

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**DETERMINANTES REGIONALES Y LOCALES DE LOS PATRONES
FLORÍSTICOS, ESTRUCTURALES Y DEMOGRÁFICOS DE LA SELVA
PEDEMONTANA EN LA CUENCA DEL RÍO BERMEJO**

por

Biol. Cecilia Blundo

Director: Mario González-Espinosa

Co-Director: Héctor Ricardo Grau

Lugar de Trabajo

Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas

Universidad Nacional de Tucumán



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

2013

COMISIÓN ASESORA

Dr. Diego E. Gurvich. IMBIV, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales,
Universidad Nacional de Córdoba.

Dr. Ignacio M. Barberis. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario.

Dr. Mario González-Espinosa. ECOSUR, México.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

ÍNDICE

Agradecimientos.....	i
Resumen.....	iii
Summary.....	vi

Capítulo I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Marco teórico general.....	2
Objetivos de la Tesis.....	6
Preguntas e Hipótesis.....	7
Área de estudio.....	9
Parcelas Permanentes de monitoreo forestal.....	10
Muestreo de suelos.....	14
Muestreo de renovales de árboles.....	16
Descripción general de las técnicas estadísticas empleadas.....	16
Literatura citada.....	20
Apéndice 1.1.....	29
Apéndice 1.2.....	33
Apéndice 1.3.....	37

Capítulo II. EFECTOS DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y LA DISTANCIA GEOGRÁFICA SOBRE EL RECAMBIO DE ESPECIES DE ÁRBOLES A ESCALAS REGIONAL Y LOCAL EN LA SELVA PEDEMONTANA

Introducción.....	39
Métodos.....	41
Resultados.....	45
Discusión.....	54
Literatura citada.....	60

Capítulo III. DISTRIBUCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y
DEMOGRÁFICAS DE LOS ÁRBOLES EN LA SELVA PEDEMONTANA A LO LARGO
DEL GRADIENTE AMBIENTAL Y DE HISTORIA DE USO FORESTAL

Introducción.....	69
Métodos.....	71
Resultados.....	77
Discusión.....	87
Literatura citada.....	93
Apéndice 3.1.....	100

Capítulo IV. EFECTOS DEL APROVECHAMIENTO FORESTAL SOBRE LA
ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA SELVA PEDEMONTANA: IMPLICACIONES
PARA SU MANEJO Y CONSERVACIÓN

Introducción.....	106
Métodos.....	108
Resultados.....	112
Discusión.....	124
Literatura citada.....	128
Apéndice 4.1.....	135

Capítulo V. CONCLUSIONES

Conclusiones generales.....	138
Manejo y conservación de la Selva Pedemontana.....	140
Literatura citada.....	141

Agradecimientos

Muchas personas fueron las que contribuyeron de una u otra manera en el desarrollo de este trabajo. Comienzo por agradecer a Mario y a Chilo que decidieron apoyarme con un proyecto de trabajo, que sin duda mejoró sustancialmente desde que aceptaron ser mis directores en esta tesis. Con Mario, desde la distancia, pudimos establecer un canal de comunicación muy productivo que permitió en gran parte que este trabajo llegue a esta instancia. También mi agradecimiento a Ignacio Barberis y Diego Gurvich que fueron mis asesores de tesis en estos tres años y aportaron valiosos comentarios para mejorar mi trabajo. Un agradecimiento muy especial a Lucio Malizia y a Alejandro Brown, que me dieron la posibilidad de conocer lugares fascinantes de las Yungas, y sobretodo, que confiaron en mí para trabajar con la red de parcelas permanentes desde sus inicios allá por el 2002, y continúan haciéndolo hoy en día.

Con las parcelas permanentes tuve la oportunidad de conocer a numerosas personas y compartir con ellas el trabajo de campo y la vida en la casa de Orán. En este último tiempo, ya enfocada en la tesis, fuimos a remedir las parcelas con Diego Delgado, Claudio Aguirre, Érica Cuyckens, Cristian Humano y Alejandro Piggot, a quienes les agradezco infinitamente por el arduo trabajo que realizaron y por las garrapatas que soportaron en el caluroso pedemonte. Por suerte, los viajes de campo a las parcelas implican visitar a gente muy linda que vive por aquellos lados de la alta cuenca, como Valentina en Acambuco y Nelly e Isabel en Orán, todas excelentes hacedoras de empanadas salteñas. Un agradecimiento especial a los dueños de las propiedades donde establecimos las parcelas que nos permitieron iniciar un trabajo que continúa con cada remediación.

Agradecer a las chicas GIS de ProYungas, Silvia Pacheco, Karina Buzza y Luciana Cristóbal, por su ayuda incondicional y a toda la gente del IER que me escuchó reiteradas veces en el ciclo de charlas y aportaron comentarios que sumaron al resultado final de mi trabajo. Agradecerles a Andrea Izquierdo, Natacha Chacoff y Lía Montti que colaboraron leyendo versiones iniciales de los capítulos de la tesis y contribuyeron para mejorarlos. A Sebastián Lorenzatti que me ayudó para poder hacer más análisis de suelo de los que me permitía el presupuesto inicial, y encima me acompañó a tomar las muestras. Gracias al laboratorio de suelos del INTA Cerrillos que analizó las muestras.

