,90 - 0,03 * RDF)})$	0,0470	0,05	0,59	50	0,25	0,012
<i>Discaria articulata</i>					55		
<i>Senecio filaginoides</i>	$1 / (1 + e^{- (-3,80 + 0,03 * RDF)})$	<0,001	0,08	0,50	23		
Gramíneas perennes					92		
<i>Bromus setifolius</i>					47	0,21	0,049
<i>Festuca argentina</i>					17		
<i>Festuca pallescens</i>	$1 / (1 + e^{- (-4,17 + 0,04 * RDF)})$	0,030	0,15	0,32	22		
<i>Hordeum comosum</i>					30		
<i>Pappostipa humilis</i>					34		
<i>Pappostipa speciosa</i>	$1 / (1 + e^{- (-2,97 + 0,06 * RDF)})$	0,036	0,09	0,80	59		
<i>Poa ligularis</i>					18		
Hierbas perennes	$1 / (1 + e^{- (-1,94 + 0,06 * RDF)})$	0,002	0,29	0,39	74	0,44	<0,001
<u><i>Cerastium arvense</i></u>					14		
<u><i>Rumex acetosella</i></u>	$1 / (1 + e^{- (-9,85 + 0,12 * RDF)})$	0,002	0,40	0,81	31	0,49	<0,001
<i>Acaena pinnatifida</i>	$1 / (1 + e^{- (-3,03 + 0,03 * RDF)})$	0,017	0,12	0,21	31		
<i>Acaena splendens</i>					36		
<i>Euphorbia collina</i>					20		
<i>Olsynium junceum</i>					19		
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	$1 / (1 + e^{- (-6,28 + 0,06 * RDF)})$	<0,001	0,33	0,39	16		
Gramíneas anuales							
Hierbas anuales	$1 / (1 + e^{- (-4,28 + 0,05 * RDF)})$	<0,001	0,19	0,37	24	0,45	0,005
<i>Galium richardianum</i>	$1 / (1 + e^{- (-6,21 + 0,05 * RDF)})$	0,004	0,24	0,42	12		
Nativas					95	-0,38	<0,001
Exóticas	$1 / (1 + e^{- (-5,67 + 0,09 * RDF)})$	<0,001	0,42	0,62	45		

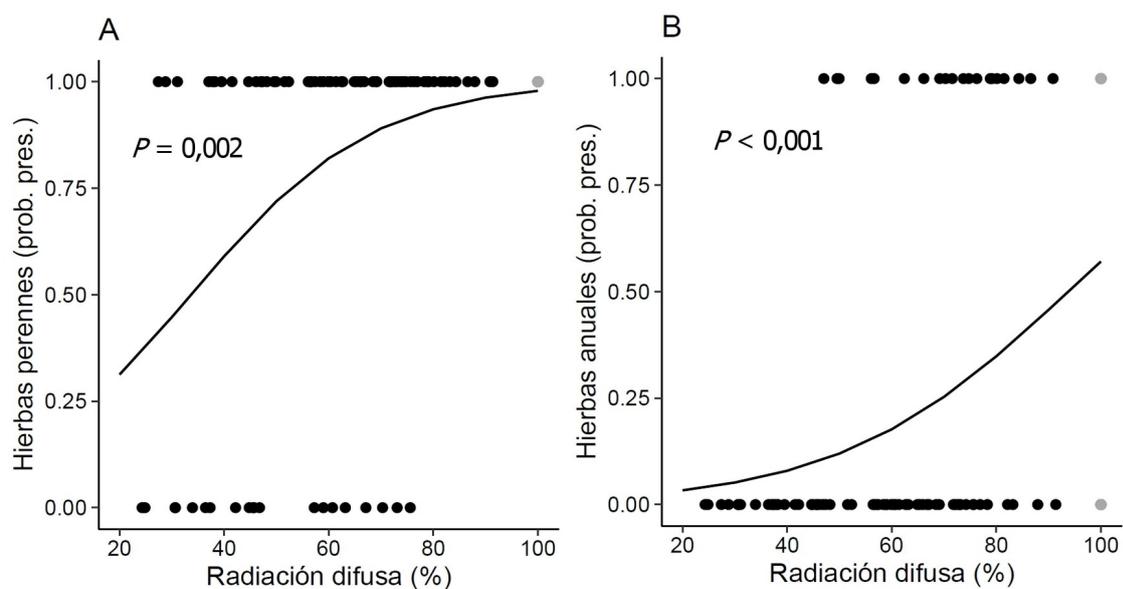


Figura 2.8 Regresiones logísticas para la probabilidad de presencia (prob. pres.) de hierbas perennes (A) y hierbas anuales (B), en función de la radiación difusa para el rango relevado en todas las parcelas. Los círculos negros indican las parcelas dentro de las plantaciones y los círculos grises las parcelas de la comunidad natural.

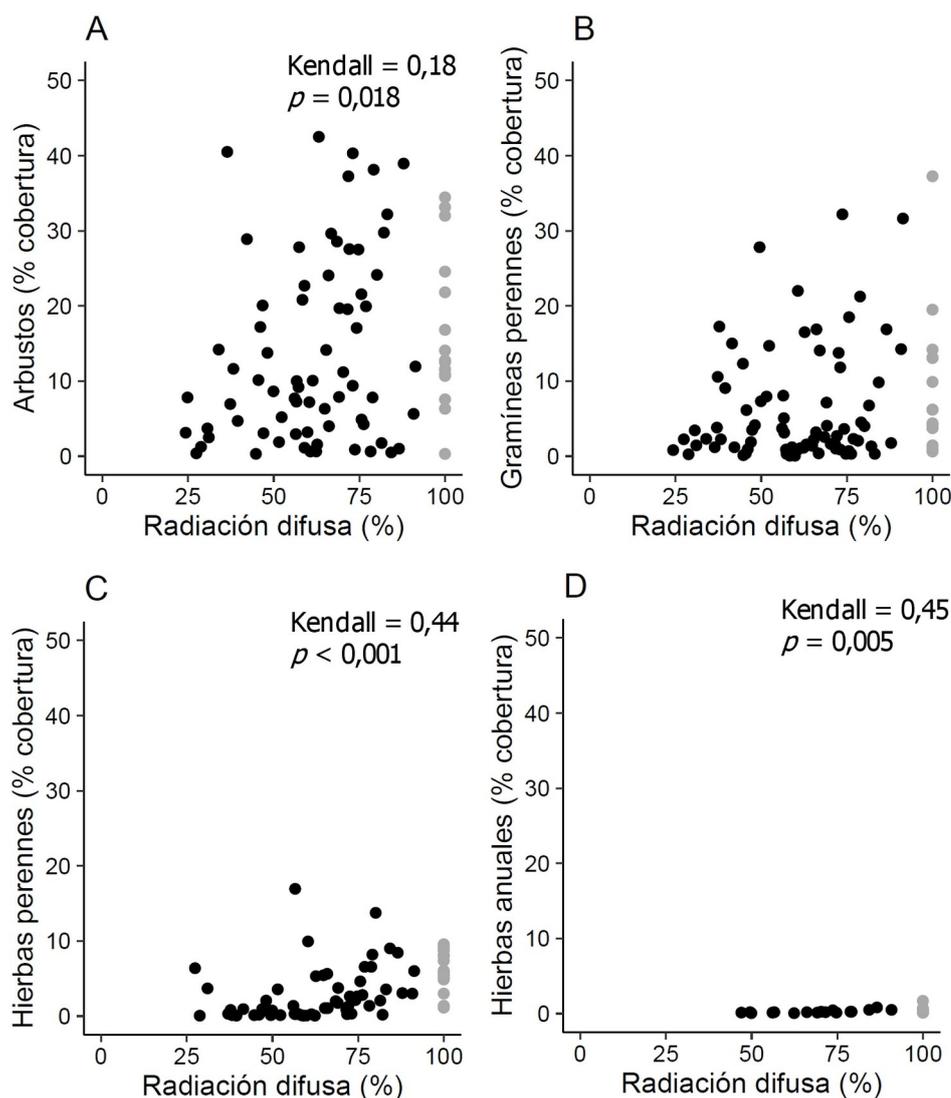


Figura 2.9 Abundancia (% de cobertura) de arbustos (A), gramíneas perennes (B), hierbas perennes (C) y hierbas anuales (D) en relación con la radiación difusa (%), para todas las parcelas con presencia. Los círculos negros indican las parcelas dentro de las plantaciones y los círculos grises las parcelas de la comunidad natural.

Entre los arbustos, sólo *Senecio filaginoides* mostró mayor probabilidad de presencia a mayor radiación difusa, mientras que sólo *Berberis microphylla* mostró menor probabilidad de presencia a mayor radiación difusa. En ambos casos, la variabilidad explicada fue muy baja, al considerar el efecto fijo de los modelos, incrementándose en 11 y seis veces, respectivamente, cuando se consideraron también los efectos aleatorios. Sólo *Azorella prolifera* y *Berberis microphylla* presentaron una relación positiva, mediana-fuerte y baja, respectivamente, entre su abundancia y la radiación difusa. Entre las gramíneas perennes, tanto *Festuca pallescens* como *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romaschenko mostraron una mayor probabilidad de presencia a mayor radiación difusa. Sólo *Bromus setifolius* J. Presl. mostró una relación positiva, aunque baja, entre su abundancia y la radiación difusa (Tabla 2.8 y Figura 2.10).

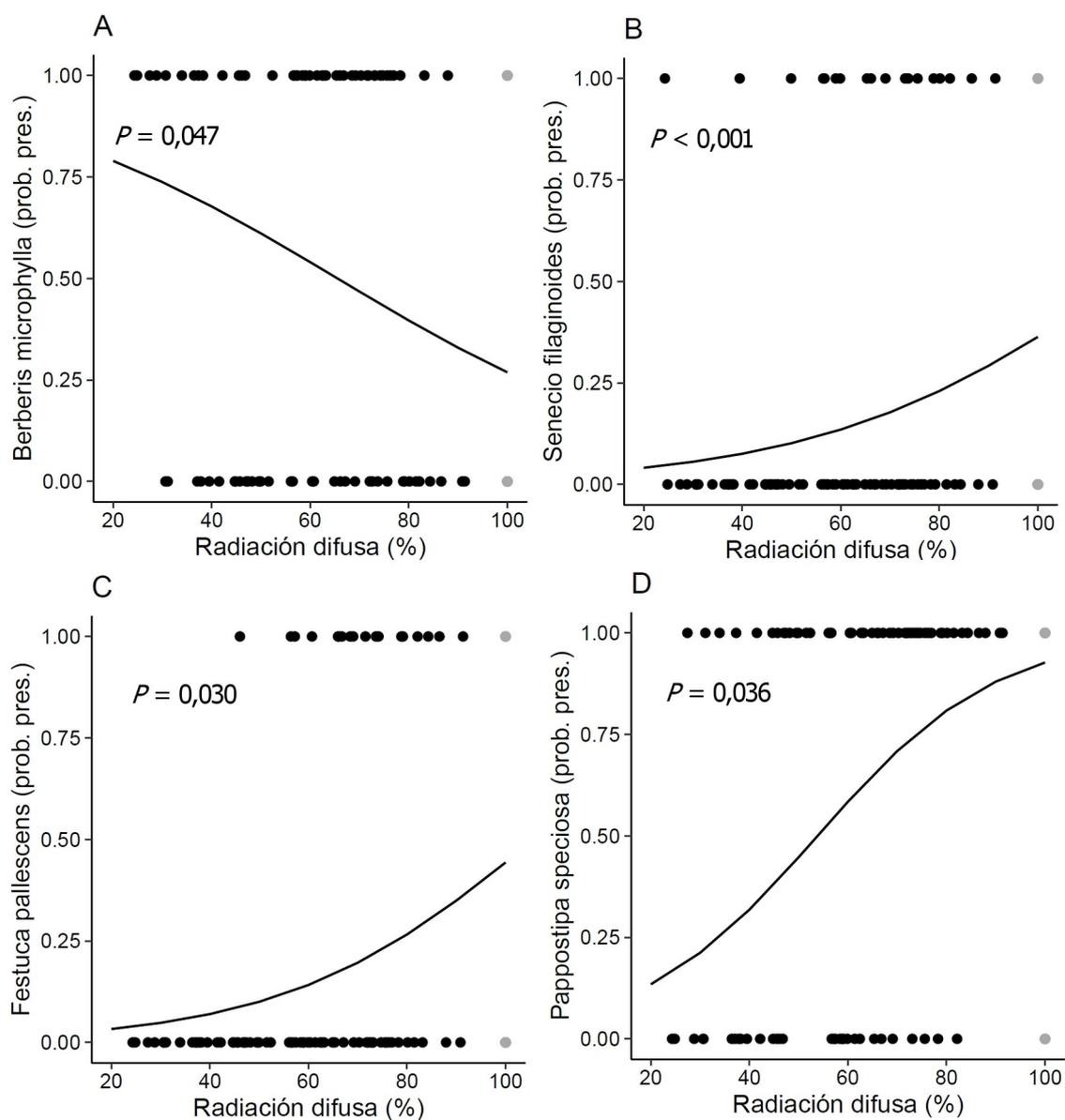


Figura 2.10 Regresiones logísticas de la probabilidad de presencia (prob. pres.) de las especies más frecuentes de arbustos (A, B) y gramíneas perennes (C, D), en función de la radiación difusa. Los círculos negros indican las parcelas dentro de las plantaciones y los círculos grises las parcelas de la comunidad natural.

Entre las hierbas perennes, *Rumex acetosella* L., *Acaena pinnatifida* Ruiz & Pav. y *Sisyrinchium arenarium* Poepp. mostraron una mayor probabilidad de presencia a mayor radiación difusa, y sólo *Rumex acetosella* una relación positiva y mediana-fuerte entre su abundancia y la radiación difusa. La única hierba anual con frecuencia mayor al 10% fue *Galium richardianum* (Gillies ex Hook. & Arn.) Endl. ex Walp., la cual mostró una mayor probabilidad de presencia a mayor radiación difusa (**Tabla 2.8** y **Figura 2.11**).

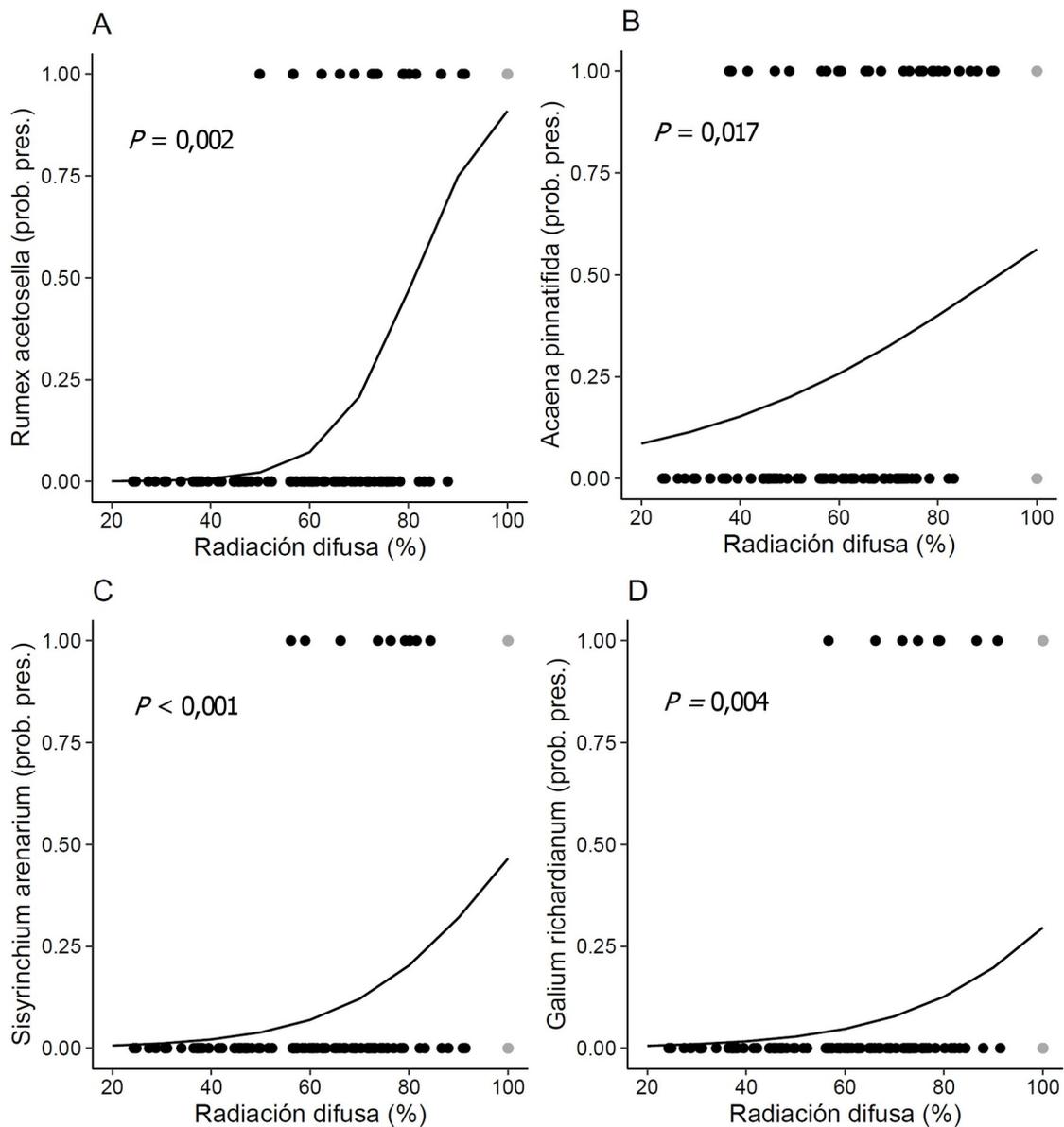


Figura 2.11 Regresiones logísticas para la probabilidad de presencia (prob. pres.) de las especies más frecuentes de hierbas perennes (**A**, **B**, **C**) y hierbas anuales (**D**), en función de la radiación difusa. Los círculos negros indican las parcelas dentro de las plantaciones y los círculos grises las parcelas de la comunidad natural.

Según su origen, las nativas estuvieron presentes en todas las parcelas relevadas, mientras que las exóticas aumentaron su probabilidad de presencia en función de la radiación difusa. En cuanto a la correlación entre la abundancia de especies de cada origen y la radiación difusa, solo las nativas mostraron una relación negativa mientras que las exóticas no mostraron relación en su abundancia de especies con la radiación difusa cuando estuvieron presentes (Tabla 2.8, Figura 2.12).

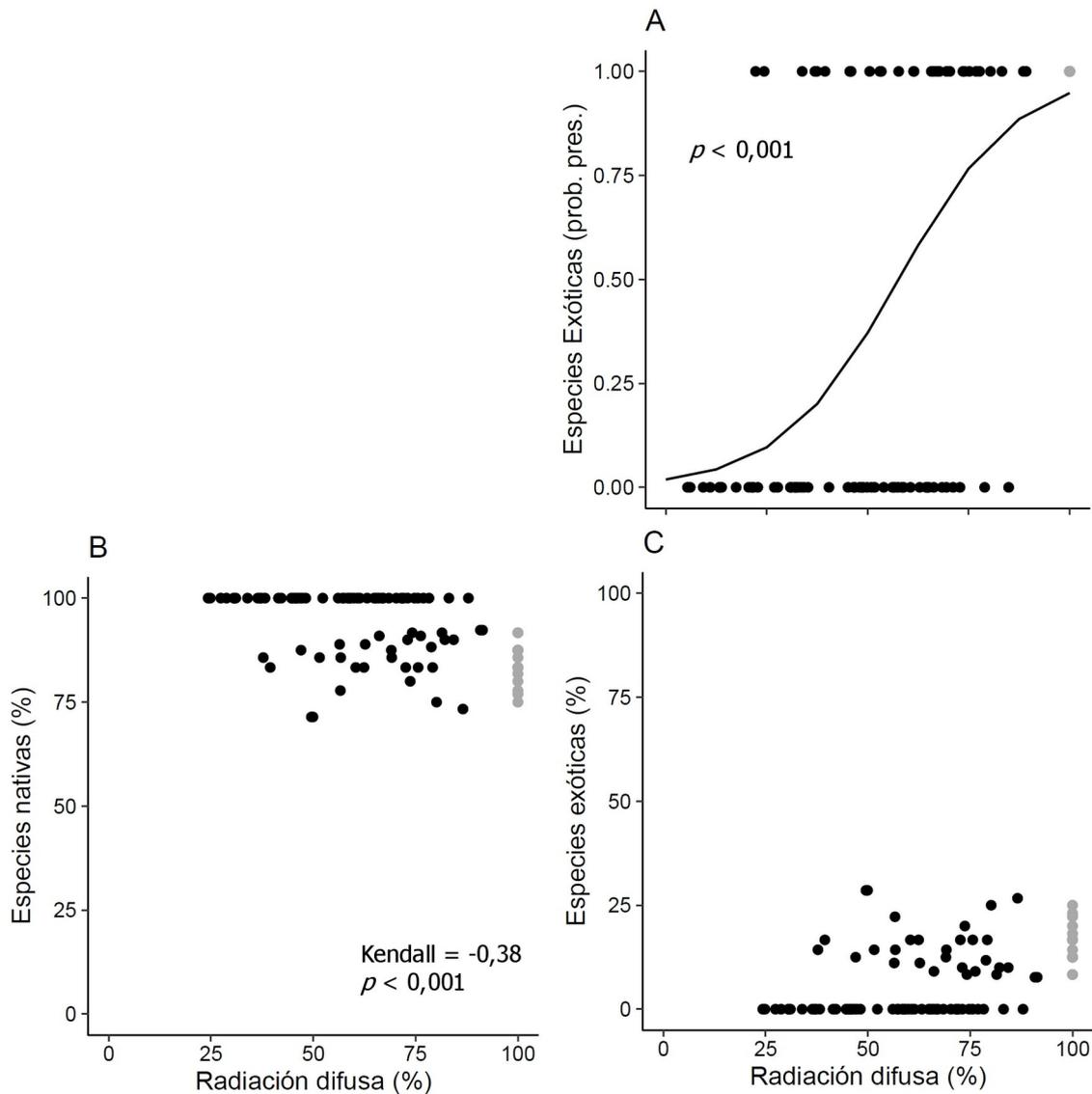


Figura 2.12 Regresión logística para la probabilidad de presencia de especies exóticas, en función de la radiación difusa (A), y abundancia (% de especies) de especies nativas (B) y de especies exóticas (C), en relación con la radiación difusa (%). Los círculos negros indican las parcelas dentro de las plantaciones y los círculos grises las parcelas de la comunidad natural.

DISCUSIÓN

Las plantaciones de pino ponderosa afectaron a la comunidad natural de plantas al modificar variables que influyen directamente en el desarrollo de la vegetación, como son las del ambiente lumínico. La radiación difusa disminuyó linealmente con el incremento del área basal y la cobertura del dosel de la plantación, y la comunidad vegetal respondió a dicho gradiente disminuyendo tanto la riqueza como la abundancia total de la comunidad vegetal. A un nivel más interno, se observaron variaciones en la presencia y la abundancia de los grupos según su hábito-duración, origen y de las especies más frecuentes que componen la comunidad vegetal, los cuales respondieron de manera diferente a la radiación que penetra el dosel arbóreo. Estos resultados contribuyen a la confirmación de la hipótesis planteada y sugieren que, mediante el manejo forestal sería posible mantener parte de la comunidad natural de la estepa patagónica en plantaciones forestales de pino ponderosa.

El grado de disminución de la radiación solar en un rodal varía en función de la especie arbórea y de la estructura forestal (Comeau & Heineman, 2003; Valladares & Guzmán, 2006; Tsai et al., 2018). Para diversas coníferas perennes se observó una disminución exponencial de la radiación en función del área basal del rodal (Sonohat et al., 2004; Hale et al., 2009). Sin embargo, en las estructuras forestales estudiadas la radiación difusa disminuyó linealmente al incrementarse el área basal. El ajuste lineal podría deberse a que el área basal máximo del rango evaluado fue de aproximadamente $30 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, mientras que en los estudios mencionados se trató de bosques nativos donde el rango de variación fue mayor, alcanzando áreas basales de 50 a $70 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. La misma respuesta se observó en función de la cobertura del dosel. Dado que ambas variables son fáciles de estimar y explican una alta variabilidad, la utilización de sólo una de ellas sería suficiente para lograr una buena estimación de la radiación difusa, la cual afecta directamente el desarrollo vegetal bajo coberturas arbóreas (Roderick et al., 2001; Valladares et al., 2004; Tinya & Ódor, 2016).

La luz es considerada el principal factor limitante de la riqueza y la abundancia de la vegetación bajo el dosel arbóreo (Barbier et al., 2008). Así como la variación de la radiación difusa fue explicada mayormente por el área basal y la cobertura del dosel, estas tres variables, altamente correlacionadas entre sí, explicaron la mayor variabilidad de la riqueza y la abundancia total de la comunidad vegetal. La función que explicó la relación fue lineal, tanto incluyendo como excluyendo las parcelas de la comunidad natural. También se encontró una relación lineal entre el crecimiento de *Pappostipa speciosa* y la cobertura del dosel en plantaciones de pino ponderosa en el noroeste de la Patagonia argentina (Fernández et al., 2002), mientras que en los bosques nativos de dicha especie la función que comúnmente explica esta relación es la exponencial (Moore & Deitter, 1992; Scholes & Archer, 1997). Debido a que el rango de las variables predictoras es mayor en dichos estudios, es posible que, si las plantaciones estudiadas siguen incrementando su área basal y cobertura del dosel, la respuesta de la vegetación siga la función exponencial negativa. Por ejemplo, en rodales de pino ponderosa con un gradiente de área basal promedio entre 11 y $45 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en el noroeste de la Patagonia argentina, se encontró una relación exponencial

positiva entre el porcentaje de la cobertura del dosel y el porcentaje de suelo sin cobertura vegetal, y una relación lineal negativa entre el porcentaje de suelo sin cobertura vegetal y la riqueza de plantas vasculares (Dezzotti et al., 2019). Al evaluar modelos múltiples, tomaron relevancia la altura de inicio de copa verde y la profundidad de hojarasca, tanto para la riqueza como para la abundancia. Esto podría deberse a que la altura de inicio de copa verde tiene un efecto positivo sobre la cantidad de radiación transmitida a través del dosel (Fernández et al., 2006) y porque la profundidad de hojarasca podría estar dificultando el desarrollo de la vegetación al generar sombra. El hecho de que dichas variables hayan explicado parte de la variabilidad encontrada en la riqueza y la abundancia total de comunidad vegetal sugiere que distintas técnicas de manejo forestal pueden ser útiles para favorecer el desarrollo vegetal, por ejemplo, a través de los raleos, las podas y el manejo de los residuos forestales que usualmente se dejan sobre el suelo (*ver capítulo 4*). Si bien los modelos múltiples permitieron evidenciar la relevancia de variables como la altura de inicio de copa verde y la profundidad de hojarasca, los modelos simples tienen la ventaja de que mediante variables simples y usualmente utilizadas en inventarios forestales, como el área basal, explicarían alrededor del 40% de la variabilidad observada en la comunidad vegetal, siendo útiles para futuros estudios, mientras que los múltiples no aportarían mucha más información. Además, los modelos evidenciaron un efecto del sitio y los sectores (rodales y comunidad natural), y alrededor del 50% de la variabilidad no fue explicada, indicando que otras variables que no fueron consideradas en este trabajo estarían influyendo en la respuesta de la comunidad vegetal.

Las coníferas exóticas establecidas en ambientes donde naturalmente no hay un componente arbóreo provocan cambios en la comunidad vegetal, afectando caracteres funcionales asociados con altos niveles de radiación y promoviendo aquellos asociados con la tolerancia a la sombra (Bravo-Monasterio et al., 2016). Mientras que en la comunidad natural los arbustos, las gramíneas perennes y las hierbas perennes estuvieron presentes en todas las parcelas, sólo la probabilidad de presencia de las hierbas perennes disminuyó al disminuir la radiación. Lo mismo sucedió con las hierbas anuales, aunque éstas no estuvieron siempre presentes en la comunidad natural y fueron las más afectadas por la radiación disminuyendo a probabilidades cercanas a cero en niveles del 40 – 50% de radiación difusa. Esto podría deberse a que en la comunidad natural muchas hierbas anuales se encuentran en el banco de semillas, pero no en la vegetación (Rago et al., 2020; *ver capítulo 5*) y emergen luego de algún disturbio como el fuego (Ghermandi et al., 2004). Además, la mayoría de las especies exóticas son hierbas anuales de características ruderales con altos requerimientos lumínicos (Speziale & Ezcurra, 2011). La falta de relación observada para las gramíneas anuales posiblemente se deba a su baja frecuencia general. La relación positiva de la radiación difusa con la abundancia de arbustos, y hierbas perennes y anuales sugiere que las especies que conforman estos grupos tienen, en conjunto, altos requerimientos lumínicos, aunque individualmente responden de manera diferente. Asimismo, la falta de

correlación detectada en las gramíneas perennes podría deberse a que las distintas especies mostraron diferentes respuestas en función de la radiación.

La relación positiva entre la radiación difusa y la abundancia de *Azorella prolifera* coincide con lo hallado por Bravo-Monasterio et al. (2016) en un gradiente de invasión de *Pinus contorta* Douglas ex Louden en la estepa Patagónica Chilena. En el caso de *Berberis microphylla*, cuya abundancia se asoció a la radiación difusa, se ha determinado una menor acumulación de biomasa en plantas creciendo a irradiancias menores del 60%, que se sostiene en el tiempo en irradiancias menores del 20% (ver capítulo 3). Por otra parte, si bien la probabilidad de presencia de *Senecio filaginoides* y *Berberis microphylla* se relacionó con la radiación difusa, el R^2 marginal explicó menos del 1% de la variabilidad y el condicional alrededor del 50%, indicando un efecto del sitio y los rodales sobre la presencia de estas especies. Este patrón también se observó en otras de las especies evaluadas. La falta de relación de la radiación difusa con la presencia y la abundancia de los otros arbustos evaluados sugiere que pueden ser especies con requerimientos lumínicos intermedios. Por ejemplo, en el caso de *Adesmia volckmanni* no se encontraron diferencias en su acumulación de biomasa entre irradiancias del 60 y 100% (ver capítulo 3).

La respuesta de las gramíneas perennes al aumento de la radiación fue muy variable dado que algunas se relacionaron positivamente y otras no mostraron relación. La relación entre la probabilidad de presencia de *Pappostipa speciosa* y *Festuca pallescens* y la radiación difusa, pero no de su abundancia, podría deberse a que estas especies no presentan diferencias en su crecimiento bajo coberturas del dosel bajas e intermedias (Fernández et al., 2002, 2006). En el caso de *Pappostipa speciosa* su crecimiento es afectado a partir del 70% de cobertura del dosel (Fernández et al., 2002), correspondiente a 30% de radiación difusa aproximadamente. Por su parte *Festuca pallescens* soporta mejor las coberturas arbóreas, aunque tiende a disminuir su crecimiento bajo doseles con coberturas mayores al 80% (Fernández et al., 2006). La relación positiva entre la abundancia de *Bromus setifolius* y la radiación difusa sugiere que los requerimientos lumínicos óptimos de esta especie serían altos. Por otro lado, en el caso de *Festuca argentina* (Speg.) Parodi, *Hordeum comosum* J. Presl y *Poa ligularis* Nees ex Steud, las cuales no mostraron variaciones en su presencia ni abundancia en el rango de radiación evaluado, es posible que bajos niveles de radiación no afecten significativamente su crecimiento, como sucede con *Poa ligularis* (ver capítulo 3). Sin embargo, las gramíneas suelen responder a la disminución de la radiación alargando sus hojas (Fernández et al., 2002), lo cual podría influenciar la estimación del porcentaje de cobertura, causando un encubrimiento del efecto de la radiación sobre otras variables fisiológicas de estas especies que podrían afectar su resiliencia como por ejemplo la producción de estructuras reproductivas, la cual se vio afectada por la radiación en *Poa ligularis* (ver capítulo 3).

Entre las hierbas perennes, *Rumex acetosella* mostró ser la especie con mayor requerimiento lumínico, al asociarse tanto su presencia como su abundancia con la radiación difusa. *Rumex acetosella* y *Cerastium arvense* L. son especies exóticas muy frecuentes en la

región del noroeste patagónico (Speziale & Ezcurra, 2011). La última habita en una amplia diversidad de ambientes y no mostró una respuesta significativa al gradiente lumínico evaluado. Las demás hierbas perennes evaluadas fueron especies nativas, de las cuales algunas presentaron una relación positiva de su probabilidad de presencia con la radiación difusa y otras no, y ninguna de ellas mostró correlación entre su abundancia y la radiación, indicando su capacidad de tolerar diferentes condiciones. Muchas de las hierbas perennes registradas se distribuyen también en los bosques andino-patagónicos, donde los niveles de radiación son menores que en la estepa (Quinteros et al., 2010). Entre las hierbas anuales, *Galium richardianum* podría tener requerimientos lumínicos altos, ya que su probabilidad de presencia fue cercana a cero en radiaciones menores al 40%, y se relacionó positivamente con la radiación difusa.

En el noroeste patagónico, la comunidad vegetal está dominada por especies perennes nativas, mientras que las especies exóticas son principalmente anuales y bienales, representando el 85 y 15%, respectivamente, de la composición total (Speziale & Ezcurra, 2011). Esta proporción de especies nativas y exóticas se observó en el sector de comunidad natural evaluado y se mantuvo en los sectores de plantación con área basal promedio baja, intermedia y alta. En distintas unidades de vegetación características del noroeste patagónico, Dezzotti et al. (2019) también encontraron una predominancia, pero en términos de frecuencia, de especies nativas, que se mantuvo en el estrato herbáceo-arbustivo de rodales de pino ponderosa con diferentes condiciones lumínicas. Si bien las especies nativas dominaron en todo el gradiente de radiación difusa evaluado, las exóticas aumentaron su presencia al aumentar la radiación difusa. La ausencia de especies exóticas a bajas radiaciones podría deberse a sus altos requerimientos lumínicos. Sin embargo, dichas especies pueden mantenerse en el banco de semillas del suelo, con el potencial de emerger si las condiciones ambientales las favorecen (Rago et al., 2020; ver capítulo 5). Si bien las especies nativas predominaron en las comunidades naturales y estructuras forestales evaluadas, no son necesariamente las que corresponderían a una situación sin disturbios, ya que dichas comunidades vegetales han sido pastoreadas por grandes períodos de tiempo, lo cual ha producido cambios en la estructura y dinámica de la vegetación (Ares et al., 1990; Oliva et al., 2017), observándose en la actualidad distintos estados y transiciones de la vegetación (Bertiller & Bisigato, 1998). Por lo tanto, las plantaciones forestales se suman a un estado degradado de la vegetación reduciendo aún más la riqueza y la abundancia de plantas y provocando cambios en la estructura vegetal. Sin embargo, si se mantienen condiciones estructurales que permitan que distintos niveles de radiación solar queden disponibles para el estrato herbáceo-arbustivo, muchas de las especies características de la estepa podrían mantenerse.

La distribución de la vegetación de la comunidad natural podría ser una de las causas de la variabilidad no explicada por los modelos seleccionados. La estepa patagónica presenta una distribución heterogénea de la vegetación con una estructura en parches, formados principalmente por gramíneas cespitosas y arbustos (Soriano et al., 1994). La variabilidad en

riqueza y abundancia registrada en las parcelas de la comunidad natural evidencian esta heterogeneidad, y la variabilidad en las parcelas dentro de las plantaciones podría deberse a la estructura previa de la vegetación. Si bien al disminuir la riqueza y la abundancia de la comunidad vegetal se altera dicha estructura, sería interesante seguir profundizando en este aspecto, ya que la estructura en parches genera una heterogeneidad de recursos fundamental para el funcionamiento del ecosistema en ambientes áridos y semiáridos (Sala & Aguiar, 1995). Las plantaciones pueden alterar dicha heterogeneidad (Raffaele & Schlichter, 2000); sin embargo, mediante variantes en la estructura forestal puede favorecerse la heterogeneidad lumínica, promoviendo una mayor variedad de micrositios para el desarrollo y la persistencia de las especies vegetales (Valladares & Guzmán, 2006; Tinya & Ódor, 2016). En este sentido, la radiación puede ser diferente bajo copas que entre copas arbóreas a una misma cobertura del dosel, siendo mayor en el primer caso en altas latitudes como ocurre en las plantaciones de pino ponderosa en la Patagonia Argentina (Fernández et al., 2006).

Este estudio aporta información para comprender algunos de los cambios que suceden en la comunidad vegetal en el rango de estructuras habituales en las plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut bajo manejo tradicional. A medida que las plantaciones forestales se desarrollan y van aumentando su área basal y su cobertura del dosel, la riqueza y la abundancia de la comunidad vegetal disminuye. Sin embargo, las especies nativas predominan en todo el gradiente lumínico, y cada especie responde de un modo particular a dicho gradiente. Por lo tanto, manteniendo una estructura forestal que favorezca la heterogeneidad lumínica sería posible mantener ciertos atributos de la comunidad vegetal. Debido a que la vegetación en la comunidad natural es dominada por especies perennes nativas que se reproducen principalmente mediante propagación vegetativa, es necesario mantener ciertos niveles de vegetación en el estrato herbáceo-arbustivo que permitan su persistencia en el tiempo. En estructuras forestales con una mayor transmitancia a través del dosel podrían encontrarse, o establecerse mediante siembra o plantación, especies palatables para el ganado. Sería razonable pensar entonces, que promoviendo la persistencia de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo se pueden promover sistemas silvopastoriles, con los consecuentes beneficios económicos de una diversificación productiva. Sin embargo, más estudios, que evalúen el efecto combinado de plantaciones más ganado, serían necesarios para determinar las condiciones en las cuales estos sistemas permitan que el equilibrio con la conservación de la biodiversidad se mantenga en el tiempo.

CONCLUSIONES

El manejo tradicionalmente implementado en las plantaciones forestales en la Patagonia se focaliza principalmente en la producción maderera, sin considerar la comunidad vegetal que se desarrolla bajo el dosel arbóreo. Sin embargo, existe un creciente interés en conservar la biodiversidad en estos sistemas productivos, debido al importante rol de la biodiversidad en la estabilidad y funciones de los ecosistemas. Este estudio demuestra que las plantaciones

forestales de pino ponderosa en el noroeste de Chubut impactan sobre la comunidad vegetal reduciendo su riqueza y su abundancia, las cuales disminuyen linealmente a medida que se reduce la radiación solar disponible y se incrementa el área basal y la cobertura del dosel. Además, este estudio evidencia que las especies vegetales que componen la comunidad natural son afectadas de manera diferente según la radiación solar disponible bajo el dosel arbóreo. Por lo tanto, el uso de variables de la estructura forestal sencillas de medir, como el área basal, serían útiles para estimar la riqueza y la abundancia de la comunidad vegetal que se podría encontrar bajo estas plantaciones. Además, promoviendo la heterogeneidad lumínica, la cual se puede lograr a través de distintas estructuras forestales, se puede favorecer la persistencia y el desarrollo de algunas especies vegetales de la comunidad natural. Finalmente, este estudio abre nuevas interrogantes, ya que las especies agrupadas según su hábito-duración responden de manera diferente a la radiación solar disponible y además se observa que otros factores, como el sitio y otros no considerados en este estudio, influyen en su presencia y abundancia. Por lo tanto, evaluar otras variables que podrían estar influyendo en la persistencia de las especies vegetales y profundizar en las características que favorecen su desarrollo bajo el dosel arbóreo sería útil para mejorar las pautas de manejo que permitan un equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad.

REFERENCIAS

- Ares, J. O., Beeskow, A. M., Bertiller, M. B., Rostagno, C. M., Irisarri, M. P., Anchorena, J., Defossé, G. E., & Merino, C. A. (1990). Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia, Argentina. En A. Breymer (Ed.), *Managed Grasslands, Regional Studies* (pp. 149-175). Amsterdam: Elsevier.
- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved-A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254, 1–15.
- Bartemucci, P., Messier, C., & Canham, C. D. (2006). Overstory influences on light attenuation patterns and understory plant community diversity and composition in southern boreal forests of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 2065–2079.
- Barton, K. (2020). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-48.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., Orellana, I. A., Ríos Campano, M. F., Davel, M. M., Gonda, H., Heitzmann, L., Gómez, M., González, M. A., Salvador, G., & Zacconi, G. (2016). *Evaluación ambiental estratégica Patagonia Andina. Una visión sobre dónde y cómo forestar*. (p. 119). Esquel: CIEFAP – FUNDFAEP.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., & Salvador, G. (2015). ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. *Ecología Austral*, 25, 101–111.

- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecologia Austral*, *8*, 191–199.
- Bertiller, M. B., Elissalde, N. O., Rostagno, C. M., & Defossé, G. E. (1995). Environmental patterns and plant distribution along precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, *29*, 85–97.
- Bravo-Monasterio, P., Pauchard, A., & Fajardo, A. (2016). *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community. *Biological Invasions*, *18*, 1883–1894.
- Bremer, L. L., & Farley, K. A. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, *19*, 3893–3915.
- Buscardo, E., Smith, G. F., Kelly, D. L., Freitas, H., Iremonger, S., Mitchell, F. J. G., ... McKee A.-M. (2008). The early effects of afforestation on biodiversity of grasslands in Ireland. *Biodiversity and Conservation*, *17*, 1057–1072.
- Caballé, G., Fernández, M. E., Gyenge, J., Lantschner, V., Rusch, V., Letourneau, F., & Borrelli, L. (2016). Silvopastoral Systems Based on Natural Grassland and Ponderosa Pine in Northwestern Patagonia, Argentina. En P. Peri, F. Dube, & A. Varella (Eds.), *Advances in Agroforestry. Silvopastoral Systems in Southern South America*. (pp. 89-115). Suiza: Springer.
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, *14*, 25.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*, 59–67.
- Comeau, P. G., & Heineman, J. L. (2003). Predicting understory light microclimate from stand parameters in young paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.) stands. *Forest Ecology and Management*, *180*, 303–315.
- Correa, M. N. (1969-1999). *Flora Patagónica*. Colección científica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina.
- Cummings, J., & Reid, N. (2008). Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodiversity and Conservation*, *17*, 1187–1211.
- Davel, M., Caballé, G., Gonda, H., Chauchard, L., & Sbrancia, R. (2015). Los tratamientos silvícolas. En L. Chauchard, M. C. Frugoni, & C. Nowak (Eds.), *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 191–243). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Dezzotti, A., Mortoro, A., Medina, A., Sbrancia, R., & Beltrán, H. A. (2019). Plant richness and life form diversity along vegetation and forest use gradients in Northwestern Patagonia of Argentina. *Cerne*, *25*, 301–313.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., Dalla Salda, G., & Schlichter, T. M. (2002). Silvopastoral

- systems in northwestern Patagonia I: growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems*, 55, 27–35.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2006). Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, part 1: Positive balance between competition and facilitation. *Agroforestry Systems*, 66, 259–269.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V., Ciari, G., Salomone, J. M., Massara, V., Martínez, G. G., & Maestre, F. T. (2017). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, 29, 210–218.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., & Bran, D. (2004). Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 15, 67–76.
- Gonda, H. (2001). Pino ponderosa. Productividad de las plantaciones en la Patagonia Andina. Folleto divulgación N.º 16, Esquel: CIEFAP.
- Gonda, H., Cortés, G., Bava, J., & Loguercio, G. (2007). Ensayo de Raleo en un rodal de pino ponderosa en Abra Ancha: Resultados a los 10 años. *Actas Ecoforestar*.
- Gonda, H., Davel, M., Bobino, N., Contardi, L., Focarazzo, S., Calvi, F., & Mele, U. (2015). El establecimiento de las plantas. En *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 165–190). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Hale, S. E., Edwards, C., Mason, W. L., Price, M., & Peace, A. (2009). Relationships between canopy transmittance and stand parameters in Sitka spruce and Scots pine stands in Britain. *Forestry*, 82, 503–513.
- Köppen, W., & Geiger, R. (1936). *Das geographische System der Klimate*. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Lantschner, M. V., Rusch, V., & Peyrou, C. (2008). Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, 17, 969–989.
- Larcher, W. (1995). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups* (3a ed.). Berlin: Springer-Verlag.
- Lemmon, P. E. (1956). A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*, 2, 314–320.
- Moore, M. , & Deitter, D. (1992). Stand density as a predictor of forage production in north arizona pine forest. *Journal of Range Management*, 45, 207–271.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R2 from

- generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 133-142.
- Nobis, M., & Hunziker, U. (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*, 128, 243–250.
- Oliva, G., García, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., & Gaitán, J. (2017). *Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extra andina*. Trelew: INTA Centro Regional Patagonia Sur.
- Orellana, I. A. (2011). Efecto de borde de las plantaciones de *Pseudotsuga menziesii* sobre comunidades vegetales naturales en el noroeste patagónico. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina*.
- Orellana, I. A., & Raffaele, E. (2012). Effect of *Pseudotsuga menziesii* Plantations on Vascular Plants Diversity in Northwest Patagonia, Argentina. En Gbolagade Akeem Lameed (Ed.) *Biodiversity Enrichment in a Diverse World* (pp. 195–208). IntechOpen.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40–63.
- Paritsis, J., & Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management*, 255, 1575–1583.
- Paritsis, J., Raffaele, E., & Veblen, T. T. (2006). Vegetation disturbance by fire affects plant reproductive phenology in a shrubland community in northwestern Patagonia, Argentina. *New Zealand Journal of Ecology*, 30, 387–395.
- Plateros-Gastélum, P. A., Reyes-Hernández, V. J., Velázquez-Martínez, A., Hernández-De La Rosa, P., & Campos-Ángeles, G. V. (2018). Disponibilidad de luz bajo dosel en rodales de *Abies religiosa*. *Madera y Bosques*, 24, 1–21.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., & Pons, T. L. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223, 1073–1105.
- QGIS Development Team. (2016). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
- Quinteros, P., Hansen, N., & Kutschker, A. (2010). Composition and diversity of the understory of ñire (*Nothofagus antarctica*) forests in relation to forest structure. *Ecologia Austral*, 20, 225–234.
- R Core Team. (2019). A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rago, M. M., Urretavizcaya, M. F., Orellana, I. A., & Defossé, G. E. (2020). Strategies to persist in the community: Soil seed bank and above-ground vegetation in Patagonian pine plantations. *Applied Vegetation Science*, 23, 254–265.
- Raffaele, E., & Schlichter, T. (2000). Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositos en estepas del noroeste patagónico. *Ecologia Austral*, 10, 151–158.

- Reineke, H. L. (1933). Perfecting a Stand-Density Index for Even- Aged Forests. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627–638.
- Rich, P. M. (1990). Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*, 5, 13–29.
- Roderick, M. L., Farquhar, G. D., Berry, S. L., & Noble, I. R. (2001). On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia*, 129, 21–30.
- Rusch, V., Sarasola, M., Corley, J., Schlichter, T., Paritsis, J., Bettinelli, J., & Peyrou, C. (2004). *Sustentabilidad de las Plantaciones de Coníferas Introducidas en la región Andino Patagónica: Biodiversidad e Invasión. PIA 01/00*. Bariloche, Argentina.
- Rusch, V., Vila, A., Marques, B., & Lantschner, V. (2015). *Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Fundamentos y practicas aplicadas a forestaciones del noroeste de la Patagonia*. (p. 128). Buenos Aires: MINAGRI-UCAR.
- Sala, O. E., & Aguiar, M. R. (1995). Origin, Maintenance, and Ecosystem effect of vegetation patches in arid lands. *Fifth International Rangeland Congress*. Pp. 29-32.
- Schleppi, P., Conedera, M., Sedivy, I., & Thimonier, A. (2007). Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144, 236–242.
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 517-544.
- Sonohat, G., Balandier, P., & Ruchaud, F. (2004). Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Forestry Chronicle*, 85, 583–592.
- Soriano, A. (1952). La regeneración de la vegetación en las Zonas Aridas. *Ciencia e Investigación*, 8, 544–549.
- Soriano, A. (1956). Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10, 323–348.
- Soriano, A., Sala, O. E., & Perelman, S. B. (1994). Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 111, 127–135.
- Speziale, K. L., & Ezcurra, C. (2011). Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75, 890–897.
- Thimonier, A., Sedivy, I., & Schleppi, P. (2010). Estimating leaf area index in different types of mature forest stands in Switzerland: a comparison of methods. *European Journal of Forest Research*, 129, 543–562.
- Tinya, F., & Ódor, P. (2016). Congruence of the spatial pattern of light and understory vegetation in an old-growth, temperate mixed forest. *Forest Ecology and Management*, 381, 84–92.
- Tsai, H. C., Chiang, J. M., McEwan, R. W., & Lin, T. C. (2018). Decadal effects of thinning on understory light environments and plant community structure in a subtropical forest. *Ecosphere*, 9, 16.

- Valladares, F., Aranda, I., & Sánchez-Gómez, D. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 335–369). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A.
- Valladares, F., & Guzmán, B. (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Annals of Forest Science*, *63*, 749–761.
- Wickham, H., François, R., Henry, L., & Müller, K. (2020). dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 0.8.4. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. (2019). Catálogo de las plantas vasculares del cono sur. Retrieved from <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>

CAPÍTULO 3

Crecimiento de plantas características de la comunidad natural asociadas a plantaciones de *Pinus ponderosa*: efecto de la irradiancia en condiciones semi controladas



INTRODUCCIÓN

La persistencia de especies vegetales bajo el componente arbóreo de plantaciones forestales promueve la estabilidad y las funciones ecosistémicas, favoreciendo tanto a la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo como a la productividad forestal (van Rensburg & Mill, 2010; Cardinale et al., 2012). De los principales factores ambientales limitantes para el establecimiento y el desarrollo de las plantas bajo el dosel arbóreo, la cantidad y la calidad lumínica pueden ser modificados mediante el manejo forestal (Valladares et al., 2004; Cummings & Reid, 2008). Sin embargo, el nivel de radiación solar óptimo para la persistencia y el crecimiento de las plantas varía entre las especies en función de sus requerimientos lumínicos (Valladares et al., 2004).

Dentro del gradiente de disponibilidad lumínica, las especies vegetales se pueden ordenar en un rango de mayor a menor tolerancia a la sombra, dentro del cual muchas especies tienen requerimientos lumínicos intermedios (Wright et al., 2003; Valladares et al., 2004). Además, las especies vegetales exhiben diferentes respuestas ante cambios en el ambiente lumínico que podrían favorecer su aclimatación a diferentes situaciones (Valladares & Niinemets 2008). Una respuesta frecuente es el cambio en la asignación de recursos a hojas, tallos y raíces, la cual puede explicarse por la teoría del “equilibrio funcional” (Brouwer 1962). Dicha teoría predice que cuando la disponibilidad de recursos aéreos, como luz y CO₂, es baja, la planta asigna más carbono a las hojas, mientras que si la disponibilidad de recursos subterráneos, como agua y nutrientes, es baja, la planta asigna más carbono a las raíces, favoreciendo que la planta mantenga una mayor captura del recurso más limitante (Poorter & Nagel, 2000). Muchos caracteres morfológicos también se modifican ante cambios en el ambiente lumínico, por ejemplo, el área foliar específica, es decir el área de una hoja en función de su peso seco o espesor, aumenta ante una disminución en la radiación para maximizar la captura de luz (Liu et al., 2016). También ocurren cambios en algunos caracteres fisiológicos como la tasa respiratoria y el punto de compensación lumínico, los cuales suelen disminuir ante una disminución de la radiación (Valladares et al., 2004), y en caracteres del desarrollo reproductivo, como la expresión de sexos en plantas monoicas y la fenología (Sultan, 2000).

Para evaluar la respuesta de las plantas a cambios en la disponibilidad de recursos, el análisis de crecimiento vegetal es una técnica que permite estimar parámetros de procesos fundamentales de los cuales depende la persistencia y el crecimiento de las plantas en una comunidad (Di Benedetto & Tognetti, 2016). La tasa de crecimiento relativo (TCR) es la medida principal del análisis de crecimiento y se define como el incremento de biomasa por unidad de biomasa y tiempo. La TCR puede descomponerse en la razón de área foliar (RAF), la cual a su vez puede descomponerse en la proporción de área foliar y el área foliar específica, y la tasa de asimilación neta (TAN) (Villar et al., 2004). La RAF es la relación entre el área foliar y el peso total de la planta y constituye el componente morfológico de la TCR. La TAN es la tasa de incremento en el peso de la planta por unidad de área foliar y constituye el componente fisiológico de la TCR. La productividad de las plantas usualmente se estima

mediante la producción de biomasa, cuya variación entre plantas sometidas a distintas irradiancias es un buen indicador de la capacidad de tolerancia a la sombra de las especies (Liu et al., 2016). La respuesta reproductiva, si bien ha sido menos estudiada, es también un buen indicador de la productividad vegetal (Liu et al., 2016).

En Patagonia, las plantaciones forestales con pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson) se establecen en áreas del ecotono bosque-estepa y de la estepa, en donde las condiciones ambientales son semiáridas y la vegetación natural se compone principalmente de arbustos bajos y gramíneas (Soriano, 1956; Oyarzabal et al., 2018). Entre las especies arbustivas se destacan *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas, *Adesmia volckmannii* Phil. y *Berberis microphylla* G. Forst y entre las gramíneas dominan *Festuca pallescens* St. Ives Parodi, *F. argentina* (Speg.) Parodi, *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romaschenko y *P. humilis* (Cav.) Romaschenko. Otras especies, como *Senecio filaginoides* DC. y *Poa ligularis* Nees ex Steud son muy frecuentes en la región (Soriano, 1956). Toda la Patagonia ha sido sometida a sobrepastoreo desde la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX, por lo cual la comunidad vegetal presenta distintos niveles de degradación (Ares et al., 1990; Bertiller & Bisigato 1998; Oliva et al., 2017), por ello en este estudio se la denominará “comunidad natural” de aquí en adelante. Los principales cambios debidos al sobrepastoreo en la comunidad vegetal fueron la disminución de la cobertura vegetal, principalmente de gramíneas palatables, la disminución de la riqueza específica y el reemplazo de especies dentro y entre grupos funcionales (Bertiller & Bisigato 1998; Gaitán et al., 2017).

En las zonas abiertas de ecosistemas áridos y semiáridos la radiación solar no es un recurso limitante, aunque, por el contrario, puede en ocasiones ser tanta que se produce fotoinhibición, es decir procesos moleculares ante el exceso de luz que conducen a una reducción de la fotosíntesis (Valladares et al., 2004). La sombra que genera el dosel de la plantación podría entonces ser beneficiosa al reducir la fotoinhibición, además del sobrecalentamiento y la transpiración excesiva que pueden presentar las plantas de la estepa (Flores & Jurado, 2003). Sin embargo, la sombra también puede limitar la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas (Poorter et al., 2019). Conocer la respuesta tanto en productividad como en otros caracteres fenotípicos (e.g. TCR y sus componentes morfológico y fisiológico) de las especies vegetales de la comunidad natural sometidas a distintos niveles de irradiancia contribuiría a definir pautas de manejo de la plantación que permitan la persistencia y el crecimiento de las plantas de la comunidad natural.

Pregunta de investigación

¿Cómo logran persistir y desarrollarse las especies características de la comunidad natural bajo el dosel de plantaciones forestales donde las irradiancias son menores a las que habitualmente reciben en la estepa patagónica?

Hipótesis

La disminución de la irradiancia genera modificaciones en la morfología y la fisiología de especies vegetales características de la comunidad natural de la estepa patagónica. Estas modificaciones mantienen estable su productividad hasta un umbral de irradiancia, a partir del cual la productividad de las especies disminuye.

Predicciones

- La proporción de hojas aumentará mientras que la proporción de raíz disminuirá a menor irradiancia, respecto a la biomasa total.
- El área foliar específica y la razón de área foliar aumentarán a menor irradiancia.
- Las tasas de crecimiento y de asimilación neta se mantendrán constantes a alta y media irradiancia, y disminuirán a baja irradiancia.
- La biomasa total y la cantidad de estructuras reproductivas disminuirá a baja irradiancia.

Objetivos específicos

Para cada especie evaluada en tres condiciones de irradiancia que simulan situaciones de cielo abierto y de dos aperturas del dosel forestal (100, 60 y 20% respecto de cielo abierto):

- 1) Determinar la biomasa total, la asignación de biomasa y el área foliar específica en distintos momentos de la estación de crecimiento durante dos temporadas de crecimiento.
- 2) Evaluar las variaciones de la tasa de crecimiento relativo y los componentes morfológico y fisiológico, en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.
- 3) Analizar si la formación de estructuras reproductivas es afectada por el nivel de irradiancia, en la segunda temporada de crecimiento del ensayo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies seleccionadas

Se seleccionaron tres especies características de la comunidad natural de la estepa patagónica en la cual se establecen las plantaciones forestales: *Berberis microphylla* (Berberidaceae), *Adesmia volckmannii* (Fabaceae) y *Poa ligularis* (Poaceae). Mientras que *Berberis microphylla* y *Adesmia volckmannii* predominan en el distrito Occidental de la provincia Patagónica (Oyarzabal et al., 2018), *Poa ligularis* es muy frecuente y probablemente haya sido una de las gramíneas más abundantes previo al sobrepastoreo en la región (Defossé et al., 1990). *Berberis microphylla* es un arbusto siempreverde, espinoso, que puede alcanzar los 3 m de altura (Landrum, 1999). Se destaca por el valor nutricional de sus bayas, con elevado contenido de hidratos de carbono, ácidos orgánicos y compuestos fenólicos que le confieren alta capacidad antioxidante (Arena et al., 2012; Chamorro et al.,

2019a). Esta especie es ampliamente utilizada por las comunidades rurales, tanto en alimentos como en medicinas y otros usos (Chamorro et al., 2019b; Ochoa et al., 2019), y constituye un recurso alimenticio para la fauna silvestre. *Adesmia volckmannii* es un arbusto caducifolio, espinoso, que puede alcanzar 1,5 m de altura (Ulibarri, 1987). Es el arbusto leguminoso más conspicuo de la estepa patagónica, y se estima cumple un rol central en la fijación de nitrógeno atmosférico (Golluscio et al., 2006; Golluscio et al., 2014). Además, estas dos especies son importantes recursos leñeros, debido a sus características combustibles (Cardoso et al., 2015). *Poa ligularis* es una gramínea perenne cespitosa, que constituye un recurso forrajero muy importante para el ganado doméstico y presenta una gran tolerancia a la sequía (Gittins et al., 2010). Debido a todas las funciones y los servicios ecosistémicos que estas especies cumplen, es importante su mantenimiento en las áreas con plantaciones forestales.

Diseño experimental

Para evaluar el crecimiento de las especies a distintos niveles de irradiancia, se instaló un ensayo bajo condiciones semi controladas en el vivero del Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP) en Esquel, Argentina (42°55'50.3" S, 71°21'51"O). Los niveles de irradiancia se lograron a través de la utilización de estructuras de 0,8 m³ (120 cm de largo x 80 cm de ancho y 80 cm de altura) revestidas por listones de madera de 4 cm de ancho, dispuestos cada 1 cm para obtener 20% de irradiancia, cada 6 cm para obtener 60% de irradiancia y sin listones para obtener 100% de irradiancia, logrando así los tratamientos de irradiancia baja (IR baja), media (IR media) y alta (IR alta), respectivamente. Los porcentajes de irradiancia de los tratamientos corresponden a la época estival. Los listones se dispusieron en sentido paralelo al suelo en la cara norte de la estructura, en sentido perpendicular al suelo en la cara oeste, y en sentido este-oeste en la cara superior. Estas son las exposiciones que reciben radiación solar por más tiempo. En las caras sur y este se colocó malla media sombra negra de 80% de extinción de luz para el tratamiento IR baja y de 50% de extinción de luz para el tratamiento IR media (**Figura 3.1**). El porcentaje de irradiancia se corroboró a través de la medición de la radiación fotosintéticamente activa con un ceptómetro (Cavadevises Ceptómetro Modelo BAR-RAD100), que integra el flujo de fotones en un metro lineal a través de 80 sensores integrados. Se realizó una medición en cada estructura una vez por mes al mediodía en días completamente soleados, obteniéndose los niveles más altos de irradiancia (**Figura 3.2**). Para la época estival se corroboraron niveles de 20% de irradiancia para IR baja y 60% para IR media; sin embargo en los meses siguientes los niveles fueron menores para ambos tratamientos, alcanzando niveles de 5% y 30% respectivamente en los meses de invierno. Esto se asocia a la variación en el ángulo con que llegan los rayos del sol debido a la latitud en esa época del año.



Figura 3.1 Estructuras para los tratamientos de irradiancia baja (A), media (B) y alta (C).

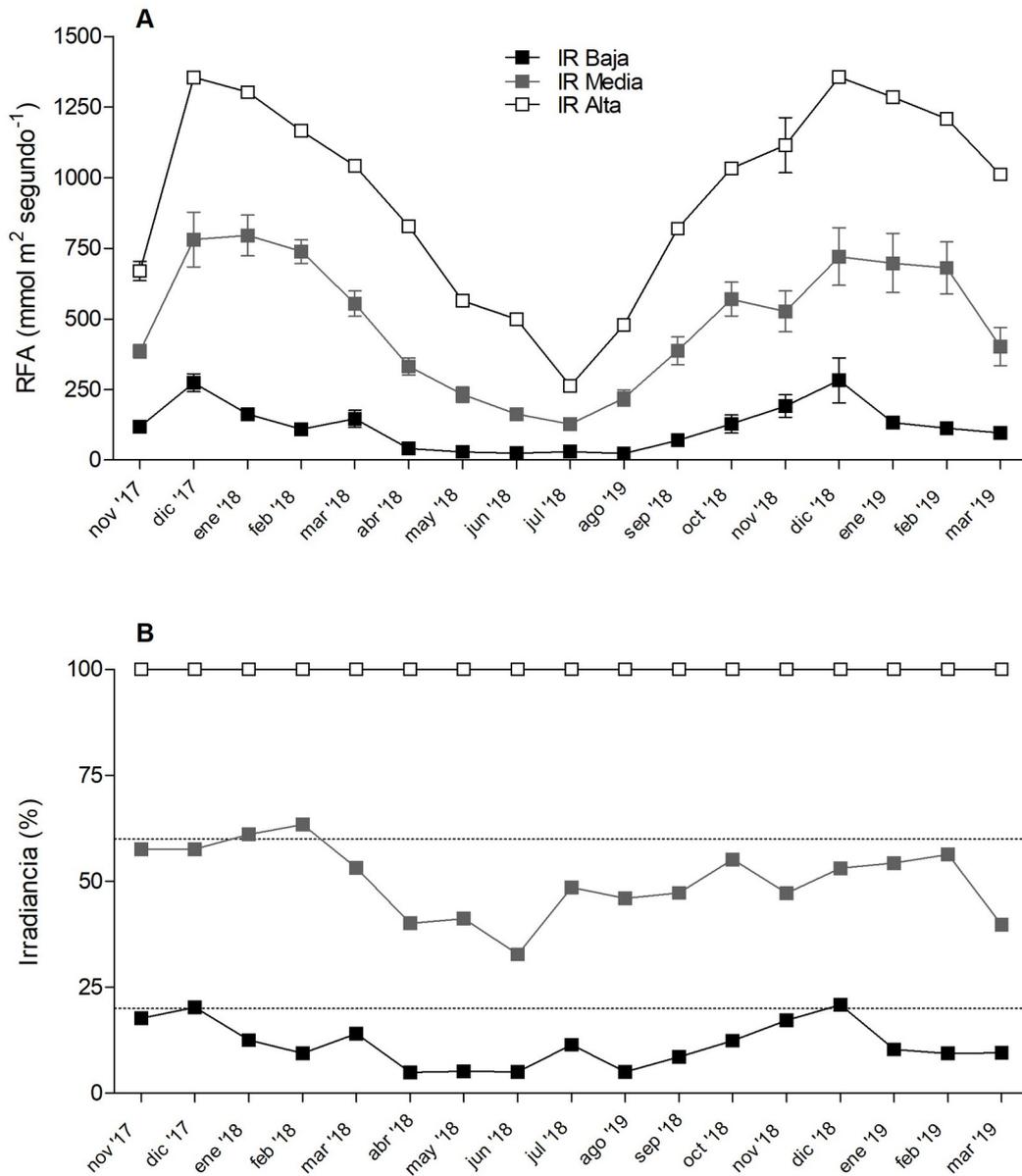


Figura 3.2 Radiación fotosintéticamente activa (RFA) (A) y porcentaje de irradiancia (B) registrado en las estructuras para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en un día soleado al mediodía de cada mes en el período de duración del ensayo.

Berberis microphylla y *Adesmia volckmannii* fueron cultivadas a partir de semillas recolectadas de plantas de poblaciones naturales en cercanías de Esquel durante el verano de 2016 y *Poa ligularis* fue obtenida en el vivero de la estación INTA de Trelew. Los arbustos se trasvasaron a macetas de 3,5 litros y la gramínea a macetas de 5 litros. El sustrato utilizado se compuso de dos partes de tierra negra, una de arena volcánica y una de turba; esta mezcla es rica en nutrientes, presenta una aireación adecuada y retención de la humedad. Hasta finales del invierno las plantas se mantuvieron dentro del vivero del CIEFAP y luego se dispusieron al aire libre, exponiéndolas gradualmente a la intemperie para homogeneizar las condiciones de crecimiento antes de iniciar el experimento, en octubre de 2017. Se utilizaron 190 plantas para *Berberis microphylla*, 190 para *Adesmia volckmannii* y 115 para *Poa ligularis*, las cuales se distribuyeron en 6 estructuras (repeticiones) por tratamiento. Las plantas dentro de cada estructura se rotaron semanalmente para asegurar un efecto homogéneo del tratamiento, hasta finalizado el ensayo en abril de 2019.

Se mantuvo la humedad de todas las macetas entre el 60 y 80% de su capacidad de campo, mediante la reposición necesaria de agua, de modo de que el agua no fuese un factor limitante ni tampoco uno en exceso, ya que estas especies son de ambientes semiáridos. El porcentaje de humedad del sustrato a capacidad de campo se determinó con el método gravimétrico, utilizando tres macetas de 3,5 litros y tres de 5 litros con sustrato de las cuales se obtuvo su peso a capacidad de campo y su peso con el sustrato totalmente seco, utilizando una balanza Ohaus Modelo IS-45, capacidad: 45 x 0,002 kg. Al comienzo del ensayo se regaron todas las macetas a capacidad de campo y se identificaron y pesaron dos macetas por especie y repetición. Para estimar la cantidad de agua a reponer en cada maceta, se pesaron cada dos o tres días las macetas identificadas y se calculó, cada vez, la cantidad de agua necesaria para que lleguen al 80% de su capacidad de campo, durante la primera temporada de crecimiento. Debido a que la cantidad de agua a reponer se mantuvo constante por especie y tratamiento, durante la segunda temporada de crecimiento se regaron las macetas utilizando las estimaciones de la temporada anterior. Para asegurar que ninguna maceta alcanzara valores por debajo del 60% de su capacidad de campo, una vez por mes se regaron todas las macetas a capacidad de campo.

Caracterización inicial y muestreos destructivos

Al inicio del ensayo se caracterizaron morfológicamente las plantas utilizadas procesando una muestra tomada al azar de 10 individuos para *Berberis microphylla* y *Adesmia volckmannii* y de cinco individuos para *Poa ligularis* (**Tabla 3.1**). Se obtuvieron el peso seco total, el peso seco de las fracciones hojas, tallo y raíz, y el área foliar específica (obtenido como el área de una hoja fresca dividida por su peso seco). Para ello, cada planta fue retirada de su maceta, se removió el sustrato y se lavaron las raíces. Cada planta se fraccionó en hojas, tallo y raíz, y se seleccionaron e identificaron cuatro hojas totalmente expandidas y endurecidas (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), las cuales se escanearon y posteriormente se procesaron con el software ImageJ (Rueden et al., 2016) para obtener el área foliar. En el

caso de *Adesmia volckmannii*, la cual presenta hojas compuestas pequeñas, se seleccionaron cuatro grupos de dos hojas cada uno para mejorar la exactitud de la medición, y se consideró tanto el raquis como cada folíolo como parte de la hoja. Las hojas identificadas y cada fracción de las plantas se secaron en estufa a 70°C durante 48hs y luego se pesaron en una balanza de 0,0001g de precisión.

Para evaluar el efecto de la irradiancia sobre caracteres de las especies en distintos momentos durante las dos temporadas crecimiento (mediados y fines), se realizaron cinco muestreos destructivos. Los muestreos de la primera temporada fueron en febrero y abril de 2018, y los de la segunda fueron en diciembre de 2018, y en febrero y abril de 2019. En los muestreos de mediados de la temporada de crecimiento (febrero 2018 de la primera temporada, y diciembre 2018 y febrero 2019 de la segunda) se muestrearon seis plantas seleccionadas al azar por tratamiento y especie. En los muestreos de fines de temporada (abril 2018 de la primera y abril 2019 de la segunda) se duplicaron los esfuerzos de muestreo, seleccionando 12 plantas por tratamiento y especie (**Tabla 3.1**). En cada momento se obtuvieron el peso seco de las fracciones hojas, tallo y raíz, y el área foliar específica de la misma manera que se indicó para la caracterización inicial. En el caso de *Poa ligularis*, debido a que para algunas plantas se distinguió una gran cantidad de hojas y macollos (tallos) secos, a partir del muestreo de febrero 2018 se clasificaron las hojas y tallos en verdes y secos, y sólo se consideraron los verdes en las estimaciones de biomasa total y asignación de biomasa. Para lograrlo, primero se clasificaron los tallos que presentaron al menos una hoja verde como tallos verdes, y aquellos con sólo hojas secas como tallos secos. Luego se cortaron las hojas y se clasificaron como hojas verdes todas aquellas que presentaran alguna sección verde, y como hojas secas aquellas completamente secas. Para estimar el área foliar específica, se muestrearon seis plantas por tratamiento y especie en todos los momentos.

Tabla 3.1 Plantas muestreadas por especie y tratamiento de irradiancia en la caracterización inicial y momentos durante las dos temporadas de crecimiento.

Especie y tratamiento	Caracterización	Momentos Primera temporada		Momentos Segunda temporada		
	Octubre 2017	Mediados Febrero 2018	Fines Abril 2018	Mediados Diciembre 2018	Fines Febrero 2019	Fines Abril 2019
<i>Berberis microphylla</i>						
	10					
IR Baja		6	12	6	6	12
IR Media		6	12	6	6	12
IR Alta		6	12	6	6	12
<i>Adesmia volckmannii</i>						
	10					
IR Baja		6	12	6	6	12
IR Media		6	12	6	6	12
IR Alta		6	12	6	6	12
<i>Poa ligularis</i>						
	5					
IR Baja		6	12	6	5	12
IR Media		6	12	6	5	11
IR Alta		6	12	6	5	11

Registro de estructuras reproductivas

Para evaluar la presencia y la cantidad de estructuras reproductivas, se realizaron observaciones y registros semanales en 109 plantas de *Adesmia volckmannii* y en 67 plantas de *Poa ligularis*, repartidas en los distintos tratamientos. El registro y análisis se realizó durante la segunda temporada de crecimiento ya que durante la primera sólo algunas plantas desarrollaron estructuras reproductivas. Para cada especie, se registró la presencia de plantas con alguna estructura reproductiva, y en aquellas con presencia se cuantificaron. En el caso de *Adesmia volckmannii* las flores surgen a partir de espinas, por lo cual se registró el número de espinas con estructuras reproductivas. Además, en el muestreo de abril de 2019 se cuantificaron las espinas. En el caso de *Poa ligularis* se registró el número de inflorescencias. *Berberis microphylla* no formó estructuras reproductivas durante el ensayo, con lo cual no se tomaron registros en esta especie.

Análisis de datos

Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.

Para comparar los distintos caracteres de las especies entre los tratamientos de irradiancia se aplicaron modelos lineales generales mixtos. Se evaluaron independientemente cada especie y cada momento. El factor tratamiento se modeló como efecto fijo con tres niveles (IR baja, IR media e IR alta). Para los momentos de fines de temporada (abril de 2018 y 2019) se agregaron las submuestras (dos plantas por repetición) como efecto aleatorio. Las variables

respuesta fueron biomasa total (BT), fracción de hojas (FBH), de tallo (FBT) y de raíz (FBR), y área foliar específica (AFE). Se corroboraron los supuestos de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk y de homocedasticidad mediante el análisis de residuales. En los casos donde se observó heterogeneidad de la varianza, se modeló la misma y se compararon los modelos. Con $p < 0,05$, se seleccionó el modelo con menor valor de Akaike (AIC), caso contrario se seleccionó el más simple. En los casos donde no se corroboró la normalidad, se aplicaron modelos lineales generalizados mixtos con distribución Poisson y se calculó el ajuste de los modelos dividiendo los grados de libertad de la devianza ($D^2 \text{ gl}^{-1}$). Cuando se detectaron diferencias para el factor tratamiento ($p < 0,05$), se aplicó el contraste de LSD-Fisher. Para realizar estos análisis se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). InfoStat implementa una interface con la plataforma R (R Core Team, 2018) para la estimación de modelos lineales mixtos mediante las funciones `gls` y `lme` de la librería `Non-linear Mixed-Effects Models` (Pinheiro & Bates, 2004; Di Rienzo et al., 2017) y para la estimación de modelos lineales generalizados mixtos mediante las funciones `gml` de la librería `stats`, y `glmer` de la librería `lme4` (Bates et al., 2015).

Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.

Para evaluar las variaciones en la tasa de crecimiento relativo y sus componentes se analizaron cinco intervalos de tiempo definidos entre momentos de muestreo sucesivos: I (octubre 2017 – febrero 2018), II (febrero 2018 – abril 2018), III (abril 2018 – diciembre 2018), IV (diciembre 2018 – febrero 2019) y V (febrero 2019 – abril 2019). Para cada intervalo se calcularon la tasa de crecimiento relativo (TCR), la razón de área foliar (RAF) y la tasa de asimilación neta (TAN), mediante la aplicación de las siguientes fórmulas:

$$TCR = (\ln BT_2 - \ln BT_1) / (t_2 - t_1) \quad [1]$$

$$RAF = (AFE_1 * FBH_1 + AFE_2 * FBH_2) / 2 \quad [2]$$

$$TAN = TCR / RAF \quad [3]$$

donde:

BT: biomasa total (obtenido como peso seco total),

AFE: área foliar específica,

FBH: fracción de biomasa de hojas.

Los subíndices 1 y 2 corresponden al tiempo inicial y final del intervalo bajo estudio, t_1 y t_2 , respectivamente.

Para calcular la TCR para cada tratamiento en cada intervalo, se calculó primero la TCR para cada par de plantas (correspondientes al tiempo inicial y final del intervalo bajo estudio, agrupadas por tratamiento y repetición), para luego poder obtener la media y el error estándar por tratamiento para cada intervalo. En el caso de los momentos de muestreo de

fin de temporada, como se tenían dos plantas por repetición, se calculó primero el logaritmo del peso individual de cada planta y luego el promedio de ellas (Poorter & Garnier 1996; Hoffmann & Poorter 2002), el cual se utilizó para proseguir con los cálculos. En el caso del intervalo I, para *Berberis microphylla* y *Adesmia volckmannii* se seleccionaron al azar seis de las 10 plantas de la caracterización inicial de octubre de 2017 y se agruparon al azar con las seis plantas del momento de muestreo de febrero de 2018. Para *Poa ligularis*, las TCRs para cada tratamiento en cada intervalo se estimaron siempre a partir de cinco repeticiones, ya que la caracterización y el muestreo de febrero de 2019 sólo tenían cinco plantas por tratamiento. El tiempo se expresó en semanas.

Para comparar la TCR y sus componentes entre los tratamientos de irradiancia se aplicaron modelos lineales generales. Se evaluaron independientemente las especies y los intervalos de tiempo. El factor tratamiento se modeló como efecto fijo con tres niveles (IR baja, IR media e IR alta). Los análisis y la corroboración de los supuestos se realizaron del mismo modo que se detalló en el apartado anterior.

Estructuras reproductivas durante la segunda temporada de crecimiento

Para comparar la presencia de estructuras reproductivas y el número de ellas en *Adesmia volckmannii* y *Poa ligularis*, se aplicaron modelos lineales generalizados mixtos. Se modeló el factor tratamiento como efecto fijo con tres niveles (IR baja, IR media e IR alta) y el factor submuestra como efecto aleatorio con número variable de plantas (seis - siete y tres - cuatro plantas por repetición para *Adesmia volckmannii* y *Poa ligularis*, respectivamente). Para la variable respuesta “presencia de estructura reproductiva” se utilizó la distribución binomial, mientras que para la variable “cantidad de estructuras reproductivas” se utilizó la distribución binomial negativa. Para comparar la cantidad total de espinas por planta en *Adesmia volckmannii*, se modeló el factor tratamiento como efecto fijo con tres niveles (IR baja, IR media e IR alta) y el factor submuestra como efecto aleatorio (con dos plantas por repetición) para el muestreo de abril de 2019, para la variable “cantidad de espinas por planta”, utilizándose la distribución binomial negativa. Se calculó el ajuste de los modelos dividiendo los grados de libertad de la devianza ($D^2 \text{ gl}^{-1}$). Estos análisis se realizaron en el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2018).

RESULTADOS

Berberis microphylla

Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.

Se observó un patrón de mayor biomasa total de *Berberis microphylla* a IR alta que a IR baja en todos los momentos evaluados, aunque las diferencias sólo fueron significativas en abril de 2018, febrero de 2019 y abril de 2019. La biomasa total a IR media mostró un comportamiento variable, diferenciándose significativamente tanto de IR alta como de IR baja en abril de 2018 y sólo de IR baja en abril de 2019 (**Figuras 3.3, 3.4, Tabla 3.2**).

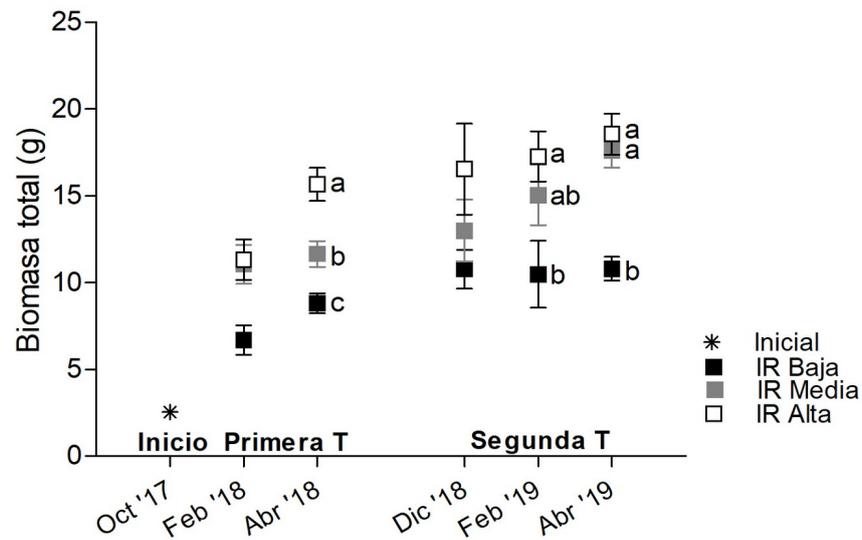


Figura 3.3 Biomasa total de *Berberis microphylla* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada momento analizado. Letras diferentes indican diferencias significativas en biomasa total entre tratamientos para cada momento analizado dentro de la primera y la segunda temporada de crecimiento (T).



Figura 3.4 Imágenes de plantas de *Berberis microphylla* correspondientes a los tratamientos de irradiancia baja (A), media (B) y alta (C) en abril de 2019.

Al evaluar la asignación de biomasa se observó que la fracción de hojas fue significativamente mayor en IR baja que en IR media e IR alta en todos los momentos evaluados, excepto en diciembre de 2018, cuando las diferencias sólo fueron significativas

entre IR baja e IR media. La fracción de tallo sólo se diferenció significativamente en abril de 2019, con el mayor valor en IR baja. La fracción de raíz mostró un patrón de menor valor en IR baja en todos los momentos evaluados, aunque las diferencias sólo fueron significativas en abril de 2018, diciembre de 2018 y abril de 2019 (Tabla 3.2, Figura 3.5).

Tabla 3.2 P-valores para la biomasa total (BT), fracciones de biomasa de hojas (FBH), tallo (FBT) y raíz (FBR), y área foliar específica (AFE) de *Berberis microphylla*, entre los tratamientos para cada momento analizado. En **negrita** se indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Momentos	BT	Asignación de biomasa			AFE
		FBH	FBT	FBR	
Primera temporada					
Febrero 2018	0,057	0,003	0,493	0,083	<0,001
Abril 2018	<0,001	<0,001	0,089	0,001	<0,001
Segunda temporada					
Diciembre 2018	0,141	0,022	0,455	0,010	0,002
Febrero 2019	0,039	0,018	0,060	0,059	<0,001
Abril 2019	<0,001	0,042	0,002	<0,001	<0,001

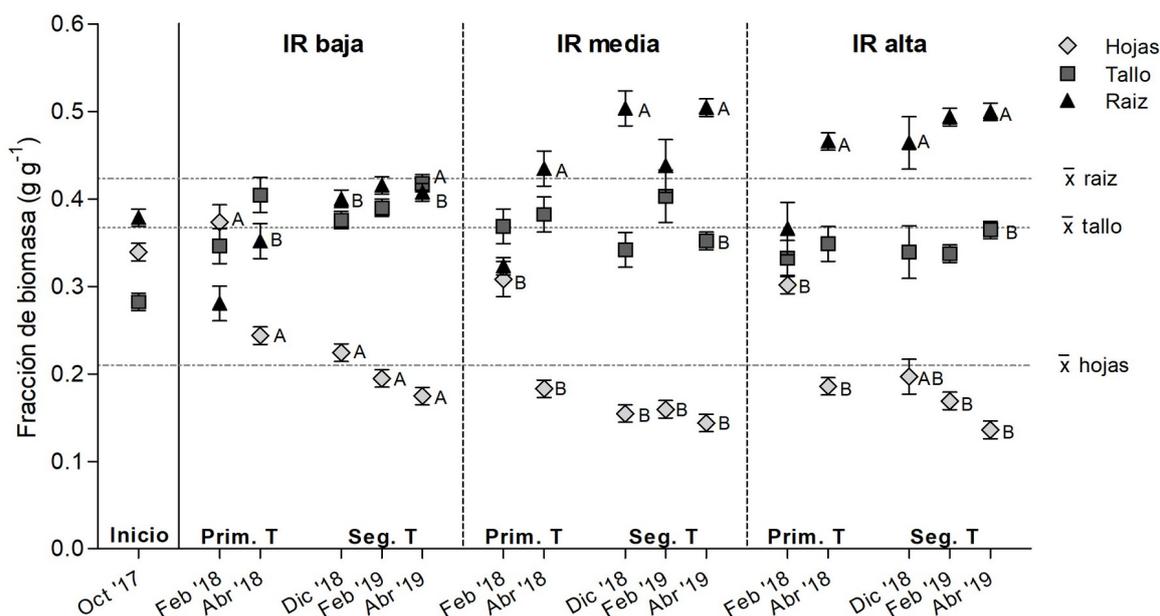


Figura 3.5 Asignación de biomasa de *Berberis microphylla* en la caracterización inicial y en cada momento analizado para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta). Las líneas discontinuas en el eje Y indican el promedio de todos los momentos y tratamientos analizados para cada fracción de biomasa. Letras diferentes indican diferencias significativas en la fracción de biomasa correspondiente entre tratamientos, para cada momento analizado dentro de la primera (Prim.) y segunda (Seg.) temporada de crecimiento (T).

El área foliar específica fue significativamente mayor en IR baja que en IR media e IR alta en todos los momentos evaluados. En IR media el área foliar específica mostró un comportamiento variable respecto a IR alta, con un valor significativamente mayor que IR alta sólo en diciembre de 2018 y febrero de 2019 (Tabla 3.2, Figura 3.6).

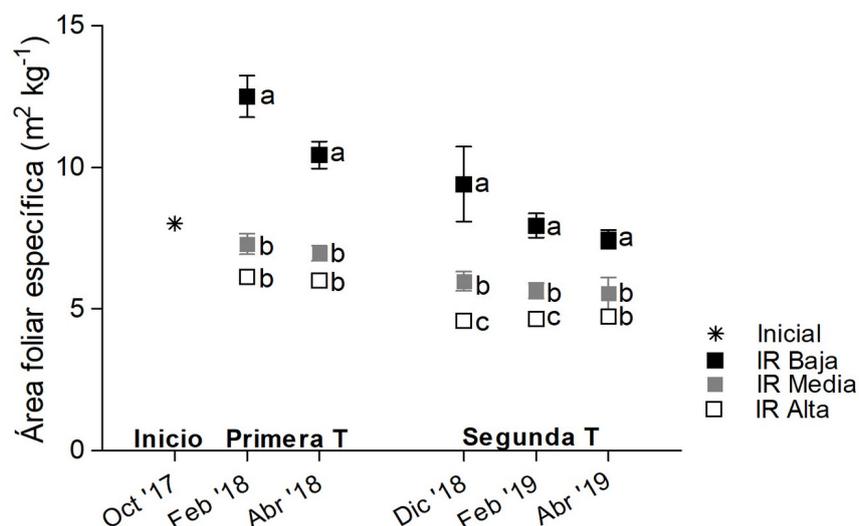


Figura 3.6 Área foliar específica de *Berberis microphylla* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada momento analizado. Letras diferentes indican diferencias significativas en área foliar específica entre tratamientos, para cada momento analizado dentro de la primera y la segunda temporada de crecimiento (T).

Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.

Si bien la tasa de crecimiento relativo no mostró diferencias significativas para ninguno de los intervalos evaluados, se observó una tendencia a ser menor en IR baja e IR media en los intervalos I y II, respectivamente (Tabla 3.3). En el intervalo I todos los tratamientos presentaron la mayor tasa de crecimiento relativo de las dos temporadas de crecimiento, las cuales se redujeron en el intervalo II. Durante el intervalo III, en donde se incluyeron los meses de invierno, las tasas de crecimiento relativo fueron casi nulas, mientras que, para los intervalos IV y V, correspondientes a la segunda temporada de crecimiento, se mantuvieron en valores menores a la primera temporada (Figura 3.7 A).

Tabla 3.3 P-valores para la tasa de crecimiento relativo (TCR), tasa de asimilación neta (TAN), y razón de área foliar (RAF) de *Berberis microphylla*, entre los tratamientos para cada intervalo de tiempo evaluado. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Intervalos	TCR	TAN	RAF
Primera temporada			
I (octubre 2017 – febrero 2018)	0,257	0,027	<0,001
II (febrero 2018- abril 2018)	0,255	0,129	<0,001
Meses de invierno y primavera			
III (abril 2018 – diciembre 2018)	0,638	0,969	<0,001
Segunda temporada			
IV (diciembre 2018 – febrero 2019)	0,567	0,637	<0,001
V (febrero 2019 – abril 2019)	0,892	0,799	<0,001

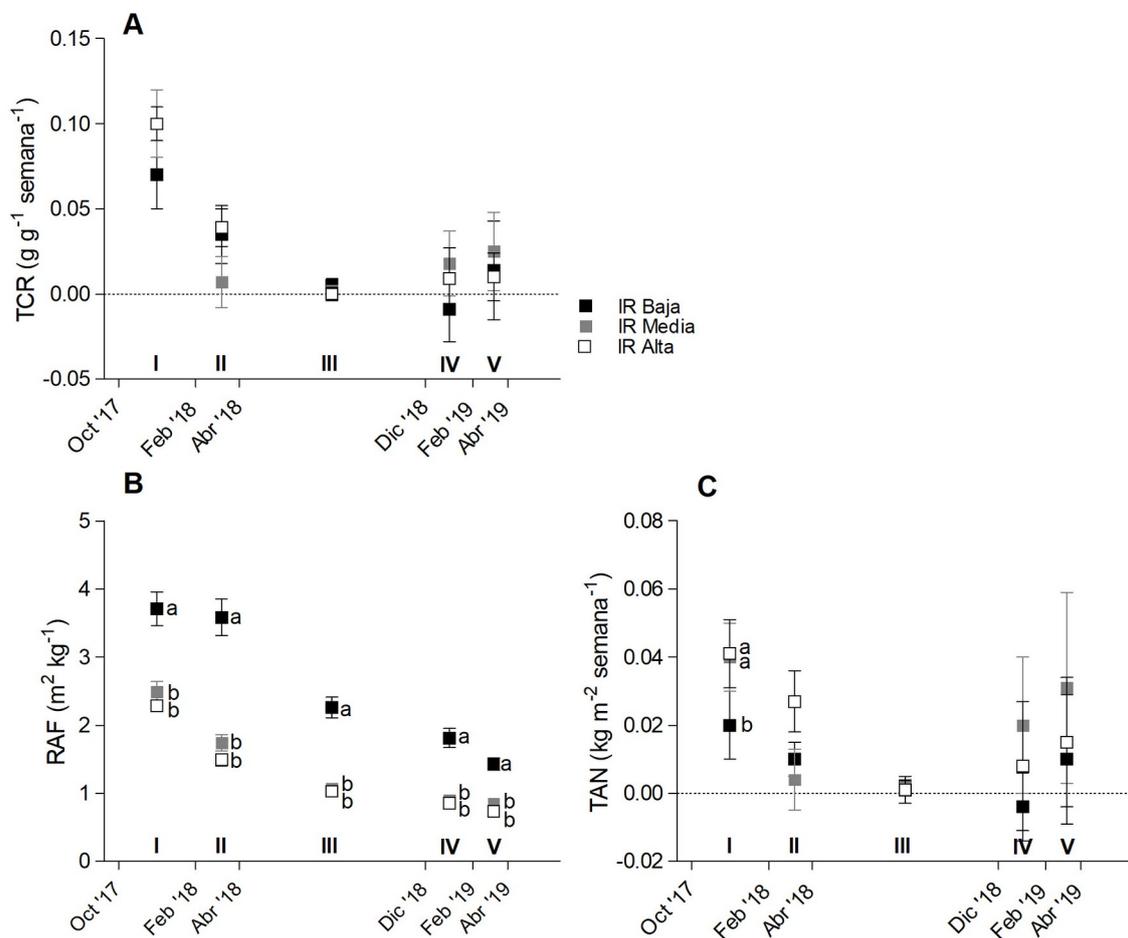


Figura 3.7 Tasa de crecimiento relativo (TCR, **A**), razón de área foliar (RAF, **B**) y tasa de asimilación neta (TAN, **C**) de *Berberis microphylla* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada intervalo de tiempo evaluado (I, II, III, IV y V). Letras diferentes indican diferencias significativas para la variable correspondiente entre tratamientos para cada intervalo evaluado.

Al descomponer la tasa de crecimiento relativo en sus componentes morfológico y fisiológico se observó una respuesta diferente entre ambas (**Tabla 3.3**). La razón de área foliar mostró diferencias significativas en todos los intervalos, siendo siempre mayor a IR baja (**Figura 3.7 B**). Por otra parte, si bien la tasa de asimilación neta presentó un patrón a ser mayor a IR alta que a IR baja en todos los intervalos evaluados, excepto en el intervalo III donde fue casi nula, sólo mostró diferencias significativas en el intervalo I, con mayor tasa de asimilación neta a IR alta e IR media. Además, en los intervalos de la segunda temporada se observó una tendencia a una tasa de asimilación neta mayor a IR media (**Figura 3.7 C**).

Adesmia volckmannii

Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.

La biomasa total de *Adesmia volckmannii* fue mayor a IR alta e IR media que a IR baja en todos los momentos evaluados, excepto en febrero de 2019 que sólo presentó diferencias significativas entre IR alta e IR baja. Además, se observó una tendencia a una mayor biomasa total en IR media en abril de 2018, diciembre de 2018 y abril de 2019 (**Figura 3.8, 3.9, Tabla 3.4**).

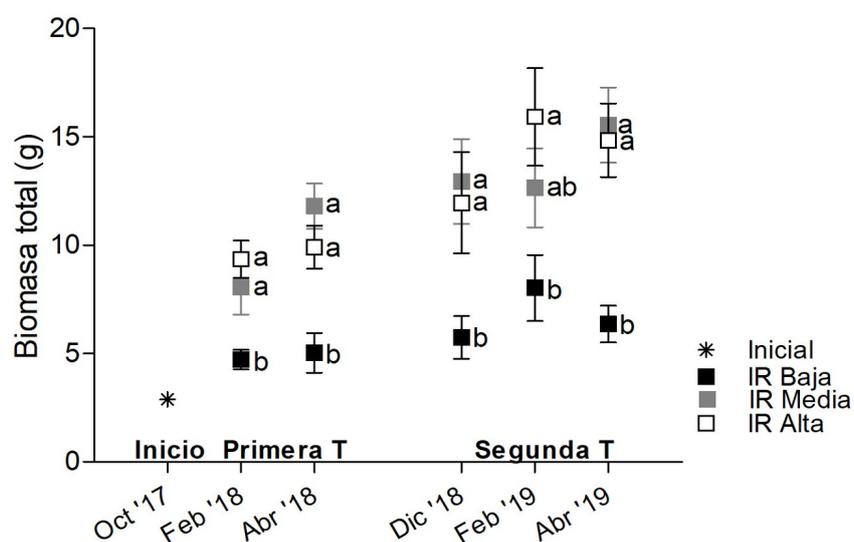


Figura 3.8 Biomasa total de *Adesmia volckmannii* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada momento analizado. Letras diferentes indican diferencias significativas en biomasa total entre tratamientos para cada momento analizado dentro de la primera y la segunda temporada de crecimiento (T).

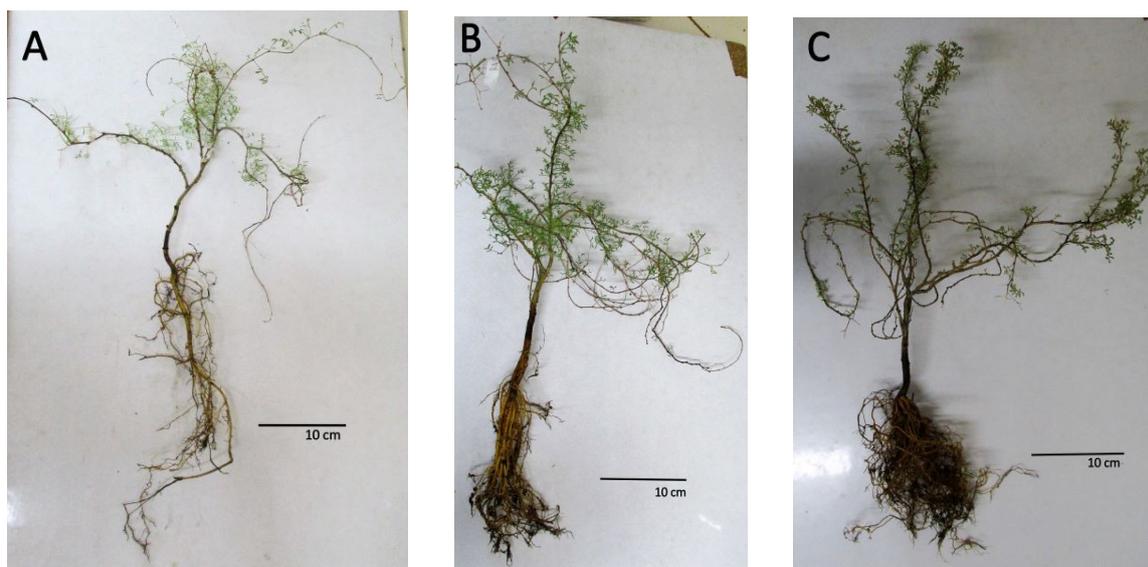


Figura 3.9 Imágenes de plantas de *Adesmia volckmannii* correspondientes a los tratamientos de irradiancia baja (A), media (B), y alta (C) en abril de 2019.

Al evaluar la asignación de biomasa, se observó que la fracción de hojas fue variable durante las dos temporadas de crecimiento y no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos para ninguno de los momentos evaluados. La fracción de tallo fue significativamente mayor en IR baja en todos los momentos evaluados a partir de abril de 2018, excepto en febrero de 2019 que sólo mostró diferencias significativas entre IR baja e IR alta. La fracción de raíz fue significativamente mayor en IR alta en todos los momentos evaluados a partir de abril de 2018 (**Tabla 3.4, Figura 3.10**).

Tabla 3.4 P-valores para la biomasa total (BT), fracciones de biomasa de hojas (FBH), tallo (FBT) y raíz (FBR), y área foliar específica de *Adesmia volckmannii* entre los tratamientos de irradiancia para cada momento analizado. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Momentos	BT	Asignación de biomasa			AFE
		FBH	FBT	FBR	
Primera temporada					
Febrero 2018	0,008	0,222	0,074	0,053	<0,001
Abril 2018	<0,001	0,382	<0,001	<0,001	<0,001
Segunda temporada					
Diciembre 2018	0,030	0,162	0,005	<0,001	<0,001
Febrero 2019	0,032	0,469	0,033	0,003	<0,001
Abril 2019	<0,001	0,690	0,004	<0,001	0,041

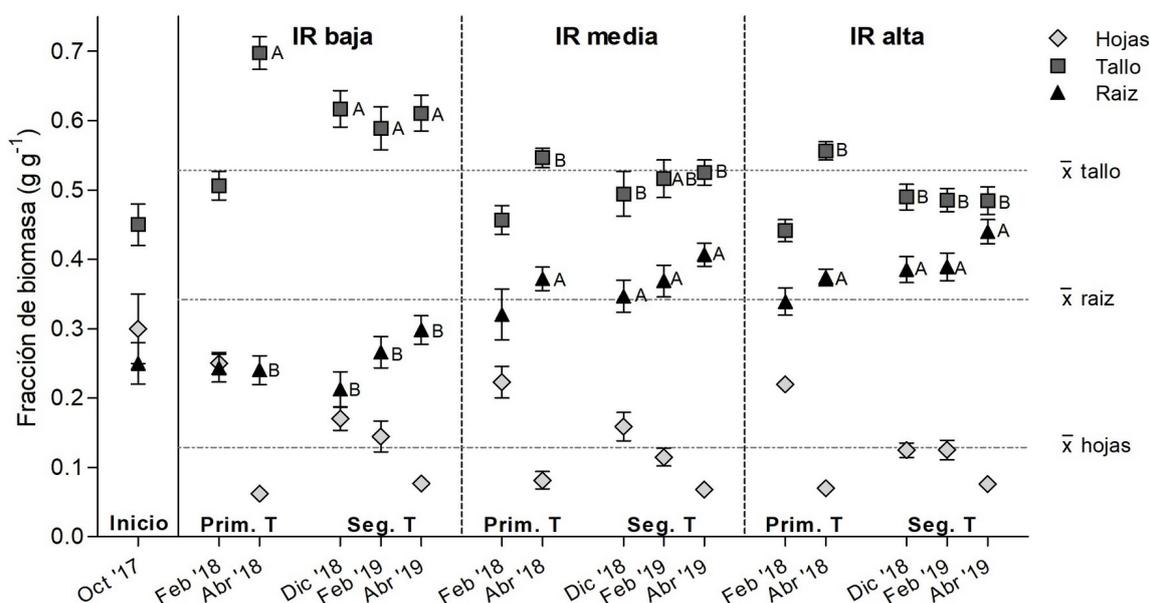


Figura 3.10 Asignación de biomasa de *Adesmia volckmannii* en la caracterización inicial y en cada momento analizado para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta). Las líneas discontinuas en el eje Y indican el promedio de todos los momentos y tratamientos analizados para cada fracción de biomasa. Letras diferentes indican diferencias significativas en la fracción de biomasa correspondiente entre tratamientos, para cada momento analizado dentro de la primera (Prim.) y segunda (Seg.) temporada de crecimiento (T).

El área foliar específica fue mayor en IR baja que en los demás tratamientos en todos los momentos analizados, excepto en abril de 2019 donde sólo fue mayor que IR media. IR media mostró un patrón a tener un valor de área foliar específica mayor al de IR alta, excepto en abril de 2019, aunque las diferencias entre estos tratamientos fueron significativas únicamente en febrero de 2018 y febrero de 2019 (Tabla 3.4, Figura 3.11).

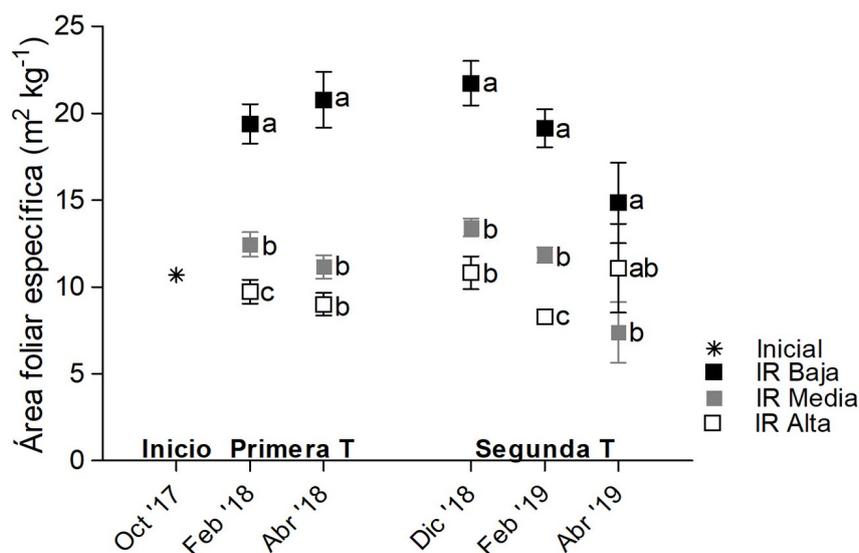


Figura 3.11 Área foliar específica de *Adesmia volckmannii* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada momento analizado. Letras diferentes indican diferencias significativas en área foliar específica entre tratamientos para cada momento analizado dentro de la primera y la segunda temporada de crecimiento (T).

Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.

La tasa de crecimiento relativo mostró un comportamiento variable, con diferencias significativas únicamente en el intervalo II. En ese intervalo, IR media presentó la mayor tasa de crecimiento, tendencia que se repitió en el intervalo V (**Tabla 3.5, Figura 3.12 A**).

Al descomponer la tasa de crecimiento relativo en sus componentes morfológico y fisiológico se observó una respuesta diferente entre ambas. La razón de área foliar fue significativamente mayor en IR baja en todos los intervalos analizados. En IR alta se observó un patrón a tener siempre el menor valor de razón de área foliar, diferenciándose significativamente de IR media sólo en los intervalos III y IV (**Figura 3.12 B**). Es necesario aclarar que a pesar de que no esté representado en los resultados, en gran parte del intervalo III *Adesmia volckmannii* no presentó hojas, dado que es una especie caduca, y por lo tanto en parte de este intervalo su la razón de área foliar fue nula para todos los tratamientos. La tasa de asimilación neta mostró un comportamiento variable, con valores significativamente mayores en IR alta que en IR baja en el intervalo I y en IR media en el intervalo II (**Figura 3.12 C**).

Tabla 3.5 P-valores para la tasa de crecimiento relativo (TCR), tasa de asimilación neta (TAN), y razón de área foliar (RAF) de *Adesmia volckmannii* entre los tratamientos de irradiancia para cada intervalo evaluado. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Intervalos	TCR	TAN	RAF
Primera temporada			
I (octubre 2017 – febrero 2018)	0,086	0,049	0,001
II (febrero 2018- abril 2018)	0,018	0,012	<0,001
Meses de invierno y primavera			
III (abril 2018 – diciembre 2018)	0,866	0,979	<0,001
Segunda temporada			
IV (diciembre 2018 – febrero 2019)	0,360	0,248	<0,001
V (febrero 2019 – abril 2019)	0,551	0,534	<0,001

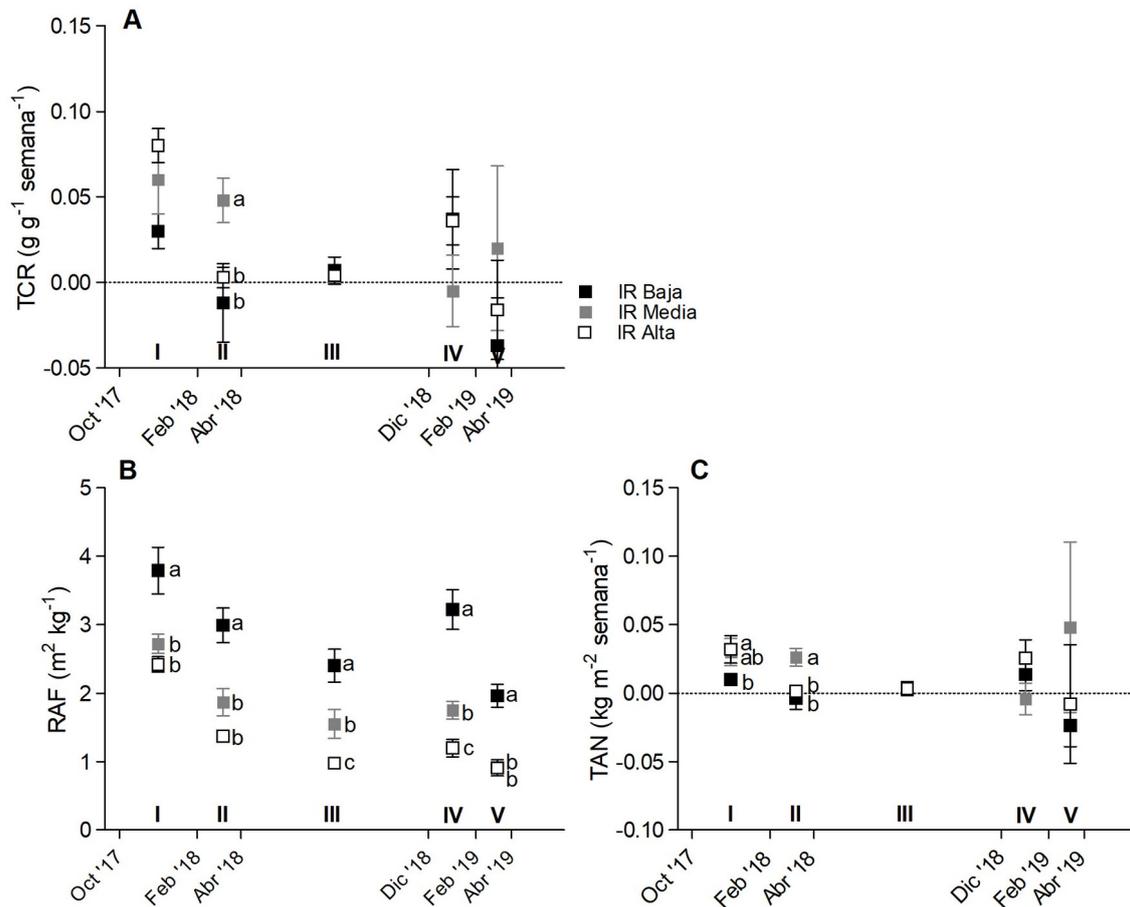


Figura 3.12 Tasa de crecimiento relativo (TCR, **A**), razón de área foliar (RAF, **B**), y tasa de asimilación neta (TAN, **C**) de *Adesmia volckmannii* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada intervalo evaluado. Letras diferentes indican diferencias significativas para la variable correspondiente entre tratamientos para cada intervalo evaluado.

Estructuras reproductivas durante la segunda temporada de crecimiento

Durante la segunda temporada de crecimiento a partir de la segunda semana de noviembre, *Adesmia volckmannii* comenzó a desarrollar estructuras reproductivas. Este período se extendió hasta la tercera semana de enero y si bien muchas plantas generaron semillas, otras se mantuvieron en el estadio de botón floral.

Tanto la proporción de plantas con presencia de estructuras reproductivas, como la cantidad de espinas con estructuras reproductivas por planta mostraron diferencias significativas entre los tratamientos de irradiancia ($p = 0,008$, ajuste = 0,98, $p < 0,001$, ajuste = 1, respectivamente), con la mayor proporción en IR media e IR alta, y la menor en IR baja (Figura 3.12, A, B). El número de espinas por planta mostró el mismo patrón ($p = 0,003$, ajuste = 1,32) (Figura 3.12, C).

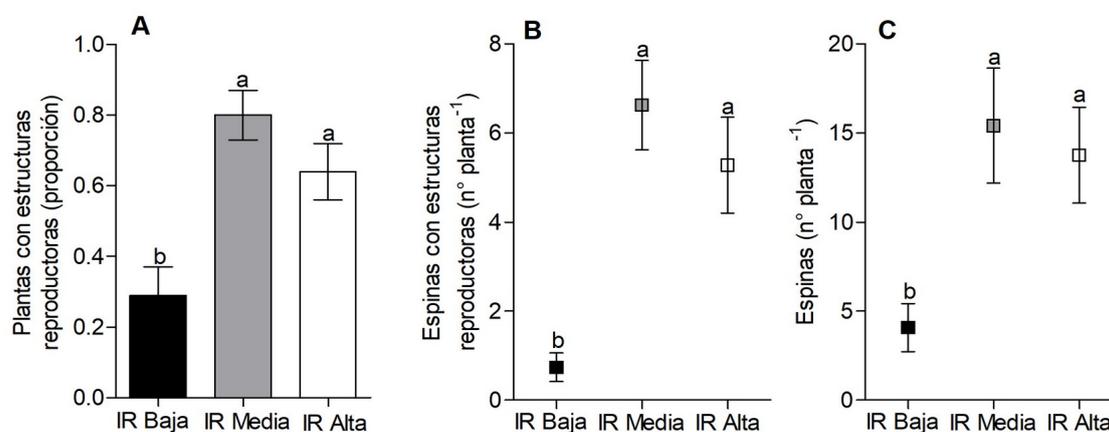


Figura 3.12 Proporción de plantas de *Adesmia volckmannii* en estadio reproductivo (A) y desarrollo de estructuras reproductivas en espinas (B) en los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) para la segunda temporada de crecimiento, y cantidad de espinas (C). Letras diferentes indican diferencias significativas para la variable correspondiente entre tratamientos.

Poa ligularis

Biomasa total, asignación de biomasa y área foliar específica en distintos momentos durante las dos temporadas de crecimiento.

Poa ligularis mostró una tendencia a presentar la mayor biomasa total en IR alta en abril de 2018 y abril de 2019, correspondientes a los fines de temporada, aunque no se observaron diferencias significativas en ninguno de los momentos analizados (Figura 3.13, 3.14, Tabla 3.6).

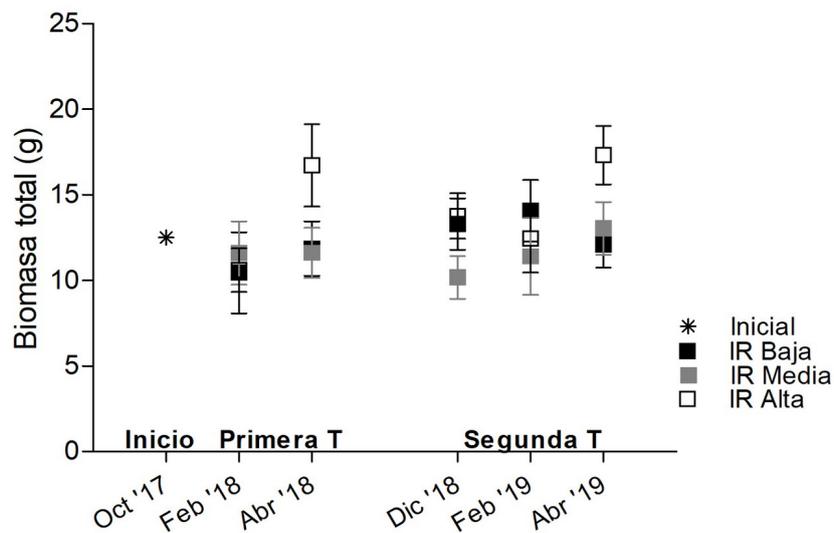


Figura 3.13 Biomasa total de *Poa ligularis* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada momento analizado. Letras diferentes indican diferencias significativas en biomasa total entre tratamientos para cada momento analizado dentro de la primera y la segunda temporada de crecimiento (T).



Figura 3.14 Imágenes de plantas de *Poa ligularis* correspondientes a los tratamientos de irradiancia baja (A), media (B) y alta (C) en abril de 2019.

Al evaluar la asignación de biomasa, se observó que la fracción de hojas mostró un patrón a ser mayor en IR baja que en IR media e IR alta en todos los momentos analizados, aunque las diferencias sólo fueron significativas en abril de 2018, diciembre de 2018 y abril de 2019. La fracción de tallo mostró un comportamiento variable, con valor significativamente mayor

en IR baja que en IR alta en febrero de 2019. La fracción de raíz también mostró un comportamiento variable, con valores significativamente menores a IR baja en diciembre de 2018 y febrero de 2019 (**Tabla 3.6, Figura 3.15**).

Tabla 3.6 P-valores para la biomasa total (BT), fracciones de biomasa de hojas (FBH), tallo (FBT) y raíz (FBR), y área foliar específica de *Poa ligularis* entre los tratamientos de irradiancia para cada momento analizado. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Momentos	BT	Asignación de biomasa			AFE
		FBH	FBT	FBR	
Primera temporada					
Febrero 2018	0,900	0,190	0,300	0,244	0,011
Abril 2018	0,164* (ajuste 1,33)	<0,001	0,234	0,276	0,013
Segunda temporada					
Diciembre 2018	0,161	0,005	0,137	0,009	0,018
Febrero 2019	0,648	0,451	0,021	0,006	0,131
Abril 2019	0,060* (ajuste 0,84)	<0,001	0,556	0,121	0,572

* modelos lineales generalizados mixtos con distribución Poisson

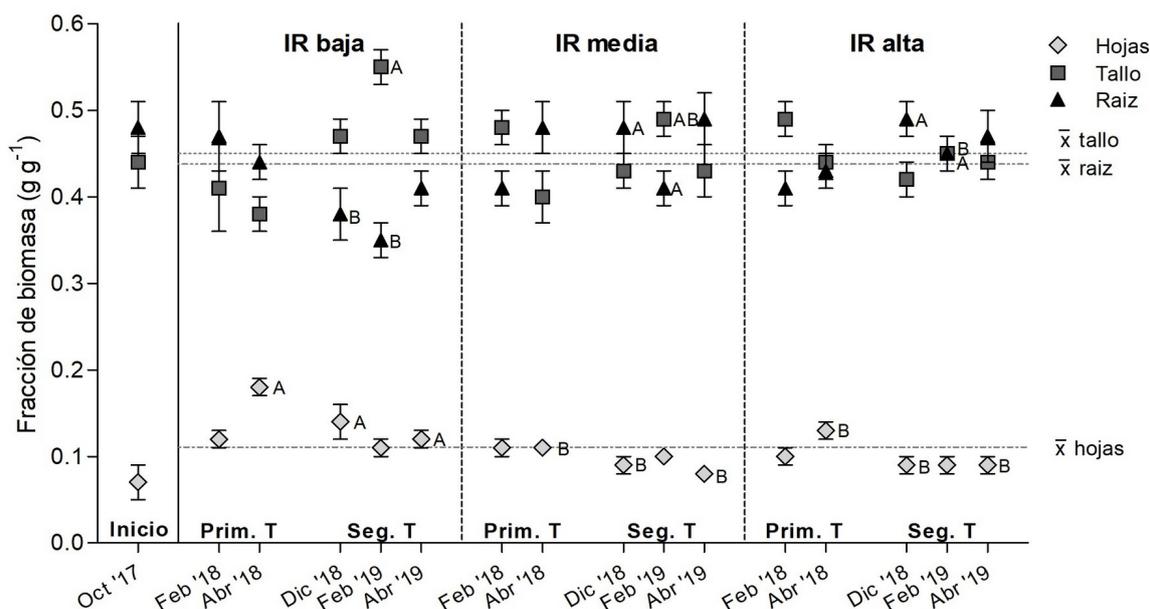


Figura 3.15 Asignación de biomasa de *Poa ligularis* en la caracterización inicial y en cada momento analizado para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta). Las líneas discontinuas en el eje Y indican el promedio de todos los momentos y tratamientos analizados para cada fracción de biomasa. Letras diferentes indican diferencias significativas en la fracción de biomasa correspondiente entre tratamientos, para cada momento analizado dentro de la primera (Prim.) y segunda (Seg.) temporada de crecimiento (T).

El área foliar específica mostró un comportamiento variable en los distintos momentos analizados. En febrero de 2018 y abril de 2018 el valor significativamente mayor de área foliar específica fue a IR baja, si bien en abril de 2018 IR media no se diferenció de los otros tratamientos. En diciembre de 201 el valor significativamente mayor de área foliar específica fue a IR media, la cual no se diferenció de IR baja (**Tabla 3.6, Figura 3.16**).

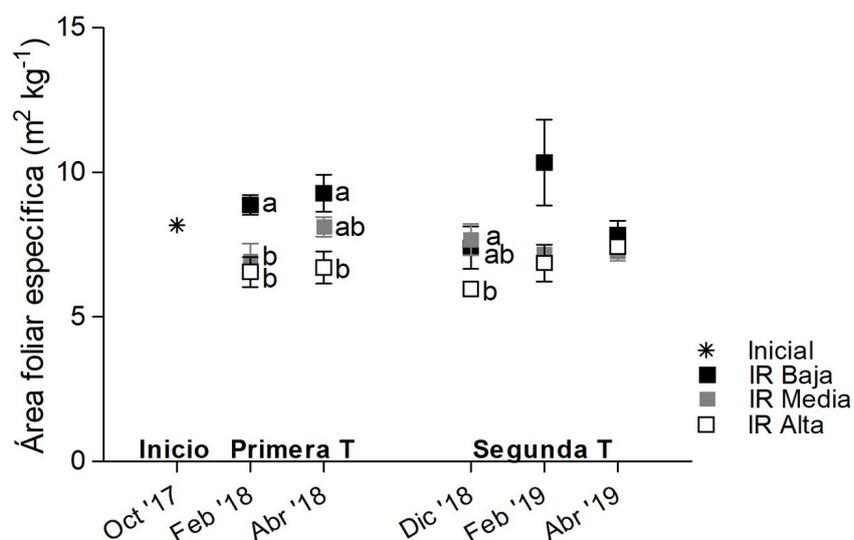


Figura 3.16 Área foliar específica de *Poa ligularis* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada momento analizado. Letras diferentes indican diferencias significativas en área foliar específica entre tratamientos para cada momento analizado dentro de la primera y la segunda temporada de crecimiento (T).

Tasa de crecimiento relativo y sus componentes morfológico y fisiológico en distintos intervalos durante las dos temporadas de crecimiento.

La tasa de crecimiento relativo presentó un comportamiento variable, sin observarse diferencias significativas en ninguno de los intervalos evaluados (**Tabla 3.7, Figura 3.17 A**).

Al descomponer la tasa de crecimiento relativo en sus componentes morfológico y fisiológico, se observó una respuesta diferente entre ambas. La razón de área foliar fue significativamente mayor a IR baja en todos los intervalos, excepto en el intervalo I donde no se detectaron diferencias significativas. IR alta mostró una tendencia a ser el tratamiento con menor razón de área foliar, aunque las diferencias con IR media sólo fueron significativas en los intervalos II y III (**Tabla 3.7, Figura 3.17 B**). La tasa de asimilación neta mostró un comportamiento variable, similar al patrón observado en la tasa de crecimiento relativo, aunque sin diferencias significativas en ninguno de los intervalos evaluados (**Tabla 3.7, Figura 3.17 C**).

Tabla 3.7 P-valores para la tasa de crecimiento relativo (TCR), tasa de asimilación neta (TAN), y razón de área foliar (RAF) de *poa ligularis*, entre los tratamientos de irradiancia para cada intervalo evaluado. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Intervalos	TCR	TAN	RAF
Primera temporada			
I (octubre 2017 – febrero 2018)	0,974	0,916	0,211
II (febrero 2018- abril 2018)	0,759	0,613	<0,001
Meses de invierno y primavera			
III (abril 2018 – diciembre 2018)	0,868	0,839	<0,001
Segunda temporada			
IV (diciembre 2018 – febrero 2019)	0,405	0,422	<0,001
V (febrero 2019 – abril 2019)	0,486	0,562	0,004

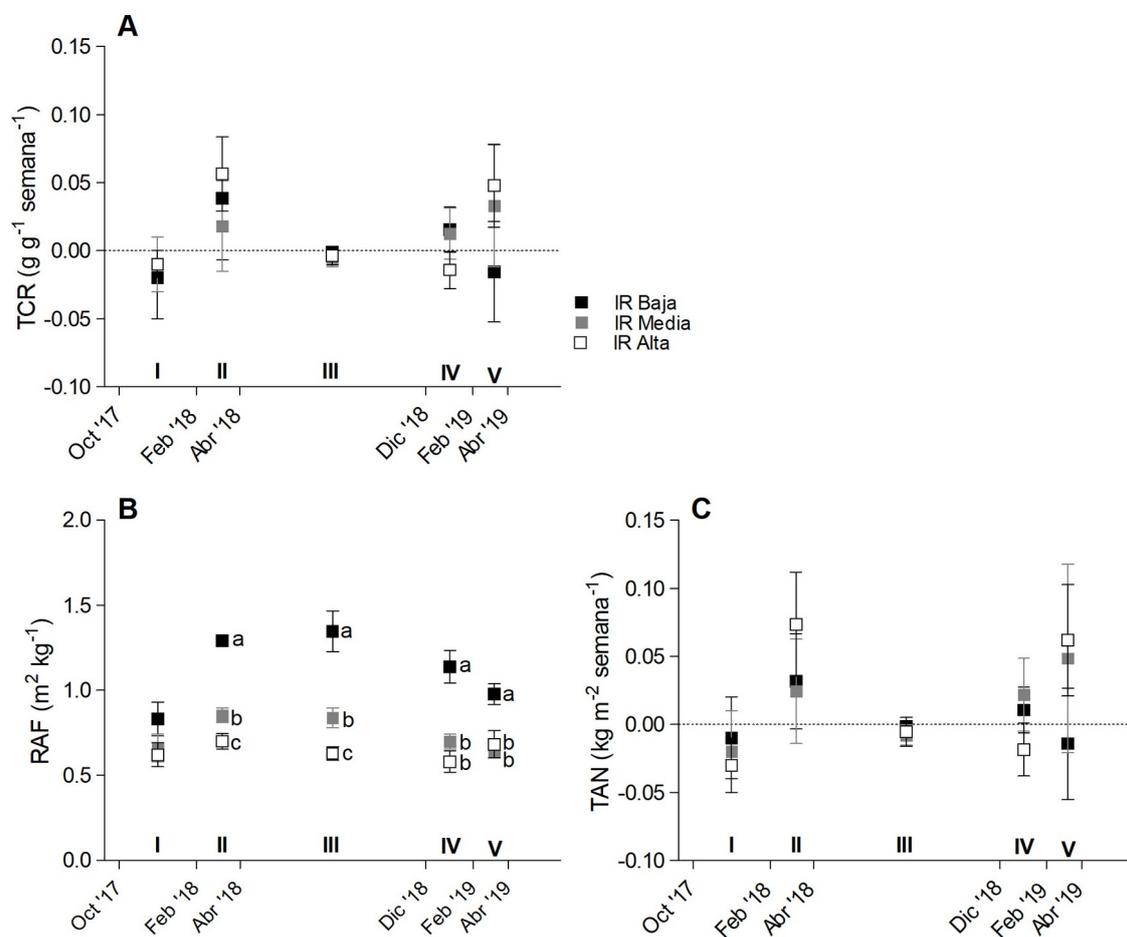


Figura 3.17 Tasa de crecimiento relativo (TCR, **A**), razón de área foliar (RAF, **B**), y tasa de asimilación neta (TAN, **C**) de *Poa ligularis* para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) en cada intervalo evaluado. Letras diferentes indican diferencias significativas para la variable correspondiente entre tratamientos para cada intervalo evaluado.

Estructuras reproductivas durante la segunda temporada de crecimiento

Durante la segunda temporada de crecimiento, *Poa ligularis* comenzó a desarrollar estructuras reproductivas a partir de la primera semana de octubre, período que se extendió hasta la primera semana de diciembre.

La proporción de plantas con presencia de estructuras reproductivas no mostró diferencias significativas entre los tratamientos de irradiancia ($p < 0,318$, ajuste = 1,2), aunque sí una tendencia a ser mayor en IR alta. La cantidad de estructuras reproductivas sí mostró diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,025$, ajuste = 0,77), con el mayor valor en IR alta, diferenciándose de IR baja (**Figura 3.18**).

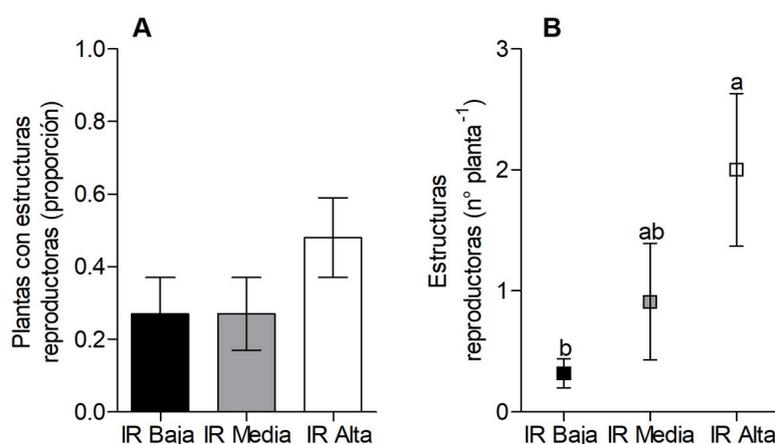


Figura 3.18 Proporción de plantas de *Poa ligularis* en estadio reproductivo (**A**) y desarrollo de estructuras reproductivas (**B**) en los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) para la segunda temporada de crecimiento. Letras diferentes indican diferencias significativas para la variable correspondiente entre tratamientos.

DISCUSIÓN

Las tres especies analizadas respondieron de manera diferente a los niveles de irradiancia evaluados, si bien en términos generales su productividad fue similar entre irradiancias del 60 al 100%. Luego de dos temporadas de crecimiento, tanto *Berberis microphylla* como *Adesmia volckmannii* mostraron una menor biomasa total al 20% de irradiancia, que se correspondió con cambios en la asignación de biomasa, área foliar específica y razón de área foliar, mientras que *Poa ligularis* mostró una tendencia a disminuir su biomasa total a irradiancias menores al 60% y mostró diferencias en su asignación de biomasa y razón de área foliar a irradiancias del 20%. Además, tanto *Adesmia volckmannii* como *Poa ligularis* presentaron un menor número de estructuras reproductivas al 20% de irradiancia. Estos resultados contribuyen a la confirmación de la hipótesis planteada, indicando que estas especies tienen la capacidad de aclimatarse y mantener su productividad a niveles de irradiancia menores del 100%, hasta un cierto valor de disminución de la irradiancia.

Ante una disminución de la radiación, las plantas retienen más fotosintatos en sus hojas e incrementan su área foliar específica, para asegurar una máxima captura ante la escasa luz (Brouwer, 1962; Poorter et al., 2019). Un incremento del área foliar específica también se observó en las plantas de *Berberis microphylla* sometidas al 20% de irradiancia, patrón que se mantuvo en todo el período de estudio y que se expresó en una mayor razón de área foliar. Si bien no se detectaron diferencias en la tasa de crecimiento relativo en ningún intervalo evaluado, la tasa de asimilación neta disminuyó al 20% de irradiancia en el primer intervalo, durante el cual los valores de radiación fotosintéticamente activa registrados en dicho nivel de irradiancia fueron menores a $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ segundo}^{-1}$. Esta reducción de la fotosíntesis coincide con lo reportado por Peri et al. (2011), quienes encontraron que a $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ segundo}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa esta especie disminuye la fotosíntesis en un 95% en comparación a la fotosíntesis en su punto de saturación establecida en aproximadamente $1500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ segundo}^{-1}$. Sin embargo, en otro estudio se registró que el punto de saturación de esta especie es en aproximadamente $500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ segundo}^{-1}$ (Logna, 2017), lo cual podría explicar la reducción de la biomasa total a irradiancias del 60% detectada a fines de la primera temporada de crecimiento, ya que entre marzo y abril la radiación fotosintéticamente activa registrada al 60% de irradiancia fue menor a $500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ segundo}^{-1}$. El incremento de la biomasa al 60% de irradiancia hasta niveles similares al de las plantas creciendo al 100% de irradiancia a fines de la segunda temporada podría deberse a que las plantas creciendo al 60% de irradiancia presentaron mayor área foliar específica y una tendencia a incrementar la tasa de asimilación neta que aquellas creciendo al 100% de irradiancia, lo cual pudo favorecer la ganancia de carbono (Evans & Poorter, 2001).

En *Adesmia volckmannii*, si bien se detectó una mayor proporción de biomasa aérea al 20% de irradiancia, este incremento se registró para las ramas, pero no para las hojas. Si bien este comportamiento no es habitual, se ha detectado en algunas especies como *Geum urbanum* L. (Pons, 1977; Poorter & Nagel, 2000). Asimismo, el incremento del área foliar específica detectado para esta especie cuando la irradiancia es del 20%, no sería suficiente para equiparar el nivel de fotosíntesis de las plantas sometidas a mayor irradiancia. El incremento en la tasa de crecimiento relativo y de asimilación neta de las plantas sometidas al 60% de irradiancia durante el segundo intervalo podría estar indicando que en etapas tempranas del desarrollo de esta especie las irradiancias intermedias la favorecen, hecho que se evidencia, también, en la tendencia a una mayor biomasa total a irradiancias del 60% a fines de ambas temporadas. Además de cuantificar la productividad mediante la producción de biomasa, la respuesta reproductiva es un indicador muy importante (Liu et al., 2016; Poorter et al., 2019). El número de semillas o frutos disminuye a menor irradiancia, incluso en algunos casos las plantas dejan de reproducirse (Poorter et al., 2019). Con irradiancias menores del 20% *Adesmia volckmannii* mostró una menor proporción de plantas con estructuras reproductivas. Esto podría asociarse en parte con la menor producción de espinas, a partir de las cuales surgen las flores en esta especie (Ulibarri, 1987).

Al contrario de las especies arbustivas evaluadas, *Poa ligularis* no varió su biomasa total con los distintos niveles de irradiancia. Sin embargo, mostró una tendencia a acumular una mayor biomasa total a fines de la primera y, más marcadamente, a fines de la segunda temporada de crecimiento al 100% de irradiancia, en la cual, además, presentó un mayor número de estructuras reproductivas, lo cual sugiere una reducción de su productividad a irradiancias menores. Dicha reducción de la productividad podría deberse, en parte, por la no diferenciación en el área foliar específica entre plantas sometidas a distintos niveles de irradiancia hacia fines de la segunda temporada de crecimiento. En cuanto a la asignación de biomasa, la mayor proporción de biomasa en hojas y la menor en raíz al 20% de irradiancia, en los momentos donde se detectaron diferencias, sigue lo esperado según la teoría del equilibrio funcional (Brouwer, 1962). En Patagonia, se ha estudiado la respuesta de algunas gramíneas perennes a distintas irradiancias en plantaciones de pino ponderosa, con la finalidad de evaluar la posibilidad del desarrollo de sistemas silvopastoriles. En *Festuca palleescens* también se registran cambios en su asignación de biomasa, con mayor proporción aérea a bajas irradiancias (Fernández et al., 2004) y una tendencia a menor crecimiento bajo doseles con coberturas mayores al 80% (Fernández et al., 2006a) mientras que *Pappostipa speciosa* no presenta incrementos en su crecimiento relativo bajo doseles con coberturas mayores al 70% (Fernandez et al., 2002). La tolerancia de *Festuca palleescens* a bajos niveles de irradiancia podría deberse a cambios en su arquitectura; las hojas tienden a presentar ángulos mayores a menores irradiancias, logrando una intercepción más efectiva de la radiación directa en horas del mediodía, cuando los niveles de radiación son los mayores (Fernández et al., 2004). *Festuca palleescens* muestra además un ligero incremento en la tasa de asimilación máxima y eficiencia del uso de la luz en hojas creciendo a la sombra (Fernández et al., 2006b). Evaluar estos caracteres en *Poa ligularis* podría ayudar a explicar las respuestas observadas en este trabajo. Asimismo, la curva de respuesta fotosintética a la radiación no presenta diferencias ni en *Festuca palleescens* ni en *Pappostipa speciosa* (Fernández et al., 2002, 2006b), lo que indica que estas especies podrían aprovechar los pulsos de radiación que llegan a través de aperturas en el dosel, pero que esta falta de plasticidad no les permite tolerar altas coberturas de dosel (Fernandez et al., 2006b). Lo anterior también podría ocurrir en *Poa ligularis*.

Ante una reducción de la irradiancia, la tasa de crecimiento relativo suele sufrir una fuerte disminución debido a una caída de la tasa de asimilación neta (Di Benedetto & Tognetti 2016). Dado que la respuesta inmediata de las tres especies analizadas a la disminución de la radiación solar al 20% de irradiancia fue un incremento del área foliar específica y de la razón de área foliar, no se detectó una disminución abrupta de la tasa de crecimiento relativo ya que estos incrementos, junto con la mayor proporción de hojas detectada en algunos casos, podrían haber contribuido a maximizar la captura de luz (Poorter et al., 2019). Sin embargo, la tasa de crecimiento relativo, en general, tendió a ser mayor en las plantas creciendo a irradiancias del 60 y 100%, y mostró un patrón similar al de la tasa de asimilación neta, tal como se ha observado en otros trabajos (Di Benedetto et al., 2015; Iralu & Upadhaya, 2018).

Estas respuestas, sumadas a que las plantas sometidas al 60% de irradiancia mostraron, en general, una respuesta similar a las plantas sometidas al 100% de irradiancia, sugieren que las especies evaluadas presentan cierta tolerancia a la sombra. Analizar la respuesta de estas especies a otros niveles de irradiancia, así como la de otras especies de la comunidad natural aportaría información útil para definir con mayor precisión los niveles de radiación solar a mantener en las plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia que permita la persistencia de especies de la comunidad natural.

Este estudio aporta información sobre la respuesta a distintos niveles de irradiancia de tres especies características de la estepa Patagónica donde se establecen las plantaciones de pino ponderosa, la cual es relevante para establecer pautas de manejo silvícola de las plantaciones que permitan su persistencia y crecimiento. El manejo de la plantación debe estar orientado principalmente al manejo de la luz; las tres especies analizadas mostraron que su productividad no se ve afectada por irradiancias del 60%. Sin embargo, en el caso de *Poa ligularis* se observó una tendencia a que reduciría su productividad a partir de dicho valor. Con el manejo de las densidades de plantación, mediante podas y raleos, se podría alcanzar una heterogeneidad lumínica donde se mantengan niveles de irradiancia en un rango que permita el desarrollo de estas especies. Debe incorporarse también el manejo de los residuos forestales generados por estas intervenciones silvícolas, y la hojarasca que cae de los árboles, ya que pueden sombrear la vegetación si se depositan sobre ella. Mantener estas especies bajo el dosel arbóreo es muy importante ya que representan elementos claves de la comunidad natural, ya sea por su predominancia en cobertura así como las funciones ecológicas que cumplen. Además, manteniendo las condiciones apropiadas para el desarrollo de estas especies se contribuiría a la persistencia de otras especies vegetales con requerimientos similares y de otros taxones que se benefician de la vegetación al utilizarla como alimento y refugio.

CONCLUSIONES

Las especies vegetales contribuyen de manera diferente a las funciones de los ecosistemas (e.g., constituyendo el alimento o el refugio de otras especies, contribuyendo a procesos como el ciclado de nutrientes, etc), por lo tanto, la persistencia y el desarrollo de distintas especies bajo el dosel de plantaciones forestales es relevante. Este estudio demuestra que tres especies características de la comunidad natural de la estepa patagónica responden a la reducción de la radiación solar logrando mantener sus niveles de productividad hasta ciertos niveles de irradiancia. Mientras que *Berberis microphylla* y *Adesmia volckmannii* mantienen su productividad al 60% de irradiancia, *Adesmia volckmannii*, además, tiende a aumentarla. Por su parte, *Poa ligularis* tiende a disminuir su productividad a partir del 60% de irradiancia. Además, las tres especies responden a la reducción de la irradiancia con un aumento en caracteres que le permitirían maximizar la captura de luz, como son el área foliar específica, la razón de área foliar, y en algunos casos la fracción de hojas. Estos resultados sugieren que

las tres especies analizadas presentan cierta tolerancia a la sombra que las favorecería para desarrollarse bajo diferentes niveles de cobertura del dosel de plantaciones forestales. Por lo tanto, el manejo de las plantaciones forestales debe focalizarse en el manejo de la luz, logrando alcanzar una heterogeneidad lumínica que permita el desarrollo de las distintas especies. Finalmente, evaluar como responden otras especies que habitan en la estepa patagónica a la disminución de la radiación solar, e incluir niveles de irradiancia intermedios entre el 60 y el 20%, aportaría información relevante para definir con mayor precisión los niveles de radiación que deberían mantenerse en las plantaciones forestales para favorecer la persistencia y el desarrollo de distintas especies de la comunidad natural.

REFERENCIAS

- Arena, M. E., Postemsky, P., & Curvetto, N. R. (2012). Accumulation patterns of phenolic compounds during fruit growth and ripening of *Berberis buxifolia*, a native Patagonian species. *New Zealand Journal of Botany*, *50*, 15–28.
- Ares, J. O., Beeskow, A. M., Bertiller, M. B., Rostagno, C. M., Irisarri, M. P., Anchorena, J., Defossé, G. E., & Merino, C. A. (1990). Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia, Argentina. En A. Breymer (Ed.), *Managed Grasslands, Regional Studies* (pp. 149-175). Amsterdam: Elsevier.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*, 1–48.
- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecologia Austral*, *8*, 191–199.
- Brouwer, R. (1962). Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, *10*, 399–408.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*, 59–67.
- Cardoso, M. B., Ladio, A. H., Dutrus, S. M., & Lozada, M. (2015). Preference and calorific value of fuelwood species in rural populations in northwestern Patagonia. *Biomass and Bioenergy*, *81*, 514–520.
- Chamorro, M. F., Ladio, A., & Molares, S. (2019b). Patagonian Berries. An ethnobotanical approach to exploration of their nutraceutical potential. En J. L. Martínez, A. Muñoz-Acevedo, & M. Rai (Eds.), *Ethnobotany: local knowledge and traditions* (pp. 50–69). Boca Raton: CRC Press.
- Chamorro, M. F., Reiner, G., Theoduloz, C., Ladio, A., Schmeda-Hirschmann, G., Gómez-Alonso, S., & Jiménez-Aspee, F. (2019a). Polyphenol composition and (bio)activity of

- Berberis* species and wild strawberry from the Argentinean Patagonia. *Molecules*, *24*, 1–24.
- Cummings, J., & Reid, N. (2008). Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodiversity and Conservation*, *17*, 1187–1211.
- Defossé, G. E., Bertiller, M. B., & Ares, J. O. (1990). Above-ground phytomass dynamics in a grassland steppe of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, *43*, 157–160.
- Benedetto, A., Galmarini, C., & Tognetti, J. (2015). Exogenous Cytokinin Promotes *Epipremnum aureum* L. Growth through Enhanced Dry Weight Assimilation rather than through Changes in Partitioning. *American Journal of Experimental Agriculture*, *5*, 419–434.
- Di Benedetto, A., & Tognetti, J. (2016). Técnicas de análisis de crecimiento de plantas: su aplicación a cultivos intensivos. *Ria*, *42*, 258–282.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2018). InfoStat. *Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina*. <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J. A., Macchiavelli, R., & Casanoves, F. (2017). *Modelos Lineales Mixtos Aplicaciones en InfoStat*. Córdoba: Grupo Infostat.
- Evans, J. R., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, *24*, 755–767.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., Dalla Salda, G., & Schlichter, T. M. (2002). Silvopastoral systems in northwestern Patagonia I: growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems*, *55*, 27–35.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2004). Shade acclimation in the forage grass *Festuca Pallescens*: Biomass allocation and foliage orientation. *Agroforestry Systems*, *60*, 159–166.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2006a). Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, part 1: Positive balance between competition and facilitation. *Agroforestry Systems*, *66*, 259–269.
- Fernández, M. E., Gyenge, J. E., & Schlichter, T. M. (2006b). Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, Part 2: Parameterization of models of stomatal conductance and leaf photosynthesis. *Agroforestry Systems*, *66*, 271–280.
- Flores, J., & Jurado, E. (2003). Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *Journal of Vegetation Science*, *14*, 911–916.
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V., Ciari, G., Salomone, J. M., Massara, V., Martínez, G. G., & Maestre, F. T. (2017). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, *29*, 210–218.

- Gittins, C., Busso, C., Becker, G., Ghermandi, L., & Siffredi, G. (2010). Defoliation frequency affects morphophysiological traits in the bunchgrass *Poa ligularis*. *Phyton*, 79, 55–68.
- Golluscio, R. A., Faigón, A., & Tanke, M. (2006). Spatial distribution of roots and nodules, and $\delta^{15}\text{N}$ evidence of nitrogen fixation in *Adesmia volckmannii*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of Arid Environments*, 67, 328–335.
- Golluscio, R. A., Irueta, R., & Cipriotti, P. A. (2014). The elusive quantification of nitrogen fixation in xeric shrubs: The case of *Adesmia volckmannii*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of Arid Environments*, 111, 22–26.
- Hoffmann, W. A., & Poorter, H. (2002). Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany*, 90, 37–42.
- Iralu, V., & Upadhaya, K. (2018). Relative growth rate, biomass partitioning and nutrient allocation in seedlings of two threatened trees grown under different light conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 450–459.
- Landrum, L. R. (1999). Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and Adjacent Southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86, 793–834.
- Liu, Y., Dawson, W., Prati, D., Haeuser, E., Feng, Y., & Van Kleunen, M. (2016). Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded? *Annals of Botany*, 118, 1329–1336.
- Logna, P. A. (2017). Efectos del viento sobre las relaciones hídricas, arquitectura hidráulica y propiedades mecánicas de arbustos patagónicos. *Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina*.
- Ochoa, J. J., Moncunill, E. L. N., Puntieri, J. G., Güenuleo, B. S., Stefe, S. E., Cardozo, M. L., Neranzi Barriga, F., Martínez, E. E., Torrego, S., & Naon, S. (2019). Saberes locales y frutos comestibles de plantas nativas en la Comarca Andina Del Paralelo 42° (Patagonia, Argentina). *Ethnoscintia*, 4, 1–9.
- Oliva, G., García, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., & Gaitán, J. (2017). *Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extra andina*. Trelew: INTA Centro Regional Patagonia Sur.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40–63.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., De Vos, a. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Peri, P. L., Arena, M., Martínez Pastur, G., & Lencinas, M. V. (2011). Photosynthetic response to different light intensities, water status and leaf age of two *Berberis* species

- (Berberidaceae) of Patagonian steppe, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 75, 1218–1222.
- Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. (2004). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer. <https://doi.org/10.1007/b98882>
- Pons, T. L. (1977). An ecophysiological study in the field layer of ash coppice II experiments with *Geum urbanum* and *Cirsium palustre* in different light intensities. *Acta Botanica Neerlandica*, 26, 29–42.
- Poorter, H., & Garnier, E. (1996). Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1343–1351.
- Poorter, H., & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: A quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27, 595–607.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Ntagkas, N., Siebenkäs, A., Mäenpää, M., Matsubara, S., & Pons, T. L. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223, 1073–1105.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. (3.5.2). <https://www.r-project.org>
- Rueden, C., Dietz, C., Horn, M., Schindelin, J., Northan, B., Berthold, M. & Eliceiri, K. (2016). ImageJ Ops [Software].
- Soriano, A. (1956). Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10, 323–348.
- Sultan E. S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, 5, 537–542.
- Ulibarri, E. A. (1987). Las especies de *Adesmia* de la serie Microphyllae (Leguminosae-Papilionoideae). *Darwiniana*, 27, 315–388.
- Valladares, F., Aranda, I., & Sánchez-Gómez, D. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. En F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 335–369). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237–257.
- van Rensburg, T. , & Mill, G. (2010). Biodiversity conservation in managed landscapes. En J. Lovett & D. Ockwell (Eds.), *A handbook of environmental management* (p. 44). London: Edward Elgar.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F., & Marañón, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En

F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 191–227). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A.

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.

CAPÍTULO 4

Respuesta de la comunidad vegetal al manejo de residuos forestales en plantaciones de *Pinus ponderosa*



INTRODUCCIÓN

Alcanzar un equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad es un objetivo cada vez más buscado en las plantaciones forestales, ya que la biodiversidad favorece la estabilidad de las plantaciones al tiempo que contribuye al mantenimiento de la estructura y las funciones de las comunidades naturales en las que se foresta (Carnus et al., 2006; Mori et al., 2013). La poda y el raleo son prácticas silvícolas que incrementan la disponibilidad de recursos como la luz y la humedad, promoviendo el desarrollo del estrato herbáceo-arbustivo (Sonohat et al., 2004; Cummings & Reid, 2008). Estas prácticas mejoran la calidad de la madera, ya que limitan el desarrollo de nudos y favorecen el incremento en diámetro del tronco (Daniel et al., 1979). Sin embargo, los residuos forestales generados por estas prácticas usualmente se dejan sobre el suelo, donde pueden impedir el normal crecimiento de la vegetación al sombrearla y cubrirla (Metlen et al., 2004; Kane et al., 2010), y además crean una capa de combustible que puede incrementar el riesgo y la intensidad del fuego (Agee & Skinner, 2005), con el consecuente daño para la vegetación. Por lo tanto, el manejo de los residuos forestales podría contribuir a conservar la biodiversidad en las plantaciones forestales.

Los tratamientos de reducción de residuos más utilizados incluyen la quema prescrita y el triturado. La quema prescrita consiste en la aplicación planificada de fuego bajo condiciones controladas. El triturado consiste en la reducción del tamaño del material leñoso, vivo o muerto, y su concentración en una capa densa sobre el suelo forestal. Los tratamientos mecánicos como el triturado deben ser considerados cuando la aplicación de quemas es peligroso, por ejemplo cerca de pueblos y otros asentamientos, o en combinación con quemas prescritas (Busse et al., 2005; Kane et al., 2010; Quinn-Davidson & Varner, 2011; Defossé et al., 2015a).

El manejo de los residuos forestales puede tener diferentes efectos en la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo. El raleo seguido de quemas prescritas usualmente resulta en un incremento inmediato de la riqueza de especies, con una alta proporción de exóticas, y en una disminución de la cobertura vegetal (Collins et al., 2007; Kane et al., 2010; Abella & Springer, 2015). Si bien el triturado genera una capa densa de combustible en el suelo forestal que puede actuar como una barrera para la germinación y el desarrollo de la vegetación (Kane et al., 2010), los pastos y las hierbas usualmente recuperan su cobertura luego del triturado (Fornwalt et al., 2017). Manejos de residuos subsecuentes, como quemas prescritas, pueden favorecer el establecimiento de especies al liberar recursos y espacio mediante la exposición del suelo mineral (Kane et al., 2010). Sin embargo, el tiempo de residencia del fuego y la profundidad de llama pueden incrementarse debido a la densidad de la capa de combustible (Reiner et al., 2009), incrementando la temperatura del suelo, con el consecuente daño a los organismos del suelo (Busse et al., 2005). Por lo tanto, la elección de la técnica más apropiada para el manejo de los residuos debe basarse en la integridad del ecosistema (Agee & Skinner, 2005).

Las características de la vegetación natural de un ambiente y su condición antes del manejo de los residuos forestales puede ser condicionante de la respuesta de la vegetación luego de su implementación (Dodson et al., 2008). En el caso de la estepa Patagónica, el fuego es un disturbio importante para la estructura y las funciones de las comunidades vegetales (Veblen et al., 2003; Ghermandi et al., 2004; Defossé et al., 2015b). Los incendios naturales en esta región usualmente ocurren durante la estación seca, desde octubre a abril, especialmente entre enero y marzo (Oddi & Ghermandi, 2016). Además, se estima que los incendios ocurren cada nueve años a escala de paisaje y cada 11 a 24 años a escala de comunidad (Oddi & Ghermandi, 2015). Muchas especies de esta región son rebrotantes y otras forman bancos de semillas persistentes, lo cual favorece su capacidad de resiliencia ante el fuego (Ghermandi et al., 2004). Podría esperarse entonces que la comunidad vegetal natural responda mediante el rebrote y la germinación desde el banco de semillas a la implementación de quemas prescriptas y triturado en las plantaciones forestales. Sin embargo, la comunidad natural se encuentra modificada por las plantaciones forestales, las cuales generalmente reducen su riqueza y abundancia, y modifican su estructura en magnitudes que dependen del contexto ecológico y de la estructura forestal que se logre con el manejo forestal (Raffaele & Schlichter, 2000; Rusch et al., 2004; Lantschner et al., 2008; Paritsis & Aizen, 2008; Orellana & Raffaele, 2012; Dezzotti et al., 2019, *Ver Capítulo 2*). Además, la estepa patagónica presenta distintos niveles de deterioro estructural debido a que ha estado sometida a sobrepastoreo desde la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX (Soriano, 1952; Gaitán et al., 2017, Oliva et al., 2017). El principal cambio que ha producido la actividad ganadera fue la disminución de la cobertura vegetal de gramíneas palatables (Defossé et al., 1990; Gaitán et al., 2017). Además, el sobrepastoreo ha provocado la disminución de la riqueza de especies, el reemplazo de especies dentro y entre grupos funcionales, y el incremento de la proporción de suelo desnudo, lo cual ha resultado en distintos estados y transiciones de las comunidades vegetales (Bertiller & Bisigato 1998). Por lo tanto, si la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo en las plantaciones forestales ya se encuentra alterada respecto a su condición prístina, la adición de fuego o el triturado podría resultar en diferentes comunidades.

La estepa Patagónica tiene una alta biodiversidad que se encuentra poco representada en áreas protegidas (Chehébar et al., 2013). Por lo tanto, favorecer la persistencia y el desarrollo de las especies vegetales bajo el dosel de las plantaciones forestales es una importante contribución para la conservación de la biodiversidad. Debido a que las plantaciones con pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson) en Patagonia se encuentran en su primera rotación y los residuos forestales son comúnmente apilados en montículos o escolleras sobre el suelo forestal, el conocimiento sobre el efecto de distintos tratamientos de reducción de residuos sobre los regímenes de fuego y la comunidad vegetal es aún escaso. Sin embargo, ese conocimiento es necesario para definir pautas para la continuidad de la implementación de tratamientos de reducción de residuos en las plantaciones forestales en Patagonia. Este capítulo, por tanto, se orienta a evaluar los efectos de dicha

implementación en la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo de las plantaciones forestales en el noroeste del Chubut.

Pregunta de investigación

¿Cuál es la respuesta temprana de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo en plantaciones de pino ponderosa del noroeste de Chubut a tratamientos de reducción de los residuos generados por las prácticas silvícolas de poda y raleo?

Los tratamientos de residuos considerados fueron la práctica tradicional de apilado de residuos sobre el suelo forestal (escolleras o montículos), considerado como tratamiento control, y los tres tratamientos de reducción de residuos más recomendados: triturado, quema prescripta, y triturado seguido por quema prescripta.

Hipótesis

La reducción de residuos forestales mediante la implementación de técnicas de triturado y quemas prescriptas favorece el desarrollo de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo al liberar espacio y recursos. Mientras que la recuperación de la riqueza de especies sucede en etapas iniciales y el origen de las mismas varía de acuerdo al tratamiento implementado, la recuperación de la abundancia de las especies requiere de más tiempo, el cual varía según el hábito-duración de las especies, y depende de la composición y la estructura del estrato herbáceo-arbustivo previa y de la técnica de reducción de residuos implementada.

Predicciones

- La riqueza de especies vegetales disminuirá inmediatamente luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos y se recuperará luego de un año.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la proporción de especies exóticas será mayor en los tratamientos que involucren fuego.
- La abundancia de especies vegetales disminuirá inmediatamente luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos y requerirá más de un año para recuperarse.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la abundancia de hierbas y gramíneas se recuperará antes que la de arbustos.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la composición de especies variará entre sitios y tratamientos de residuos en función de las condiciones propias de los sitios, su historia de uso y la estructura forestal de sus plantaciones.
- Luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, la cobertura de suelo desnudo aumentará y la de residuos disminuirá en los tratamientos que involucren fuego.

Objetivos específicos

- 1) Analizar la evolución de la riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies de la comunidad vegetal durante los primeros tres años luego de la reducción de los residuos forestales, en distintos sitios con plantaciones forestales del noroeste de Chubut.
- 2) Evaluar la riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies y la composición específica de la comunidad vegetal en los tratamientos de residuos luego de tres años de la reducción de los residuos, comparado con la comunidad natural.
- 3) Determinar si la respuesta de la comunidad vegetal es similar entre tratamientos de residuos en sitios que presentan diferentes condiciones de sitio.
- 4) Analizar cómo varía la cobertura de residuos y de suelo desnudo entre tratamientos de residuos luego de la reducción de los mismos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina (**Figura 4.1**). Fitogeográficamente corresponde a los distritos Subandino y Occidental de la provincia Patagónica (Soriano, 1956; Cabrera, 1971; Leon et al., 1998). El distrito Subandino se caracteriza por una estepa gramínea de *Festuca pallezensis*. A lo largo de un gradiente de oeste a este de disminución de la precipitación, esta vegetación es gradualmente reemplazada por una estepa gramíneo-arbustiva, la cual caracteriza al distrito Occidental, donde dominan gramíneas de los géneros *Festuca*, *Bromus*, *Hordeum*, y *Pappostipa* y los arbustos *Azorella prolifera* (Cav.) G. M. Plunket & A. N. Nicolas, *Adesmia volckmannii* Phil. y *Berberis microphylla* G. Forst (Bertiller et al., 1995). Con una cobertura vegetal del 25 a 50%, las comunidades vegetales presentes en la actualidad en la región representan diferentes estados de degradación causados por el impacto del sobrepastoreo ocurrido desde la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX (Soriano, 1952; Defossé & Robberecht, 1987, Gaitán et al., 2017). Por este motivo, se las denomina “comunidad natural” de aquí en adelante. El clima es Templado-Mediterráneo; los veranos son cálidos y secos, y los inviernos fríos y húmedos (Köppen & Geiger, 1936). El pino ponderosa se planta en el área que recibe entre 700 mm de precipitación anual al oeste y 300 mm al este (Bava et al., 2016). Originalmente, las plantaciones se establecieron en bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.Serm. & Bizzarri, en donde la precipitación alcanza los 1.500 mm, pero el reemplazo de bosques nativos por coníferas exóticas actualmente está restringido (Leyes 26331/07 y 27487/18).

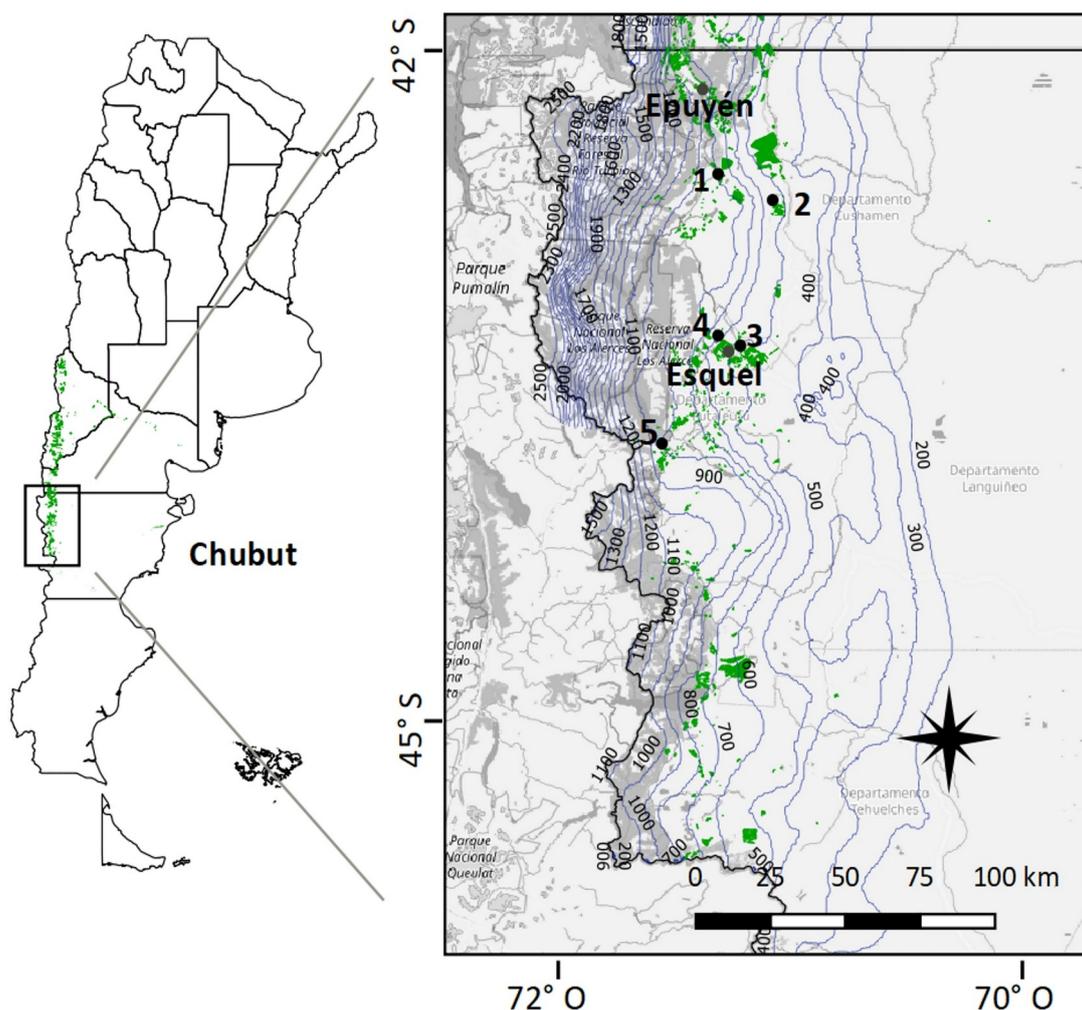


Figura 4.1 Ubicación de las plantaciones de pino ponderosa en el noroeste de Chubut (verde), y de los cinco sitios de estudio. El bosque andino-patagónico se indica en gris oscuro y la estepa patagónica en gris claro. Las líneas representan las isohietas anuales.

Sitios de estudio, diseño experimental y tratamientos de residuos

Dentro del área de estudio se seleccionaron cinco rodales con plantaciones de pino ponderosa, cuatro de ellos localizados en la estepa y uno en un área correspondiente a bosque nativo. En cada uno de los rodales se realizó una descripción de su estructura forestal, manejo silvícola y de las características e historia de uso del sitio, a partir de observaciones y de información brindada por los técnicos y propietarios de las plantaciones. Además, se obtuvieron datos de precipitación de cada sitio a partir de la plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017). La biomasa inicial de los residuos generados por las prácticas de poda y raleo previamente realizadas se obtuvo mediante la medición del peso seco de la biomasa presente en el suelo forestal en 10 parcelas de 1 m² (Lederer et al., 2018). Para caracterizar la estructura forestal, se estableció una parcela circular de 400 m² en cada rodal. Se obtuvo el diámetro de cada árbol a la altura del pecho (1,3 m), y la altura de inicio

de copa verde y total en cuatro árboles. Con los datos obtenidos se calcularon variables de la estructura forestal.

En cada plantación, se delimitó un área de una hectárea para establecer un diseño completamente aleatorio, el cual consistió en 16 parcelas (144 m² cada una). Se asignó una repetición de cada tratamiento de residuo a cada parcela, obteniendo un total de cuatro repeticiones para cada uno de los cuatro tratamientos de residuos. En las cuatro plantaciones localizadas en la estepa, se delimitó un área adyacente de 1 ha con vegetación natural, en la cual se seleccionaron cuatro parcelas de 144 m² para evaluar la comunidad natural (**Figura 4.2**).

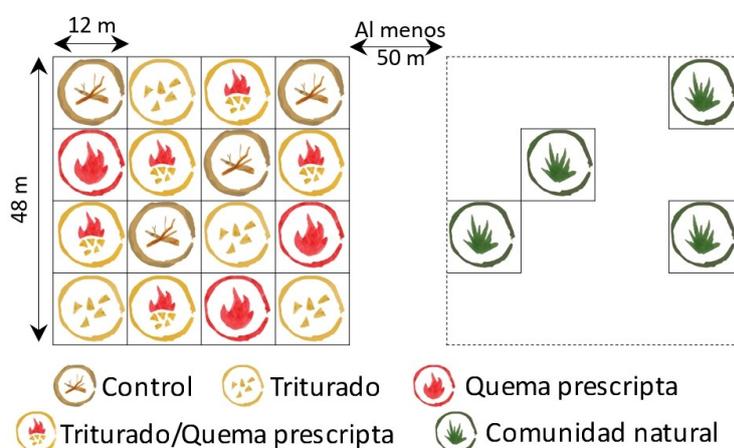


Figura 4.2 Esquema del diseño original representando a la izquierda las cuatro repeticiones por tratamiento de residuo en la plantación, y a la derecha las cuatro repeticiones de la comunidad natural.

Se implementaron cuatro tratamientos de residuos: la práctica tradicional de apilado de residuos en el suelo forestal (CONTROL) y tres tratamientos de reducción de residuos, triturado (TRIT), quema prescrita (QP) y triturado seguido por quema prescrita (TRIT/QP) (**Figura 4.3**). El área adyacente con vegetación de la comunidad natural se consideró la condición de referencia del ecosistema natural (COM-NAT). El triturado se implementó en invierno, entre julio y octubre, usando un tractor al cual se le acopló un cabezal con cuchillas para triturar. La quema prescrita se implementó en primavera, entre octubre y noviembre, luego de la estación húmeda, tanto en las parcelas de QP como en las de TRIT/QP, mediante la técnica de fuego en retroceso.

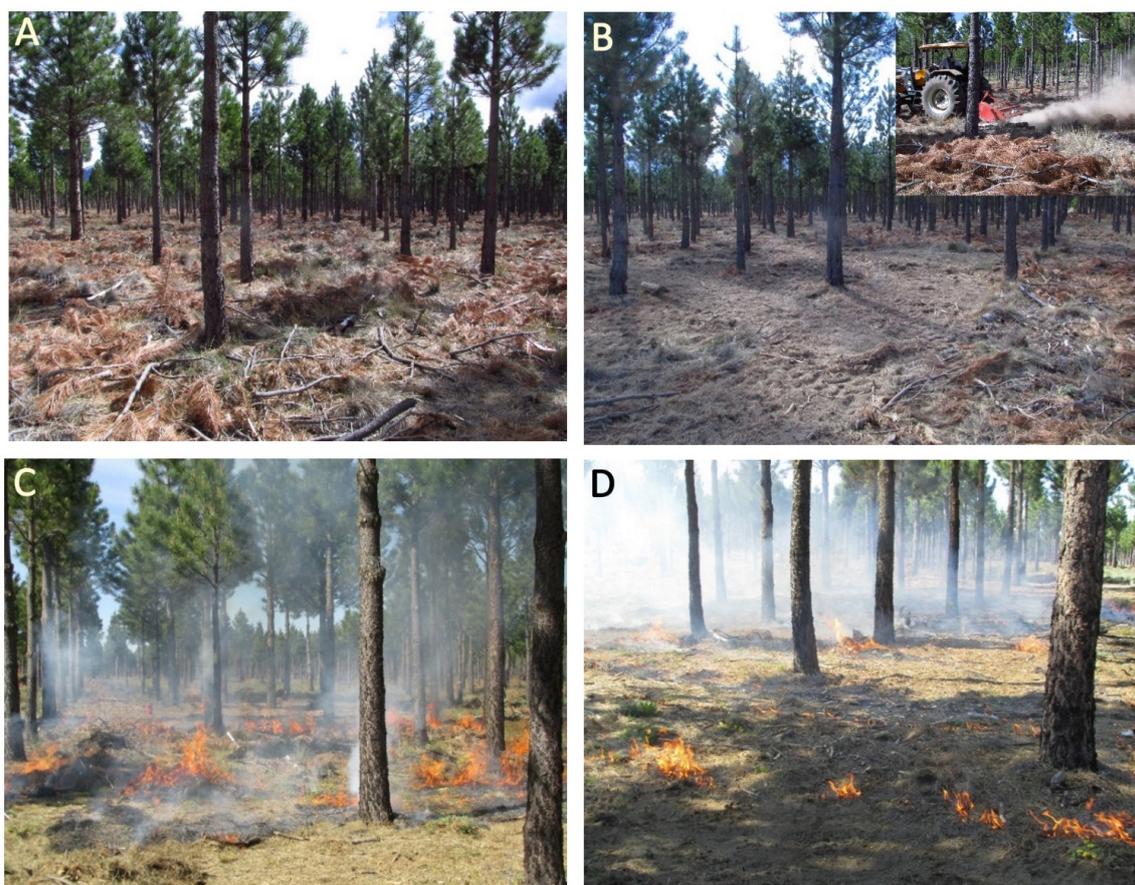


Figura 4.3 Imágenes de los tratamientos de residuos: Residuos apilados sobre el suelo (A), triturado (B), quema prescrita (C), y triturado más quema prescrita (D).

Las fechas en las cuales se implementaron los tratamientos variaron debido a que se realizaron cuando las condiciones meteorológicas fueron las apropiadas y a la adición de nuevos sitios de estudio en años subsecuentes (**Tabla 4.1**). El muestreo de la vegetación comenzó el mismo año en que se implementaron los tratamientos de reducción en algunos sitios y al año siguiente en otros. En algunos sitios no fue posible realizar las quemas en todas las repeticiones debido a que las condiciones meteorológicas limitaron el tiempo de quema; por lo tanto, algunos sitios tienen menos de cuatro repeticiones en los tratamientos de QP y TRIT/QP. Además, algunas parcelas sufrieron alteraciones luego de la implementación de los tratamientos, como la introducción de maquinaria y prácticas forestales que no eran parte de este ensayo, con lo cual no fueron consideradas en mediciones subsecuentes. En el tercer año, todas las parcelas CONTROL del sitio 3 sufrieron alteraciones. Sin embargo, ya que la variación detectada entre el primer y segundo año en dichas parcelas fue mínima, para el tercer año se utilizaron los datos del segundo año.

Tabla 4.1 Detalle de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos, muestreos de vegetación, y repeticiones por tratamiento en cada sitio de estudio. Los tratamientos de residuos son: residuos apilados sobre el suelo (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), y triturado más quema prescrita (TRIT/QP).

Sitio	Implementación de los tratamientos		Primer muestro (año)	Número de muestreos (años)	Repeticiones por tratamiento
	Triturado	Quema prescrita			
1	29 sep 2016	22 nov 2016	2016	3	4 CONTROL – 4 TRIT – 2 QP – 2 TRIT/QP
2	2 oct 2017	14 nov 2017	2017	2	4 CONTROL – 4 TRIT – 3 QP – 3 TRIT/QP
3	18 sep 2014	28 oct 2015	2015	3	4 CONTROL – 4 TRIT (primer y segundo año) / TRIT (tercer año) – 4 QP – 2 TRIT/QP
4	16 sep 2014	7 oct 2014	2015	3	4 CONTROL – 4 TRIT – 4 QP – 4 TRIT/QP
5	4 jul 2014	3 oct 2014	2015	3	4 CONTROL – 4 TRIT – 4 QP – 4 TRIT/QP

Muestreo y clasificación de la vegetación

Para muestrear la vegetación se estableció una parcela permanente de 4 m² (2 x 2 m) en el centro de cada parcela en cada sitio, en la cual se registró la composición de plantas vasculares y se estimó la abundancia de cada especie como porcentaje de cobertura aérea. La vegetación se muestreó por tres años consecutivos en todas las parcelas de los tratamientos de residuos y una vez en las parcelas de comunidad natural. Para obtener una mejor caracterización de la comunidad vegetal, también se registró la composición de especies de cada parcela hasta un metro del borde, el cual se dejó como zona buffer para evitar el área de contacto entre diferentes tratamientos (100 m² por parcela). Las especies que no se identificaron en el campo se herborizaron e identificaron en laboratorio de acuerdo a Correa (1969-1999) y Zuloaga et al. (2019). Asimismo, en las mismas parcelas de 4 m² se estimó el porcentaje de cobertura de residuos, clasificados en conos y ramas, y hojarasca (incluye las ramas pequeñas trituradas en los tratamientos de TRIT y TRIT/QP), y de suelo desnudo.

Las especies de plantas vasculares se clasificaron según su origen en nativas y exóticas, y según su hábito-duración en árboles, arbustos (incluyen sub-arbustos), hierbas perennes, gramíneas perennes, hierbas anuales (incluye a las bienales) y gramíneas anuales, de acuerdo a Zuloaga et al. (2019). Se obtuvo la riqueza y la abundancia absoluta total, y por cada grupo según su origen y hábito-duración, para cada parcela permanente de 4 m². Cada una de estas variables se utilizó como variable respuesta. Las especies no identificadas se consideraron únicamente para la variable respuesta abundancia total.

Análisis estadísticos

Respuesta de la riqueza y la abundancia de la vegetación durante los primeros tres años luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos

Debido a condiciones sitio-específicas y diferencias en la implementación de los tratamientos entre los sitios, primero se analizó cada sitio independientemente de los demás. Para comparar la respuesta de la riqueza y la abundancia total, por origen y por hábito-duración entre tratamientos de residuos y tiempo desde la implementación, se utilizaron modelos lineales mixtos. Se usó un diseño factorial (4 x 3); se trataron los factores “tratamiento de residuos” (con cuatro niveles: CONTROL, TRIT, QP, y TRIT/QP) y “año” (con tres niveles: primero, segundo, y tercero) como efectos fijos y las parcelas como efecto aleatorio. Las parcelas se correlacionaron mediante el modelo autorregresivo de orden uno. El supuesto de normalidad se evaluó mediante la prueba de Shapiro-Wilk y el de homocedasticidad mediante el análisis de los residuales. Cuando se detectó heterocedasticidad, se corrió un segundo modelo incluyéndola. Ambos modelos se compararon y cuando $p < 0,05$ se seleccionó aquel con menor valor de Akaike (AIC) o sino el modelo más simple. Cuando se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$), se aplicó el contraste de LSD-Fisher. No se realizaron análisis estadísticos para aquellas variables que presentaron menos de dos especies o menos de 1% de cobertura en todos los tratamientos, ya que de detectarse diferencias entre tratamientos no serían biológicamente significativas. Para realizar estos análisis se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). InfoStat implementa una interface con la plataforma R (R Core Team, 2018) para la estimación de modelos lineales mixtos mediante las funciones `gls` y `lme` de la librería Non-linear Mixed-Effects Models (Pinheiro & Bates, 2004; Di Rienzo et al., 2017).

Respuesta de la riqueza, la abundancia y la composición específica a los tratamientos de residuos comparados con la comunidad natural

Para comparar las mismas variables entre tratamientos de residuos y la comunidad natural, se utilizaron los datos del último año de muestreo y se realizaron análisis de la varianza (ANOVAs). Se modeló el factor “tratamiento de residuos y comunidad natural” (con cinco niveles: CONTROL, TRIT, QP, TRIT/QP y COM-NAT) como un efecto fijo. El supuesto de normalidad se evaluó mediante la prueba de Shapiro-Wilks y la homocedasticidad mediante el análisis de los residuales. Cuando se detectaron diferencias significativas ($p < 0,05$), se aplicó el contraste de LSD-Fisher. Como se mencionó para los análisis previos, no se realizaron análisis estadísticos para aquellas variables que presentaron menos de dos especies o menos de 1% de cobertura en todos los tratamientos, ya que de detectarse diferencias entre tratamientos no serían biológicamente significativas. Para realizar estos análisis se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). Para evaluar la similitud composicional de especies entre tratamientos de residuos y la comunidad natural para el último año de muestreo se utilizaron los índices de Jaccard y Bray-Curtis a nivel de sitio. Estos índices, ampliamente utilizados, se basan en distintos aspectos de las comunidades a

comparar; mientras Jaccard se basa en la presencia o ausencia de especies (Jaccard, 1900), Bray-Curtis toma en consideración la abundancia absoluta de las especies (Bray & Curtis, 1957). Por lo tanto, ambos índices brindan información complementaria sobre la similitud entre comunidades. Su cálculo se realiza mediante las siguientes fórmulas:

$$\text{Índice Jaccard} = R_{12}/(R_1+R_2-R_{12}) \quad [1]$$

$$\text{índice Bray-Curtis} = 1-(\sum_{i=1}^R |A_{i1} - A_{i2}|)/(\sum_{i=1}^R (A_{i1} + A_{i2})) \quad [2]$$

donde:

R: número de especies

1 y 2: representan a cada uno de los ensambles

A: abundancia absoluta

i: especie

Se estimaron ambos índices mediante la función `vegdist` de la librería `Vegan` (Oksanen et al., 2018) en el software R version 3.5.2 (R Core Team, 2018).

Patrones en la respuesta de la vegetación a los tratamientos de residuos a tres años de su implementación

Para evaluar los patrones de respuesta de la vegetación entre los tratamientos de residuos y la comunidad natural en función de los sitios, se describieron los patrones de respuesta de la riqueza y la abundancia observados para el último año de muestreo. Para comparar la similitud de la comunidad vegetal, se realizó un análisis de la varianza multivariado permutacional usando matrices de distancia (PERMANOVA). Se utilizó la distancia de Bray, basada en la abundancia de especies a nivel de parcela del último año de muestreo. Los factores fueron “tratamiento de residuos y comunidad natural” (con cinco niveles: CONTROL, TRIT, QP, TRIT/QP y COM-NAT) y “sitio” (con cinco niveles: sitio 1, sitio 2, sitio 3, sitio 4 y sitio 5). Se incluyó una variable dummy para poder incluir en el análisis las parcelas con abundancia igual a cero. Las variables dummy son útiles tanto para incluir parcelas con abundancia igual a cero, como para representar la similitud entre parcelas con baja abundancia (Clarke et al., 2006). Para visualizar los resultados, se representaron los datos de la comunidad vegetal gráficamente en un espacio de ordenación utilizando el escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) basado en la abundancia de especies con la distancia de Bray, mediante la combinación de los niveles de los factores, obteniéndose un gráfico de interacción. Para correlacionar la respuesta de la vegetación con los tratamientos de residuos en cada sitio con algunas variables explicativas, se corrió un análisis de redundancia (RDA). Para ello se utilizaron los datos de abundancia de especies del último año de muestreo en cada tratamiento de cada sitio. Las posibles variables explicativas fueron las variables de la estructura forestal, la precipitación anual y los años de exclusión ganadera (**Tabla 4.2**). Antes de correr el análisis, se testeó la colinealidad entre las variables explicativas, y aquellas

variables altamente correlacionadas (valores de correlación mayores a 0,6) fueron excluidas del análisis. Para realizar los análisis de PERMANOVA, NMDS y RDA, se utilizaron las funciones `adonis`, `metaMDS` y `rda`, respectivamente, de la librería `Vegan` (Oksanen et al., 2018) en el software R version 3.5.2 (R Core Team, 2018).

Cobertura de residuos y suelo desnudo en los tratamientos de residuos

Para comparar el porcentaje de cobertura de residuos y de suelo desnudo entre los tratamientos de residuos, se utilizaron los datos del primer y del último año de muestreo para cada sitio. Se realizaron ANOVAs para comparar el factor “tratamiento de residuos”, para cada año. Los análisis se llevaron a cabo del mismo modo que se describen para la comparación entre los tratamientos de residuos y la comunidad natural.

RESULTADOS

Caracterización de los sitios de estudio

Las plantaciones de pino ponderosa seleccionadas se encontraron localizadas en ambientes de estepa, excepto uno de ellos que se localizó en un sector correspondiente a bosque nativo (**Tabla 4.2**). Las edades de las plantaciones variaron entre 18 y 22 años, y abarcaron una superficie mayor a 30 ha; tamaño representativo de las plantaciones de Patagonia (Bava et al., 2016). Todas ellas presentaron al menos una poda y un raleo realizado dos a cuatro años antes de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos. Se observó cierta heterogeneidad entre los sitios, principalmente debida a la heterogeneidad natural de la región (Soriano, 1956), la historia de pastoreo previa a la plantación y la estructura forestal. Las propiedades del suelo variaron entre sitios, como el pH (6 – 6,6) y la materia orgánica (3,5 – 10%) (Lederer et al., 2018).

Tabla 4.2 Características del ambiente, estructura forestal y sitio-específicas de cada sitio estudiado.

Sitios	1	2	3	4	5
Coordenadas	42°23'S 71°21'50''O	42°29'15''S 71°06'50''O	42°53'59''S 71°17'12''O	42°52'50''S 71°19'43''O	43°06'58''S 71°31'32''O
Precipitación anual	626	528	545	596	1094
Densidad de árboles (árboles ha ⁻¹)	500	487	275	450	350
Área basal (m ² ha)	22	14,5	19,5	34,6	22,4
Diámetro cuadrático medio (cm)	23,7	19,3	30,1	31,3	28,6
Altura total - altura base de copa (m)	11 - 4	8 - 4	16 - 3,7	13 - 4	14 - 4,5
Biomasa residual inicial (ton ha ⁻¹)	15,5	12,5	66,4	36,2	35,8
Índice de densidad de Reineke	453	312	381	669	443
Historia de uso	Exclusión ganadera desde 1996	Exclusión ganadera desde 1997	Intensamente pastoreado, uso militar (tierras del Ejército Argentino)	Presencia de ganado esporádica, usos múltiples (reserva municipal)	Presencia de ganado, incendio en 1987

Índice de Densidad de Reineke (Reineke, 1933)

Respuesta de la riqueza y abundancia de la vegetación durante tres años luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos

Considerando todos los sitios, tratamientos de residuos y años, la riqueza total varió entre 1,5 y 11,5 especies 4m⁻², y la abundancia total varió entre 0,2 y 27,9% de cobertura. En la plantación del sitio 4, la riqueza fue menor a 2 especies 4m⁻² y la abundancia menor a 1% de cobertura antes de la implementación de reducción de residuos, y no se detectó ningún cambio significativo luego de ella. Por esta razón, no se realizó ningún análisis estadístico en este sitio para comparar la respuesta de la riqueza y la abundancia entre tratamientos de residuos y tiempo desde su implementación. Por lo tanto, ningún resultado es mostrado en ninguna tabla ni figura para el sitio 4. La riqueza y la abundancia de la vegetación mostraron diferentes respuestas en cada sitio para los tres años siguientes a la implementación de reducción de residuos (**Tabla 4.3, Anexo 4.1**).

Tabla 4.3 P-valores para los efectos principales tratamiento de residuo y año, y su interacción, para las variables de riqueza (especies 4m²) y abundancia (% cobertura) en cada sitio. Las variables con menos de 2 especies y menos de 1% de cobertura no fueron modeladas (NM). Las diferencias significativas (p<0,05) se indican en negrita.

	Total	Nativas	Exóticas	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
SITIO 1 (n=36)								
Riqueza								
Tratamiento de residuo	0,030	0,011			0,064	0,064		
Año	<0,001	<0,001			<0,001	0,034		
Tratamiento de residuo X año	0,520	0,354	NM	NM	0,837	0,548	NM	
Abundancia								
Tratamiento de residuo				0,009	0,500	0,180		
Año				0,265	0,240	0,004		
Tratamiento de residuo X año	0,021	0,021	NM	0,183	0,446	0,702	NM	
SITIO 2 (n=28)								
Riqueza								
Tratamiento de residuo			0,551	0,308	0,682	0,775	0,943	
Año			<0,001	0,919	0,008	0,049	<0,001	
Tratamiento de residuo X año	0,037	0,030	0,285	0,784	0,236	0,459	0,159	NM
Abundancia								
Tratamiento de residuo	0,005	0,007			0,244	0,164		
Año	0,982	0,204			0,037	0,059		
Tratamiento de residuo X año	0,158	0,725	NM	<0,001	0,216	0,356	0,044	NM
SITIO 3 (n=38)								
Riqueza								
Tratamiento de residuo						0,109		0,136
Año						0,003		0,131
Tratamiento de residuo X año	0,010	0,004	0,027	NM	0,001	0,08	0,045	0,065
Abundancia								
Tratamiento de residuo		<0,001			0,004	0,233	0,136	
Año		0,459			0,517	0,006	0,112	
Tratamiento de residuo X año	<0,001	0,393	<0,001	<0,001	0,118	0,699	0,186	<0,001
SITIO 5 (n=48)								
Riqueza								
Tratamiento de residuo		0,633		0,775	0,787		0,002	0,403
Año		0,003		0,593	0,015		0,616	0,408
Tratamiento de residuo X año	0,005	0,478	0,005	0,203	0,073	NM	0,876	0,237
Abundancia								
Tratamiento de residuo	0,456	0,070	0,484	0,649	0,704	0,141		0,248
Año	0,002	0,133	0,010	0,428	0,316	0,106		0,118
Tratamiento de residuo X año	0,446	0,158	0,451	0,633	0,164	0,580	0,046	0,131

En el sitio 1 la riqueza total fue significativamente mayor en el TRIT que el TRIT/QP y la QP, mientras que la riqueza de nativas fue significativamente mayor en el CONTROL que en la QP. Además, ambas se incrementaron en el tiempo, dado por el incremento de hierbas y gramíneas perennes, desde el primer al segundo año y desde el segundo al tercer año,

respectivamente (**Figura 4.4 A, C, E**). Por otra parte, la abundancia total y de nativas presentaron interacción, con un valor significativamente menor en el TRIT/QP y la QP en el primer año. Además, la abundancia de arbustos fue significativamente mayor en el CONTROL y el TRIT que en el TRIT/QP y se observó un incremento en la abundancia de gramíneas perennes al tercer año (**Figura 4.4 B, D, F**).

En el sitio 2 la riqueza total y la de nativas presentaron interacción, con un incremento en los tres tratamientos con reducción de residuos y en todos los tratamientos, respectivamente, del primer al segundo año. Además, la riqueza de exóticas, de hierbas perennes, de gramíneas perennes y de hierbas anuales se incrementaron en el tiempo (**Figura 4.5 A, C**). Por otra parte, la abundancia de arbustos y de hierbas anuales presentaron interacción, con un incremento en el CONTROL y en el TRIT, respectivamente, al segundo año. Además, la abundancia total y de nativas fueron significativamente menores en el TRIT/QP y la QP y la abundancia de hierbas perennes se incrementó en el tiempo (**Figura 4.5 B, D**).

En el sitio 3, la riqueza total, de nativas, de exóticas, y de hierbas perennes y anuales presentaron interacción. Mientras que la riqueza de nativas fue significativamente menor en la QP que en el CONTROL y el TRIT el primer año, la riqueza total, de hierbas perennes y de hierbas anuales se incrementaron en la QP y la de exóticas en el TRIT, del primer al segundo año, aunque la riqueza de hierbas perennes y de exóticas volvieron a disminuir al tercer año. Además, la riqueza de gramíneas perennes se incrementó del primer al segundo año (**Figura 4.6 A, C, E**). Por otra parte, la abundancia total, de exóticas, arbustos y gramíneas anuales mostraron interacción. La abundancia total fue significativamente menor en los tres tratamientos de reducción de residuos que en el CONTROL el primer año, la cual además se mantuvo baja los siguientes años en el TRIT y la QP, pero se incrementó al segundo año en el TRIT/QP, debido a un incremento de exóticas. La abundancia de arbustos disminuyó en el TRIT/QP al segundo año mientras que la abundancia de gramíneas anuales se incrementó al segundo año en el CONTROL y al tercer año en TRIT. Además, la abundancia de gramíneas perennes se incrementó el tercer año (**Figura 4.6 B, D, F**).

En el sitio 5 la riqueza total y de exóticas presentaron interacción. La riqueza total disminuyó del primer al segundo año en la QP y se incrementó del segundo al tercer año tanto en la QP como en el CONTROL, mientras que la riqueza de exóticas fue significativamente mayor en los tres tratamientos con reducción de residuos que en el CONTROL tanto el primero como el segundo año, mientras que al tercer año sólo se detectaron diferencias entre la QP y el CONTROL. Además, la riqueza de hierbas anuales fue menor en el CONTROL y la de hierbas perennes disminuyó al segundo año y volvió a incrementarse al tercero (**Figura 4.6 A, C, E**). Por otra parte, la abundancia de hierbas anuales presentó interacción, con una cobertura significativamente mayor en la QP que en el CONTROL, sólo el primer año. Además, la abundancia de nativas fue significativamente mayor en el CONTROL que en los tres tratamientos con reducción de residuos, la abundancia total se incrementó al tercer año y la de exóticas tuvo una disminución al segundo año y volvió a incrementarse al tercero (**Figura 4.6 B, D, F**).

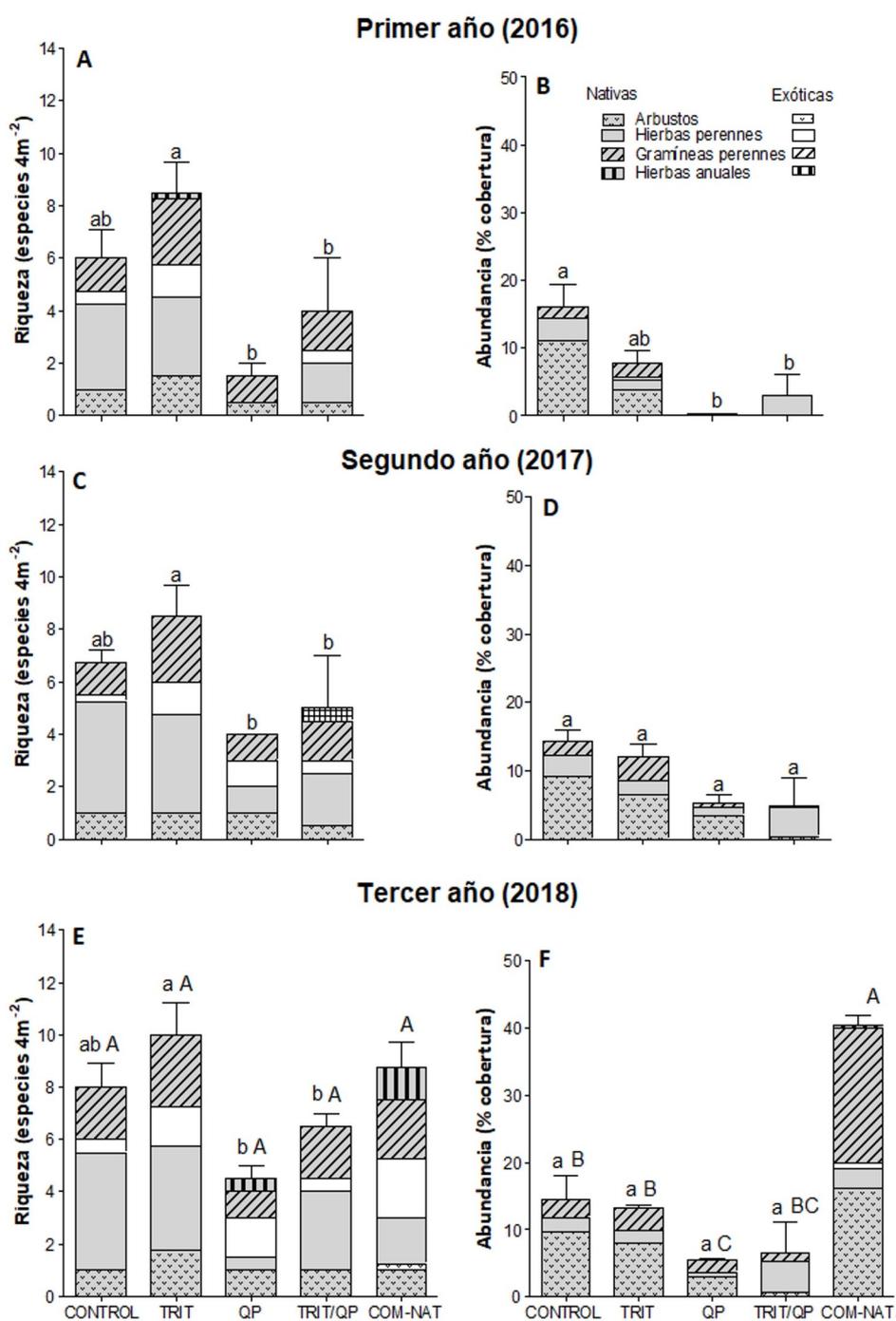


Figura 4.4 Riqueza (A, C, E) y abundancia (B, D, F) por origen y hábito-duración en cada tratamiento de residuo para el primer, segundo y tercer año en el **sitio 1**. Las variables para la comunidad natural están incluidos para el tercer año. Las barras indican el error estándar de la riqueza y la abundancia total, respectivamente. Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre los tratamientos de residuos para cada año (las diferencias entre años para cada tratamiento de residuo no están representadas), y las letras mayúsculas indican diferencias entre tratamiento de residuos y comunidad natural. Los tratamientos son: Residuos sobre el suelo (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), triturado más quema prescrita (TRIT/QP), y comunidad natural (COM-NAT).

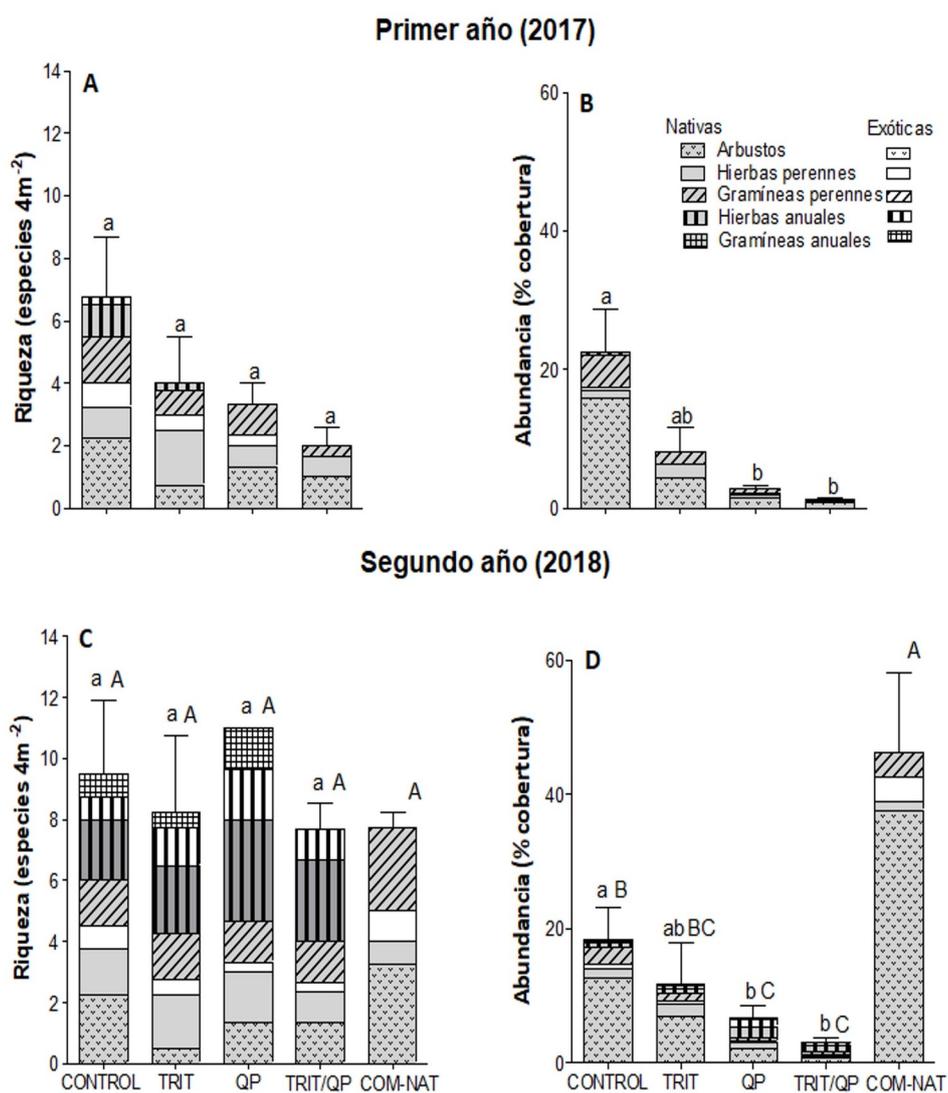


Figura 4.5 Riqueza (A, C) y abundancia (B, D) por origen y hábito-duración en cada tratamiento de residuo para el primer y segundo año en el **sitio 2**. Las variables para la comunidad natural están incluidos para el segundo año. Las barras indican el error estándar de la riqueza y la abundancia total, respectivamente. Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre los tratamientos de residuos para cada año (las diferencias entre años para cada tratamiento de residuo no están representadas), y las letras mayúsculas indican diferencias entre tratamiento de residuos y estepa. Los tratamientos son: Residuos sobre el suelo (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescripta (QP), triturado más quema prescripta (TRIT/QP), y comunidad natural (COM-NAT).

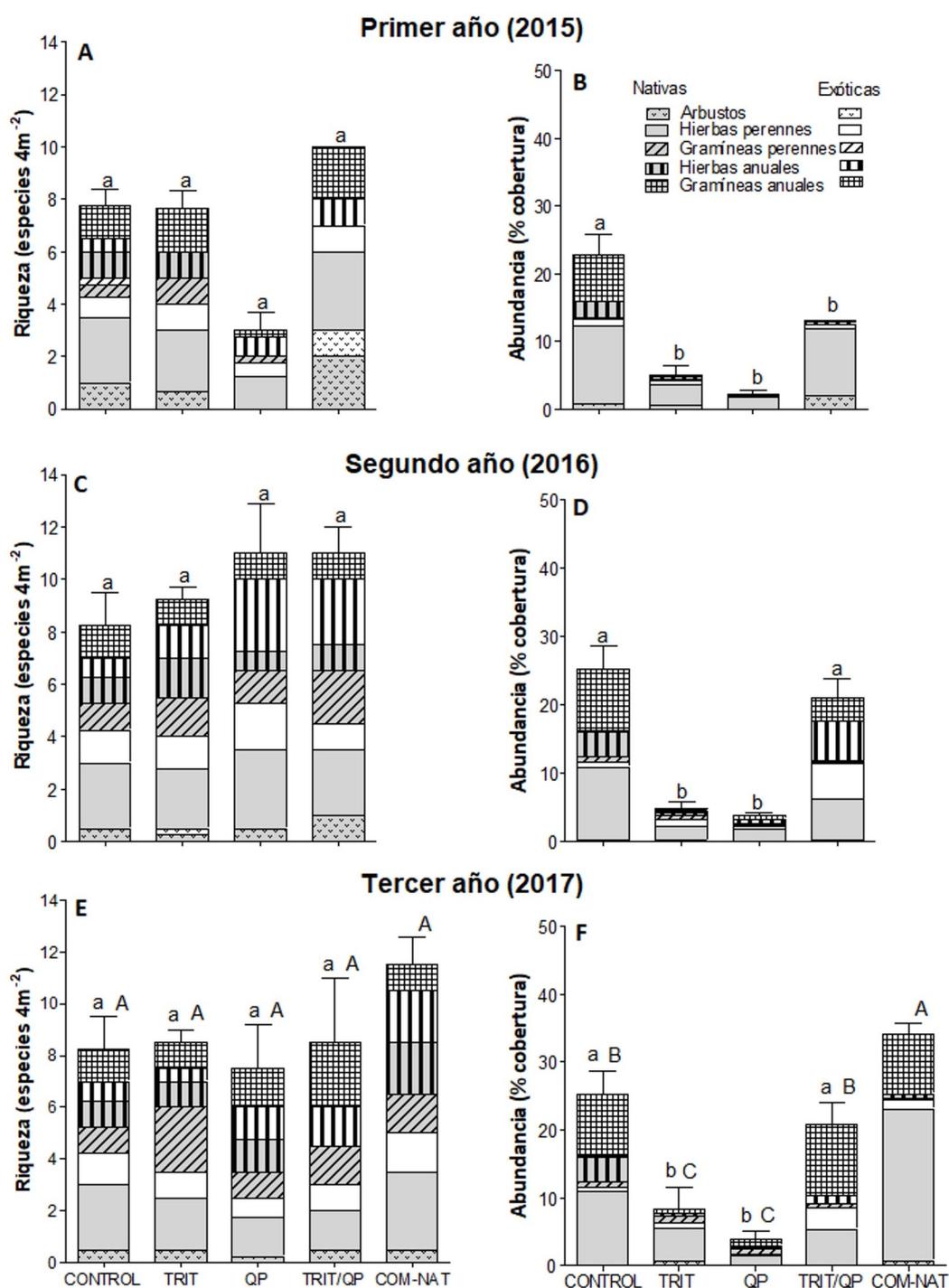


Figura 4.6 Riqueza (A, C, E) y abundancia (B, D, F) por origen y hábito-duración en cada tratamiento de residuo para el primer, segundo, y tercer año en el **sitio 3**. Las variables para la comunidad natural están incluidos para el tercer año. Las barras indican el error estándar de la riqueza y la abundancia total, respectivamente. Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre los tratamientos de residuos para cada año (las diferencias entre años para cada tratamiento de residuo no están representadas), y las letras mayúsculas indican diferencias entre tratamiento de residuos y estepa. Los tratamientos son: Residuos sobre el suelo (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), triturado más quema prescrita (TRIT/QP), y comunidad natural (COM-NAT).

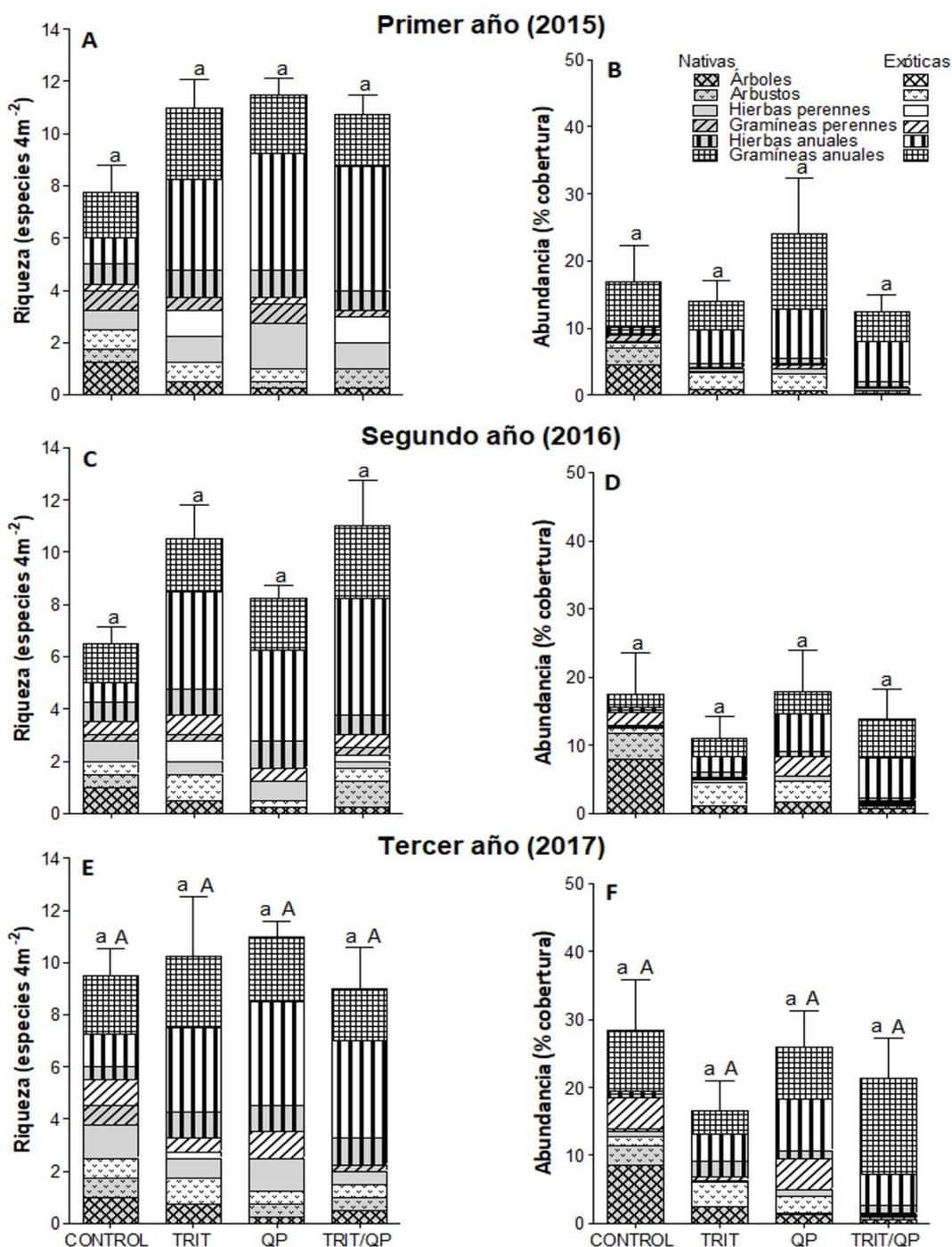


Figura 4.7 Riqueza (A, C, E) y abundancia (B, D, F) por origen y hábito-duración en cada tratamiento de residuo para el primer, segundo y tercer año en el **sitio 5**. Las barras indican el error estándar de la riqueza y la abundancia total, respectivamente. Diferentes letras minúsculas indican diferencias entre los tratamientos de residuos para cada año (las diferencias entre años para cada tratamiento de residuo no están representadas), y las letras mayúsculas indican diferencias entre tratamiento de residuos para el tercer año. Los tratamientos son: Residuos sobre el suelo (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), y triturado más quema prescrita (TRIT/QP).

Respuesta de la riqueza, la abundancia y la composición vegetal a los tratamientos de residuos comparados con la comunidad natural

A través de todos los sitios, tratamientos de residuos y comunidad natural, a los tres años de la implementación de los tratamientos de reducción, la riqueza total varió entre 4,5 y 11 especies 4m^2 , y la abundancia total varió entre 1,6 y 50,8% de cobertura. Dado que la vegetación fue escasa antes de la implementación de reducción de residuos en la plantación del sitio 4, sólo se menciona brevemente la composición de la comunidad natural de dicho sitio. En el sitio 5 no fue posible encontrar un área de vegetación natural representativa; por lo tanto, se comparó la riqueza, la abundancia y la composición específica sólo entre tratamientos de residuos. La riqueza y la abundancia de la vegetación mostraron diferentes respuestas en cada sitio luego de tres años de la implementación de reducción de residuos (Tabla 4.4).

Tabla 4.4 P-valores para el factor tratamiento de residuo y comunidad natural para las variables de riqueza (especies 4m^2) y abundancia (porcentaje cobertura) en cada sitio. Las variables con menos de 2 especies y menos de 1% de cobertura no fueron modeladas (NM). Las diferencias significativas ($p < 0,05$) se indican en negrita.

	Total	Nativas	Exóticas	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
SITIO 1 (n=16)								
Riqueza	0,054	0,005	NM	NM	0,165	0,146	NM	NM
Abundancia	<0,001	<0,001	NM	<0,001	0,440	<0,001	NM	NM
SITIO 2 (n=18)								
Riqueza	0,715	0,416	0,270	0,024	0,881	0,197	0,043	NM
Abundancia	<0,001	0,001	<0,001	0,007	0,003	0,089	0,130	NM
SITIO 3 (n=16)								
Riqueza	0,335	0,045	0,042	NM	0,035	0,518	0,132	0,258
Abundancia	<0,001	<0,001	<0,001	0,438	<0,001	0,270	0,307	0,165
SITIO 5 (n=16)								
Riqueza	0,801	0,358	0,294	0,873	0,634	0,022	0,048	NM
Abundancia	0,510	0,085	0,710	0,136	0,110	0,286	<0,001	0,460

En el sitio 1 sólo la riqueza de nativas presentó diferencias significativas, con el menor valor en la QP (Figura 4.4 E). Por otra parte, la abundancia total fue significativamente mayor en la COM-NAT que en los tratamientos de residuos, y entre ellos, fue mayor en el CONTROL y el TRIT que en la QP. El mismo patrón se observó para la abundancia de nativas (Figura 4.4 F).

En cuanto a la composición específica, la COM-NAT fue más similar al TRIT (Jaccard 0,6, Bray-Curtis 0,4). En la COM-NAT, *Pappostipa speciosa* (gramínea perenne nativa) y *Junellia tridactylites* (Lag.) Moldenke (arbusto nativo) fueron predominantes. Estas especies también fueron predominantes en el CONTROL, TRIT y QP, pero sus abundancias fueron menores en estos tratamientos que en la COM-NAT. En TRIT/QP también estuvieron presentes, aunque *Oreopolus glacialis* (Poepp.) Ricardi (hierba perenne nativa) fue predominante (Tabla 4.5).

Tabla 4.5 Abundancia (% cobertura promedio) de las especies vegetales en el último muestreo en la comunidad natural (COM-NAT) y en los tratamientos de residuos: residuos apilados (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), y triturado más quema prescrita (TRIT/QP) en el sitio 1. Las especies exóticas están subrayadas y las especies con abundancia mayor al 1% de cobertura se indican en negrita. * indica especies muestreadas en la parcela total (100 m²) pero no en la parcela permanente (4m²).

SITIO 1	COM-NAT	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
ARBUSTOS					
<i>Junellia trydactylites</i>	16,09	9,73	7,84	3,06	0,5
<i>Rosa rubiginosa</i>	0,06				
<i>Senecio bracteolatus</i>	*	*		*	
<i>Senecio sericeonitens</i>	*				
<i>Senecio tehuelches</i>		*	0,09		
<i>Baccharis neaei</i>		*	0,02		
<i>Berberis microphylla</i>		*	0,02	*	0,13
<i>Azorella prolifera</i>		*			*
<i>Ephedra chilensis</i>				*	
<i>Haplopappus glutinosus</i>					*
HIERBAS PERENNES					
<i>Acaena splendens</i>	1,69	0,88	0,69		0,01
<i>Acaena pinnatifida</i>	1,16	0,02	0,05		
<i>Taraxacum officinalis</i>	0,42	0,05	0,13	*	0,13
<i>Rumex acetocella</i>	0,2		0,08	0,22	*
<i>Cerastium arvense</i>	0,14	0,03	0,06	0,03	
<i>Euphorbia collina</i>	0,06	0,16	0,19	*	0,06
<i>Microsteris gracialis</i>	0,05			*	
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	0,03	0,02	0,03	*	*
<i>Arjona tuberosa</i>	0,02	*	0,02	*	
<i>Rhodophiala mendocina</i>	*				
<i>Oreopolus glacialis</i>		0,53	0,69	0,63	4
<i>Galium richardianum</i>		0,47	*	*	0,5
<i>Armeria maritima</i>		0,03	0,16	*	0,09
<i>Viola maculata</i>		0,03			
<i>Valeriana clarionifolia</i>		*	0,13		
<i>Plantago lanceolata</i>			*	0,01	
<i>Anemona multifida</i>		*	*		*
<i>Barneoudia major</i>				*	*
<i>Olsynium junceum</i>		*			*
<i>Perezia recurvata</i>			*		
<i>Polygala salasiana</i>			*		
GRAMÍNEAS PERENNES					
<i>Pappostipa speciosa</i>	19,61	2,41	2,13	1,81	1,13
<i>Hordeum comosum</i>	0,44	0,09	0,17	*	0,04
<i>Poa ligularis</i>	0,19	0,02	1,05	*	0,09
<i>Bromus setifolius</i>		*			
<i>Koeleria permollis</i>		*	*		

SITIO 1	COM-NAT	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
HIERBAS ANUALES					
<i>Triptilion achilleae</i>	0,27				
<i>Boopis gracilis</i>	0,05		*	0,03	*
<i>Heliotropium paronichyoides</i>	0,02				

En el sitio 2, sólo la riqueza de arbustos presentó diferencias significativas, con el mayor valor en la COM-NAT (**Figura 4.5 C**). Por otra parte, la abundancia total, de exóticas y de arbustos fueron significativamente mayores en la COM-NAT que en los tratamientos de residuos, y adicionalmente, la abundancia total fue significativamente mayor en el CONTROL que en el TRIT/QP y la QP. La abundancia de nativas mostró la misma respuesta que la abundancia total y la abundancia de hierbas perennes fue significativamente mayor en la COM-NAT y el TRIT (**Figura 4.5 D**).

En cuanto a la composición específica, si bien la COM-NAT tuvo una baja similitud con todos los tratamientos de residuos, fue más similar al CONTROL y al TRIT (Jaccard 0,3, Bray-Curtis 0,3, para ambos). *Berberis microphylla* y *Discaria articulata* (Phil.) Miers (arbustos nativos) fueron predominantes en la COM-NAT. Estas especies estuvieron presentes en la mayoría de los tratamientos de residuos, aunque sus abundancias fueron menores. La COM-NAT tuvo muchos arbustos, hierbas perennes y gramíneas perennes con abundancias mayores al 1% de cobertura, mientras que los tratamientos de residuos también presentaron muchas especies, pero sus abundancias fueron menores al 1% de cobertura. En los tratamientos de residuos se registraron muchas especies de hierbas y gramíneas anuales no registradas en la COM-NAT (**Tabla 4.6**).

Tabla 4.6 Abundancia (% cobertura promedio) de las especies vegetales en el último muestreo en la comunidad natural (COM-NAT) y en los tratamientos de residuos: residuos apilados (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescripta (QP), y triturado más quema prescripta (TRIT/QP) en el sitio 2. Las especies exóticas están subrayadas y las especies con abundancia mayor al 1% de cobertura se indican en negrita. * indica especies muestreadas en la parcela total (100 m²) pero no en la parcela permanente (4m²).

SITIO 2	COM-NAT	TRIT	QP	TRIT/QP	CONTROL
ARBUSTOS					
<i>Berberis microphylla</i>	14,89	0,03	3,23	1,56	0,17
<i>Discaria articulata</i>	13,36	7,74	3,52	*	0,4
<i>Azorella prolifera</i>	5,91	0,05	*	0,1	*
<i>Nardophyllum bryoides</i>	3,36				
<i>Senecio tehuelches</i>	1,26	0,06	*	*	0,02
<i>Senecio sp.</i>	1,13				
<i>Senecio filaginoides</i>	*	4,66	*	0,27	*
<i>Senecio bracteolatus</i>	*	0,1	*	*	
<i>Mutisia decurrens</i>		*		*	
HIERBAS PERENNES					
<u><i>Rumex acetocella</i></u>	3,66	0,59	0,52	0,02	0,02
<i>Acaena splendens</i>	1,17	0,83	1,2	0,39	0,09

SITIO 2	COM-NAT	TRIT	QP	TRIT/QP	CONTROL
<i>Acaena pinnatifida</i>	0,05	*	0,3	*	*
<i>Euphorbia collina</i>	*	0,13	0,31	0,25	0,1
<i>Blumenbachia dissecta</i>		0,05			
<i>Rhodophiala mendocina</i>		0,01	0,01	0,06	
<i>Cerastium arvense</i>	*	*	*		
<i>Olsynium junceum</i>	*	*	*	*	
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	*		*	*	*
<i>Adesmia corymbosa</i>			*	*	
<i>Crepis capillaris</i>					*
<i>Taraxacum officinalis</i>			*	*	
GRAMÍNEAS PERENNES					
<i>Festuca argentina</i>	2,89	0,1	0,05	0,06	0,1
<i>Pappostipa humilis</i>	1,75				
<i>Pappostipa speciosa</i>	0,95	2,02	0,9	0,21	0,03
<i>Bromus setifolius</i>	0,34	0,25	0,16	*	*
<i>Hordeum comosum</i>	*	0,01	*	0,06	0,01
<i>Poa pratensis</i>	*			*	
<i>Trisetum spicatum</i>			*		
HIERBAS ANUALES					
<i>Collomia biflora</i>		0,11	0,14	0,07	0,01
<i>Gilia laciniata</i>		0,07	0,03	0,63	0,27
<i>Myosotis stricta</i>		0,06	0,13	0,33	0,08
<i>Camissonia dentata</i>		0,04	0,06	0,11	0,12
<i>Plagiobothrys verrucosus</i>		0,01	0,09	0,1	0,04
<i>Galium aparine</i>			0,06		
<i>Claytonia perfoliata</i>		*	0,01	0,02	*
<i>Holosteum umbellatum</i>			0,01		
<i>Epilobium brachycarpium</i>				0,02	*
<i>Boopis gracilis</i>		*		*	0,13
<i>Erodium cicutarium</i>			*	*	0,02
<i>Verbascum thapsus</i>	*				
<i>Carduus thoermeri</i>				*	
<i>Heliotropium paronychioides</i>				*	*
<i>Lactuca serriola</i>				*	
<i>Nicotiana linearis</i>				*	
<i>Polemonium micranthum</i>					*
GRAMÍNEAS ANUALES					
<i>Apera interrupta</i>		0,01	0,01	0,07	*
<i>Bromus tectorum</i>		0,01	0,01	0,04	*
<i>Festuca myuros</i>		0,01	*		*

En el sitio 3 tanto la riqueza de nativas como la de hierbas perennes fueron significativamente menores en la QP y el TRIT/QP que en la COM-NAT (**Figura 4.6 E**). Por otra parte, la abundancia total y de hierbas perennes fueron significativamente mayores en la COM-NAT que en los tratamientos de residuos, la abundancia de nativas fue mayor en la COM-NAT que en el CONTROL, y la del CONTROL fue mayor que la de los tratamientos de

reducción de residuos, y la abundancia de exóticas fue significativamente mayor en la COM-NAT, el TRIT/QP y el CONTROL que en el TRIT y la QP (Figura 4.6 F).

En el sitio 3, la COM-NAT fue más similar al CONTROL (Jaccard 0,5, Bray-Curtis 0,6). En la COM-NAT, *Acaena splendens* Hook & Arn. (hierba perenne nativa) y *Bromus tectorum* L. (hierba anual exótica) fueron predominantes, pero sus abundancias en los tratamientos de residuos fueron menor a la mitad. La QP tuvo muchas especies, pero todas ellas presentaron una baja abundancia. En TRIT/QP *Festuca myuros* L., *Bromus tectorum* (gramíneas anuales exóticas), *Acaena splendens*, y *Rumex acetosella* (hierba perenne exótica) fueron predominantes (Tabla 4.7).

Tabla 4.7 Abundancia (% cobertura promedio) de las especies vegetales en el último muestreo en la comunidad natural (COM-NAT) y en los tratamientos de residuos: residuos apilados (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescripta (QP), y triturado más quema prescripta (TRIT/QP) en el sitio 3. Las especies exóticas están subrayadas y las especies con abundancia mayor al 1% de cobertura se indican en negrita. * indica especies muestreadas en la parcela total (100 m²) pero no en la parcela permanente (4m²).

SITIO 3	COM-NAT	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
ARBUSTOS					
<i>Azorella prolifera</i>	0,78			*	
<i>Senecio filaginoides</i>	*		0,72	0,05	0,13
<i>Berberis microphylla</i>			*		
<i>Diplolepis mucronata</i>				*	
<i>Discaria articulata</i>		*			
<i>Rosa rubiginosa</i>		*			*
HIERBAS PERENNES					
<i>Acaena splendens</i>	20,00	4,17	4,47	0,12	0,47
<i>Acaena pinnatifida</i>	1,94	0,54	0,38	1,28	4,82
<u><i>Rumex acetocella</i></u>	1,13	*	0,81	0,25	3,15
<i>Tropaeolum incisum</i>	0,25			*	*
<i>Quinchamalium chilense</i>	0,16				
<u><i>Cerastium arvense</i></u>	0,10	0,21		*	
<i>Olsynium junceum</i>		0,21			
<u><i>Plantago lanceolata</i></u>				0,01	*
<i>Euphorbia collina</i>	*				
<i>Haplopappus glutinosus</i>					
<i>Viola maculata</i>	*		*	*	
<i>Geranium magellanicum</i>			*	*	*
<i>Hypochaeris incana</i>				*	
<i>Valeriana clarionifolia</i>				*	
GRAMÍNEAS PERENNES					
<i>Poa ligularis</i>	0,25	0,25	0,63	0,61	0,44
<i>Hordeum comosum</i>	0,03	*	*	*	*
<i>Pappostipa humilis</i>	0,03				
<i>Pappostipa speciosa</i>		2,46	0,07	*	
<i>Bromus setifolius</i>			0,19	0,19	0,1
<i>Trisetum caudulatum</i>		*	0,15	*	*

SITIO 3	COM-NAT	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
<i>Arrhenatherum eliatum</i>		*			
HIERBAS ANUALES					
<i>Oenothera odorata</i>	0,34	*	*		
<i>Microsteris gracilis</i>	0,20				
<i>Myosotis stricta</i>	0,08			0,03	
<i>Epilobium brachycarpum</i>	0,04		0,03	0,2	1,22
<i>Collomia biflora</i>	0,03	0,37	0,29	0,09	*
<i>Carduus thoermeri</i>		*	*	0,06	0,07
<i>Erodium cicutarium</i>	*			0,06	*
<i>Polemonium micranthum</i>			*	0,01	
<i>Lactuca serriola</i>					0,03
<i>Descurainia Sophia</i>					*
<i>Tragopogon dubius</i>		*			
GRAMÍNEAS ANUALES					
<i>Bromus tectorum</i>	8,75	0,4	0,5	0,28	4,31
<i>Festuca myuros</i>		0,04	*	0,55	5,84
<i>Apera interrupta</i>				0,01	0,19

En el sitio 4, *Festuca palleescens* (gramínea perenne nativa) y *Acaena pinnatifida* Ruiz & Pav. (hierba perenne nativa) fueron predominantes en la COM-NAT, y *Senecio filaginoides* DC. (arbusto nativo), *Rumex acetosella*, y *Acaena splendens* también tuvieron una gran abundancia. Si bien algunas especies estuvieron presentes en los tratamientos de residuos, presentaron una escasa abundancia. Entre tratamientos de residuos, el CONTROL tuvo más especies, seguido por TRIT/QP (**Tabla 4.8**).

Tabla 4.8 Abundancia (% cobertura promedio) de las especies vegetales en el último muestreo en la comunidad natural (COM-NAT) y en los tratamientos de residuos: residuos apilados (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescripta (QP), y triturado más quema prescripta (TRIT/QP) en el sitio 4. Las especies exóticas están subrayadas y las especies con abundancia mayor al 1% de cobertura se indican en negrita. * indica especies muestreadas en la parcela total (100 m²) pero no en la parcela permanente (4m²).

SITIO 4	COM-NAT	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
ARBUSTOS					
<i>Senecio filaginoides</i>	3,94	0,13	*		
<i>Azorella prolifera</i>	1,38				
<i>Senecio sericeo-nitens</i>	0,14				
<i>Berberis microphylla</i>	*	0,02	*	*	*
<i>Senecio tehuelches</i>		*			
HIERBAS PERENNES					
<i>Acaena pinnatifida</i>	6,47	*	0,01		
<i>Rumex acetocella</i>	3,39				
<i>Acaena splendens</i>	3,28	0,02	*	0,01	
<i>Geranium magellanicum</i>	0,56				
<i>Solidago chilensis</i>	0,17				
<i>Viola maculata</i>	0,12				

SITIO 4	COM-NAT	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
<i>Sisyrinchium arenarium</i>	0,1				
<i>Adesmia corymbosa</i>	0,03				
<i>Cerastium arvense</i>	0,03				
<i>Euphorbia collina</i>	0,03				
<i>Conyza larraniana</i>	*				
<i>Plantago lanceolata</i>	*				
<i>Taraxacum officinalis</i>			*		
GRAMÍNEAS PERENNES					
<i>Festuca pallescens</i>	9,3	*	0,11	0,01	*
<i>Poa ligularis</i>	1,53	*			
<i>Hordeum comosum</i>	0,5	*	*		
<i>Bromus setifolium</i>	0,17	0,03			
HIERBAS ANUALES					
<i>Microsteris gracilis</i>	0,18				
<i>Crepis capilaris</i>	0,11	0,01	0,01		
<i>Collomia biflora</i>	0,01				
<i>Madia sativa</i>	0,01				
<i>Myosotis stricta</i>	0,01				
<i>Polemonium micranthum</i>			*		
GRAMÍNEAS ANUALES					
<i>Apera interrupta</i>	0,08				
<i>Bromus tectorum</i>	0,01				
<i>Festuca myuros</i>					*

En el sitio 5 la riqueza de gramíneas perennes fue significativamente mayor en el CONTROL que en el TRIT y el TRIT/QP y la riqueza de hierbas anuales fue significativamente mayor en la QP y el TRIT/QP que en el CONTROL (**Figura 4.7 E**). Por otra parte, sólo la abundancia de hierbas anuales mostró diferencias significativas, con el mayor valor en los tres tratamientos de reducción de residuos que en el CONTROL (**Figura 4.7F**).

En cuanto a la composición específica, la mayor similitud fue entre TRIT y QP (Jaccard 0,7, Bray-Curtis 0,5). En el CONTROL *Schinus patagonicus* (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera (árbol nativo), *Bromus sterilis* L. (gramínea anual exótica), y *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl (gramínea perenne exótica) fueron predominantes. En los tratamientos con reducción de residuos, la abundancia de estas especies disminuyó, y *Verbascum thapsus* L., *Carduus thoermeri* Weinm., *Galium aparine* L. (hierbas anuales exóticas), y *Collomia biflora* (Ruiz & Pav.) Brand (hierba anual nativa) fueron predominantes. En QP y TRIT/QP, *Holcus lanatus* L. (gramínea anual exótica) también fue predominante (**Tabla 4.9**).

Tabla 4.9 Abundancia (% cobertura promedio) de las especies vegetales en el último muestreo en los tratamientos de residuos: residuos apilados (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), y triturado más quema prescrita (TRIT/QP) en el sitio 5. Las especies exóticas están subrayadas y las especies con abundancia mayor al 1% de cobertura se indican en negrita. * indica especies muestreadas en la parcela total (100 m²) pero no en la parcela permanente (4m²).

SITIO 5	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
ÁRBOLES				
<i>Schinus patagonicus</i>	8,41	2,5	1,25	0,61
<i>Maytenus boaria</i>	0,06		*	
ARBUSTOS				
<i>Berberis microphylla</i>	2,23	*	0,01	0,06
<i>Rosa rubiginosa</i>	1,38	3,39	2,5	0,06
<i>Discaria articulata</i>	0,63	*	0,01	*
<i>Maytenus chubutensis</i>		*		0,01
<i>Baccharis patagonica</i>		*		*
<i>Diplolepis mucronata</i>			*	
<i>Mutisia spinosa</i>				*
HIERBAS PERENNES				
<i>Solidago chilensis</i>	0,31	0,01		
<i>Geranium magellanicum</i>	0,3	0,01	0,52	0,34
<i>Anemona multifida</i>		0,05	0,47	*
<i>Plantago lanceolata</i>	*	0,03	*	*
<i>Acaena pinnatifida</i>			0,03	*
<i>Acaena argentea</i>				*
<i>Chlorea philippii</i>	*		*	*
<i>Galium hypocarpium</i>		*	*	
<i>Osmorhiza chilensis</i>			*	*
<i>Trifolium repens</i>	*		*	
GRAMÍNEAS PERENNES				
<i>Arrhenatherum eliatum</i>	4,47	0,5	4,3	*
<i>Bromus catharticus</i>	0,42	*	*	0,16
<i>Poa pratensis</i>	0,1			*
<i>Trisetum spicatum</i>			*	*
HIERBAS ANUALES				
<i>Collomia biflora</i>	0,52	2,14	1,03	1,01
<i>Galium aparine</i>	0,09	0,19	0,34	1,57
<i>Crepis capilaris</i>	0,08	0,58	0,52	0,13
<i>Medicago lupulina</i>	0,01	0,03	0,05	*
<i>Verbascum Thapsus</i>	*	2,77	4,53	1,7
<i>Carduus thoermeri</i>	*	0,2	1,81	0,75
<i>Erodium cicutarium</i>	*	0,03	0,03	0,03
<i>Epilobium brachycarpum</i>		*	0,05	*
<i>Lactuca serriola</i>	*	*		0,01
<i>Cerastium glomeratum</i>		*		
<i>Conium maculatum</i>	*			
<i>Tragopogon dubius</i>		*		

SITIO 5	CONTROL	TRIT	QP	TRIT/QP
GRAMÍNEAS ANUALES				
<i>Bromus sterilis</i>	7,39	0,23	2,22	0,65
<i>Holcus lanatus</i>	1,14	1,7	5,29	10,31
<i>Festuca myuros</i>	0,28	1,29	0,1	3,19
<i>Bromus tectorum</i>	0,1	0,01		

Patrones en la respuesta de la vegetación a los tratamientos de residuos a tres años de su implementación

Tres años luego de la implementación de los tratamientos de residuos (dos años post-tratamiento en el sitio 2), la riqueza total fue similar entre los sitios en todos los tratamientos de residuos y comunidad natural (**Figura 4.8A**). En contraste, la abundancia total fue variable entre y dentro de los sitios; fue mayor en la COM-NAT que en los tratamientos de residuos en todos los sitios con comunidad natural (**Figura 4.9A**). En cuanto al origen, la COM-NAT en los sitios 1, 2 y 3 tuvo mayor proporción de riqueza y abundancia de nativas que de exóticas (**Figura 4.8B, C, 4.9 B, C**). Sin embargo, en el sitio 3 dicha proporción fue cercana a 1, mientras que en el sitio 5 la proporción de exóticas fue mayor en todos los tratamientos con reducción de residuos. Entre los tratamientos de residuos, los sitios 1 y 2 tuvieron menor abundancia total en aquellos tratamientos que involucraron fuego. Es posible que esto se deba, en parte, a que el tiempo transcurrido desde la implementación de los tratamientos de reducción de residuos hasta el último muestreo en los sitios 1 y 2 fue menor al transcurrido en los demás sitios. En el sitio 3 el TRIT/QP tuvo más abundancia total que el TRIT y la QP, aunque fue debido a especies exóticas, y en el sitio 5 la abundancia total fue similar entre todos los tratamientos de residuos. En cuanto al hábito-duración, tanto la proporción de riqueza como de abundancia varió entre y dentro de los sitios (**Figura 4.8D-I, Figura 4.9D-I**). En general, los hábitos-duración predominantes en la COM-NAT tuvieron menor proporción en los tratamientos de residuos, en todos los sitios. Si bien este patrón se encontró tanto para la proporción de riqueza como de abundancia, fue más aparente para la proporción de abundancia. Por ejemplo, la proporción de la abundancia de arbustos fue mayor en la COM-NAT, seguido por el CONTROL, y luego por los tratamientos de reducción de residuos, en el sitio 2. Un patrón similar se encontró para las hierbas perennes en el sitio 3, y para las gramíneas perennes en el sitio 1. En cuanto a las hierbas y gramíneas anuales, estos grupos tuvieron mayor proporción de abundancia en los sitios 3 y 5, correspondiéndose principalmente con especies exóticas.

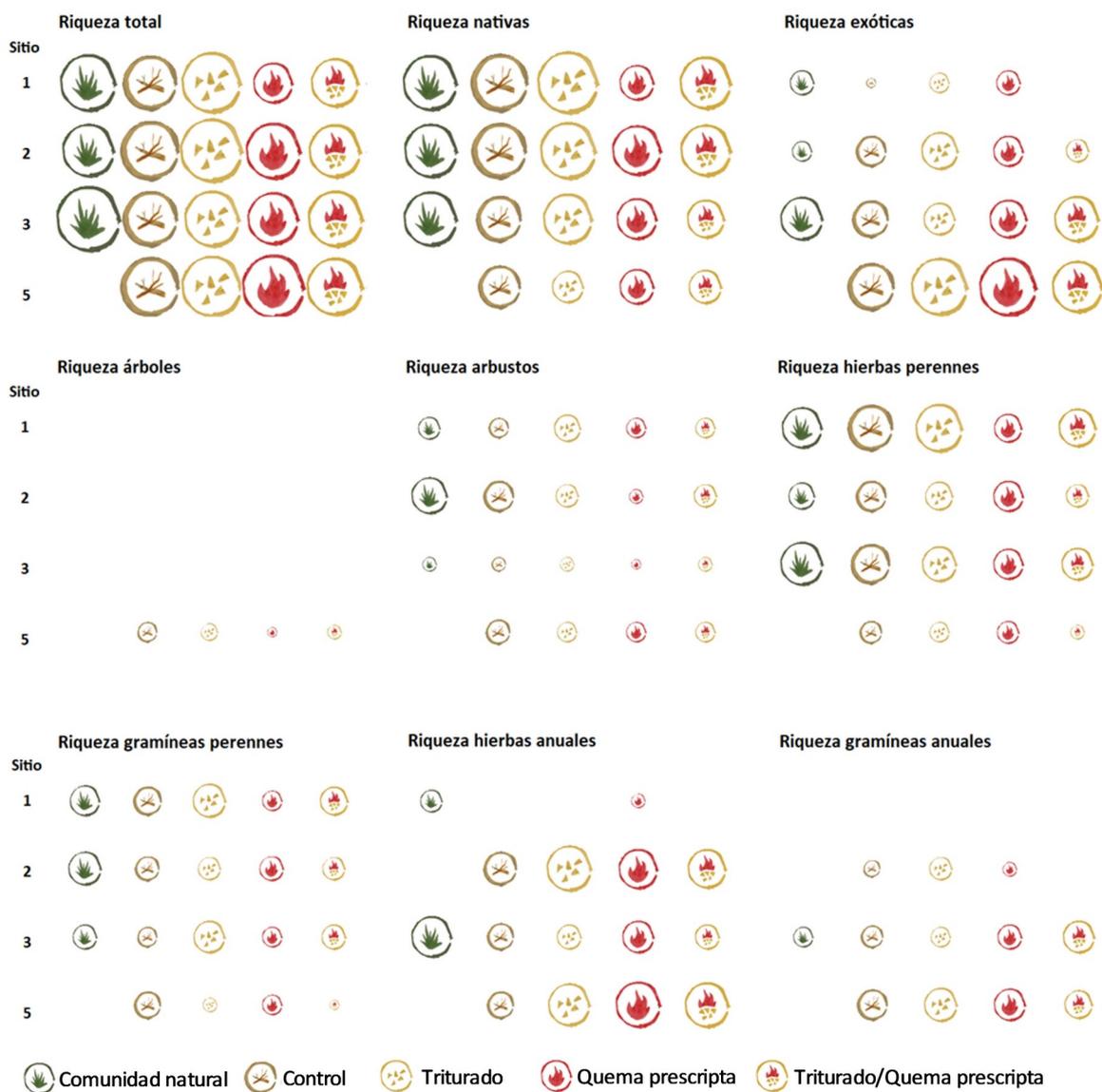


Figura 4.8 Representación de la riqueza total, y por origen y hábito-duración, en la comunidad natural y tratamientos de residuos para el último año de muestreo en cada sitio de estudio. El tamaño del ícono corresponde al valor medio de la variable (variando entre 0,25 y 11,5 especies 4m²) para cada tratamiento.

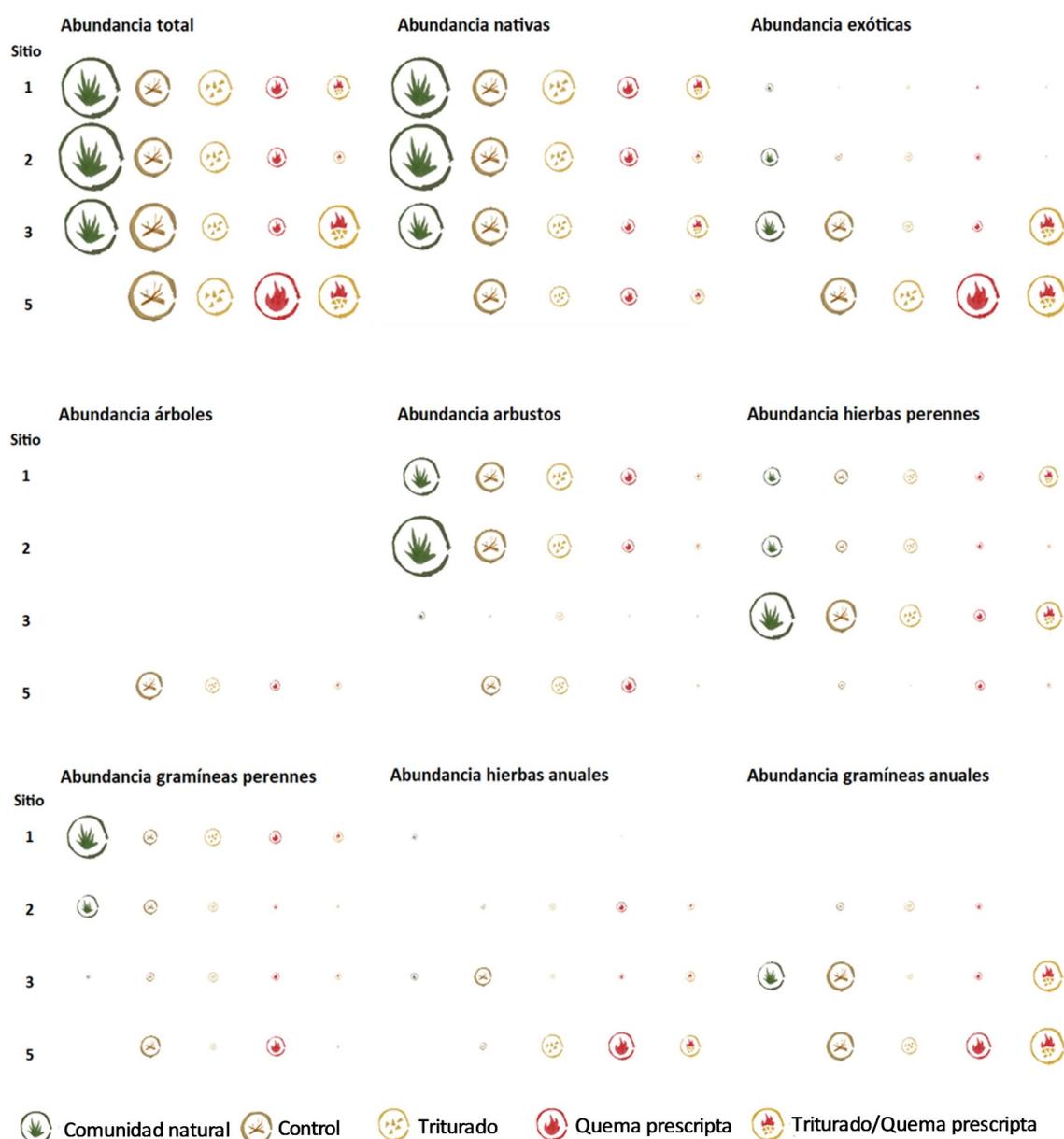


Figura 4.9 Representación de la abundancia total, y por origen y hábito-duración, en la comunidad natural y tratamientos de residuos para el último año de muestreo en cada sitio de estudio. El tamaño del ícono corresponde al valor medio de la variable (variando entre 0,5 y 50,75% de cobertura) para cada tratamiento.

La comunidad vegetal fue diferente entre sitios ($R^2 = 0,33$, Pseudo-F = 13,46, $p = 0,001$), y si bien se detectaron diferencias para el factor tratamiento de residuos y comunidad natural ($R^2 = 0,08$, Pseudo-F = 3,51, $p = 0,001$), una baja variabilidad fue explicada por este factor. Además, se detectó interacción entre los factores sitio y tratamiento de residuo y comunidad natural ($R^2 = 0,21$, Pseudo-F = 2,24, $p = 0,001$), indicando que la comunidad vegetal entre tratamientos de residuos y comunidad natural varió entre sitios. La ordenación NMDS (**Figura 4.10A**) muestra que el sitio 5 fue el más disimilar, y los tratamientos de residuos parecieran, en general, más similares entre sí que con la COM-NAT en cada sitio, mientras que los sitios

son más similares entre sus respectivos tratamientos de residuos que entre sus comunidades de plantas de la COM-NAT. Dentro de cada sitio, la mayor disimilitud entre la COM-NAT y los tratamientos de residuos fue en el sitio 4, y la mayor similitud fue en el sitio 1, el cual muestra la mayor similitud entre la COM-NAT y el TRIT. El sitio 2 muestra la mayor similitud entre el CONTROL y el TRIT, mientras que el sitio 3 muestra la mayor similitud entre el TRIT y la QP, y la COM-NAT es más similar al TRIT/QP. El sitio 5 aparenta ser más similar entre las comunidades de sus tratamientos de reducción que con la del CONTROL. Considerando la respuesta de la comunidad vegetal a los tratamientos de residuos en cada sitio en relación con las características del sitio, un 15% de la varianza de la comunidad vegetal se explica por los primeros dos ejes del RDA (**Figura 4.10B**). El primer eje está fuerte y positivamente correlacionado con la precipitación anual, cubriendo un 9,75% de la varianza, mientras que el segundo eje está positivamente correlacionado con la biomasa residual inicial, cubriendo un 5,25% de la varianza. Otra buena variable explicativa fue los años de exclusión al ganado, aunque ya que estuvo fuerte y negativamente correlacionada con la biomasa residual inicial (valor de correlación -0,81), se excluyó del análisis para evitar colinealidad. Las comunidades vegetales de los tratamientos de residuos del sitio 5 se correlacionaron positivamente con el primer eje, con los mayores niveles de precipitación, y aquellas del sitio 3 se correlacionaron con el segundo eje, con los mayores valores de biomasa residual inicial, mientras que aquellas de los sitios 1 y 2 estuvieron negativamente correlacionadas con ambos ejes. Además, las especies exóticas estuvieron positivamente asociadas con los ejes, siendo más comunes en los sitios con mayor precipitación y biomasa residual inicial, mientras que las especies nativas se asociaron negativamente a los ejes.

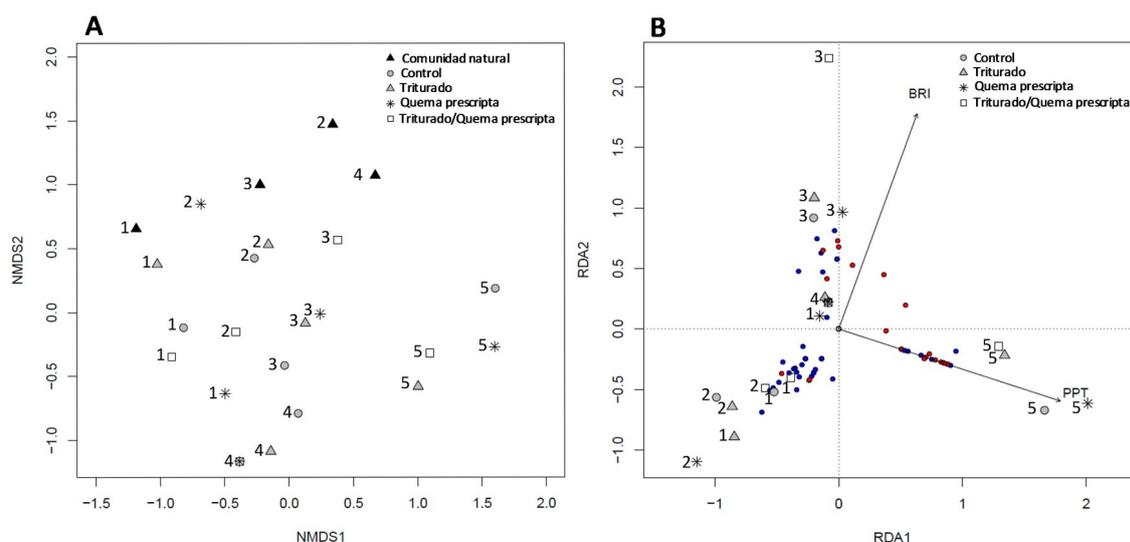


Figura 4.10 Primer plano dimensional del escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la vegetación tres años luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos y de la comunidad natural en todos los sitios (1, 2, 3, 4 y 5) en un diseño factorial de dos vías (tratamiento de residuos y comunidad natural x sitios); estrés = 0,19 (A). Biplot del primer y segundo eje de la ordenación del análisis de redundancia (RDA) de la vegetación tres años luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos en todos los sitios. Los círculos representan las especies, indicando las nativas en azul y las exóticas en rojo. Las variables exploratorias significativas son precipitación anual (PPT) y biomasa residual inicial (BRI). La variabilidad explicada por el primer eje es 9,75% y la explicada por el segundo eje es 5,25%.

Cobertura de residuos y de suelo desnudo en los tratamientos de residuos

La cobertura de conos y ramas fue diferente entre los tratamientos de residuos en los sitios 3, 4 y 5 el segundo y tercer año. En todos estos sitios, la cobertura de conos y ramas fue mayor en el CONTROL que en los otros tratamientos, excepto en el TRIT en el sitio 3 el segundo año, y en el TRIT y la QP en el sitio 5 el segundo y tercer año, respectivamente, los cuales no mostraron diferencias con el CONTROL (Figura 4.11 A, D, G, J, M). La cobertura de hojarasca fue diferente entre tratamientos de residuos solo el primer año en el sitio 1, siendo menor en la QP que en los otros tratamientos. Si bien el sitio 5 tuvo un $p < 0,05$ en el primer año, no se detectaron diferencias en la prueba de LSD-Fisher, probablemente debido a una alta variabilidad (Figura 4.11 B, E, H, K, N). La cobertura de suelo desnudo fue diferente entre tratamientos de residuos en los sitios 1, 2, 3 y 4, mientras que en el sitio 5 ninguno de los tratamientos tuvo cobertura de suelo desnudo (Figura 4.11 C, F, I, L). En el sitio 1, el suelo desnudo fue mayor en la QP que en los otros tratamientos. En el sitio 2, el suelo desnudo fue mayor en la QP, seguido por el TRIT/QP el primer año, y mayor en ambos tratamientos el segundo año, que en los otros tratamientos. En el sitio 3, si bien la prueba de LSD-Fisher no detectó diferencias, el CONTROL tuvo cerca de 0% de cobertura el segundo y tercer año, y entre 12 y 33% de cobertura en los otros tratamientos. En el sitio 4, el suelo desnudo fue diferente entre tratamientos el segundo año, en el cual la cobertura del TRIT/QP y la QP fueron mayor que en el CONTROL, el cual tuvo cerca de 0%, y valores intermedios en el TRIT.

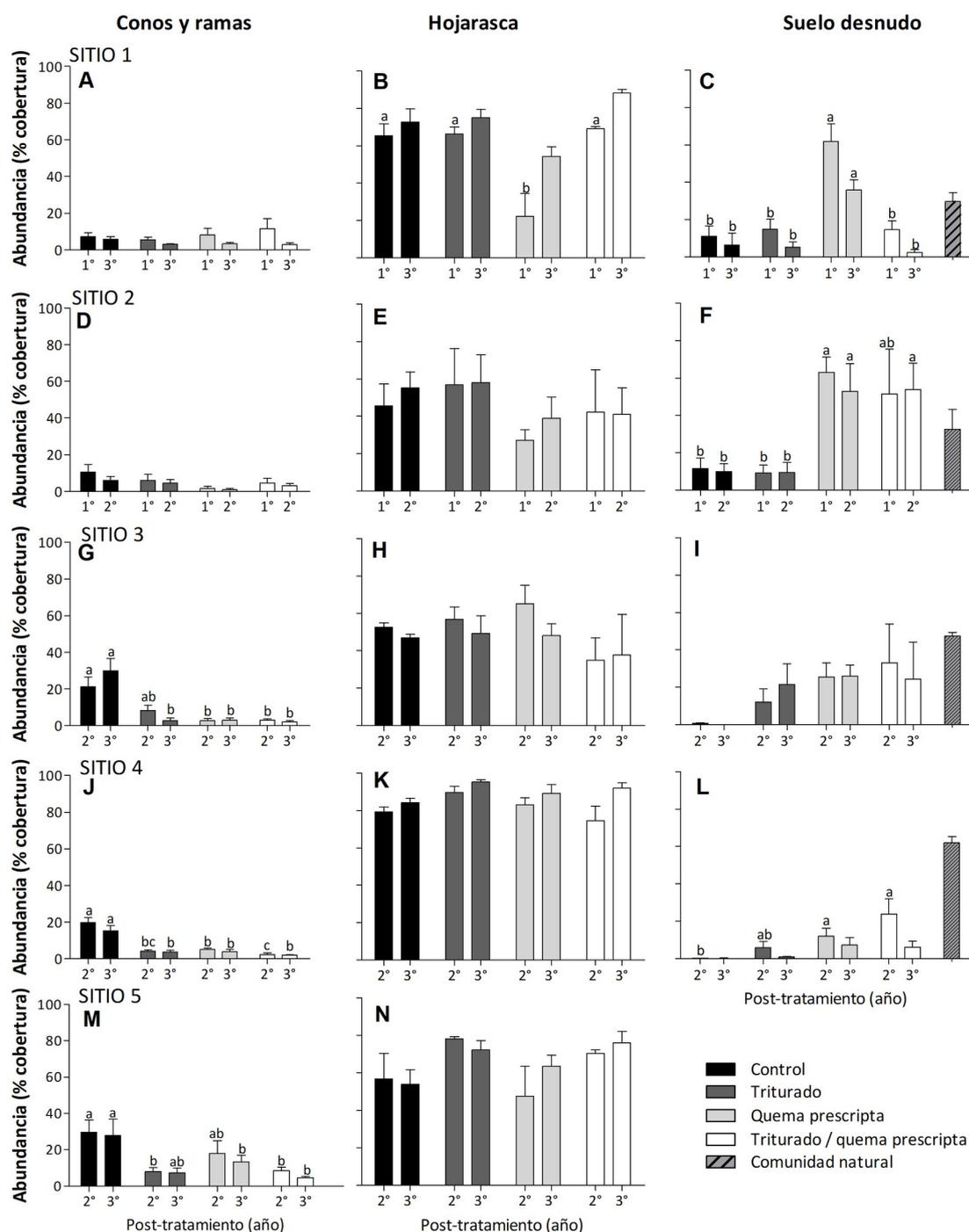


Figura 4.11 Cobertura de conos y ramas (A, D, G, J, M), hojarasca (B, E, H, K, N) y suelo desnudo (C, F, I, L) en dos años de muestreo para cada tratamiento de residuo en cada sitio. Las barras indican el error estándar y las letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos.

DISCUSIÓN

La vegetación fue afectada por los tratamientos de reducción de residuos en las plantaciones de pino ponderosa ubicadas en el noroeste del Chubut, Patagonia Argentina. Se encontraron diferencias en la respuesta de la comunidad vegetal entre tratamientos de residuos y años, las cuales variaron entre sitios debido a condiciones sitio-específicas. Durante los primeros tres años luego de la implementación de la reducción de residuos, la riqueza y la abundancia total alcanzaron en algunos casos los valores del tratamiento tradicional de apilado de residuos. Tres años post-tratamiento, la riqueza total alcanzó los valores de la comunidad natural en la mayoría de los tratamientos de reducción de residuos, mientras que la abundancia total fue siempre mayor en la comunidad natural. La similitud de la comunidad vegetal fue baja tanto entre los tratamientos de residuos como entre los tratamientos y la comunidad natural. Los sitios se diferenciaron en composición, debido a la heterogeneidad ambiental, la historia de uso y las estructuras forestales. Estos resultados contribuyen a confirmar en parte la hipótesis planteada y sugieren que ningún tratamiento de reducción de residuos mejoraría tempranamente la condición de la vegetación respecto de la práctica tradicional de apilado. Sin embargo, en el caso del triturado se observaron tendencias similares en la respuesta de la vegetación entre sitios que permiten considerarlo como el tratamiento de reducción de residuos con el menor impacto negativo sobre la vegetación en el corto plazo. Este tratamiento, comparado con la práctica tradicional de apilado, tiene la ventaja de que puede reducir el riesgo de incendio ya que reduce la continuidad vertical del combustible y lo compacta en la superficie (Agee & Skinner, 2005).

En general, la cantidad de especies nativas se mantiene estable luego de la implementación de tratamientos de reducción de residuos, mientras que las exóticas comúnmente se incrementan en los tratamientos que involucran fuego (Abella & Springer, 2015). Sin embargo, este patrón general puede variar dependiendo de las especificidades de los tratamientos y de las condiciones previas de la vegetación (Stephens et al., 2012). La recuperación de la riqueza total y de nativas a valores similares al apilado de residuos fue a los pocos meses o al año después de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos para el triturado en los cuatro sitios analizados. Esto podría deberse a que la germinación a partir del banco de semillas del suelo pudo haber sido estimulada por el proceso de triturado, el cual, al remover el suelo con la maquinaria puede exponer las semillas a la luz y escarificar las de algunas especies (Baskin & Baskin, 1999). Además, podría deberse a que las especies con capacidad de rebrote hayan persistido luego del triturado. Por el contrario, la recuperación de la riqueza total en los tratamientos que involucraron fuego se demoró en los sitios 1 y 3, y la riqueza de nativas no alcanzó los valores del apilado ni en la quema prescrita en los sitios 1 y 3, ni en triturado seguido de quema en el sitio 3. Esto podría deberse a una mayor severidad del fuego sobre la vegetación, causando la muerte de organismos con capacidad de rebrote (Ghermandi et al., 2013), y que al quemarse la hojarasca se hayan eliminado semillas (Facelli & Pickett, 1991). Resultados similares se encontraron en un bosque mixto de coníferas en California, Estados Unidos, donde la riqueza

de nativas se recuperó el primer año luego del triturado, mientras que en los tratamientos que involucraron fuego su recuperación se demoró o limitó (Collins et al., 2007). Sin embargo, la recuperación de la riqueza en los sitios 2 y 5 en los tratamientos que involucraron fuego sugiere que la recuperación de la vegetación no solo depende del tratamiento implementado, sino que hay otros factores que podrían influir, por ejemplo la identidad de las especies y la abundancia de los propágulos disponibles para su recuperación.

La baja riqueza de especies exóticas encontrada en todos los tratamientos de residuos en el sitio 1, incluso en la comunidad natural, podría explicarse por los años de exclusión ganadera en ese sitio. En el sitio 2, las exóticas, representadas mayormente por hierbas y gramíneas anuales, incrementaron su número al segundo año (2017) en todos los tratamientos de residuos. Debido a que dicho incremento también sucedió en el apilado, no es posible interpretarlo como una respuesta a los tratamientos de reducción de residuos, ya que podría deberse a variaciones interanuales (Korb & Fulé, 2008). En la comunidad natural no se registraron hierbas ni gramíneas anuales; sin embargo, dicho sector fue muestreado en 2016, el cual tuvo un invierno con bajas precipitaciones. En cambio, en el 2017 hubieron precipitaciones abundantes, las cuales pueden haber favorecido la emergencia de especies anuales (Yan et al., 2015). En el sitio 5, se observó la misma variación interanual para la abundancia de exóticas, las cuales fueron mayormente hierbas y gramíneas anuales. En el sitio 3, la alta proporción de exóticas encontradas en todos los tratamientos de residuos y comunidad natural pudo deberse al sobrepastoreo, el cual pudo haber causado un alto grado de degradación, evidenciado por la predominancia de *Acaena splendens* (Bertiller & Bisigato, 1998). En el sitio 5, un incremento temprano en la riqueza de exóticas ocurrió en todos los tratamientos de reducción de residuos, superando los valores del apilado, y una demora en el incremento de especies nativas. Esto podría deberse a que la vegetación natural en el sitio 5 se correspondió con remanentes de un bosque de *Austrocedrus chilensis*, el cual se quemó en 1987. Además, dicho sitio fue pastoreado por al menos 10 años antes de la realización de este estudio. Los bosques nativos que han sido pastoreados en esta región usualmente tienen menos especies nativas y más exóticas, especialmente si la cobertura del dosel fue reducida (Vázquez, 2002).

Diferentes respuestas de la cobertura vegetal a tratamientos de reducción de residuos pueden ser posibles, ya que dependen de muchos factores como la composición y la abundancia de especies previa (Dodson et al., 2008), la época de implementación de los tratamientos (Knapp et al., 2007) y el efecto de los tratamientos sobre las propiedades del suelo (Owen et al., 2009), entre otros. El incremento inmediato de la cobertura total hasta valores del apilado en el triturado en los sitios 1 y 2 se correspondió con especies nativas, las cuales representaron el 100% de la cobertura total en todos los tratamientos de residuos y en la comunidad natural. En cambio, el incremento inmediato de la cobertura total hasta valores del apilado en todos los tratamientos de reducción de residuos en el sitio 5, y el segundo año en el triturado seguido de quema en el sitio 3 se correspondió con especies

exóticas, las cuales representaron alrededor del 28 y 54% en el apilado en los sitios 3 y 5 respectivamente, y aproximadamente el 30% en la comunidad natural en el sitio 3. Estos resultados sugieren que el origen de las especies tendría un rol importante en la recuperación de la cobertura vegetal en los distintos tratamientos de reducción de residuos.

En cuanto a la forma de vida, las hierbas y gramíneas usualmente recuperan su cobertura rápidamente luego de la implementación de tratamientos de reducción de residuos, mientras que los arbustos en general necesitan más tiempo (Schwilk et al., 2009; Abella & Springer, 2015). En este trabajo las especies se clasificaron tanto por su forma de vida como por su duración (hábito-duración), y a su vez por su origen. Los resultados sugieren que hay una tendencia general a que los grupos de especies perennes demoren en incrementar su cobertura en los tratamientos que involucran fuego, especialmente las especies perennes nativas. En cambio, la recuperación podría ser más rápida luego del tratamiento mecánico de triturado, como se observó en el caso de la abundancia de arbustos que alcanzó o mostró una tendencia a alcanzar los valores del apilado en el triturado, en los sitios 1 y 2. Sin embargo, en el sitio 5, a pesar de que la abundancia de arbustos no fue diferente entre los tratamientos de residuos, la mayoría de ellos fueron especies nativas en el apilado y exóticas en los tratamientos de reducción de residuos. En general, cuando las especies perennes recuperaron la cobertura en tratamientos que involucraron fuego se trató de especies exóticas, como en el caso del sitio 3, donde la abundancia de hierbas perennes fue mayor en el apilado y en el triturado seguido de quema que en la quema prescrita; sin embargo, la proporción de exóticas fue mayor en el triturado seguido de quema. Además, el sitio 5 fue el único sitio que presentó cobertura de árboles, todos ellos nativos, los cuales tendieron a disminuir en los tratamientos de reducción de residuos. El efecto aparentemente más severo de los tratamientos que involucraron fuego sobre la recuperación de la abundancia de especies perennes nativas, la mayoría de ellas con capacidad de rebrote (Ghermandi et al., 2004), podría haber sido causado por la estación de quema. Las quemas prescritas se implementaron en la estación temprana, entre octubre y noviembre, luego de las precipitaciones del invierno y cuando la mayoría de las especies están iniciando o alcanzando el pico de crecimiento. En ese momento, los tejidos vegetales contienen mayor humedad, con lo cual menos calor es necesario para matarlos (Wright, 1970). Cuando la estación de crecimiento comienza, las reservas de carbohidratos en las raíces se reducen debido a su asignación a las porciones aéreas de las plantas, resultando en una reducción de su capacidad de rebrote (Bowen & Pate, 1993; Robertson & Hmielowski, 2014). Además, la cobertura del dosel de la plantación puede provocar una reducción de la biomasa aérea y subterránea (*ver capítulo 3*), afectando la capacidad de rebrote aún más. La reducción de la biomasa aérea puede resultar en una menor densidad de macollos en algunas gramíneas perennes, exponiendo sus yemas axilares al daño del fuego (Moore et al., 2019). Mientras que, la reducción de la biomasa subterránea puede resultar en una menor reserva de carbohidratos, la cual puede estar aún más reducida debido a que la sombra generada por el dosel puede reducir la producción de fotosintatos, demorando la recuperación de las plantas

(Bowen & Pate, 1993). Una alternativa a evaluar son las quemas en la estación tardía, cuando las plantas se encuentran finalizando el período de crecimiento y las reservas de carbono en las raíces se incrementan. Sin embargo, si la carga de combustible es alta, se pueden generar fuegos más intensos debido a que el suelo se encuentra más seco, conllevando una mayor profundidad de penetración del calor en el suelo, lo cual puede afectar a las yemas y rizomas de especies perennes (Knapp et al., 2007). Podría ser que el triturado haya afectado menos la capacidad de rebrote que las quemas prescritas, ya que fue previamente implementado, entre julio y octubre, cuando las reservas de carbohidratos en las raíces eran mayores. Resultados similares en la recuperación de la cobertura de plantas en el corto plazo luego del triturado se registraron también en bosques de pino ponderosa (Kane et al., 2010) y de *Pinus edulis* Engelm. y *Juniperus osteosperma* (Torr.) Little (Owen et al., 2009). Estos autores encontraron que la recuperación fue dada principalmente por especies con capacidad de rebrote (Kane et al., 2010) y se correlacionó con la estabilidad del suelo y la humedad que se mantuvo luego del triturado (Owen et al., 2009).

La composición de la comunidad vegetal puede ser afectada por tratamientos de reducción de residuos (Kane et al., 2010); sin embargo, las condiciones previas a la implementación de los tratamientos y específicas del sitio pueden influir en las diferentes composiciones posteriores a la implementación (Dodson et al., 2008). La similitud de la composición de la comunidad vegetal fue media a baja entre todos los tratamientos de residuos y la comunidad natural, en los cuatro sitios analizados. El índice de Jaccard mostró una similitud composicional baja, la cual se acentuó al considerar las abundancias específicas mediante el cálculo del índice de Bray-Curtis. Debido a que las parcelas presentaron un tamaño pequeño, dos consecuencias opuestas pueden haber ocurrido: la composición específica puede haber estado subestimada mientras que el efecto borde puede haber sido grande acelerando la tasa de colonización mediante la dispersión de semillas desde áreas adyacentes (Harper et al., 2005). Por lo tanto, sería importante evaluar el efecto de estos tratamientos en superficies mayores, y en un mayor número de réplicas, para tener una representación más precisa de la comunidad vegetal y de las tasas de recuperación. Sin embargo, muchas especies que no fueron detectadas en las parcelas permanentes (4 m²) si lo fueron en las parcelas completas (100 m²) sugiriendo que muchas especies nativas de la comunidad natural se mantienen en el estrato herbáceo-arbustivo de la plantación, incluso luego de la implementación de los tratamientos de reducción de residuos. Además, dado el corto plazo de este estudio, y la dinámica y estrategias de persistencia de las especies de la comunidad natural, muchas plantas probablemente se recuperaron del rebrote de sus tallos basales, re-crecimiento de sus macollos o germinación desde el banco de semillas (Ghermandi et al., 2004; *ver capítulo 5*), por lo que la influencia de la dispersión de semillas, si bien importante, podría haber sido menor. Al considerar la comunidad vegetal en todos los sitios en conjunto, se detectó una clara separación entre sitios; la principal diferencia fue entre el sitio 5 y los demás, posiblemente porque fue el único sitio cuya vegetación natural correspondía a bosque nativo. Las diferencias entre los sitios 1, 2, 3 y 4 fue dada por la

comunidad natural, mientras que se observó una aparente homogeneización entre las plantaciones, la cual podría explicarse por la baja cobertura vegetal general, con diferentes niveles en la similitud de las comunidades de plantas entre tratamientos de residuos en cada sitio. Algunas de las variables que explicaron la diferencia en la respuesta de la vegetación a los tratamientos de residuos entre sitios fueron la precipitación anual y la biomasa residual inicial; esta última se correlacionó negativamente con los años de exclusión ganadera sugiriendo la relevancia del efecto ganadero sobre la composición vegetal. Sin embargo, la variabilidad explicada por la ordenación RDA fue baja (15%), indicando que los tratamientos de residuos y probablemente otras variables que no fueron medidas afectan la respuesta de la vegetación. Por ejemplo, propiedades del suelo, pendiente y exposición, entre otras, deberían incluirse en futuros estudios para obtener un mejor entendimiento de las posibles respuestas de la vegetación a los tratamientos de reducción de residuos. Es importante remarcar que los tratamientos de reducción de residuos, comúnmente implementados en bosques nativos de coníferas en América del Norte, generalmente resultan en una reducción de la cobertura del dosel arbóreo debido a la eliminación de parte del estrato vegetal superior, conllevando un aumento de la radiación que alcanza el suelo y que estimula el desarrollo de la vegetación del sotobosque (Abella & Springer, 2015; Fornwalt et al., 2017). En las plantaciones estudiadas, si bien previamente se había aplicado raleo, los tratamientos de reducción de residuos analizados no resultaron en una apertura extra del dosel; por lo tanto, no era esperable encontrar un incremento sustancial en la cobertura vegetal, comparado con el apilado. Sin embargo, la cobertura vegetal usualmente disminuye en los estadios iniciales luego de la implementación de tratamientos de reducción de residuos, y luego de 5 años de la misma comienza a incrementarse (Abella & Springer, 2015). El incremento en la cobertura vegetal detectado entre años en los tratamientos de reducción de residuos sugiere que dicha tendencia podría continuar en los años siguientes.

Los residuos forestales que generan las actividades de poda y raleo pueden disminuir la cobertura vegetal al cubrir las plantas (Metlen et al., 2004; Kane et al., 2010). La reducción de conos y ramas detectada solo en los sitios 3, 4 y 5 sugiere que el efecto de los tratamientos de reducción de residuos solo sería significativo si la cobertura inicial es mayor al 20%, que fue lo registrado en el apilado de dichos sitios; sitios que además presentaron una carga inicial de combustibles de entre 30 y 60 ton ha⁻¹. La cobertura de hojarasca mayor al 50% en la mayoría de los sitios y tratamientos de residuos, y el incremento al segundo y tercer año en los sitios 1 y 2, donde la cobertura el primer año en la quema prescripta fue aproximadamente del 23%, sugieren que la recarga de combustible fino puede ser rápida, lo cual debe considerarse a la hora de determinar la frecuencia de quemas. Dado que en la estepa Patagónica las plantaciones de pino poderosa producen un incremento de la cantidad y la continuidad de combustibles finos, que pueden incrementar la intensidad de incendios en relación con aquellos que ocurren naturalmente en la estepa (Paritsis et al., 2018), la reducción de los residuos forestales es fundamental para disminuir el riesgo e intensidad de los mismos. Las quemas prescriptas son efectivas en reducir la intensidad y la severidad del

fuego (de Ronde et al., 1990; Prichard et al., 2010; Fulé et al., 2012). Sin embargo, si bien se busca reducir la carga de combustibles, la eliminación completa de ellos no sería recomendable dado que el material vegetal contiene nutrientes que mediante su extracción o con quemas muy frecuentes se podrían perder. Por otra parte, la exposición del suelo mineral luego de tratamientos que involucran fuego puede favorecer el reclutamiento y establecimiento de especies vegetales, ya que se incrementa el espacio disponible y se reduce la competencia entre plantas (Collins et al., 2007; Kane et al., 2010). En los sitios 1, 2 y 4, donde se detectó un incremento del suelo desnudo en algunos de los tratamientos que involucraron fuego, al tercer año se detectó una tendencia a incrementarse la cobertura vegetal o de hojarasca en dichos tratamientos. Por lo tanto, podría esperarse que el incremento de cobertura vegetal continúe en los siguientes años.

Este estudio expone algunos efectos del triturado, quemas prescriptas y su combinación sobre la comunidad vegetal, los cuales deben ser considerado para la implementación del manejo de combustibles en plantaciones de pino ponderosa de en la Patagonia. Si bien las especies de plantas de la comunidad natural están adaptadas a los fuegos frecuentes, con lo cual se esperaría su recuperación luego del triturado y las quemas prescriptas, estos resultados sugieren que su capacidad de recuperación se encuentra afectada, ya que la comunidad natural de plantas está alterada por las plantaciones. El triturado parece ser el tratamiento de reducción de residuos con el menor impacto negativo sobre la vegetación. Sin embargo, es importante considerar que si bien esta técnica reduce la continuidad vertical del combustible, no reduce la carga total de combustibles. Por otra parte, las condiciones sitio-específicas pueden influir en la respuesta de la vegetación. En plantaciones donde el estrato herbáceo-arbustivo es escaso, en general debido a la alta densidad inicial del rodal y la alta carga inicial de combustibles, las quemas prescriptas pueden ser la técnica más efectiva para reducir los residuos, mientras que la siembra y plantación de especies del estrato herbáceo-arbustivo debe ser considerado si la restauración de la vegetación es un objetivo. En sitios donde la vegetación natural previa al establecimiento de la plantación se corresponde con bosques nativos degradados, sería importante considerar el manejo de especies exóticas y evaluar la recuperación a largo plazo de arbustos y árboles nativos. En plantaciones degradadas por sobrepastoreo, la recuperación de la cobertura de nativas puede estar asociada con el nivel de degradación, requiriendo más de tres años para recuperarse cuando es alta.

CONCLUSIONES

El manejo de los residuos generados por las podas y los raleos en las plantaciones forestales es fundamental si se busca un equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad. Los residuos forestales que son apilados sobre el suelo en plantaciones forestales generan una capa que sombrea a la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo y, además, aumentan el riesgo e intensidad de incendios, lo que podría conllevar pérdidas productivas y un efecto más severo para la recuperación de la vegetación. Este estudio

demuestra que la capacidad de recuperación de la vegetación luego de tratamientos de reducción de residuos forestales depende tanto de los tratamientos implementados como de las condiciones previas de la vegetación y las características del sitio. Si bien en el corto plazo ninguno de los tres tratamientos de reducción de residuos evaluados (triturado, quema prescrita y triturado seguido de quema) mejoraría la condición de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo, el triturado sería el tratamiento con el menor impacto negativo sobre la vegetación. La riqueza se recuperó, en general, en todos los tratamientos de reducción de residuos, aunque en aquellos que involucraron fuego hubo una demora y las nativas no alcanzaron a recuperarse en el corto plazo. Además, los resultados de este estudio sugieren que el origen de las especies, que se asocia con la historia y uso del sitio, tendría un rol importante en la recuperación de la abundancia vegetal en los distintos tratamientos de reducción de residuos. Mientras la abundancia de nativas se recuperó en el triturado en sitios con aproximadamente 15 años de exclusión ganadera, la abundancia de exóticas aumentó en los tratamientos que involucraron fuego en los sitios con uso ganadero o degradación por fuego. Por lo tanto, al momento de seleccionar el tratamiento de reducción de residuos a implementar se deben considerar aspectos referentes a la condición de la vegetación y características del sitio. Finalmente, este estudio abre nuevas interrogantes, por ejemplo, respecto al momento de implementación de los tratamientos de reducción de residuos, ya que la capacidad de recuperación de la vegetación podría depender de su estado al momento de la implementación de los tratamientos, y la frecuencia de implementación que permita la recuperación de la vegetación. Este estudio aporta información relevante que, al ir complementándose con nuevos estudios, permitirá mejorar las pautas que manejo de los residuos forestales para lograr un equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad en plantaciones forestales del noroeste patagónico.

REFERENCIAS

- Abella, S. R., & Springer, J. D. (2015). Effects of tree cutting and fire on understory vegetation in mixed conifer forests. *Forest Ecology and Management*, 335, 281–299.
- Agee, J. K., & Skinner, C. N. (2005). Basic principles of forest fuel reduction treatments. *Forest Ecology and Management*, 211, 83–96.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1999). Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego: Academic Press.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., Orellana, I. A., Ríos Campano, M. F., Davel, M. M., Gonda, H., Heitzmann, L., Gómez, M., González, M. A., Salvador, G., & Zacconi, G. (2016). *Evaluación ambiental estratégica Patagonia Andina. Una visión sobre dónde y cómo forestar.* (p. 119). Esquel: CIEFAP – FUNDFAEP.
- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecologia Austral*, 8, 191–199.

- Bertiller, M. B., Elissalde, N. O., Rostagno, C. M., & Defossé, G. E. (1995). Environmental patterns and plant distribution along precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 29, 85–97.
- Bowen, B. J., & Pate, J. S. (1993). The Significance of Root Starch in Post-fire Shoot Recovery of the Resprouter *Stirlingia latifolia* R. Br. (Proteaceae). *Annals of Botany*, 72, 7–16.
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957) An ordination for the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 325–349.
- Busse, M. D., Hubbert, K. R., Fiddler, G. O., Shestak, C. J., & Powers, R. F. (2005). Lethal soil temperatures during burning of masticated forest residues. *International Journal of Wildland Fire*, 14, 267–276.
- Cabrera, A. L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14, 25.
- Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockerhoff, E. G., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., & Walters, B. (2006). Planted Forests and Biodiversity. *Journal of Forestry*, 104, 65–77.
- Chehébar, C., Novaro, A., Iglesias, G., Walker, S., Funes, M., Tammone, M., & Didier, K. (2013). *Identificación de áreas de importancia para la biodiversidad en la estepa y el monte de Patagonia*. (p. 111). Buenos Aires: Wildlife Conservation Society, INIBIOMA, The Nature Conservancy.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J., & Chapman, M. G. (2006). On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330, 55–80.
- Collins, B. M., Moghaddas, J. J., & Stephens, S. L. (2007). Initial changes in forest structure and understory plant communities following fuel reduction activities in a Sierra Nevada mixed conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 239, 102–111.
- Correa, M. N. (1969-1999). *Flora Patagónica*. Colección científica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires, Argentina.
- Cummings, J., & Reid, N. (2008). Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1187–1211.
- Daniel, T. W., Helms, J. A., & Baker, F. S. (1979). *Principles of Silviculture* (Second Edi). New York: McGraw-Hill.
- de Ronde, C., Goldammer, J. G., Wade, D. D., & Soares, R. V. (1990). Prescribed Fire in Industrial Pine Plantations. En J. G. Goldammer (Ed.), *Fire in the Tropical Biota – Ecosystem Process and Global Challenges* (pp. 216–272). Berlin: Springer Verlag.
- Defossé, G. E., Bertiller, M. B., & Ares, J. O. (1990). Above-ground phytomass dynamics in a grassland steppe of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management*, 43, 157–160.
- Defossé, G. E., Godoy, M. M., Bianchi, L. O., Lederer, N. S., & Kunst, C. (2015b). Fire history, fire ecology and management in Argentina Patagonia: from ancient times to nowadays. En B. Leblon & M. E. Alexander (Eds.), *Current International Perspectives on Wildland*

- Fires, Mankind and the Environment* (pp. 177–209). New York: Nova Science Publishers.
- Defossé, G. E., Godoy, M. M., & Guglielmin, D. A. (2015a). El manejo y la prevención de los incendios forestales. En L. Chauchard, C. Frugoni, & C. Nowak (Eds.), *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 371–387). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Defossé, G.E. & Robberecht, R. (1987). Patagonia: Range Management at the End of the World. *Rangelands*, 9, 106–109.
- Dezzotti, A., Mortoro, A., Medina, A., Sbrancia, R., & Beltrán, H. A. (2019). Plant richness and life form diversity along vegetation and forest use gradients in Northwestern Patagonia of Argentina. *Cernea*, 25, 301–313.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2018). InfoStat. En *Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina*. <http://www.infostat.com.ar>
- Di Rienzo, J. A., Macchiavelli, R., & Casanoves, F. (2017). *Modelos Lineales Mixtos Aplicaciones en InfoStat*. Córdoba: Grupo Infostat.
- Dodson, E. K., Peterson, D. W., & Harrod, R. J. (2008). Understory vegetation response to thinning and burning restoration treatments in dry conifer forests of the eastern Cascades, USA. *Forest Ecology and Management*, 255, 3130–3140.
- Facelli, J., & Pickett, S. (1991). Plant Litter: Its Dynamics and Effects on Plant Community Structure. *The botanical review*, 57, 1–32.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Fornwalt, P. J., Rocca, M. E., Battaglia, M. A., Rhoades, C. C., & Ryan, M. G. (2017). Mulching fuels treatments promote understory plant communities in three Colorado, USA, coniferous forest types. *Forest Ecology and Management*, 385, 214–224.
- Fulé, P. Z., Crouse, J. E., Roccaforte, J. P., & Kalies, E. L. (2012). Do thinning and/or burning treatments in western USA ponderosa or Jeffrey pine-dominated forests help restore natural fire behavior? *Forest Ecology and Management*, 269, 68–81.
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., Nakamatsu, V., Ciari, G., Salomone, J. M., Massara, V., Martínez, G. G., & Maestre, F. T. (2017). Aridity and overgrazing have convergent effects on ecosystem structure and functioning in patagonian rangelands. *Land Degradation & Development*, 29, 210–218.
- Ghermandi, L., Gonzalez, S., Lescano, M. N., & Oddi, F. (2013). Effects of fire severity on early recovery of Patagonian steppes. *International Journal of Wildland Fire*, 22, 1055–1062.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., & Bran, D. (2004). Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 15, 67–76.
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brososke, K. D., Saunders, S. C., Euskirchen, E. S., Roberts, D., Jaiteh, M. S., & Esseen, P. A. (2005). Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19,

768–782.

- Jaccard, P. (1900) Contribution an Problème de l'immi- gration post-glaciaire de la flore alpine. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 36, 87–130.
- Kane, J. M., Morgan Varner, J., Knapp, E. E., & Powers, R. F. (2010). Understory vegetation response to mechanical mastication and other fuels treatments in a ponderosa pine forest. *Applied Vegetation Science*, 13, 207–220.
- Knapp, E. E., Schwilk, D. W., Kane, J. M., & Keeley, J. E. (2007). Role of burning season on initial understory vegetation response to prescribed fire in a mixed conifer forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 11–22.
- Köppen, W., & Geiger, R. (1936). *Das geographische System der Klimate*. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Korb, J. E., & Fulé, P. Z. (2008). Intra- and interannual vegetation change: Implications for long-term research. *Restoration Ecology*, 16, 5–11.
- Lantschner, M. V., Rusch, V., & Peyrou, C. (2008). Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, 17, 969–989.
- Lederer, N. S., Rago, M.M., Godoy, M. M., Bonansea, J., Urretavizcaya, M. F., & Defosse, G. E. (2018). *Gestión sustentable de residuos de poda y raleo en forestaciones de Patagonia: efectos de distintos tratamientos sobre la diversidad, el ciclado de nutrientes y las emisiones de CO2*. Informe final UCAR-PIA 14066.
- Leon, R. J. C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8, 125–144.
- Metlen, K. L., Fiedler, C. E., & Youngblood, A. (2004). Understory response to fuel reduction treatments in the blue mountains of northeastern Oregon. *Northwest Science*, 78, 175–185.
- Moore, N. A., Camac, J. S., & Morgan, J. W. (2019). Effects of drought and fire on resprouting capacity of 52 temperate Australian perennial native grasses. *New Phytologist*, 221, 1424–1433.
- Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88, 349–364.
- Oddi, F. J., & Ghermandi, L. (2015). Dendroecological potential of shrubs for reconstructing fire history at landscape scale in Mediterranean-type climate grasslands: The case of *Fabiana imbricata*. *Dendrochronologia*, 33, 16–24.
- Oddi, F. J., & Ghermandi, L. (2016). Fire regime from 1973 to 2011 in north-western Patagonian grasslands. *International Journal of Wildland Fire*, 25, 922–932.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2018). *Vegan: community ecology package*. Version 2.5-3. (2018 October 25). <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- Oliva, G., García, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., & Gaitán, J.

- (2017). *Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extra andina*. Trelew: INTA Centro Regional Patagonia Sur.
- Orellana, I. A., & Raffaele, E. (2012). Effect of *Pseudotsuga menziesii* Plantations on Vascular Plants Diversity in Northwest Patagonia, Argentina. En Gbolagade Akeem Lameed (Ed.) *Biodiversity Enrichment in a Diverse World* (pp. 195–208). IntechOpen.
- Owen, S. M., Sieg, C. H., Gehring, C. A., & Bowker, M. A. (2009). Above- and belowground responses to tree thinning depend on the treatment of tree debris. *Forest Ecology and Management*, 259, 71–80.
- Paritsis, J., & Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management*, 255, 1575–1583.
- Paritsis, J., Landesmann, J. B., Kitzberger, T., Tiribelli, F., Sasal, Y., Quintero, C., Dimarco, R. D., Barrios-García, M. N., Iglesias, A. L., Diez, J. P., Sarasola, M., & Nuñez, M. A. (2018). Pine plantations and invasion alter fuel structure and potential fire behavior in a Patagonian forest-steppe ecotone. *Forests*, 9, 1–16.
- Pinheiro, J. C., & Bates, D. M. (2004). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer. <https://doi.org/10.1007/b98882>
- Prichard, S. J., Peterson, D. L., & Jacobson, K. (2010). Fuel treatments reduce the severity of wildfire effects in dry mixed conifer forest, Washington, USA. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 1615–1626.
- Quinn-Davidson, L. N., & Varner, J. M. (2011). Impediments to prescribed fire across agency, landscape and manager: An example from northern California. *International Journal of Wildland Fire*, 21, 210–218.
- Raffaele, E., & Schlichter, T. (2000). Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositos en estepas del noroeste patagónico. *Ecologia Austral*, 10, 151–158.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. (3.5.2). <https://www.r-project.org>
- Reineke, H. L. (1933). Perfecting a Stand-Density Index for Even- Aged Forests. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627–638.
- Reiner, A. L., Vaillant, N. M., Fites-Kaufman, J. A., & Dailey, S. N. (2009). Mastication and prescribed fire impacts on fuels in a 25-year old ponderosa pine plantation, southern Sierra Nevada. *Forest Ecology and Management*, 258, 2365–2372.
- Robertson, K. M., & Hmielowski, T. L. (2014). Effects of fire frequency and season on resprouting of woody plants in southeastern US pine-grassland communities. *Oecologia*, 174, 765–776.
- Rusch, V., Sarasola, M., Corley, J., Schlichter, T., Paritsis, J., Bettinelli, J., & Peyrou, C. (2004). *Sustentabilidad de las Plantaciones de Coníferas Introducidas en la región Andino Patagónica: Biodiversidad e Invasión. PIA 01/00*. Bariloche, Argentina.
- Schwilk, D. W., Keeley, J. E., Knapp, E. E., McIver, J. D., Bailey, J. D., Fettig, C. J., Fiedler, C. E.,

- Harrod, R. J., Moghaddas, J. J., Outcalt, K. W., Skinner, C. N., Stephens, S. L., Waldrop, T. a, Yaussy, D. a, & Youngblood, A. (2009). The National Fire and Fire Surrogates Study: effects of alternative fuel reduction methods on forest vegetation structure and fuels. *Ecological Applications*, *19*, 285–304.
- Sonohat, G., Balandier, P., & Ruchaud, F. (2004). Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Forestry Chronicle*, *85*, 583–592.
- Soriano, A. (1952). La regeneración de la vegetación en las Zonas Aridas. *Ciencia e Investigación*, *8*, 544–549.
- Soriano, A. (1956). Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, *10*, 323–348.
- Stephens, S. L., McIver, J. D., Boerner, R. E. J., Fettig, C. J., Fontaine, J. B., Hartsough, B. R., Kennedy, P. L., & Schwilk, D. W. (2012). The Effects of Forest Fuel-Reduction Treatments in the United States. *BioScience*, *62*, 549–560.
- Vázquez, D. (2002). Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions*, *22*, 255–267.
- Veblen, T., Kitzberger, T., Raffaele, E., & Lorenz, D. C. (2003). Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. En T. T. Veblen, W. Baker, G. Montenegro, & T. W. Swetnam (Eds.), *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas. Ecological studies* (pp. 265–295). New York: Springer Verlag.
- Wright, H. A. (1970). A Method to Determine Heat-Caused Mortality in Bunchgrasses. *Ecology*, *51*, 582–587.
- Yan, H., Liang, C., Li, Z., Liu, Z., Miao, B., He, C., & Sheng, L. (2015). Impact of precipitation patterns on biomass and species richness of annuals in a dry steppe. *PLoS ONE*, *10*, 1-14.
- Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. (2019). *Catálogo de las plantas vasculares del cono sur*. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>

CAPÍTULO 5

Estrategias para persistir en la comunidad: banco de semillas del suelo y vegetación en plantaciones de *Pinus ponderosa*



INTRODUCCIÓN

La biodiversidad es un atributo de las comunidades que debe preservarse, ya que contribuye a la estructura de la comunidad, su función y servicios ecosistémicos, y a la estabilidad en el tiempo (Mori et al., 2013). Este atributo puede ser alterado por disturbios antropogénicos como las plantaciones forestales (Carnus et al., 2006). La posibilidad de mantener la biodiversidad en plantaciones forestales es un desafío global ya que las mismas representan el 3% del área ocupada por plantaciones y bosques nativos en el mundo, y dicha proporción continúa en aumento (FAO, 2020).

La magnitud de los efectos de las plantaciones forestales en la biodiversidad es variable, dependiendo de factores como el contexto ecológico e histórico de los ecosistemas naturales y el manejo forestal. La luz que llega al suelo es uno de los principales factores modificados por las plantaciones, debido al incremento en la cobertura del dosel, especialmente cuando reemplazan pastizales y matorrales (Bremer & Farley, 2010). La biodiversidad de plantas generalmente se reduce por la modificación lumínica (Orellana & Raffaele, 2012), conllevando alteraciones en otros taxones asociados (Simonetti et al., 2013). Sin embargo, cuando se aplican podas y raleos más radiación solar alcanza el estrato bajo el dosel, y algunas especies nativas pueden persistir (Cummins & Reid, 2008). También se observan efectos neutros o positivos en tierras degradadas, donde las plantaciones favorecen la estabilización del suelo y crean condiciones de sitio favorables para la regeneración de especies nativas (Gachet et al., 2007).

La persistencia y la recuperación de plantas vasculares dependen de sus estrategias reproductivas y de la disponibilidad de propágulos. Algunas especies perennes se reproducen mediante yemas vegetativas y generalmente no forman bancos de semillas persistentes. Estas especies necesitan mantenerse en la vegetación en superficie para persistir en la comunidad, mientras que las especies anuales dependen de sus semillas (Parker et al., 1989). Cuando un disturbio ocurre, la composición y la abundancia del banco de semillas son importantes para predecir la potencial revegetación natural de la comunidad (van der Valk & Pederson, 1989). Las plantaciones con coníferas generalmente afectan la vegetación en superficie y también el banco de semillas del suelo (Maccherini & De Dominicis, 2003; Bisteau & Mahy, 2006) el cual decrece en tamaño a medida que la plantación crece en edad (Pywell et al., 2002; Galloway et al., 2017). El banco de semillas del suelo en plantaciones forestales suele estar conformado principalmente por hierbas anuales, las cuales en general son exóticas (Moles & Drake, 1999; Meers et al., 2012), y sólo algunas nativas (Augusto et al., 2001; Pywell et al., 2002). Esto implica que, si bien algunas especies pueden recuperarse a partir del banco de semillas del suelo, otros mecanismos son requeridos para su recuperación (Onaindia & Amezaga, 2000; Meers et al., 2012). Además, ya que en plantaciones forestales una gran proporción de especies exóticas conforman el banco de semillas, la futura vegetación podría contener una alta proporción de especies no deseables (Korb et al., 2005).

Los mecanismos para recuperar las especies afectadas por las plantaciones deberían considerarse desde la planificación de las plantaciones, especialmente si se conoce previamente cuales son las especies que podrían ser afectadas en la vegetación en superficie y cuales podrían estar presentes o ausentes en el banco de semillas del suelo. La lluvia de semillas es un mecanismo particularmente importante para aquellas especies que desaparecen luego de la plantación tanto en la vegetación en superficie como en el banco de semillas del suelo (Moles & Drake, 1999; Bisteau & Mahy, 2006). Por esta razón, la presencia de recursos cercanos que contengan especies deseables es fundamental. La dispersión por viento depende de la distancia desde la fuente y de algunas condiciones ambientales. Por ejemplo, las semillas raramente se dispersan más allá de los 5 m desde el borde en bosques densos, mientras que pueden alcanzar más de 30 m en bosques ralos (Cadenasso & Pickett, 2000). Además, el tamaño de la plantación y la creación de espacios abiertos dentro de ésta deberían considerarse para permitir que los propágulos se dispersen en la plantación desde la vegetación cercana (Lindenmayer et al., 2015). Otras prácticas como la siembra y la plantación de especies afectadas son posibles alternativas. En todos los casos, el conocimiento de los requerimientos para la producción de semillas, dispersión y establecimiento tanto de las especies deseables como no deseables es necesario.

En la Patagonia argentina, durante las últimas décadas, el Gobierno nacional ha promovido las plantaciones con coníferas exóticas para la producción maderera mediante subsidios (Leyes 26432/08 y 25080/98). Estas plantaciones a veces han tenido impactos negativos sobre los ecosistemas naturales (Lantschner et al., 2008; Paritsis & Aizen, 2008; Orellana & Raffaele, 2012). Actualmente, las políticas productivas también promueven el mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas en los cuales se establecen las plantaciones forestales, por ejemplo, mediante el proyecto “Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales” (GEF TF 090118). Si bien las primeras plantaciones con coníferas exóticas en el noroeste de Patagonia reemplazaron bosques nativos, la plantación forestal en estas áreas actualmente está restringida (Leyes 26331/07 y 27487/18). Las plantaciones actualmente se realizan fuera de los bosques nativos, en el ecotono bosque-estepa y en algunas partes de la estepa, donde se estima que 2,6 millones de hectáreas son potenciales para la plantación con coníferas (Bava et al., 2016). La principal especie forestal utilizada es el pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson). Las prácticas del manejo tradicional incluyen plantaciones a densidades de 1.111 plantines por hectárea sin preparación previa del suelo (Gonda et al., 2015), y tres podas y dos raleos antes de la corta final a la edad de 36 a 48 años (Davel et al., 2015). Muchas plantaciones forestales en Patagonia están alcanzando la primera rotación y posiblemente se realice la reforestación de los predios luego de la corta final. Muchos estudios que evalúan los efectos de las plantaciones forestales en la biodiversidad fueron realizados en áreas de bosque de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.Serm. & Bizzarri. En las mismas, la riqueza y la abundancia de plantas se reduce, mientras que la composición específica de plantas (Paritsis & Aizen, 2008; Orellana & Raffaele, 2012) y de otros taxones asociados es modificada por las plantaciones (Lantschner et al., 2008). En la estepa, se

registraron efectos similares, si bien estos cambios fueron menos abruptos en plantaciones ralas (Lantschner et al., 2008). Además, la restauración de algunas especies con cobertura reducida por el sobrepastoreo de ganado doméstico puede ser promovida por las plantaciones ralas (Gyenge et al., 2010).

La vegetación en superficie y el banco de semillas del suelo han sido estudiados en la estepa patagónica para evaluar los efectos del pastoreo. En la vegetación en superficie puede haber un incremento de la cobertura de arbustos y una reducción de los pastos y de las hierbas perennes en áreas con alta presión ganadera, comparado con áreas donde el ganado es excluido (Bertiller & Bisigato 1998; Franzese et al., 2016). En ambas áreas, el banco de semillas del suelo está conformado principalmente por hierbas, habiendo una marcada reducción de los pastos perennes en áreas pastoreadas (Bertiller, 1992, 1996; Franzese et al., 2016). En áreas sin pastoreo (Ghermandi, 1992) o en áreas afectadas por fuego (Gonzalez & Ghermandi, 2008), se ha detectado una baja similitud entre la composición de especies de la vegetación y el banco de semillas. Sin embargo, el banco de semillas del suelo no ha sido estudiado en plantaciones de coníferas, donde podría tener un rol fundamental en la restauración de la vegetación luego de las prácticas de poda y raleo.

Pregunta de investigación

¿Es posible que la comunidad vegetal persista y se desarrolle a partir de la vegetación en superficie y del banco de semillas del suelo en plantaciones de pino ponderosa del noroeste del Chubut que se encuentran a mitad de su ciclo de rotación?

Hipótesis

La vegetación del estrato herbáceo-arbustivo es afectada por las plantaciones de pino ponderosa, lo cual impacta en el banco de semillas del suelo. Además, la distancia a la comunidad natural disminuye la posibilidad de revegetación, incrementando el impacto de las plantaciones sobre la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo. Sin embargo, parte de la vegetación nativa persiste en la vegetación en superficie o en el banco de semillas del suelo en la plantación forestal, conformando una fuente de propágulos potenciales para la recuperación de la vegetación luego de la implementación de prácticas silvícolas.

Predicciones

- La riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies disminuirá, y la composición específica variará, tanto en la vegetación en superficie como en el banco de semillas del suelo, desde la comunidad natural al interior de la plantación.
- La composición de especies será diferente entre la vegetación en superficie y el banco de semillas del suelo en la plantación, con predominancia de especies perennes nativas en la vegetación y anuales exóticas en el banco de semillas, incluyendo la presencia de especies nativas en ambos compartimentos.

Objetivos específicos

- 1) Comparar la riqueza y la abundancia total, según el origen y según el hábito-duración de las especies, y la composición de la comunidad vegetal presente en la vegetación en superficie (a) y en el banco de semillas del suelo (b) entre la comunidad natural, el borde de la plantación y su interior en plantaciones de pino ponderosa del noroeste del Chubut en mitad de su ciclo de rotación.
- 2) Analizar la similitud entre la composición de especies de la vegetación en superficie y del banco de semillas del suelo en el borde de la plantación, en su interior, y en la comunidad natural.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el noroeste de la provincial del Chubut, Argentina. Fitogeográficamente corresponde a los distritos Subandino y Occidental de la provincia Patagónica (Soriano, 1956; León et al., 1998; Oyarzabal et al., 2018). El distrito Subandino se caracteriza por una estepa graminosa, dominada por gramíneas de la especie *Festuca pallescens* St. Ives Parodi. A lo largo de un gradiente de oeste a este de disminución de la precipitación, esta vegetación es gradualmente reemplazada por una estepa arbustivo-graminosa, la cual caracteriza al distrito Occidental, donde dominan gramíneas de los géneros *Festuca*, *Bromus*, *Hordeum* y *Pappostipa*, y los arbustos *Azorella prolifera* (Cav.) G.M. Plunkett & A.N. Nicolas, *Adesmia volckmannii* Phil., y *Berberis microphylla* G. Forst (Bertiller et al., 1995). Con una cobertura vegetal del 25 al 50%, las comunidades vegetales presentes en la actualidad en la región representan distintos estados de degradación, dado por el sobrepastoreo a las que han estado sometidas desde la introducción del ganado doméstico a fines del siglo XIX (Soriano, 1952; Bertiller & Bisigato 1998; Oliva et al., 2017), por lo cual se las denominará “comunidad natural” de aquí en adelante. El clima es Templado-Mediterráneo; con veranos cálidos y secos, e inviernos fríos y húmedos (Köppen & Geiger, 1936). Las plantaciones de pino ponderosa se encuentran en áreas con precipitaciones entre 700 mm y 300 mm (Bava et al., 2016).

Dentro del área de estudio se seleccionaron tres sitios con plantaciones de pino ponderosa que abarcaran al menos 30 hectáreas (**Figura 5.1**), el cual es considerado un tamaño representativo de las plantaciones en Patagonia (Bava et al., 2016). Se escogieron rodales con diámetro cuadrático medio mayor a 25 cm, ya que los mismos serían próximamente raleados, según el modelo de manejo tradicional (Davel et al., 2015). Se obtuvieron datos de la precipitación media anual de los sitios a través de la plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017).

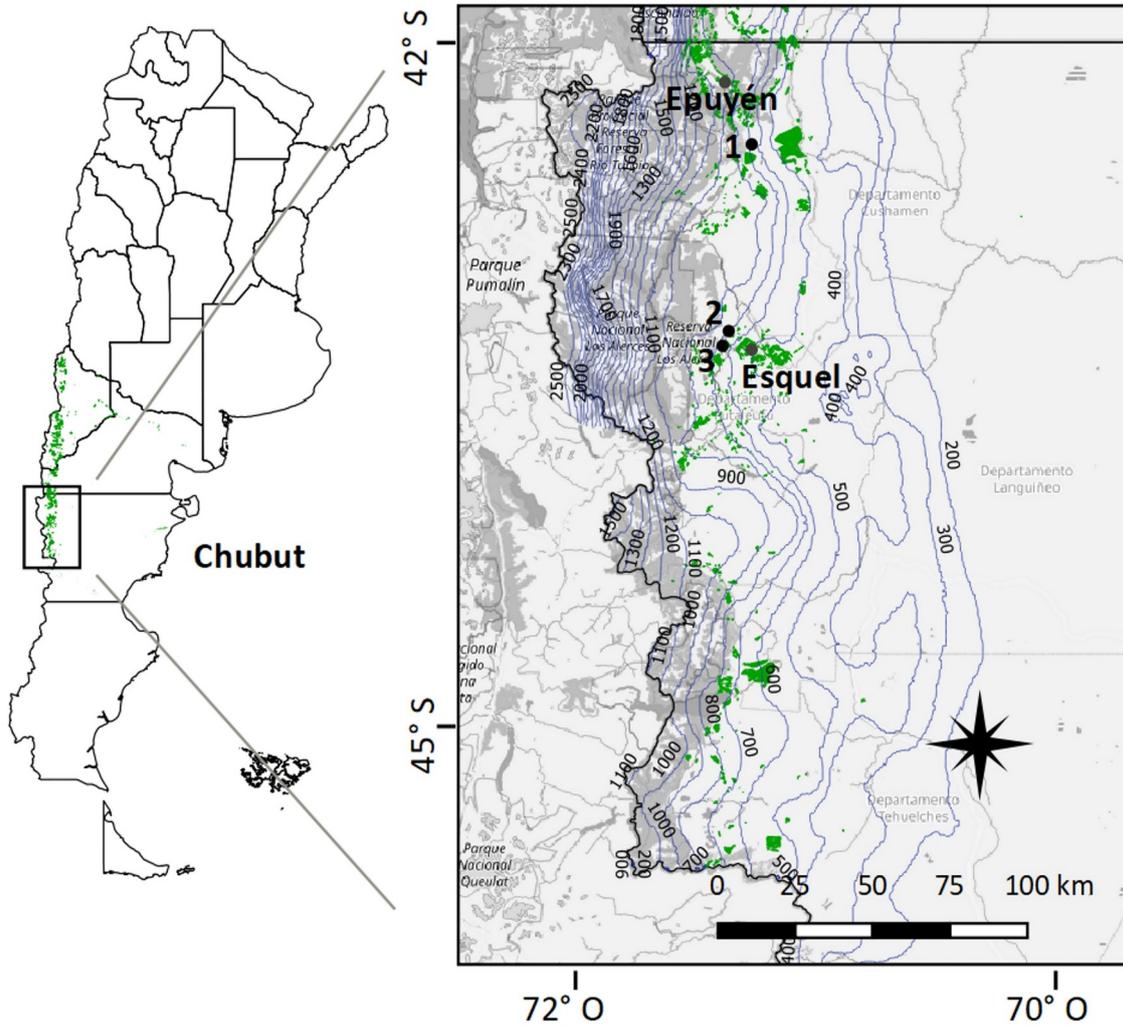


Figura 5.1 Ubicación de las plantaciones de pino ponderosa en el noroeste de Chubut (verde), y de los tres sitios de estudio. El bosque andino-patagónico se indica en gris oscuro y la estepa patagónica en gris claro. Las líneas representan las isohietas anuales.

Muestreo

En cada uno de los sitios se delimitaron tres sectores: comunidad natural, borde (los primeros 10 m de plantaciones desde uno de sus bordes) e interior (al menos a 50 m desde los bordes de la plantación). En cada sector se estableció en abril de 2016 una unidad experimental de 250 m² dividida en cinco parcelas de 50 m², obteniéndose un total de 45 parcelas rectangulares (**Figura 5.2**).

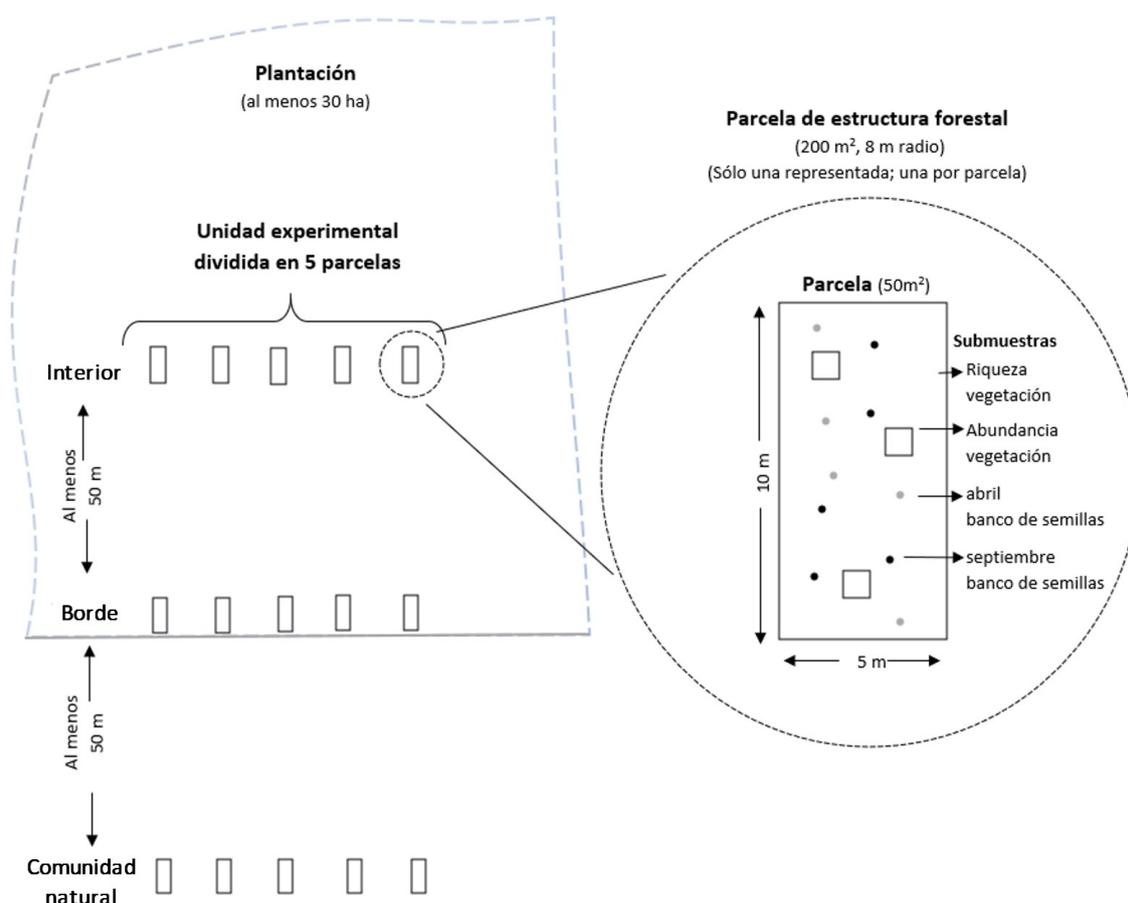


Figura 5.2 Esquema del diseño de muestreo para un sitio.

Para caracterizar la estructura forestal, alrededor del centro de cada parcela rectangular en los sectores del borde y del interior se estableció una parcela circular de 8 m de radio (200 m²) (**Figura 5.2**). Se midió el diámetro a la altura del pecho (1,3 m) de todos los individuos de pino ponderosa, y en cuatro árboles se midió la altura de inicio de copa verde y total. En el centro de parcela se estimó el porcentaje de cobertura del dosel con un densiómetro hemisférico, siguiendo la metodología de Lemmon (1956). En cada plantación se registraron las prácticas silvícolas realizadas y se estimó la edad mediante el conteo de entrenudos (Gonda, 2001). Con estos datos se calcularon variables de la estructura forestal.

Para evaluar la vegetación en superficie (vegetación, desde ahora en más), en diciembre de 2016 se registraron todas las especies de plantas presentes en cada parcela rectangular y se estimó la abundancia como porcentaje de cobertura aérea de cada especie en un cuadro de 1 m² colocado tres veces en cada parcela. Las especies que no pudieron ser identificadas en el campo fueron herborizadas e identificadas en el laboratorio, según Correa (1969-1999) y Zuloaga et al. (2019).

Para evaluar el banco de semillas del suelo (banco de semillas, desde ahora en más), se tomaron muestras del suelo en dos oportunidades para lograr una representación más precisa de la composición del banco de semillas. La primera en abril de 2016, durante el

otoño, luego de la dispersión, y la segunda en septiembre de 2016, al finalizar el invierno, luego de la estratificación natural. En cada momento se tomaron cinco muestras de suelo por parcela rectangular utilizando un sacabocado de 10 cm de diámetro para muestrear los primeros 5 cm de suelo mineral. Cuando hubo hojarasca, la misma se muestreó separadamente del suelo mineral, pero se consideró como parte de la misma muestra. Se utilizó el método indirecto o de emergencia adaptado de Thompson & Grime (1979). Se colocó cada muestra de suelo sobre 1 cm de arena volcánica esterilizada en una bandeja plástica de 16 cm x 12 cm, dentro de una bolsa plástica de 30 μ m, y se dispusieron en una cámara de crecimiento inmediatamente luego de los muestreos de abril y septiembre. La cámara de crecimiento se mantuvo con temperaturas entre 20 °C y 25 °C, y 16 horas de luz. Durante cuatro meses las muestras se regaron para mantener las condiciones de humedad, y se removió el suelo al segundo y tercer mes para reiniciar la germinación. Se evaluó la emergencia de plántulas semanalmente, eliminándose las plántulas identificadas de las bandejas. Las plántulas no identificadas se trasplantaron en macetas individuales y mantuvieron en invernadero hasta que pudieron ser identificadas. La identificación se realizó de acuerdo a Correa (1969-1999), Puntieri & Chiapella (2011) y Zuloaga et al. (2019).

Análisis de datos

Las especies identificadas se clasificaron según su origen en nativas y exóticas, y según su hábito-duración en hierbas anuales (incluyen a las bienales y a las gramíneas anuales), hierbas perennes (incluyen a las gramíneas perennes) y arbustos (incluyen a los sub-arbustos), de acuerdo a Zuloaga et al. (2019). En los análisis para evaluar la respuesta de la comunidad natural se excluyeron las plántulas de pino ponderosa. Sin embargo, debido a que el pino ponderosa podría formar parte de la regeneración, se presentan los datos de su abundancia en la vegetación y en el banco de semillas.

Respuesta de la vegetación

Para comparar la riqueza y la abundancia de la vegetación entre sectores se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial negativa. Se trató el sector como un efecto fijo (con tres niveles: comunidad natural, borde e interior) y la parcela (con cinco niveles) se anidó en el sitio (con 3 niveles: sitio 1, sitio 2 y sitio 3), como efecto aleatorio. Se utilizaron intercepciones al azar para modelar la variación entre-sitio y entre-parcela dentro del sitio. Las variables respuesta fueron tanto riqueza como abundancia total, de nativas, de exóticas, de hierbas anuales, de hierbas perennes y de arbustos. Cuando las diferencias entre sectores fueron significativas ($p < 0,05$), se realizaron contrastes de LSD-Fisher. Estos análisis se realizaron en el software InfoStat (Di Rienzo et al. 2018). Infostat implementa una interface con la plataforma R (R Core Team, 2018) para la estimación de modelos lineales generalizados mixtos mediante las funciones gml de la librería stats, y glmer de la librería lme4 (Bates et al., 2015).

Para comparar la composición de la vegetación entre sectores, se realizaron análisis de la varianza multivariados permutacionales utilizando matrices de distancia (PERMANOVA). Se

utilizó la matriz de abundancia de especies con distancia de Bray, al nivel de parcela. Primero se chequearon diferencias entre sitios y de acuerdo con esto se comparó la composición general o para cada sitio. Cuando las diferencias fueron significativas ($p < 0,05$), se realizaron comparaciones de a pares. Para estos análisis se utilizó la función `adonis` de la librería `Vegan` (Oksanen et al. 2018) y la función `pairwise.adonis` de la librería `pairwiseAdonis` (Martinez Arbizu, 2019) en el software R, version 3.5.2 (R Core Team, 2018).

Respuesta del banco de semillas

Para comparar la riqueza, la abundancia y la composición de especies del banco de semillas entre sectores, se combinaron los datos de abril y septiembre, ya que se asumió que la emergencia de algunas especies ocurre en otoño mientras que la de otras ocurre en primavera, todas ellas contribuyendo a la misma biodiversidad de la comunidad vegetal. Para la abundancia se calculó el número de plántulas por m^2 . Se realizaron los mismos análisis descriptos para la vegetación.

Comparación de la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas

Para comparar la composición entre la vegetación y el banco de semillas se realizaron PERMANOVAs utilizando la matriz de presencia de especies a nivel de parcela con distancia de Bray. Primero se chequearon diferencias entre sitios y luego se comparó la composición entre la vegetación y el banco de semillas para cada sector según correspondió. Cuando las diferencias fueron significativas ($p < 0,05$), se realizaron comparaciones de a pares. Para visualizar los resultados se realizó un escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) basado en la presencia de especies con distancia de Bray. Los análisis de PERMANOVA y las comparaciones de a pares se realizaron utilizando las funciones descriptas para los análisis de vegetación, mientras que el análisis de NMDS se realizó con la función `metaMDS` de la librería `Vegan` (Oksanen et al. 2018) en el software R, version 3.5.2 (R Core Team, 2018).

RESULTADOS

Caracterización de los sitios de estudio

Los sitios de estudio seleccionados presentaron cierta heterogeneidad entre sí, dada por la heterogeneidad natural de la estepa (Soriano, 1956), la historia de uso previa a la plantación y el manejo forestal (**Tabla 5.1**). La precipitación media anual registrada para los sitios varió entre 600 y 700 mm.

Tabla 5.1 Variables de la estructura forestal del borde e interior de la plantación en cada sitio. Se indica el valor medio y entre paréntesis el error estándar.

Sitio	Edad/ Manejo	Sector	Densidad (árboles ha ⁻¹)	Diámetro medio (cm)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Altura total (m)	Altura inicio de copa verde (m)	Índice densidad de Reineke	Cober- tura del dosel (%)
Sitio 1									
(42°17'39"S 71°19'53"O)	27/ podas y raleo	Borde	590 (70)	36,9 (0,7)	60,7 (7,8)	14,6 (0,3)	3,2 (0,1)	1134 (144)	84 (2)
		Interior	310 (29)	33,4 (0,7)	16,6 (3)	14 (0,2)	3,6 (0,1)	333 (58)	80(2)
Sitio 2									
(42°51'58"S 71°25'00"O)	27/ podas y raleo	Borde	510 (37)	30,7 (0,6)	38,4 (3,8)	10,2 (0,4)	2,8 (0)	744 (72)	85 (0)
		Interior	480 (25)	28,2 (0,7)	28,7 (1,8)	10,3 (0,1)	2,7 (0)	570 (34)	69 (3)
Sitio 3									
(42°53'34"S 71°23'05"O)	27/ ninguno	Borde	270 (70)	34,4 (2,2)	13,9 (5,1)	10,7 (0,3)	1,4 (0)	280 (99)	77 (8)
		Interior	490 (48)	27,7 (0,7)	27,8 (3,3)	11,1 (0,2)	1,2 (0)	555 (63)	84 (1)

Índice de Densidad de Reineke (Reineke, 1933)

Respuesta de la vegetación

Se registraron 69 taxones, pertenecientes a 27 familias. Del total, 67 se identificaron a nivel de especie, una a nivel de género y una a nivel de familia. La mayoría de las especies se correspondieron con hierbas perennes nativas y la especie que predominó en abundancia en los tres sectores fue el arbusto nativo *Discaria articulata* (Phil.) Miers.

En cuanto a la riqueza, se detectaron diferencias significativas entre sectores para la riqueza total ($p < 0,001$), la cual decreció gradualmente desde la comunidad natural hacia el interior de la plantación (**Anexo 5.1**). En la comunidad natural se detectaron 17 especies, mientras que en el borde hubo cuatro especies menos que en la comunidad natural, y en el interior cuatro menos que en el borde. Si bien se detectó una disminución de especies desde la comunidad natural al interior de la plantación para todos los grupos, las nativas ($p < 0,001$) y las hierbas perennes ($p < 0,001$) fueron los grupos más afectados. La comunidad natural presentó 10 especies nativas y siete hierbas perennes, mientras que el interior tuvo cinco y tres especies menos que la comunidad natural, respectivamente (**Figura 5.3A**). Una disminución entre la comunidad natural y los sectores de la plantación también fue detectada para la abundancia total ($p < 0,001$). La abundancia total en la comunidad natural fue 48% de cobertura vegetal, mientras que en el borde fue 28% menor que en la comunidad natural, y en el interior 9% menor que en el borde. Las nativas ($p < 0,001$) conformaron el 90% de la cobertura total de la comunidad natural, siendo el único grupo, según el origen, afectado por las plantaciones. Los arbustos ($p = 0,004$) conformaron el 65% de la cobertura total de la comunidad natural, siendo el grupo, según el hábito-duración, más afectado por las plantaciones. En la comunidad natural, la cobertura de arbustos fue del 31%, mientras que el borde e interior de la plantación tuvieron un 23% menos de cobertura que la comunidad natural. La reducción de cobertura correspondiente a hierbas anuales y perennes

fue menor al 3% y 11% desde la comunidad natural al interior, respectivamente (**Figura 5.3B**). El pino ponderosa presentó una abundancia menor a 0,05% de cobertura en el borde y 0,1% de cobertura en el interior de las plantaciones.

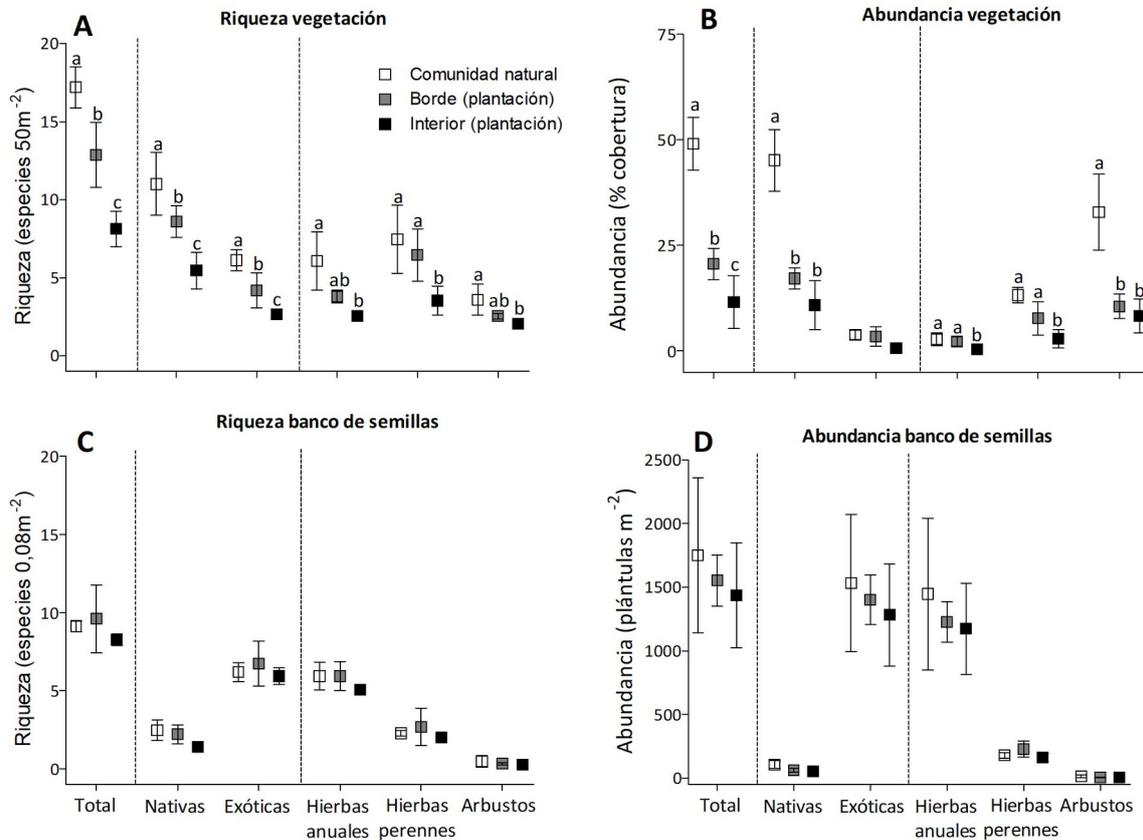


Figura 5.3 Riqueza y abundancia para cada sector en la vegetación (**A, B**) y en el banco de semillas (**C, D**). Riqueza y abundancia total (izquierda), por origen (centro), y por hábito-duración (derecha). Los valores son las medias y las barras el error estándar. Letras diferente indican diferencias significativas para la variable respuesta entre sectores ($p < 0,05$).

La composición de especies entre sectores fue diferente para cada sitio (PERMANOVA, $R^2 = 0,17$, $pseudo-F = 2,67$, $p < 0,001$), por lo que se analizó cada uno separadamente. Se detectaron diferencias significativas en la composición entre sectores en los sitios 2 ($R^2 = 0,32$, $pseudo-F = 2,60$, $p < 0,001$) y 3 ($R^2 = 0,43$, $pseudo-F = 4,46$, $p = 0,002$). En el sitio 2, la composición de la comunidad natural fue diferente a la del borde y el interior ($p = 0,018$ y $p = 0,011$), mientras que en el sitio 3, la comunidad natural y el borde fueron diferentes del interior ($p = 0,009$ y $p = 0,010$). En el sitio 2, algunas especies fueron únicamente detectadas en la comunidad natural. Ellas fueron las hierbas anuales nativas *Heliotropium paronychioides* A. DC., *Plagiobothrys verrucosus* (Phil.) I.M. Johnst., *Camissonia dentata* (Cav.) Reiche y *Gayophytum micranthum* Hook. & Arn., las hierbas anuales exóticas *Holosteum umbellatum* L., *Arenaria serpyllifolia* L. y *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. Ex Aiton, la hierba perenne nativa *Euphorbia collina* Phil., y el arbusto nativo *Senecio filaginoides* DC. En

el sitio 3, algunas especies fueron encontradas tanto en la comunidad natural como en el borde, pero no en el interior. Ellas fueron las hierbas anuales nativas *Amsinckia calycina* (Moris) Chater, *Plagiobothrys verrucosus*, y *Collomia biflora* (Ruiz & Pav.) Brand, las hierbas anuales exóticas *Stellaria media* (L.) Vill. y *Galium aparine* L., las hierbas perennes nativas *Poa ligularis* Nees ex Steud. y *Acaena splendens* Hook. & Arn. la hierba perenne exótica *Rumex acetosella* y el arbusto nativo *Senecio filaginoides* (Tablas 5.2, 5.3).

Respuesta del banco de semillas

Un total de 5.642 plántulas emergieron durante el período de monitoreo. Se identificaron 44 especies, pertenecientes a 22 familias, las cuales representaron el 93,5% del total de plántulas. Doce taxones, que representaron el 1,1% del total de plántulas, no pudieron ser identificados, pero según su apariencia se estima que correspondieron a diferentes especies. El 5,4% del total de plántulas no pudo ser identificado ni clasificado en diferentes taxones. El tamaño del banco de semillas fluctuó en todos los sectores entre las muestras de abril (otoño) y septiembre (primavera), con los valores más bajos en septiembre para todos. El tamaño del banco de semillas (expresado como plántulas m⁻² y error estándar entre paréntesis) fue 3.057 (1.195) y 443 (90) en el sector de comunidad natural, 2.091 (381) y 1.023 (442) en el sector de borde, y 2.278 (1.169) y 594 (118) en el sector interior, en abril y septiembre, respectivamente.

Los grupos que predominaron tanto en riqueza como en abundancia, fueron hierbas exóticas y anuales. Las especies más abundantes, con más de 100 plántulas emergidas, fueron *Myosotis stricta* Link ex Roem. & Schult., *Draba verna* L., *Festuca myuros* L., *Cardamine hirsuta* L., *Crepis capillaris* (L.) Wallr., *Holcus lanatus* L., *Holosteum umbellatum* y *Rumex acetosella*. No se detectaron diferencias significativas en riqueza y abundancia entre sectores (Figura 5.3C, D, Anexo 5.1). El pino ponderosa presentó una abundancia de 11,04 (3,49) y 41,61 (9) plántulas m⁻² en el borde e interior de las plantaciones respectivamente.

La composición de especies entre sectores fue diferente para cada sitio (PERMANOVA, $R^2 = 0,14$, $pseudo-F = 2,73$, $p < 0,001$), por lo que fueron analizados separadamente. Se encontraron diferencias significativas en la composición entre sectores en los sitios 1 ($R^2 = 0,32$, $pseudo-F = 2,76$, $p < 0,001$), 2 ($R^2 = 0,27$, $pseudo-F = 2,22$, $p = 0,027$) y 3 ($R^2 = 0,42$, $pseudo-F = 4,43$, $p = 0,002$). En el sitio 1 el borde fue diferente de la comunidad natural ($p = 0,007$) y del interior ($p = 0,013$), mientras que en los sitios 2 y 3 la comunidad natural fue diferente del borde ($p = 0,043$ y $p = 0,015$) y del interior ($p = 0,037$ y $p = 0,005$). En el sitio 1 algunas especies solo se detectaron o presentaron la mayor abundancia en el borde. Estas fueron las hierbas exóticas anuales *Carduus thoermeri* Weinm., *Claytonia perfoliata* Donn ex Willd. y *Holcus lanatus*, las hierbas nativas perennes *Geranium magellanicum* Hook. f. y *Acaena splendens*, y las hierbas exóticas perennes *Cerastium arvense*, *Hypericum perforatum* L., *Plantago lanceolata* L. y *Poa pratensis* L. En los sitios 2 y 3 algunas especies fueron solo detectadas o presentaron la mayor abundancia en la comunidad natural. Estas fueron las hierbas anuales nativas *Heliotropium paronychioides*, *Plagiobothrys verrucosus* y *Camissonia dentata*, las hierbas anuales exóticas *Holosteum umbellatum* y *Festuca myuros*, y las hierbas

perennes nativas *Juncus stipulatus* Nees & Meyen y *Epilobium ciliatum* Raf. Otras solo se detectaron o presentaron la mayor abundancia en el borde e interior. Estas fueron la hierba anual nativa *Amsinckia calycina*, la hierba anual exótica *Cardamine hirsuta*, la hierba perenne nativa *Phacelia secunda* J.F. Gmel., y la hierba perenne exótica *Poa pratensis* (Tablas 5.2, 5.3).

Tabla 5.2 Especies relevadas según hábito-duración y familia, indicando su abundancia en la vegetación y banco de semillas en la comunidad natural, y borde e interior de plantación. Los valores son el promedio de la abundancia registrada en los tres sitios de estudio. Las especies exóticas están subrayadas, * indica especies con cobertura menor al 0,05% y + indica especies presentes en la parcela pero no registradas en el cuadro de muestreo de cobertura.

Hábito-duración y familia	Especies y origen	Vegetación (% cobertura)			Banco de semillas (plántulas m ⁻²)		
		Comunidad natural	Borde	Interior	Comunidad natural	Borde	Interior
Hierbas anuales							
Asteraceae	<u><i>Carduus thoermeri</i></u>	*	0,5	*	5,1	56,0	5,1
	<u><i>Crepis capillaris</i></u>	0,1	*	*	45,9	107,0	59,4
	<i>Pseudognaphalium aldunateoides</i>				0,9	0,8	
Boraginaceae	<i>Amsinckia calycina</i>	*	*			5,1	1,7
	<i>Heliotropium paronychioides</i>	0,4			34,0	15,3	11,0
	<u><i>Myosotis stricta</i></u>	0,5	*	0,1	531,6	599,6	586,8
	<i>Plagiobothrys verrucosus</i>	0,1	*		6,0		
Brassicaceae	<u><i>Cardamine hirsuta</i></u>						223,4
	<u><i>Draba verna</i></u>				408,5	45,0	124,8
Caryophyllaceae	<i>Cerastium junceum</i>						18,7
	<u><i>Holosteum umbellatum</i></u>	*			71,3	18,7	23,8
	<u><i>Stellaria media</i></u>	*	*		0,8	1,7	
	<u><i>Arenaria serpyllifolia</i></u>	*					0,8
Geraniaceae	<u><i>Erodium cicutarium</i></u>	*			6,0	6,8	
Montiaceae	<u><i>Claytonia perfoliata</i></u>	+	0,1			0,8	
Onagraceae	<i>Camissonia dentata</i>	0,1			4,2		
	<u><i>Epilobium brachycarpum</i></u>	+		*			
	<i>Gayophytum micranthum</i>	*					
Poaceae	<u><i>Apera interrupta</i></u>	0,4	0,3	*	18,7	17,0	8,5
	<u><i>Bromus tectorum</i></u>	0,1	0,1	*			
	<u><i>Holcus lanatus</i></u>	0,2	0,3	0,2	6,8	134,2	14,4
	<u><i>Festuca myuros</i></u>	0,3	0,6	0,1	285,4	163,0	80,7
Polemoniaceae	<i>Collomia biflora</i>	*	0,2	+	4,2	14,4	
	<i>Microsteris gracilis</i>		*				
	<i>Polemonium micranthum</i>	+		+			
Rubiaceae	<u><i>Galium aparine</i></u>	0,5	0,1	+	11,9	38,2	1,7
	<i>Galium richardianum</i>	*	0,2	*	1,7	1,7	
Scrophulariaceae	<u><i>Verbascum thapsus</i></u>				3,4	1,7	11,9
Hierbas perennes							
Apiaceae	<i>Azorella microphylla</i>	+					
Asteraceae	<u><i>Achillea millefolium</i></u>			0,3			

Hábito-duración y familia	Especies y origen	Vegetación (% cobertura)			Banco de semillas (plántulas m ⁻²)		
		Comunidad natural	Borde Interior	Interior	Comunidad natural	Borde Interior	Interior
	<i>Conyza larrainiana</i>		*				
	<i>Hypochaeris radicata</i>						0,8
	<i>Solidago chilensis</i>	+	0,2				0,8
	<i>Gamochaeta americana</i>				2,6	1,7	0,8
	<i>Taraxacum officinale</i>				0,8	0,8	0,8
Boraginaceae	<i>Phacelia secunda</i>						9,4
Brassicaceae	<i>Noccaea magellanica</i>	*					
Caprifoliaceae	<i>Valeriana carnosa</i>	+					
	<i>Valeriana clarionifolia</i>	+					
Caryophyllaceae	<i>Arenaria serpens</i>				2,6		
	<i>Cerastium arvense</i>	*	*	*			3,4
Cyperaceae	<i>Carex patagónica</i>		0,1	+			
	<i>Juncus stipulatus</i>				28,0	5,1	3,4
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia collina</i>	0,1	+				
Geraniaceae	<i>Geranium magellanicum</i>	*					1,7
Hypericaceae	<i>Hypericum perforatum</i>						6,0 0,8
Iridaceae	<i>Olsynium junceum</i>	*	*				
	<i>Sisyrinchium arenarium</i>	*	*				
Loasaceae	<i>Blumenbachia silvestris</i>	+					
	<i>Pinnasa bergii</i>	*	+	*			0,8 0,8
Onagraceae	<i>Epilobium ciliatum</i>				0,8	0,8	0,8
Orchidaceae	(Orchidaceae)		+				
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>	0,1	*	*			11,9
Poaceae	<i>Bromus setifolius</i>	0,3	1,3	0,6			
	<i>Festuca argentina</i>	+	+	*			
	<i>Festuca pallescens</i>	0,7	0,4	*			
	<i>Hordeum comosum</i>	0,2	0,2	0,2			
	<i>Pappostipa humilis</i>	4,9	1,0	0,7			
	<i>Pappostipa speciosa</i>	0,1	*				
	<i>Poa ligularis</i>	0,3	0,6	*			
	<i>Poa pratensis</i>	*	1,0		0,8	5,1	3,4
	<i>Trisetum spicatum</i>	0,1		*			
Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	1,5	0,4	*	134,2	183,4	135,0
Ranunculaceae	<i>Anemone multifida</i>	0,1	+	0,1	6,0	4,2	1,7
Rosaceae	<i>Acaena pinnatifida</i>	1,7	1,2	0,5			
	<i>Acaena splendens</i>	3,0	1,1	0,7	0,8	2,6	
Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>				0,8		
Schoepfiaceae	<i>Arjona tuberosa</i>	*					
	<i>Quinchamalium chilense</i>	*					
Violaceae	<i>Viola maculata</i>	0,1	0,1	+			
Arbustos							
Anacardiaceae	<i>Schinus patagonicus</i>						0,8
Apiaceae	<i>Azorella prolifera</i>	1,8	0,1	*			
Asteraceae	<i>Haplopappus glutinosus</i>	+					

Hábito-duración y familia	Especies y origen	Vegetación (% cobertura)			Banco de semillas (plántulas m ⁻²)		
		Comunidad natural	Borde	Interior	Comunidad natural	Borde	Interior
	<i>Mutisia spinosa</i>	+	*	0,2			
	<i>Baccharis magellanica</i>	2,4					
	<i>Senecio filaginoides</i>	0,3	0,1		0,8		
	<i>Senecio tehuelches</i>	*	+	+			
Berberidaceae	<i>Berberis microphylla</i>	8,1	3,5	1,0			
Fabaceae	<i>Adesmia volckmannii</i>				0,8		
Rhamnaceae	<i>Discaria articulata</i>	19,7	6,8	6,4	11,9	6,0	2,6
Rosaceae	<i>Rosa rubiginosa</i>	+	0,1				
	<i>Tetraglochin acanthocarpa</i>	+					
Verbenaceae	<i>Junellia tridactylites</i>	0,6		0,7			
Árbol							
Pinaceae	<i>Pinus ponderosa</i>		*	0,1		11,0	41,6
No identificadas							
Poaceae	<i>Festuca sp.</i>						3,4
	<i>Poa sp.</i>	0,1	*				
	No identificada 1				0,8	0,8	
	No identificada 2						0,8
	No identificada 3						10,2
	No identificada 4				0,8	5,1	8,5
	No identificada 5					1,7	
	No identificada 6						2,6
	No identificada 7					3,4	
	No identificada 8						0,8
	No identificada 9				6,0		
	No identificada 10				0,8		
	No identificada 11				1,7	1,7	1,7
	No identificada 12						2,6
	Grupo no identificado				102,8	78,2	71,4

Tabla 5.3 Especies relevadas según hábito-duración y familia, indicando su presencia en la vegetación y banco de semillas en la comunidad natural, y borde e interior de plantación. Los valores indican su presencia en el sitio 1 (1), en el sitio 2 (2), y en el sitio 3 (3). Las especies exóticas están subrayadas.

Hábito-duración Y familia	Especies y origen	Vegetación			Banco de semillas		
		Comunidad natural	Borde	Interior	Comunidad natural	Borde	Interior
Hierbas anuales							
Asteraceae	<u><i>Carduus thoermeri</i></u>	13	1	1	1	1	13
	<u><i>Crepis capillaris</i></u>	123	123	123	13	13	13
	<i>Pseudognaphalium aldunateoides</i>				1	1	
Boraginaceae	<i>Amsinckia calycina</i>	3	3			3	3
	<i>Heliotropium paronychioides</i>	2			2	23	12
	<u><i>Myosotis stricta</i></u>	23	23	23	123	123	123
	<i>Plagiobothrys verrucosus</i>	23	3		2		
Brassicaceae	<u><i>Cardamine hirsuta</i></u>						23
	<u><i>Draba verna</i></u>				123	123	123
Caryophyllaceae	<i>Cerastium junceum</i>						1
	<u><i>Holosteum umbellatum</i></u>	2			23	13	123
	<u><i>Stellaria media</i></u>	3	3		3	3	
	<u><i>Arenaria serpyllifolia</i></u>	2					2
Geraniaceae	<u><i>Erodium cicutarium</i></u>	23			23	123	
Montiaceae	<u><i>Claytonia perfoliata</i></u>	2	1			1	
Onagraceae	<i>Camissonia dentata</i>	23			2		
	<u><i>Epilobium brachycarpum</i></u>	3		13			
	<i>Gayophytum micranthum</i>	2					
Poaceae	<u><i>Apera interrupta</i></u>	2	12	2	123	123	23
	<u><i>Bromus tectorum</i></u>	23	23	3			
	<u><i>Holcus lanatus</i></u>	1	1	1	1	1	13
	<u><i>Festuca myuros</i></u>	23	23	23	123	123	123
Polemoniaceae	<i>Collomia biflora</i>	23	123	23	12	123	
	<i>Microsteris gracilis</i>		3				
	<i>Polemonium micranthum</i>	3		3			
Rubiaceae	<u><i>Galium aparine</i></u>	23	23	2	23	23	1
	<i>Galium richardianum</i>	1	1	1	1	1	
Scrophulariaceae	<u><i>Verbascum thapsus</i></u>				123	23	12
Hierbas perennes							
Apiaceae	<i>Azorella microphylla</i>	1					
Asteraceae	<u><i>Achillea millefolium</i></u>			1			
	<i>Conyza larrainiana</i>		1				
	<u><i>Hypochaeris radicata</i></u>						1
	<i>Solidago chilensis</i>	1	1				1
	<i>Gamochaeta americana</i>				123	13	3
	<u><i>Taraxacum officinale</i></u>				3	1	1
Boraginaceae	<i>Phacelia secunda</i>						2
Brassicaceae	<i>Noccaea magellanica</i>	1					
Caprifoliaceae	<i>Valeriana carnosa</i>	1					
	<i>Valeriana clarionifolia</i>	1					

Hábito-duración Y familia	Especies y origen	Vegetación			Banco de semillas		
		Comunidad natural	Borde	Interior	Comunidad natural	Borde	Interior
Caryophyllaceae	<i>Arenaria serpens</i>				1		
	<i>Cerastium arvense</i>	123	123	3			13
Cyperaceae	<i>Carex patagónica</i>		1	1			
	<i>Juncus stipulatus</i>				123	1	3
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia collina</i>	12	12				
Geraniaceae	<i>Geranium magellanicum</i>	123					13
Hypericaceae	<i>Hypericum perforatum</i>					1	3
Iridaceae	<i>Olsynium junceum</i>	1	1				
	<i>Sisyrinchium arenarium</i>	12	12				
Loasaceae	<i>Blumenbachia silvestris</i>	23					
	<i>Pinnasa bergii</i>	1	2	12		1	2
Onagraceae	<i>Epilobium ciliatum</i>				2	1	1
Orchidaceae	(Orchidaceae)		1				
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>	1	1	13		1	
Poaceae	<i>Bromus setifolius</i>	12	123	12			
	<i>Festuca argentina</i>	2	2	12			
	<i>Festuca pallescens</i>	3	13	3			
	<i>Hordeum comosum</i>	13	123	13			
	<i>Pappostipa humilis</i>	2	2	2			
	<i>Pappostipa speciosa</i>	1	1				
	<i>Poa ligularis</i>	13	23	1			
	<i>Poa pratensis</i>	1	1		1	13	3
	<i>Trisetum spicatum</i>	1		1			
Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	123	13	12	123	123	123
Ranunculaceae	<i>Anemone multifida</i>	1	1	1	1	1	1
Rosaceae	<i>Acaena pinnatifida</i>	123	123	13			
	<i>Acaena splendens</i>	123	123	1	1	12	
Rubiaceae	<i>Nertera granadensis</i>				2		
Schoepfiaceae	<i>Arjona tuberosa</i>	1					
	<i>Quinchamalium chilense</i>	1					
Violaceae	<i>Viola maculata</i>	1	1	1			
Arbustos							
Anacardiaceae	<i>Schinus patagonicus</i>						3
Apiaceae	<i>Azorella prolifera</i>	1	1	1			
Asteraceae	<i>Haplopappus glutinosus</i>	13					
	<i>Mutisia spinosa</i>	3	23	1			
	<i>Baccharis magellanica</i>	1					
	<i>Senecio filaginoides</i>	123	13		1		
	<i>Senecio tehuelches</i>	1	2	1			
Berberidaceae	<i>Berberis microphylla</i>	123	123	123			
Fabaceae	<i>Adesmia volckmannii</i>				3		
Rhamnaceae	<i>Discaria articulata</i>	123	123	123	1	123	12
Rosaceae	<i>Rosa rubiginosa</i>	1	1				
	<i>Tetraglochin acanthocarpa</i>	3					
Verbenaceae	<i>Junellia tridactylites</i>	1		1			

Hábito-duración Y familia	Especies y origen	Vegetación		Banco de semillas	
		Comunidad natural	BordeInterior	Comunidad natural	BordeInterior
Árbol					
Pinaceae	<i>Pinus ponderosa</i>		12	12	123
No identificadas					
Poaceae	<i>Festuca sp.</i>				3
	<i>Poa sp.</i>	3	3		
	No identificada 1			3	3
	No identificada 2				3
	No identificada 3				2
	No identificada 4			1	123
	No identificada 5				3
	No identificada 6				2
	No identificada 7				1
	No identificada 8				2
	No identificada 9			3	
	No identificada 10			3	
	No identificada 11			12	12
	No identificada 12				3
	Grupo no identificado			123	123

Comparación de la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas

En la comunidad natural se encontraron 73 especies, de las cuales 42 fueron detectadas únicamente en la vegetación, 10 en el banco de semillas, y 21 en ambos compartimentos. En el borde se encontraron 58 especies: 26 en la vegetación, 12 en el banco de semillas y 20 en ambos. En el interior, de las 53 especies encontradas, 23 fueron detectadas en la vegetación, 19 en el banco de semillas y 11 en ambos (**Tablas 5.2, 5.3**).

La composición de especies entre la vegetación y el banco para cada sector fue diferente para cada sitio (PERMANOVA $R^2 = 0,18$, $pseudo-F = 3,69$, $p < 0,001$), por lo que fueron analizados separadamente. Se encontraron diferencias significativas entre la composición de la vegetación y el banco de semillas para los sitios 1 ($R^2 = 0,52$, $pseudo-F = 5,28$, $p < 0,001$), 2 ($R^2 = 0,62$, $pseudo-F = 7,58$, $p < 0,001$) y 3 ($R^2 = 0,62$, $pseudo-F = 7,98$, $p < 0,001$). La composición entre la vegetación y el banco de semillas fue diferente en la comunidad natural, borde e interior (pairwise siempre $< 0,05$) en todos los sitios (**Figura 5.4**). En general, las hierbas perennes y los arbustos predominaron en la vegetación, y las hierbas anuales en el banco de semillas. En el sitio 1 *Bromus setifolius* J. Presl, *Hordeum comosum* y *Acaena pinnatifida* Ruiz & Pav. (hierbas perennes nativas), y *Berberis microphylla* (arbusto nativo) sólo fueron detectadas en la vegetación en todos los sectores. *Arjona tuberosa* Cav, y *Quinchamalium chilensis* Molina (hierbas perennes nativas) solo fueron detectadas en la comunidad natural, *Conyza larrainiana* J. Remy, *Carex patagonica* Speg. y *Festuca pallescens* (hierbas perennes nativas) fueron encontradas en el borde, y *Achillea millefolium* L. (hierba perenne exótica) fue registrada en el interior. *Myosotis stricta*, *Festuca myuros* y *Draba verna* (hierbas anuales exóticas) solo fueron detectadas en el banco de semillas en los tres

sectores, y *Pseudognaphalium aldunateoides* (J. Rémy) C. Monti, Bayón & S.E. Freire (hierba anual nativa) en la comunidad natural y borde. En el sitio 2, *Bromus setifolius*, *Festuca argentina* (Speg.) Parodi y *Pappostipa humilis* (Cav.) Romasch. (hierbas perennes nativas) y *Berberis microphylla* solo estuvieron presentes en la vegetación en todos los sectores, y *Acaena pinnatifida* y *Sisyrinchium arenarium* Poepp. (hierbas perennes nativas) en la comunidad natural y borde. *Draba verna* y *Verbascum thapsus* L. (hierbas anuales exóticas) solo estuvieron presentes en el banco de semillas de los tres sectores, *Gamochaeta americana* (Mill.) Wedd., *Juncus stipulatus* y *Nertera granadensis* (Mutis ex L. f.) Druce (hierbas perennes nativas) en la comunidad natural, *Heliotropium paronychioides* (hierba anual nativa) en el borde e interior, y *Arenaria serpyllifolia* y *Phacelia secunda* (hierbas perennes nativas) en el interior. En el sitio3, *Hordeum comosum*, *Acaena pinnatifida* y *Berberis microphylla* estuvieron presentes en la vegetación en los tres sectores, *Plagiobothrys verrucosus* (hierba anual nativa) fue encontrada en la comunidad natural y el borde, y *Polemonium micranthum* Benth. (hierba anual nativa) y *Epilobium brachycarpum* C. Presl. (hierba anual exótica) en la comunidad natural e interior. *Holosteum umbellatum*, *Apera interrupta* (L.) P. Beauv. y *Draba verna* (hierbas exóticas anuales) solo estuvieron presentes en el banco de semillas en los tres sectores, *Verbascum thapsus* en la comunidad natural y borde, y *Cardamine hirsuta* en el interior.

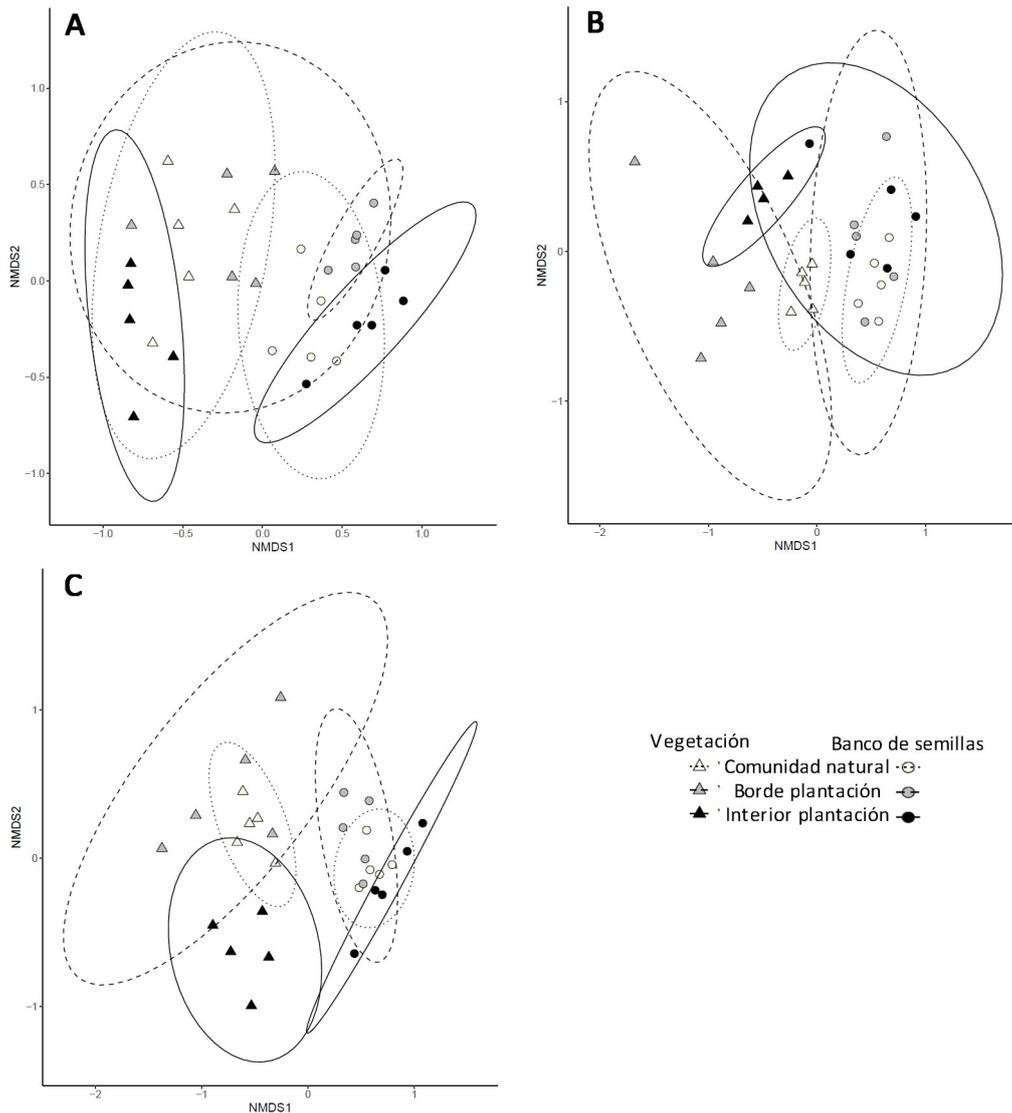


Figura 5.4 Primer plano factorial del escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) de la vegetación y el banco de semillas en cada sector para el sitio 1 (A, estrés = 0,18), sitio 2 (B, estrés = 0,13), y sitio 3 (C, estrés = 0,13). La ordenación está basada en la presencia de especies, mediante la distancia de Bray, con elipses de confianza del 95%.

DISCUSIÓN

La riqueza y la abundancia de la vegetación de la comunidad natural disminuyó y la composición cambió en plantaciones de pino ponderosa ubicadas en la estepa y ecotono patagónico, que se encuentran en la mitad de su ciclo de rotación. Las especies nativas, tanto hierbas perennes como arbustos, fueron predominantes en la comunidad natural y las más afectadas por las plantaciones. Al contrario, la riqueza y la abundancia del banco de semillas, el cual estuvo compuesto principalmente por hierbas anuales exóticas, no mostró diferencias significativas entre la comunidad natural y la plantación, si bien la composición fue diferente entre sectores en todos los sitios estudiados. La composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas fue diferente para cada sector en todos los sitios estudiados. Estos

resultados contribuyen a la confirmación en parte de la hipótesis planteada ya que muestran que las plantaciones afectan notablemente a la vegetación, pero no al banco de semillas, el cual fue homogéneo entre sectores en términos de riqueza y abundancia. Por lo tanto, el reclutamiento de plantas desde el banco de semillas no sería suficiente para restaurar aquellas especies de la vegetación, como las nativas, que han sido drásticamente disminuidas por las plantaciones; de modo que otros mecanismos de introducción, como plantaciones o siembras, deberían ser consideradas.

Las plantaciones generan modificaciones en el ambiente bajo el dosel forestal, conllevando alteraciones en la comunidad vegetal. Una menor riqueza y abundancia, y cambios en la composición de especies también se han encontrado en otras plantaciones de especies exóticas (Bremer & Farley, 2010). En los bordes, las interacciones entre los dos ecosistemas adyacentes provocan cambios bióticos y abióticos que pueden afectar a los organismos (Murcia, 1995). Además, la fuente de propágulos puede ser mayor en los bordes de las plantaciones que en los interiores debido a la proximidad de los primeros con la comunidad natural. La riqueza y la abundancia de hierbas perennes disminuyeron gradualmente desde la comunidad natural al interior, no encontrándose diferencias significativas entre la comunidad natural y el borde. Sin embargo, la composición mostró algunas disimilitudes, principalmente debido a que algunas hierbas perennes presentes en la comunidad natural no fueron registradas en el borde. Estas especies fueron hierbas perennes nativas con baja abundancia en la comunidad natural. Por lo tanto, el agotamiento de especies con baja abundancia podría ser un gran problema en plantaciones de coníferas. La abundancia de arbustos en los bordes e interiores de las plantaciones fue menor a un tercio de su abundancia en la comunidad natural. Esta disminución causa una homogeneización en el ambiente con la consecuente reducción de micrositios necesarios para la germinación y el establecimiento de otras plantas (Raffaele & Schlichter, 2000).

Las especies perennes no suelen formar bancos de semillas persistentes (Parker et al., 1989), lo cual puede explicar su baja presencia en el banco de semillas registrada en este estudio y coincide con otros trabajos realizados en la estepa patagónica (Bertiller 1992; 1996; Ghermandi, 1992; Bertiller & Coronato 1994; Franzese et al., 2016) y en plantaciones de coníferas en distintas partes del mundo (Moles & Drake, 1999; Bisteau & Mahy, 2006). Los pastos perennes comúnmente tienen una baja presencia en los bancos de semillas, probablemente debido al tamaño relativamente grande y forma plana de sus semillas que dificultan su enterramiento (Thompson et al., 1993). A pesar de esto, *Poa pratensis* y otros cuatro pastos perennes, entre los 12 taxones que no pudieron ser identificados pero que podrían corresponderse con pastos presentes en la vegetación, fueron detectados. Al contrario de otros estudios en plantaciones de coníferas (Maccherini & De Dominicis, 2003; Galloway et al., 2017), en este trabajo no se encontraron diferencias significativas en la riqueza y la abundancia del banco de semillas entre la comunidad natural y los sectores de las plantaciones. Esto podría deberse a que las plantaciones estudiadas transcurrían su primera rotación y tenían sólo 27 años de edad al momento de muestreo. Dado que a medida que la plantación crece la abundancia del banco de semillas disminuye (Pywell et al.,

2002; Galloway et al., 2017), sería esperable encontrar diferencias significativas en un futuro. Por ejemplo, *Discaria articulata*, el arbusto más abundante en los sitios de estudio, mostró una tendencia a disminuir su abundancia en el banco de semillas en las plantaciones. Esto probablemente ocurrió porque una menor cobertura vegetal afecta a la producción de semillas y por ende su abundancia en el banco de semillas (Simpson et al., 1989). Además, muchas especies patagónicas tienen requerimientos específicos para germinar como *Berberis microphylla*, el segundo arbusto más abundante en los sitios de estudio, que presenta dormición en sus semillas (Arena & Martínez-Pastur, 1994). Si bien se realizó un muestreo del banco de semillas luego del período de estratificación natural que ocurre durante el invierno, no se detectó la emergencia de especies que presenten dormición. Podría ser que dichas especies estuviesen ausentes del banco de semillas o que el método utilizado para detectarlas haya fallado. Por lo tanto, la biodiversidad del banco de semillas podría estar subestimada. Sin embargo, los resultados obtenidos proveen información acerca de algunas de las especies deseables y no deseables que pueden revegetar el área si las condiciones ambientales cambian bajo el dosel de la plantación. El conocimiento sobre las especies no deseables es relevante ya que permite incorporar estrategias de manejo para reducir su establecimiento.

Al contrario de las especies perennes, las especies anuales dependen de su persistencia en el banco de semillas (Parker et al., 1989). Así como en otros reportes de plantaciones exóticas (Moles & Drake, 1999; Meers et al., 2012), se encontró que el banco de semillas se compuso principalmente de hierbas anuales exóticas en todos los sectores estudiados. Si bien el estado y transición (sensu Westoby et al., 1989) de la estepa en cada sitio estudiado no fue determinado, el hecho de que el banco de semillas de la comunidad natural también estuviese dominado por hierbas anuales exóticas podría deberse a su exposición a tantos años de sobrepastoreo (Defossé & Robberecht, 1987). Ya que el banco de semillas de la estepa patagónica puede depender de su uso histórico para pastoreo (Bertiller 1992, 1996; Bertiller & Coronato 1994; Franzese et al., 2016), la adición de plantaciones podría resultar en diferentes efectos, dependiendo del estado de las estepas al momento de la instalación de la plantación, con lo cual más estudios focalizados en este aspecto serían necesarios. Algunas de las especies más abundantes del banco de semillas como *Draba verna*, *Holosteum umbellatum* y *Rumex acetosella* fueron registradas en otros estudios en Patagonia (Ghermandi, 1997; Gonzalez et al., 2010). Estas especies mostraron el mismo patrón reportado por Ghermandi (1997) y ayudaron a explicar por qué los tamaños del banco de semillas fueron diferentes entre las estaciones de muestreo. Mientras *Rumex acetosella* germinó en ambas fechas, *Draba verna* y *Holosteum umbellatum* germinaron principalmente en el muestreo de otoño. Las últimas dos especies no fueron registradas en la vegetación, probablemente porque son hierbas anuales que completan su ciclo de vida en la primavera cuando dispersan sus semillas. Otras especies también fueron abundantes, como *Myosotis stricta*, *Festuca myuros*, *Cardamine hirsuta*, *Crepis capillaris* y *Holcus lanatus*. Mientras *Myosotis stricta* y *Festuca myuros* estuvieron presentes en casi todos los sitios y sectores, *Cardamine hirsuta* sólo estuvo presente en el interior de la plantación en el sitio 3, y *Crepis*

capillaris y *Holcus lanatus* fueron más abundantes en el borde de la plantación en el sitio 1. Podría ser que la presencia de estas especies en sitios y sectores específicos se deba a condiciones ambientales y del suelo sitio-específicas.

Una baja similitud en la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas se relaciona usualmente a la predominancia de especies perennes en la vegetación y anuales en el banco de semillas (Thompson, 2000). Así como en otros estudios en plantaciones de coníferas (Maccherini & De Dominicis, 2003; Bisteau & Mahy, 2006), se encontró que la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas fue diferente. En general, menos del 35% de las especies registradas en cada sector fueron encontradas simultáneamente en la vegetación y el banco de semillas. Muchas de las especies nativas de la comunidad natural estuvieron ausentes tanto en el banco de semillas de la comunidad natural como de la plantación, a diferencia de algunos estudios donde se observó una desaparición de especies nativas únicamente en el banco de semillas de las plantaciones (Galloway et al., 2017). Sin embargo, otros estudios en la estepa patagónica también encontraron diferencias en la composición entre la vegetación y el banco de semillas (Ghermandi, 1992; Franzese et al., 2016). La comunidad natural se compone principalmente de arbustos y hierbas perennes nativas, y la mayoría de ellos se mantienen en la comunidad mediante la propagación vegetativa. Sin embargo, el reclutamiento de plántulas es también un mecanismo importante en la estepa (Ghermandi et al., 2004). La vegetación de los alrededores es un recurso cercano importante como fuente para la revegetación mediante la propagación vegetativa y la lluvia de semillas, especialmente para aquellas especies que se extinguen localmente en plantaciones (Moles & Drake, 1999). El contraste entre hábitats y agentes dispersores afecta los patrones de lluvia de semillas (Vespa et al., 2014), y podría ser la causa de algunas de las diferencias encontradas en el borde en relación con la comunidad natural y el interior. Este aspecto necesita de un mayor entendimiento en este sistema, ya que podría ser clave para encontrar herramientas para conservar la biodiversidad en plantaciones forestales. La importancia de conservar la biodiversidad en plantaciones forestales no sólo se debe a los beneficios que brinda a la plantación y a las comunidades de plantas, sino también a la estepa patagónica, la cual tiene una gran biodiversidad y funciones ecosistémicas pero esta pobremente representada en el sistema nacional de áreas protegidas (Chehébar et al., 2013).

Estos resultados muestran que la estepa patagónica es afectada por las plantaciones de coníferas, y el reclutamiento de plantas desde el banco de semillas no sería suficiente para la restauración de la vegetación luego de prácticas silvícolas, como podas y raleos. Por lo tanto, si uno de los objetivos de las plantaciones forestales es conservar la biodiversidad, las acciones no deben focalizarse únicamente en el manejo de la estructura forestal, sino en un manejo integral, considerando las particularidades de cada sitio, dada la heterogeneidad presente en la región. Ya que la persistencia de muchas especies de la comunidad natural depende de la propagación vegetativa, la planificación de la plantación debe considerar el tamaño del rodal y las plantas de los alrededores que podrían actuar como fuentes de propágulos. Además, las especies exóticas presentes en el banco de semillas podrían

establecerse en la vegetación cuando la cobertura del dosel cambie. Entre ellas, la regeneración de pino ponderosa podría ser un problema. Por lo tanto, un aspecto a considerar es promover acciones para la reducción de especies no deseadas. Otro aspecto para considerar es la restauración de especies nativas afectadas por las plantaciones, las cuales no forman bancos de semillas persistentes. Para alcanzar este objetivo, más estudios basados en la ecofisiología de la germinación de especies nativas y exóticas, y un incremento en el número de viveros focalizados en la producción de propágulos para posibles programas de restauración podrían ser buenas herramientas para enfrentar el desafío de conservar y restaurar la biodiversidad en plantaciones forestales de Patagonia.

CONCLUSIONES

Las plantaciones forestales impactan sobre la comunidad natural donde se establecen, por lo tanto, la capacidad de recuperación de la vegetación luego de prácticas silvícolas, como las podas, los raleos, o la tala final, es importante para mantener el equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad. Este estudio demuestra que las plantaciones forestales de pino ponderosa en el noroeste de Chubut a mitad de su ciclo de rotación reducen la riqueza y la abundancia de la comunidad natural, la cual se compone principalmente de especies perennes nativas, aunque no tienen un efecto significativo sobre el banco de semillas del suelo. Sin embargo, dado que el banco de semillas del suelo en las plantaciones forestales está compuesto principalmente por especies exóticas anuales, no sería suficiente para restaurar aquellas especies de la vegetación que han sido disminuidas por las plantaciones. Además, la presencia y la abundancia de especies exóticas en el banco de semillas, incluido el pino ponderosa, sugiere que si estas especies emergen luego de las prácticas silvícolas, la comunidad natural podría sufrir importantes cambios. Por lo tanto, la persistencia de la vegetación en pie durante todo el ciclo forestal, así como la disponibilidad de propágulos cercanos para la revegetación son fundamentales para que la comunidad vegetal pueda persistir. Además, este estudio advierte sobre la necesidad de avanzar en el estudio de las características de las especies nativas, para promover su cultivo para posibles planes de restauración, y de exóticas, para posibles estrategias de control.

REFERENCIAS

- Arena, M. E., & Martínez-Pastur, G. (1994). Seed propagation in *Berberis buxifolia* Lam. *International Journal of Experimental Botany*, 56, 59–63.
- Augusto, L., Dupouey, J. L., Picard, J. F., & Ranger, J. (2001). Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica*, 22, 87–98.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., Orellana, I. A., Ríos Campano, M. F., Davel, M. M., Gonda, H., Heitzmann, L., Gómez, M., González, M. A., Salvador, G., & Zacconi, G. (2016).

Evaluación ambiental estratégica Patagonia Andina. Una visión sobre dónde y cómo forestar. (p. 119). Esquel: CIEFAP – FUNDAEP.

- Bertiller, M. B. (1992). Seasonal variation in the seed bank of a Patagonian grassland in relation to grazing and topography. *Journal of Vegetation Science*, 3, 47–54.
- Bertiller, M. B. (1996). Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: The state and dynamics of the soil seed bank. *Environmental Management*, 20, 123–132.
- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecologia Austral*, 8, 191–199.
- Bertiller, M. B., & Coronato, F. (1994). Seed bank patterns of *Festuca pallescens* in semiarid Patagonia (Argentina): a possible limit to bunch reestablishment. *Biodiversity and Conservation*, 3, 57–67.
- Bertiller, M. B., Elissalde, N. O., Rostagno, C. M., & Defossé, G. E. (1995). Environmental patterns and plant distribution along a precipitation gradient in western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 29, 85–97.
- Bisteau, E., & Mahy, G. (2006). Vegetation and seed bank in a calcareous grassland restored from a Pinus forest. *Applied Vegetation Science*, 8, 167–174.
- Bremer, L. L., & Farley, K. A. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3893–3915.
- Cadenasso, M. L., & Pickett, S. T. A. (2000). Linking forest edge structure to edge function: Mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88, 31–44.
- Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockerhoff, E. G., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., & Walters, B. (2006). Planted Forests and Biodiversity. *Journal of Forestry*, 104, 65–77.
- Chehébar, C., Novaro, A., Iglesias, G., Walker, S., Funes, M., Tammone, M., & Didier, K. (2013). *Identificación de áreas de importancia para la biodiversidad en la estepa y el monte de Patagonia.* (p. 111). Buenos Aires: Wildlife Conservation Society, INIBIOMA, The Nature Conservancy.
- Correa, M. N. (1969–1999). Flora Patagónica. Colección científica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Cummings, J., & Reid, N. (2008). Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodiversity and Conservation*, 17, 1187–1211.
- Davel, M., Caballé, G., Gonda, H., Chauchard, L., & Sbrancia, R. (2015). Los tratamientos silvícolas. In L. Chauchard, M. C. Frugoni, & C. Nowak (Eds.), *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 191–243). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Defossé, G. E., & Robberecht, R. (1987). Patagonia: Range Management at the End of the World. *Rangelands*, 9, 106–109.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W.

- (2018). InfoStat. En *Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina*. <http://www.infostat.com.ar>
- FAO [Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura] (2020). *Evaluación de los recursos forestales mundiales: Principales resultados*. Roma.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315.
- Franzese, J., Ghermandi, L., & Gonzalez, S. L. (2016). Historical land use by domestic grazing revealed by the soil seed bank: A case study from a natural semi-arid grassland of NW Patagonia. *Grass and Forage Science*, 71, 315–327.
- Gachet, S., Leduc, A., Bergeron, Y., Nguyen-Xuan, T., & Tremblay, F. (2007). Understory vegetation of boreal tree plantations: Differences in relation to previous land use and natural forests. *Forest Ecology and Management*, 242, 49–57.
- Galloway, A. D., Holmes, P. M., Gaertner, M., & Esler, K. J. (2017). The impact of pine plantations on fynbos above-ground vegetation and soil seed bank composition. *South African Journal of Botany*, 113, 300–307.
- Ghermandi, L. (1992). Caracterización del banco de semillas de una estepa en el noroeste de Patagonia. *Asociación Argentina de Ecología*, 2, 39–46.
- Ghermandi, L. (1997). Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments*, 35, 215–224.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., & Bran, D. (2004). Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 15, 67–76.
- Gonda, H. (2001). Pino ponderosa. Productividad de las plantaciones en la Patagonia Andina. Folleto divulgación N.º 16, Esquel: CIEFAP.
- Gonda, H., Davel, M., Bobino, N., Contardi, L., Focarazzo, S., Calvi, F., & Mele, U. (2015). El establecimiento de las plantas. En *Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia* (pp. 165–190). Buenos Aires: Proyecto Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales - GEF TF 090118, MINAGRI
- Gonzalez, S., Franzese, J., & Ghermandi, L. (2010). Role of fire on Patagonian grasslands: changes in aboveground vegetation and soil seed bank. En M. Haider & T. Müller (Eds.), *Advances in Environmental Research. Volume 2*. (pp. 243–264). New York: Nova Science Publishers, Inc.
- Gonzalez, S., & Ghermandi, L. (2008). Postfire seed bank dynamics in semiarid grasslands. *Plant Ecology*, 199, 175–185.
- Gyenge J., Fernández, M. E., Rusch, V., Sarasola, M., & Schlichter, T. M. (2010). Towards Sustainable Forestry Development in Patagonia: Truths and Myths of Environmental Impacts of Plantations with Fast-Growing Conifers. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology*, 3, 9–22.
- Köppen, W., & Geiger, R. (1936). *Das geographische System der Klimate*. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger.
- Korb, J. E., Springer, J. D., Powers, S. R., & Moore, M. M. (2005). Soil seed banks in *Pinus*

- ponderosa* forests in Arizona: Clues to site history and restoration potential. *Applied Vegetation Science*, 8, 103–112.
- Lantschner, M. V., Rusch, V., & Peyrou, C. (2008). Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, 17, 969–989.
- Lemmon, P. E. (1956). A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*, 2, 314–320.
- Leon, R. J. C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J. M., & Soriano, A. (1998). Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8, 125–144.
- Lindenmayer, D., Messier, C., Paquette, A., & Hobbs, R. J. (2015). Managing tree plantations as novel socioecological systems: Australian and North American perspectives. *Canadian Journal of Forest Research*, 45, 1427–1433.
- Maccherini, S., & De Dominicis, V. (2003). Germinable soil seed-bank of former grassland converted to coniferous plantation. *Ecological Research*, 18, 739–751.
- Martinez Arbizu, P. (2019). *pairwiseAdonis: Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.3*.
- Meers, T. L., Enright, N. J., Bell, T. L., & Kasel, S. (2012). Deforestation strongly affects soil seed banks in eucalypt forests: Generalisations in functional traits and implications for restoration. *Forest Ecology and Management*, 266, 94–107.
- Moles, A. T., & Drake, D. R. (1999). Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 37, 83–93.
- Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88, 349–364.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 58–62.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2018). *Vegan: community ecology package. Version 2.5-3*. (2018 October 25). <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- Oliva, G., García, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., & Gaitán, J. (2017). *Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extra andina*. Trelew: INTA Centro Regional Patagonia Sur.
- Onaindia, M., & Amezaga, I. (2000). Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecology and Management*, 126, 163–172.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., & León, R. J. C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28, 40–63.
- Orellana, I. A., & Raffaele, E. (2012). Effect of *Pseudotsuga menziesii* Plantations on Vascular Plants Diversity in Northwest Patagonia, Argentina. En Gbolagade Akeem Lameed (Ed.)

Biodiversity Enrichment in a Diverse World (pp. 195–208). IntechOpen.

- Paritsis, J., & Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management*, 255, 1575–1583.
- Parker, T., Simpson, R. L., & Allesio Leck, M. (1989). Pattern and Process in the Dynamics of Seed Banks. En M. Allesio Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 367–384). San Diego: Academic Press, Inc.
- Puntieri, J., & Chiapella, J. (2011). *Plántulas de la Patagonia: Guía Breve de Identificación*. Bariloche, Argentina: Editorial Caleuche.
- Pywell, R. F., Pakeman, R. J., Allchin, E. A., Bourn, N. A. D., Warman, E. A., & Walker, K. J. (2002). The potential for lowland heath regeneration following plantation removal. *Biological Conservation*, 108, 247–258.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. (3.5.2). <https://www.r-project.org>
- Raffaele, E., & Schlichter, T. (2000). Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositios en estepas del noroeste patagónico. *Ecología Austral*, 10, 151–158.
- Reineke, H. L. (1933). Perfecting a Stand-Density Index for Even-Aged Forests. *Journal of Agricultural Research*, 46, 627–638.
- Simonetti, J. A., Grez, A. A., & Estades, C. F. (2013). Providing habitat for native mammals through understory enhancement in forestry plantations. *Conservation Biology*, 27, 1117–1121.
- Simpson, R. L., Allesio Leck, M., & Parker, T. V. (1989). Seed banks: General concepts and methodological issues. En M. Allesio Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 3–8). San Diego: Academic Press, Inc.
- Soriano, A. (1952). La regeneración de la vegetación en las Zonas Áridas. *Ciencia e Investigación*, 8, 544–549.
- Soriano, A. (1956). Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 10, 323–348.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of soil seed banks. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 215–235). Wallingford: CABI Publishing.
- Thompson, K., Band, S. R., & Hodgson, J. G. (1993). Seed Size and Shape Predict Persistence in Soil. *Functional Ecology*, 7, 236–241.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats. *The Journal of Ecology*, 67, 893–921.
- van der Valk, A. G., & Pederson, R. L. (1989). Seed Banks and the Management and Restoration of Natural Vegetation. En M. Allesio Leck, V. T. Parker, & R. L. Simpson (Eds.), *Ecology of Soil Seed Banks* (pp. 329–346). San Diego: Academic Press, Inc.
- Vespa, N. I., Zurita, G., & Bellocq, M. I. (2014). Functional responses to edge effects: Seed

dispersal in the southern Atlantic forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 328, 310–318.

Westoby, M., Walker, B., & Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42, 266–274.

Zuloaga, F. O., Morrone, O., & Belgrano, M. (2019). *Catálogo de las plantas vasculares del cono sur*. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>

CAPÍTULO 6

Discusión general y conclusiones



Discusión general

Durante las últimas dos décadas la posibilidad de conservar la biodiversidad en plantaciones forestales se ha debatido intensamente, debido al incremento de la superficie con plantaciones forestales establecidas y sus potenciales efectos, positivos y negativos, sobre la biodiversidad y funciones ecosistémicas (Hartley 2002; Carnus et al., 2006; Bremer & Farley 2010; Brockerhoff et al., 2008; Gyenge et al., 2010; Bava et al., 2015; Defossé 2015a; Raffaele et al., 2015). A nivel nacional y regional se ha estudiado el efecto de las plantaciones forestales con coníferas exóticas sobre distintos atributos de los ecosistemas naturales, a partir de los cuales han surgido algunas propuestas de manejo que contribuyen a la conservación de la biodiversidad (Rusch et al., 2015). Además, en la última década el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación (MAGyP) alentó a desarrollar modelos de gestión de las forestaciones que atiendan a la conservación en los propios sistemas productivos forestales, mediante el Proyecto “Conservación de la Biodiversidad en Paisajes Productivos Forestales (GEF TF 090118)” (Bava et al., 2016). Sin embargo, debido a que la actividad forestal en la Patagonia argentina es relativamente reciente, con la mayoría de las plantaciones en etapa de conducción silvicultural y que hasta la fecha se han focalizado principalmente en la producción maderera, aún hay aspectos que necesitan dilucidarse para promover la conservación de la biodiversidad en las plantaciones forestales. En este trabajo se evaluaron atributos de la comunidad vegetal que se desarrolla bajo el dosel de plantaciones de pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson & C. Lawson) abarcando el rango de estructuras forestales representativas de las plantaciones en el noroeste de la provincia del Chubut (capítulo 2). También se seleccionaron tres especies de plantas características de la comunidad natural y se estudió su crecimiento a tres niveles de irradiancia (capítulo 3). Por otra parte, se evaluó la respuesta temprana de la comunidad vegetal a alternativas del manejo de los residuos forestales generados por prácticas de poda y raleo (capítulo 4). Por último, se analizó la potencial contribución de la vegetación y el banco de semillas del suelo a la persistencia de la comunidad vegetal en plantaciones en la mitad de su ciclo de rotación (capítulo 5).

Las comunidades vegetales naturales del noroeste patagónico están dominadas por especies nativas perennes, mientras que las especies exóticas son principalmente anuales y bienales, representando el 85 y el 15%, respectivamente (Speziale & Ezcurra, 2011). Esta predominancia de especies nativas perennes se registró en las comunidades naturales evaluadas y se mantuvo en las comunidades del estrato herbáceo-arbustivo en las plantaciones estudiadas, indicando que las especies nativas constituyen la vegetación predominante bajo el dosel arbóreo de las plantaciones. Sin embargo, tal como se esperaba, los valores de riqueza y abundancia total disminuyeron con la disminución de la radiación difusa, y con el incremento del área basal y de la cobertura del dosel de las estructuras forestales, y lo hicieron en una relación lineal (capítulo 2). La disminución de la riqueza detectada en función de la radiación y de las estructuras forestales no implica necesariamente la desaparición de especies bajo la plantación, pero sí una disminución en la

frecuencia de ocurrencia de ellas que si se sostiene en el tiempo podría conllevar a extinciones locales. Esta disminución en la frecuencia de especies se observó en todos los grupos según el hábito-duración de las especies, aunque particularmente en las hierbas perennes y anuales (capítulo 2). En el caso de las hierbas perennes, se observó que se trataba principalmente de hierbas perennes nativas con baja abundancia en la comunidad natural, las cuales además no se registraron en el banco de semillas del suelo (capítulo 5). En cambio, las hierbas anuales fueron principalmente especies exóticas que disminuyeron su presencia bajo el dosel arbóreo, ya que presentan altos requerimientos lumínicos; sin embargo, persisten en el banco de semillas y podrían germinar si las condiciones microambientales las favorecen (capítulo 5). Por lo tanto, el agotamiento de especies nativas con baja abundancia, así como la revegetación de especies exóticas que persisten en el banco de semillas del suelo, incluso la propia regeneración de pino ponderosa son aspectos a considerar en el manejo de las plantaciones de coníferas donde se busca mantener un equilibrio con la biodiversidad.

Bajo el dosel arbóreo de las plantaciones, especialmente aquellas que se establecen en zonas donde la vegetación predominante son pastizales y matorrales, la radiación solar es uno de los factores más limitantes para el desarrollo de la vegetación (Valladares & Guzmán, 2006; Bremer & Farley, 2010). Además de la disminución lineal de la abundancia de especies, medida como porcentaje de cobertura aérea, con la disminución de la radiación en las estructuras forestales (capítulo 2), se detectó una menor acumulación de biomasa en las especies arbustivas *Berberis microphylla* G. Forst y *Adesmia volckmannii* Phil. creciendo al 20% de irradiancia, y una tendencia a menor acumulación de biomasa en la gramínea *Poa ligularis* Nees ex Steud a irradiancias menores del 60% (capítulo 3). Así como se esperaba, también se detectó un cambio en la asignación de biomasa en las plantas sometidas al 20% de irradiancia, con una mayor proporción aérea que subterránea (capítulo 3). Por lo tanto, la disminución de la abundancia de las especies creciendo bajo el dosel arbóreo podría estar implicando no sólo una menor biomasa subterránea, sino además una menor proporción en esta fracción, lo cual podría afectar la capacidad de rebrote de las especies al disminuir sus reservas de carbono. Esta característica cobra especial relevancia para la recuperación de la vegetación luego de la implementación de prácticas de reducción de residuos forestales.

En la estepa Patagónica, el fuego es un disturbio importante para la estructura y las funciones de las comunidades vegetales (Veblen et al., 2003; Ghermandi et al., 2004; Defossé et al., 2015b). Por lo tanto, se esperaría que las prácticas de reducción de residuos forestales, como el triturado y las quemas prescriptas, no representen alteraciones muy severas para la recuperación de la comunidad vegetal. En las tres alternativas de reducción de residuos forestales generados por las prácticas de poda y raleo evaluadas (triturado, quemas prescriptas y su combinación), se observó que mientras la recuperación de la riqueza de especies fue temprana, la recuperación de la abundancia, medida como porcentaje de cobertura aérea, fue más lenta o no llegó a recuperarse en los tres años analizados (capítulo 4). Además de la posible menor capacidad de rebrote dada por la menor abundancia vegetal

bajo el dosel arbóreo, la estación en la que se implementaron los tratamientos pudo haber afectado la recuperación de la comunidad vegetal. Mientras que los triturados se realizaron en invierno o principio de primavera, cuando las plantas están en su período de reposo o comenzando a activarse, las quemas prescriptas se realizaron en primavera, cuando las plantas están en su período de crecimiento. Esto podría explicar la aparente mayor severidad de las quemas prescriptas sobre la recuperación de la comunidad vegetal y la tendencia general a que la vegetación se recupere y presente una mayor similitud composicional con la comunidad natural luego del triturado (capítulo 4). El manejo de los residuos forestales es muy importante, tanto para liberar espacio y recursos para el desarrollo de la comunidad vegetal, como para reducir el riesgo y la intensidad de incendios. La recuperación de la riqueza y la tendencia de recuperación de la abundancia luego de la implementación de técnicas de reducción de residuos, sugieren que es factible realizar estas prácticas en las plantaciones de pino ponderosa en la estepa Patagónica manteniendo un equilibrio con la comunidad vegetal. Sin embargo, más estudios son necesarios para determinar cuáles son las técnicas más apropiadas en cada situación y ajustar tiempos y frecuencias de implementación de las mismas. Podría ser que las quemas prescriptas implementadas en el otoño e invierno, cuando la mayoría de las plantas están en su período de reposo, sea menos perjudicial para su posterior recuperación.

La vegetación de la estepa patagónica se distribuye de manera heterogénea, con una estructura en parches formados principalmente por gramíneas cespitosas y arbustos (Soriano et al., 1994). Las plantaciones forestales y su manejo forestal van alterando esta estructura, lo cual se evidencia en los cambios en la riqueza, la abundancia y la composición de especies detectados entre estructuras forestales, tratamientos de residuos y sectores de las plantaciones (borde e interior) (capítulos 2, 4 y 5). Además, las comunidades vegetales varían entre sitios, lo cual se debe a la heterogeneidad propia de la estepa sumada a las diferentes historias de usos en cada sitio. Gran parte de los ecosistemas patagónicos se encuentran modificados por el pastoreo que se sostuvo durante más de un siglo, con lo cual las comunidades vegetales presentan distintos estados y transiciones de degradación (Soriano, 1952; Ares et al., 1990; Bertiller & Bisigato 1998; Oliva et al., 2017). Todos estos factores deben considerarse a la hora de definir el manejo forestal de la plantación, ya que influyen en la respuesta de la comunidad vegetal.

Las plantaciones forestales pueden tener efectos positivos sobre la biodiversidad, especialmente cuando se establecen en áreas degradadas, donde se ha observado que promueven la disminución de la riqueza de especies exóticas y el incremento de la riqueza de nativas (Bremer & Farley, 2010). Si bien en esta tesis no se evaluó el estado de degradación en los sitios de estudio seleccionados, todos ellos presentaron algún nivel de degradación, que se evidenció por el porcentaje de suelo desnudo y la predominancia de algunas especies características de condiciones degradadas (Bertiller & Bisigato, 1998). En las plantaciones forestales estudiadas se observó, en general, una reducción en la presencia de especies exóticas en comparación a la comunidad natural; sin embargo, también se detectó una

reducción en la riqueza y la abundancia de especies nativas. Esto sugiere que las plantaciones forestales tendrían un efecto general negativo sobre la comunidad vegetal natural, lo cual podría deberse a que, a pesar de la degradación, las especies nativas predominaron en la comunidad natural en todos los sitios analizados. Además, estas especies son características de ambientes semiáridos donde las irradiancias son altas, por lo tanto, la disminución de la radiación disponible bajo el dosel arbóreo podría estar implicando un cambio ambiental muy abrupto para algunas de ellas. Diversos estudios en la estepa patagónica indican que las plantaciones forestales tienen efectos positivos en otros aspectos del sistema y servicios ecosistémicos, por ejemplo, se han registrado aumentos en la materia orgánica y porosidad del suelo y reducciones en las tasas de erosión del mismo en las plantaciones forestales (La Manna et al., 2016). Asimismo, las plantaciones forestales acumulan más carbono que el sistema natural, favoreciendo la mitigación del cambio climático (Nosseto et al., 2006). Además, se ha detectado que algunas especies del sistema original, como *Festuca pallescens*, tienden a incrementar su abundancia en plantaciones forestales ralas (Fernández, 2003; Rusch et al., 2004), lo cual podría deberse en parte a la exclusión del ganado doméstico (Gyenge et al., 2010). Por ello, es importante considerar cuáles son las alternativas de uso del sitio al evaluar el impacto de las plantaciones forestales. Asimismo, también se ha registrado que en plantaciones ralas los ensambles de hormigas se asemejan a los de la comunidad nativa (Corley et al., 2006) y que si bien muchas especies de aves no se registran bajo el dosel, las plantaciones constituyen hábitat para otras (Lantschner et al., 2008). Por lo tanto, si se realiza un manejo adecuado de las plantaciones forestales, muchas especies características de la comunidad natural podrían mantenerse bajo su dosel.

El mecanismo de reproducción más extendido en las especies de la estepa patagónica es la propagación vegetativa, si bien el reclutamiento de plántulas es también un mecanismo importante para muchas especies de la estepa (Ghermandi et al., 2004). La baja similitud detectada entre la vegetación y el banco de semillas, tanto en las comunidades naturales de la estepa como en las plantaciones (capítulo 5), era esperable ya que usualmente una baja similitud se relaciona a la predominancia de especies perennes en la vegetación (Thompson, 2000). El banco de semillas del suelo en las plantaciones evaluadas se conformó principalmente de hierbas anuales exóticas (capítulo 5). Por lo tanto, la contribución del banco de semillas a la revegetación del estrato herbáceo-arbustivo de las plantaciones no sería suficiente. Esto remarca la importancia de mantener fuentes de propágulos en la plantación o en zonas cercanas a la misma, ya que si la abundancia decae drásticamente sería muy difícil recuperar la vegetación naturalmente.

Los resultados obtenidos en esta tesis contribuyen en parte a la confirmación de la hipótesis general que plantea que “Un adecuado manejo de las plantaciones forestales permite mantener atributos de la comunidad vegetal natural en cada una de las etapas silvícolas, favoreciendo el equilibrio entre la conservación de la biodiversidad y la productividad forestal en la Patagonia.” Algunas de las propuestas que se pueden

desprender de este estudio para contribuir a las pautas del manejo forestal para lograr un equilibrio entre la producción forestal y la conservación de la biodiversidad se enumeran a continuación. Además, se proponen algunas líneas de investigación que contribuirían a incrementar el conocimiento de este sistema y a partir de los cuales también se podrían mejorar las pautas de manejo.

Implicancias para el manejo forestal con vista hacia la conservación de la biodiversidad

Para favorecer la persistencia y el desarrollo de la vegetación bajo el dosel de plantaciones forestales resulta fundamental mantener el estrato herbáceo-arbustivo, el cual además de constituir la estructura fundamental de la comunidad natural, actúa como fuente de propágulos, principalmente para la propagación vegetativa. Dado que la riqueza y la abundancia total de la comunidad del estrato herbáceo-arbustivo disminuyen linealmente con la radiación, las plantaciones forestales necesariamente impactarán sobre esta comunidad. El desafío es encontrar el equilibrio entre el desarrollo de la producción forestal y el mantenimiento de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo. Mantener un nivel de irradiancia del 60% en el estrato herbáceo-arbustivo permitiría el desarrollo de muchas especies características de la comunidad natural de la estepa patagónica. Ese nivel de irradiancia equivale aproximadamente a una cobertura del dosel del 35% que se corresponde con un área basal de $15 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ y un IDR de 315, bajo el manejo tradicional que habitualmente se realiza en las plantaciones del noroeste del Chubut. Sin embargo, estos niveles de las variables estructurales son mucho menores a los que se persiguen con el objetivo de producción maderera bajo el manejo tradicional, con lo cual quizás no sean rentables a nivel de producción. Una alternativa podría ser favorecer la heterogeneidad de condiciones dentro de la plantación, con sectores con irradiancia del 60% y sectores con menores irradiancias, de este modo se promovería una mayor variedad de micrositios para el desarrollo y la persistencia de las especies vegetales. Sumado a esto, y dado que a medida que las plantaciones van creciendo, van incrementando su cobertura del dosel y otras variables estructurales, se podría complementar con una planificación a nivel de paisaje. Por ejemplo, el establecimiento de pequeños bloques plantados en distintos años y el mantenimiento de espacios abiertos dentro de la plantación permitiría mantener una mayor heterogeneidad de situaciones, favoreciendo el desarrollo de especies con distintos requerimientos lumínicos.

El manejo de los residuos forestales generados por las podas y los raleos es un tema de relevancia actual, dado que la mayoría de las plantaciones forestales de la región son jóvenes y se encuentran en la etapa de conducción silvicultural. Si bien más investigaciones en este aspecto son necesarias, los resultados de este trabajo sugieren que el triturado parece ser un tratamiento de reducción de residuos con bajo impacto negativo sobre la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo. Se sugiere implementar esta técnica antes de la estación de crecimiento de las especies vegetales. Además, dado que las condiciones sitio-específicas pueden influir en la respuesta de la vegetación es necesario que a la hora de seleccionar la

técnica a utilizar se tenga en cuenta la composición y la estructura de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo. En plantaciones donde el estrato herbáceo-arbustivo es escaso, las quemas prescriptas pueden ser la técnica más efectiva para reducir los residuos, mientras que deben considerarse estrategias para luego restaurar la vegetación, por ejemplo mediante la siembra y la plantación de especies nativas. En plantaciones con estrato herbáceo-arbustivo degradado por sobrepastoreo, la recuperación de la cobertura de nativas puede estar asociada con el nivel de degradación, con lo cual se debe considerar que el tiempo de recuperación podría ser mayor a tres años.

Es necesario tener presente que la recuperación de la vegetación a partir del banco de semillas del suelo posiblemente no sea suficiente, dada la diferencia detectada en la composición de especies entre la vegetación y el banco de semillas. Además, el banco de semillas del suelo podría contener muchas especies exóticas, las cuales podrían emerger al incrementarse el nivel de irradiancia, por ejemplo, luego de una poda, raleo o corta final. Entre estas especies debe considerarse la propia regeneración del pino ponderosa, la cual podría alterar completamente la comunidad vegetal si luego de la corta final no se reforesta, o la posible competencia con la nueva forestación. En este último caso, la regeneración natural de pino ponderosa podría aprovecharse para futuras rotaciones. Sin embargo, la calidad de los plantines puede ser una limitante. Además, en los casos donde la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo haya disminuido hasta niveles en los cuales su recuperación se ve perjudicada, deberá evaluarse la restauración activa mediante la siembra y la plantación de especies nativas.

Finalmente, cabe aclarar que para alcanzar un equilibrio entre productividad forestal y conservación de la biodiversidad se debe tener en cuenta la integridad de todo el sistema. Si bien las prácticas de manejo deben promover el mantenimiento de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo, dicha vegetación constituye también material combustible. Es decir, que si mediante el manejo forestal o la implementación de prácticas como la restauración activa se logran mantener altas coberturas vegetales en el estrato herbáceo-arbustivo de las plantaciones, podría incrementarse también el riesgo de incendios. Además, la funcionalidad de los ecosistemas está determinada por la riqueza de especies y la diversidad funcional (Díaz & Cabido, 2001). Por lo tanto, un equilibrio entre productividad forestal y conservación de la biodiversidad podría ser mantener una alta riqueza de especies y diversidad funcional, aunque la abundancia de especies sea baja.

Las recomendaciones que surgen de esta tesis ratifican y complementan las ya existentes para la región, algunas de las cuales aún requieren validación empírica. En la **tabla 6.1** se detallan las principales pautas de manejo recomendadas para promover el equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad vegetal en plantaciones de pino ponderosa del noroeste del Chubut, y sitios similares en todo el noroeste patagónico, que surgen a partir los resultados de esta tesis.

Tabla 6.1 Pautas de manejo recomendadas en cada etapa del manejo forestal para promover la persistencia y el desarrollo del estrato herbáceo-arbustivo en plantaciones de pino ponderosa del noroeste del Chubut.

Etapas del Manejo Forestal	Recomendaciones	Beneficios de las prácticas sugeridas
Establecimiento de la plantación	Establecer rodales de pocas hectáreas intercalados con parches de vegetación natural y con rodales establecidos en años anteriores.*	Generación de hábitats heterogéneos y mantenimiento de fuentes de propágulos cercanas para la recolonización de especies vegetales.
Tareas de poda y raleo*	Promover la heterogeneidad de estructuras forestales dentro y entre rodales, manteniendo como límite máximo coberturas del dosel del 60-70%.*	Mantenimiento de un amplio rango de niveles de radiación, los cuales favorecen la persistencia de especies vegetales con distintos requerimientos lumínicos.
Manejo de los residuos forestales	Implementar técnicas de reducción de residuos forestales. Si las técnicas seleccionadas son el triturado o las quemas prescriptas y se realizan en la estación temprana, hacerlo antes del mes de septiembre (comienzo del período de crecimiento vegetal).	Liberación de espacio y recursos para el desarrollo vegetal y reducción del riesgo e intensidad de incendios. Realizar estas actividades antes del período de crecimiento favorece la recuperación vegetal.

Aspectos complementarios

Evaluar regularmente el estado de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo; conocerlo permitirá elegir las prácticas de manejo más adecuadas para su persistencia.

- Si la riqueza y la abundancia total descienden a valores menores de 5 especies $4m^{-2}$ y del 10% de cobertura, respectivamente, es posible que se requiera la restauración activa (mediante siembra o plantación) de especies nativas.
- Si el porcentaje de especies exóticas (en general son gramíneas y hierbas anuales) superan el 30% de las especies totales, es posible que se requiera el control de ellas. Esto podría suceder luego de intervenciones (poda, raleo o cosecha), en plantaciones donde la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo ya era escasa.
- Procurar que en la comunidad vegetal hayan siempre representantes del estrato herbáceo y del arbustivo; tener en cuenta que las gramíneas en forma de coirón y los arbustos actúan como plantas nodrizas, favoreciendo el establecimiento y desarrollo de otras especies.
- Considerar que la regeneración de pino ponderosa a partir del banco de semillas del suelo puede requerir de manejo, sea que se la utilice como parte de la futura rotación, o porque su crecimiento podría alterar a la comunidad natural.
- Tener en cuenta que existe mucha variabilidad entre sitios, dado por la heterogeneidad natural de la Patagonia y por su historia de uso, con lo cual la comunidad vegetal y su recuperación ante el impacto de las plantaciones puede requerir de manejos específicos, más allá de las pautas de manejo generales.

*estas prácticas requieren validación, ya que si bien se desprenden de los resultados de la tesis, no fueron abordadas en la misma.

Necesidades de investigación

- Hace tiempo que se plantea la posibilidad de establecer sistemas silvopastoriles, lo cual sería factible dados los requerimientos lumínicos medios a altos de las especies de la estepa patagónica. Si bien existen estudios que evalúan esta alternativa, los mismos se focalizan principalmente en el desarrollo de las especies palatables. Más estudios que evalúen el efecto combinado de plantaciones más ganado sobre la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo son necesarios para determinar las condiciones en las cuales estos sistemas permitan que el equilibrio con la conservación de la biodiversidad se mantenga en el tiempo.

- Dado el creciente interés en el uso y cultivo de arbustos frutales nativos, fundamentalmente por las muy buenas propiedades nutricionales que presentan, como es el caso de *Berberis microphylla*, sería interesante evaluar el desarrollo de sistemas silvoagrícolas. En este caso también se manejarían niveles de radiación mayores a los disponibles bajo el manejo tradicional de las plantaciones forestales, lo cual permitiría un mejor desarrollo de la comunidad vegetal del estrato herbáceo-arbustivo.

- Este trabajo da cuenta de algunos de los posibles efectos del triturado, quemas prescriptas y su combinación sobre la recuperación de la comunidad vegetal. Dado que el manejo de los residuos forestales es fundamental, tanto para reducir el riesgo e intensidad de incendios como para liberar espacio y reducir el sombreado del estrato herbáceo-arbustivo, se requiere seguir avanzando en esta línea. Algunos de los aspectos que requieren investigación son: evaluar la respuesta de la vegetación a tratamientos de reducción de residuos en el largo plazo, evaluar otras técnicas alternativas como la extracción de los residuos forestales, evaluar la respuesta a la implementación de quemas prescriptas en la estación de otoño-invierno. Además, sería importante que futuros ensayos puedan realizarse en parcelas de mayor superficie.

- Dado que la estepa patagónica ha sido sometida a más de 100 años de sobrepastoreo, presenta distintos niveles de degradación. Tanto la vegetación como el banco de semillas del suelo varían en función de la intensidad de uso ganadero, por lo tanto, la adición de plantaciones a estas comunidades puede resultar en distintas respuestas de la comunidad vegetal. Profundizar en este aspecto, evaluando la respuesta de la comunidad vegetal a las plantaciones establecidas en sitios con diferente intensidad de degradación por sobrepastoreo, permitirá establecer pautas de manejo que se ajusten mejor a las particularidades de cada sitio.

- La distribución natural de la vegetación de la estepa es heterogénea, con estructura en parches conformados por asociaciones bióticas que dependen tanto de las formas de vida como de las especies que las componen. Dado que la estructura en parches genera una heterogeneidad de recursos fundamental para el funcionamiento del ecosistema en ambientes áridos y semiáridos (Sala & Aguiar, 1995), sería interesante profundizar en el efecto de las plantaciones de especies forestales al nivel de dichas estructuras.

- Aún no hay casos en el área de estudio donde se haya llegado a cosecha final, y son pocos en la región. A medida que esto suceda será importante evaluar la evolución de la comunidad vegetal. Estos estudios aportarán más evidencias acerca de la recuperación de la vegetación de la estepa. Además, permitirán definir el grado de restauración activa si fuese necesario, el control de especies exóticas y el manejo de la regeneración del pino poderosa.

- Dado que estamos en un contexto de cambio climático, sería relevante que los futuros estudios acerca de los efectos de las plantaciones forestales o sistemas alternativos (e.g. silvopastoril, silvoagrícola) sobre distintos factores y procesos tengan en cuenta este contexto.

REFERENCIAS

- Ares, J. O., Beeskow, A. M., Bertiller, M. B., Rostagno, C. M., Irisarri, M. P., Anchorena, J., Defossé, G. E., & Merino, C. A. (1990). Structural and dynamic characteristics of overgrazed grasslands of northern Patagonia, Argentina. En A. Breymer (Ed.), *Managed Grasslands, Regional Studies* (pp. 149-175). Amsterdam: Elsevier.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., & Salvador, G. (2015). ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. *Ecología Austral*, 25, 101–111.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., Orellana, I. A., Ríos Campano, M. F., Davel, M. M., Gonda, H., Heitzmann, L., Gómez, M., González, M. A., Salvador, G., & Zacconi, G. (2016). *Evaluación ambiental estratégica Patagonia Andina. Una visión sobre dónde y cómo forestar*. (p. 119). Esquel: CIEFAP – FUNDFAEP.
- Bertiller, M. B., & Bisigato, A. (1998). Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología Austral*, 8, 191–199.
- Bremer, L. L., & Farley, K. A. (2010). Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation*, 19, 3893–3915.
- Brockhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. a., Quine, C. P., & Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17, 925–951.
- Carnus, J.-M., Parrotta, J., Brockhoff, E. G., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., & Walters, B. (2006). Planted Forests and Biodiversity. *Journal of Forestry*, 104, 65–77.
- Corley, J., Sackmann, P., Rusch, V., Bettinelli, J., & Paritsis, J. (2006). Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest Ecology and Management*, 222, 162–166.
- Defossé, G. E. (2015a). ¿Conviene seguir fomentando las plantaciones forestales en el norte de la Patagonia? *Ecología Austral*, 25, 93–100.
- Defossé, G. E., Godoy, M. M., Bianchi, L. O., Lederer, N. S., & Kunst, C. (2015b). Fire history, fire ecology and management in Argentina Patagonia: from ancient times to nowadays. En B. Leblon & M. E. Alexander (Eds.), *Current International Perspectives on Wildland Fires, Mankind and the Environment* (pp. 177–209). New York: Nova Science Publishers.

- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*, 646–655.
- Fernández, M. E. (2003) Influencia del componente arboreo sobre aspectos fisiológicos determinantes de la productividad herbácea en sistemas silvopastoriles de la Patagonia Argentina. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.*
- Franzese, J., Ghermandi, L., & Gonzalez, S. L. (2016). Historical land use by domestic grazing revealed by the soil seed bank: A case study from a natural semi-arid grassland of NW Patagonia. *Grass and Forage Science*, *71*, 315–327.
- Ghermandi, L., Guthmann, N., & Bran, D. (2004). Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science*, *15*, 67–76.
- Gyenge, J., Fernández, M. E., Rusch, V., Sarasola, M., & Schlichter, T. M. (2010). Towards Sustainable Forestry Development in Patagonia: Truths and Myths of Environmental Impacts of Plantations with Fast-Growing Conifers. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology*, *3*, 9–22.
- Hartley M.J. (2002). Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, *155*, 81–95.
- La Manna, L., Buduba, C. G., & Rostagno, C. M. (2016). Soil erodibility and quality of volcanic soils as affected by pine plantations in degraded rangelands of NW Patagonia. *European Journal of Forest Research*, *135*, 643–655.
- Lantschner, M. V., Rusch, V., & Peyrou, C. (2008). Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation*, *17*, 969–989.
- Nosetto, M. D., Jobbágy, E. G., & Paruelo, J. M. (2006). Carbon sequestration in semi-arid rangelands: Comparison of *Pinus ponderosa* plantations and grazing exclusion in NW Patagonia. *Journal of Arid Environments*, *67*, 142–156.
- Oliva, G., García, G., Ferrante, D., Massara, V., Rimoldi, P., Díaz, B., Paredes, P., & Gaitán, J. (2017). *Estado de los Recursos Naturales Renovables en la Patagonia Sur Extra andina*. Trelew: INTA Centro Regional Patagonia Sur.
- Raffaele, E., Nuñez, M. A., & Relva, M. A. (2015). Plantaciones de coníferas exóticas en Patagonia: los riesgos de plantar sin un manejo adecuado. *Ecología Austral*, *25*, 89–92.
- Rusch, V., Sarasola, M., Corley, J., Schlichter, T., Paritsis, J., Bettinelli, J., & Peyrou, C. (2004). *Sustentabilidad de las Plantaciones de Coníferas Introducidas en la región Andino Patagónica: Biodiversidad e Invasión. PIA 01/00*. Bariloche, Argentina.
- Rusch, V., Vila, A., Marques, B., & Lantschner, V. (2015). *Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Fundamentos y prácticas aplicadas a forestaciones del noroeste de la Patagonia*. (p. 128). Buenos Aires: MINAGRI-UCAR.
- Sala, O. E., & Aguiar, M. R. (1995). Origin, Maintenance, and Ecosystem effect of vegetation patches in arid lands. *Fifth International Rangeland Congress*. Pp. 29-32.
- Soriano, A. (1952). La regeneración de la vegetación en las Zonas Aridas. *Ciencia e Investigación*, *8*, 544–549.

- Soriano, A., Sala, O. E., & Perelman, S. B. (1994). Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, *111*, 127–135.
- Speziale, K. L., & Ezcurra, C. (2011). Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments*, *75*, 890–897.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of soil seed banks. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 215–235). Wallingford: CABI Publishing.
- Valladares, F., & Guzmán, B. (2006). Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light in an abandoned Holm oak woodland. *Annals of Forest Science*, *63*, 749–761.
- Veblen, T., Kitzberger, T., Raffaele, E., & Lorenz, D. C. (2003). Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. En T. T. Veblen, W. Baker, G. Montenegro, & T. W. Swetnam (Eds.), *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the Western Americas. Ecological studies* (pp. 265–295). New York: Springer Verlag.

ANEXOS

Anexo 4.1 *p*-valores de los modelos lineales generales mixtos para los factores “tratamiento de residuos” y “año”, y su interacción, y *p*-valores del test a posteriori de LSD Fisher (en itálica) para los contrastes entre niveles de cada factor para las variables de riqueza y abundancia para cada sitio. Los niveles del factor tratamiento de residuos son: residuos apilados en el suelo (CONTROL), triturado (TRIT), quema prescrita (QP), y triturado más quema prescrita (TRIT/QP), y los niveles del factor año son: primero, segundo, y tercero. En negrita se indican las diferencias significativas (*p*-valor < 0,05). Las variables con menos de 2 especies o de 1% de cobertura no fueron modeladas (NM).

Anexo 4.1.1 *p*-values para las variables de riqueza en el sitio 1.

	Riqueza								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 1 (n=36)									
Tratamiento de residuos	0,030	0,011				0,064	0,064		
<i>CONTROL vs TRIT</i>	<i>0,140</i>	<i>0,176</i>							
<i>CONTROL vs QP</i>	0,050	0,012							
<i>CONTROL vs TRIT/QP</i>	<i>0,293</i>	<i>0,217</i>							
<i>TRIT vs QP</i>	0,007	0,002							
<i>TRIT vs TRIT/QP</i>	0,039	0,034							
<i>QP vs TRIT/QP</i>	<i>0,337</i>	<i>0,136</i>							
Año	<0,001	<0,001				<0,001	0,034		
<i>Primero vs Segundo</i>	0,049	0,040				0,014	>0,999		
<i>Primero vs Tercero</i>	<0,001	<0,001				<0,001	0,021		
<i>Segundo vs Tercero</i>	0,030	0,009				<i>0,184</i>	0,030		
Tratamiento de residuos X año	0,520	0,354	NM		NM	0,837	0,548	NM	
Primero									
<i>Primero CONTROL vs TRIT</i>									
<i>Primero CONTROL vs QP</i>									
<i>Primero CONTROL vs TRIT/QP</i>									
<i>Primero TRIT vs QP</i>									
<i>Primero TRIT vs TRIT/QP</i>									
<i>Primero QP vs TRIT/QP</i>									
Segundo									
<i>Segundo CONTROL vs TRIT</i>									
<i>Segundo CONTROL vs QP</i>									
<i>Segundo CONTROL vs TRIT/QP</i>									
<i>Segundo TRIT vs QP</i>									
<i>Segundo TRIT vs TRIT/QP</i>									
<i>Segundo QP vs TRIT/QP</i>									
Tercero									
<i>Tercero CONTROL vs TRIT</i>									
<i>Tercero CONTROL vs QP</i>									
<i>Tercero CONTROL vs TRIT/QP</i>									
<i>Tercero TRIT vs QP</i>									
<i>Tercero TRIT vs TRIT/QP</i>									
<i>Tercero QP vs TRIT/QP</i>									
CONTROL									
<i>CONTROL Primero vs Segundo</i>									
<i>CONTROL Primero vs Tercero</i>									
<i>CONTROL Segundo vs Tercero</i>									
TRIT									
<i>TRIT Primero vs Segundo</i>									
<i>TRIT Primero vs Tercero</i>									

TRIT Segundo vs Tercero
 TRIT/QP
 TRIT/QP Primero vs Segundo
 TRIT/QP Primero vs Tercero
 TRIT/QP Segundo vs Tercero
 QP
 QP Primero vs Segundo
 QP Primero vs Tercero
 QP Segundo vs Tercero

Anexo 4.1.2 p-values para las variables de abundancia en el sitio 1.

	Abundancia								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 1 (n=36)									
Tratamiento de residuos					0,009	0,500	0,18		
CONTROL vs TRIT					0,278				
CONTROL vs QP					0,067				
CONTROL vs TRIT/QP					0,014				
TRIT vs QP					0,162				
TRIT vs TRIT/QP					0,005				
QP vs TRIT/QP					0,392				
Año					0,265	0,24	0,004		
Primero vs Segundo							0,077		
Primero vs Tercero							0,001		
Segundo vs Tercero							0,100		
Tratamiento de residuos X año	0,021	0,021	NM		0,183	0,446	0,702	NM	
Primero	0,004	0,003							
Primero CONTROL vs TRIT	0,118	0,095							
Primero CONTROL vs QP	0,006	0,006							
Primero CONTROL vs TRIT/QP	0,030	0,028							
Primero TRIT vs QP	0,445	0,507							
Primero TRIT vs TRIT/QP	>0,999	>0,999							
Primero QP vs TRIT/QP	>0,999	>0,999							
Segundo	0,068	0,063							
Segundo CONTROL vs TRIT									
Segundo CONTROL vs QP									
Segundo CONTROL vs TRIT/QP									
Segundo TRIT vs QP									
Segundo TRIT vs TRIT/QP									
Segundo QP vs TRIT/QP									
Tercero	0,087	0,080							
Tercero CONTROL vs TRIT									
Tercero CONTROL vs QP									
Tercero CONTROL vs TRIT/QP									
Tercero TRIT vs QP									
Tercero TRIT vs TRIT/QP									
Tercero QP vs TRIT/QP									
CONTROL	0,382	0,407							
CONTROL Primero vs Segundo									
CONTROL Primero vs Tercero									
CONTROL Segundo vs Tercero									
TRIT	0,015	0,002							
TRIT Primero vs Segundo	0,036	0,022							
TRIT Primero vs Tercero	0,002	0,002							
TRIT Segundo vs Tercero	>0,999	>0,999							
TRIT/QP	0,223	0,243							
TRIT/QP Primero vs Segundo									
TRIT/QP Primero vs Tercero									

<i>TRIT/QP Segundo vs Tercero</i>		
QP	0,020	0,027
QP Primero vs Segundo	0,112	0,097
QP Primero vs Tercero	0,028	0,043
QP Segundo vs Tercero	>0,999	>0,999

Anexo 4.1.3 p-values para las variables de riqueza en el sitio 2.

	Riqueza								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 2 (n=28)									
Tratamiento de residuos			0,551		0,308	0,682	0,775	0,943	
<i>CONTROL vs TRIT</i>									
<i>CONTROL vs QP</i>									
<i>CONTROL vs TRIT/QP</i>									
<i>TRIT vs QP</i>									
<i>TRIT vs TRIT/QP</i>									
<i>QP vs TRIT/QP</i>									
Año (Primero vs Segundo)			<0,001		0,919	0,008	0,049	<0,001	
Tratamiento de residuos X año	0,037	0,03	0,285		0,784	0,236	0,459	0,159	NM
Primero	0,191	0,319							
<i>Primero CONTROL vs TRIT</i>									
<i>Primero CONTROL vs QP</i>									
<i>Primero CONTROL vs TRIT /QP</i>									
<i>Primero TRIT vs QP</i>									
<i>Primero TRIT vs TRIT /QP</i>									
<i>Primero QP vs TRIT /QP</i>									
Segundo	0,054	0,819							
<i>Segundo CONTROL vs TRIT</i>									
<i>Segundo CONTROL vs QP</i>									
<i>Segundo CONTROL vs TRIT /QP</i>									
<i>Segundo TRIT vs QP</i>									
<i>Segundo TRIT vs TRIT /QP</i>									
<i>Segundo QP vs TRIT /QP</i>									
CONTROL (Primero vs Segundo)	0,128	0,046							
TRIT (Primero vs Segundo)	0,029	0,004							
TRIT/QP (Primero vs Segundo)	<0,001	<0,001							
QP (Primero vs Segundo)	<0,001	<0,001							

Anexo 4.1.4 p-values para las variables de abundancia en el sitio 2.

	Abundancia								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 2 (n=28)									
Tratamiento de residuos	0,005	0,007				0,244	0,164		
<i>CONTROL vs TRIT</i>	0,120	0,117							
<i>CONTROL vs QP</i>	0,006	0,006							
<i>CONTROL vs TRIT/QP</i>	0,001	0,001							
<i>TRIT vs QP</i>	0,275	0,267							
<i>TRIT vs TRIT/QP</i>	0,109	0,116							
<i>QP vs TRIT/QP</i>	0,372	0,354							
Año (Primero vs Segundo)	0,982	0,204				0,037	0,059		
Tratamiento de residuos X año	0,158	0,725	NM		<0,001	0,216	0,356	0,044	NM
Primero					0,055			0,655	
<i>Primero CONTROL vs TRIT</i>									
<i>Primero CONTROL vs QP</i>									

Primero CONTROL vs TRIT /QP		
Primero TRIT vs QP		
Primero TRIT vs TRIT /QP		
Primero QP vs TRIT /QP		
Segundo	0,172	0,217
Segundo CONTROL vs TRIT		
Segundo CONTROL vs QP		
Segundo CONTROL vs TRIT /QP		
Segundo TRIT vs QP		
Segundo TRIT vs TRIT /QP		
Segundo QP vs TRIT /QP		
CONTROL (Primero vs Segundo)	<0,001	0,173
TRIT (Primero vs Segundo)	0,357	0,028
TRIT/QP (Primero vs Segundo)	0,943	0,077
QP (Primero vs Segundo)	0,671	0,142

Anexo 4.1.5 p-values para las variables de riqueza en el sitio 3.

	Riqueza								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 3 (n=38)									
Tratamiento de residuos							0,109		0,136
CONTROL vs TRIT									
CONTROL vs QP									
CONTROL vs TRIT/QP									
TRIT vs QP									
TRIT vs TRIT/QP									
QP vs TRIT/QP									
Año							0,003		0,131
Primero vs Segundo							0,001		
Primero vs Tercero							0,003		
Segundo vs Tercero							0,793		
Tratamiento de residuos X año	0,010	0,004	0,027		NM	0,001	0,08	0,045	0,065
Primero	0,032	0,010	0,485			0,100		0,619	
Primero CONTROL vs TRIT	>0,999	>0,999							
Primero CONTROL vs QP	0,070	0,017							
Primero CONTROL vs TRIT/QP	>0,999	>0,999							
Primero TRIT vs QP	0,136	0,031							
Primero TRIT vs TRIT/QP	>0,999	>0,999							
Primero QP vs TRIT/QP	0,200	0,227							
Segundo	0,659	0,684	0,241			0,312		0,050	
Segundo CONTROL vs TRIT								0,744	
Segundo CONTROL vs QP								0,085	
Segundo CONTROL vs TRIT/QP								0,784	
Segundo TRIT vs QP								>0,999	
Segundo TRIT vs TRIT/QP								>0,999	
Segundo QP vs TRIT/QP								>0,999	
Tercero	0,940	0,154	0,245			0,221		0,600	
Tercero CONTROL vs TRIT									
Tercero CONTROL vs QP									
Tercero CONTROL vs TRIT/QP									
Tercero TRIT vs QP									
Tercero TRIT vs TRIT/QP									
Tercero QP vs TRIT/QP									
CONTROL	0,872	>0,999	0,418			0,415		0,386	
CONTROL Primero vs Segundo									
CONTROL Primero vs Tercero									
CONTROL Segundo vs Tercero									
TRIT	0,399	0,132	<0,001			0,738		0,078	

TRIT Primero vs Segundo			0,003		
TRIT Primero vs Tercero			>0,999		
TRIT Segundo vs Tercero			0,005		
TRIT/QP	0,302	0,055	0,939	0,189	0,255
TRIT/QP Primero vs Segundo					
TRIT/QP Primero vs Tercero					
TRIT/QP Segundo vs Tercero					
QP	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	0,005
QP Primero vs Segundo	<0,001	0,001	0,002	<0,001	0,005
QP Primero vs Tercero	0,002	<0,001	0,304	0,854	0,076
QP Segundo vs Tercero	0,025	0,272	0,140	<0,001	0,564

Anexo 4.1.6 p-values para las variables de abundancia en el sitio 3.

	Abundancia								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Site 3 (n=38)									
Tratamiento de residuos									
CONTROL vs TRIT		<0,001				0,004	0,233	0,136	
CONTROL vs QP									
CONTROL vs TRIT/QP									
TRIT vs QP									
TRIT vs TRIT/QP									
QP vs TRIT/QP									
Año									
Primero vs Segundo		0,459				0,517	0,006	0,112	
Primero vs Tercero									
Segundo vs Tercero									
Tratamiento de residuos X año									
Primero	<0,001	0,393	<0,001		<0,001	0,118	0,699	0,186	<0,001
Primero CONTROL vs TRIT	<0,001		0,168		<0,001				0,306
Primero CONTROL vs QP	<0,001				>0,999				
Primero CONTROL vs TRIT/QP	<0,001				0,376				
Primero TRIT vs QP	0,010				0,068				
Primero TRIT vs TRIT/QP	>0,999				0,826				
Primero TRIT vs TRIT/QP	0,980				0,023				
Primero QP vs TRIT/QP	0,305				<0,001				
Segundo	<0,001		0,024		0,816				0,143
Segundo CONTROL vs TRIT	<0,001		0,275						
Segundo CONTROL vs QP	<0,001		0,248						
Segundo CONTROL vs TRIT/QP	>0,999		>0,999						
Segundo TRIT vs QP	>0,999		>0,999						
Segundo TRIT vs TRIT/QP	0,003		0,089						
Segundo QP vs TRIT/QP	0,002		0,081						
Tercero	<0,001		0,019		0,523				0,091
Tercero CONTROL vs TRIT	<0,001		0,241						
Tercero CONTROL vs QP	<0,001		0,243						
Tercero CONTROL vs TRIT/QP	>0,999		>0,999						
Tercero TRIT vs QP	>0,999		>0,999						
Tercero TRIT vs TRIT/QP	0,023		0,064						
Tercero QP vs TRIT/QP	0,002		0,064						
CONTROL	0,645		0,003		0,343				<0,001
CONTROL Primero vs Segundo			0,021						<0,001
CONTROL Primero vs Tercero			0,004						<0,001
CONTROL Segundo vs Tercero			>0,999						>0,999
TRIT	0,020		0,389		0,406				0,022
TRIT Primero vs Segundo	>0,999								>0,999
TRIT Primero vs Tercero	0,031								0,062
TRIT Segundo vs Tercero	0,034								0,024
TRIT/QP	<0,001		<0,001		<0,001				0,064

TRIT/QP Primero vs Segundo	<0,001	<0,001	<0,001	
TRIT/QP Primero vs Tercero	<0,001	<0,001	<0,001	
TRIT/QP Segundo vs Tercero	>0,999	>0,999	>0,999	
QP	0,112	0,060	0,392	0,404
QP Primero vs Segundo				
QP Primero vs Tercero				
QP Segundo vs Tercero				

Anexo 4.1.7 p-values para las variables de riqueza en el sitio 5.

	Riqueza								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 5 (n=48)									
Tratamiento de residuos		0,633			0,775	0,787		0,002	0,403
CONTROL vs TRIT								0,003	
CONTROL vs QP								0,001	
CONTROL vs TRIT/QP								0,001	
TRIT vs QP								0,528	
TRIT vs TRIT/QP								0,403	
QP vs TRIT/QP								0,832	
Año		0,003			0,593	0,015		0,616	0,408
Primero vs Segundo		0,002				0,004			
Primero vs Tercero		0,302				0,065			
Segundo vs Tercero		0,035				0,471			
Tratamiento de residuos X año	0,005	0,478	0,005	NM	0,203	0,073	NM	0,876	0,237
Primero	0,157		<0,001						
Primero CONTROL vs TRIT			0,012						
Primero CONTROL vs QP			0,002						
Primero CONTROL vs TRIT/QP			0,007						
Primero TRIT vs QP			>0,999						
Primero TRIT vs TRIT/QP			>0,999						
Primero QP vs TRIT/QP			>0,999						
Segundo	0,057		<0,001						
Segundo CONTROL vs TRIT			0,003						
Segundo CONTROL vs QP			0,017						
Segundo CONTROL vs TRIT/QP			<0,001						
Segundo TRIT vs QP			0,765						
Segundo TRIT vs TRIT/QP			>0,999						
Segundo QP vs TRIT/QP			0,362						
Tercero	0,682		0,028						
Tercero CONTROL vs TRIT			0,308						
Tercero CONTROL vs QP			0,032						
Tercero CONTROL vs TRIT/QP			>0,999						
Tercero TRIT vs QP			>0,999						
Tercero TRIT vs TRIT/QP			>0,999						
Tercero QP vs TRIT/QP			0,829						
CONTROL	0,010		0,002						
CONTROL Primero vs Segundo	0,567		0,700						
CONTROL Primero vs Tercero	0,492		0,016						
CONTROL Segundo vs Tercero	0,011		<0,001						
TRIT	0,816		0,886						
TRIT Primero vs Segundo									
TRIT Primero vs Tercero									
TRIT Segundo vs Tercero									
TRIT/QP	0,121		0,050						
TRIT/QP Primero vs Segundo									

TRIT/QP Primero vs Tercero		
TRIT/QP Segundo vs Tercero		
QP	0,001	0,007
QP Primero vs Segundo	0,006	0,097
QP Primero vs Tercero	>0,999	>0,999
QP Segundo vs Tercero	0,021	0,012

Anexo 4.1.8 p-values para las variables de abundancia en el sitio 5.

	Abundancia								
	Total	Nativas	Exóticas	Árboles	Arbustos	Hierbas perennes	Gramíneas perennes	Hierbas anuales	Gramíneas anuales
Sitio 5 (n=48)									
Tratamiento de residuos	0,456	0,070	0,484	0,260	0,649	0,704	0,141		0,248
CONTROL vs TRIT		0,034							
CONTROL vs QP		0,041							
CONTROL vs TRIT/QP		0,018							
TRIT vs QP		0,915							
TRIT vs TRIT/QP		0,210							
QP vs TRIT/QP		0,302							
Año	0,002	0,133	0,010	0,088	0,428	0,316	0,106		0,118
Primero vs Segundo	0,544		0,003						
Primero vs Tercero	0,001		0,199						
Segundo vs Tercero	0,004		0,081						
Tratamiento de residuos X año	0,446	0,158	0,451	0,303	0,633	0,164	0,58	0,046	0,131
Primero								0,009	
Primero CONTROL vs TRIT								0,212	
Primero CONTROL vs QP								0,010	
Primero CONTROL vs TRIT/QP								0,081	
Primero TRIT vs QP								>0,999	
Primero TRIT vs TRIT/QP								>0,999	
Primero QP vs TRIT/QP								>0,999	
Segundo								0,038	
Segundo CONTROL vs TRIT								>0,999	
Segundo CONTROL vs QP								0,078	
Segundo CONTROL vs TRIT/QP								0,128	
Segundo TRIT vs QP								0,730	
Segundo TRIT vs TRIT/QP								0,927	
Segundo QP vs TRIT/QP								>0,999	
Tercero								0,005	
Tercero CONTROL vs TRIT								0,106	
Tercero CONTROL vs QP								0,003	
Tercero CONTROL vs TRIT/QP								0,224	
Tercero TRIT vs QP								>0,999	
Tercero TRIT vs TRIT/QP								>0,999	
Tercero QP vs TRIT/QP								0,910	
CONTROL								0,984	
CONTROL Primero vs Segundo									
CONTROL Primero vs Tercero									
CONTROL Segundo vs Tercero									
TRIT								0,030	
TRIT Primero vs Segundo								0,115	
TRIT Primero vs Tercero								>0,999	
TRIT Segundo vs Tercero								0,043	
TRIT/QP								0,754	
TRIT/QP Primero vs Segundo									
TRIT/QP Primero vs Tercero									
TRIT/QP Segundo vs Tercero									
QP								0,024	

QP Primero vs Segundo	0,193
QP Primero vs Tercero	>0,999
QP Segundo vs Tercero	0,025

Anexo 5.1 Parámetros de los modelos lineales generalizados mixtos para las variables de riqueza y abundancia de la vegetación y el banco de semillas.

Variable	Grados de libertad (GI)	Deviance (D ²)	Ajuste (D ² /GI)	F	p-valor
<i>Riqueza vegetación</i>					
Total	42	35,67	0,85	24,53	<0,001
Nativas	42	27,92	0,66	13,97	<0,001
Exóticas	42	38,06	0,91	7,79	0,001
Hierbas anuales	42	38,39	0,91	4,66	0,015
Hierbas perennes	42	32,77	0,78	10,72	<0,001
Arbustos	42	15,09	0,36	3,78	0,031
<i>Abundancia vegetación</i>					
Total	42	49,64	1,18	13,86	<0,001
Nativas	42	48,67	1,16	10,96	<0,001
Exóticas	42	36,34	0,87	3,12	0,055
Hierbas anuales	42	34,86	0,83	3,65	0,035
Hierbas perennes	42	41,6	0,99	7,88	0,001
Arbustos	42	50,17	1,19	6,44	0,004
<i>Riqueza banco de semillas</i>					
Total	42	23,94	0,57	0,42	0,662
Nativas	42	33,28	0,79	2,3	0,112
Exóticas	42	19,19	0,46	0,26	0,774
Hierbas anuales	42	28,52	0,68	0,68	0,515
Hierbas perennes	42	22,13	0,53	0,46	0,633
Arbustos	42	30,68	0,73	0,29	0,75
<i>Abundancia banco de semillas</i>					
Total	42	39,94	0,95	0,17	0,846
Nativas	42	49,35	1,18	2,07	0,139
Exóticas	42	40,39	0,96	0,19	0,825
Hierbas anuales	42	40,72	0,97	0,1	0,91
Hierbas perennes	42	47,6	1,13	0,83	0,443
Arbustos	42	31,25	0,74	0,41	0,663

TRABAJOS DE RESPALDO

Rago, MM, Urretavizcaya, MF, Orellana, IA, & Defossé, GE. (2020) Strategies to persist in the community: Soil seed bank and above-ground vegetation in Patagonian pine plantations. *Applied Vegetation Science*. 23, 254–265. doi.org/10.1111/avsc.12482

Rago, MM, Urretavizcaya, MF, Lederer, NS, & Defossé, GE (2020) Plant Community Response to Forest Fuel Management in Patagonian Pine Plantations. *Frontiers in Forest and Global Change* 3:55. doi: 10.3389/ffgc.2020.00055