Todo mi trabajo de estos años fue soportado por el CONICET y los viajes al campo por la Fundación ProYungas y Rufford Small Grant. Gracias a todos ellos por confiar en mi capacidad para llevar adelante este proyecto. Y gracias a la UNC por darme una vez más la posibilidad de continuar con mi formación académica.

Quiero agradecer muy especialmente a mis viejos que siempre me permitieron elegir lo que me gusta hacer. Y al Papo, mi compañero de la vida, y a nuestros crios Alejandro y Catalina, que me aguantaron con entereza especialmente en éste último tiempo donde las emociones iban demasiado rápido.

Al Tito, mi viejo, le dedico todo este esfuerzo.

Resumen

La conservación y uso sustentable de los bosques nativos requieren de un entendimiento general y específico de los factores y procesos que determinan sus patrones florísticos, estructurales y funcionales. Se ha propuesto un esquema jerárquico en el cual los factores y procesos que determinan la composición de especies de árboles y la estructura y dinámica del bosque actúan a diferentes escalas espaciales y temporales. De esta forma, los cambios en la composición florística y la estructura y dinámica de los bosques estarían determinados por factores que operan a escala regional (por ej. clima, sustrato geológico, procesos históricos), mientras que factores que operan a escala local (por ej. luz, suelo, topografía, interacciones biológicas, disturbios) influyen sobre la composición de especies y la estructura demográfica de las especies. Procesos determinísticos actuales e históricos (por ej. gradiente climático, historia biogeográfica) explican los patrones globales de diversidad y distribución de especies. Mientras que, los procesos ecológicos (por ej. segregación espacial del nicho, diferenciación funcional de las especies e interacciones biológicas) son los principales mecanismos que explican los patrones locales de distribución de las especies.

La Selva Pedemontana (SP) es el piso altitudinal inferior de las selvas subtropicales de montaña o Yungas del noroeste de Argentina; se extiende entre los 400 y 900 m sobre el nivel del mar, en tierras planas y en las laderas de la montaña. Por sus temperaturas cálidas, suelos fértiles y disponibilidad de agua, la agricultura ha sustituido una vasta superficie del bosque nativo en los últimos cien años. Los bosques remanentes son usados en casi toda su extensión para el aprovechamiento forestal selectivo de especies maderables. Los gradientes ambientales (clima y topografía) y la historia de uso del bosque hacen que la SP sea un sistema forestal interesante para analizar las relaciones entre la vegetación y el ambiente. El objetivo general de esta tesis es identificar los factores que influyen sobre la composición de especies, la estructura del bosque y los patrones demográficos de árboles a diferentes escalas espaciales en bosques que difieren en el tiempo transcurrido desde su último aprovechamiento forestal, teniendo en cuenta la variación climática y topográfica.

A finales de 2002, se comenzó a establecer un sistema de parcelas permanentes de monitoreo forestal en la SP de la cuenca del río Bermejo. Actualmente son 20 las parcelas

permanentes de una hectárea cada una distribuidas en un área aproximada de 10,000 km², donde se identificaron, marcaron y midieron 9,391 árboles mayores de 10 cm de diámetro, pertenecientes a 104 especies y 43 familias. Entre 2008 y 2009 se midieron por segunda vez 7,788 árboles en 16 de estas parcelas permanentes. Esta base de datos florísticos en combinación con información ambiental de las parcelas e información morfológica y funcional de las especies, son el principal insumo de este trabajo donde, mediante el uso de diversas técnicas analíticas, se pretende explicar la composición de especies y la estructura y dinámica de estos bosques.

En este estudio se muestra que la heterogeneidad ambiental dada por factores que actúan a diferentes escalas espaciales y la distancia entre sitios de muestreo, influyen sobre la diversidad y la distribución de las especies de árboles en la SP del noroeste de Argentina y la importancia relativa de estos factores cambia según la escala analizada. En primer lugar, la diversidad y distribución de los árboles en la SP está determinada por el gradiente climático regional, en segundo lugar, por la variación topográfica y la historia de uso forestal que actúan a escala intermedia o de paisaje y, en tercer lugar, por la variación en textura del suelo que interactúa con la topografía local. La distancia geográfica explicó los patrones florísticos sólo a escala regional, donde la dispersión de semillas puede ser limitante en algunas especies. Dentro de las parcelas, no se encontró evidencia de procesos neutrales relacionados con limitaciones en la dispersión de las especies entre las comunidades locales.

De la misma forma, las condiciones climáticas, topográficas y la historia de uso del bosque, son filtros ambientales que actúan en distintas escalas espaciales y de forma interactiva sobre el conjunto regional de especies, determinando la distribución de las características morfológicas y funcionales en los árboles de la SP. La variación climática en interacción con la variación topográfica, condiciona los patrones demográficos y las características morfológicas de las especies a escala regional. A escala de paisaje, la historia de uso forestal explica la variación de las especies a lo largo del eje de diferenciación funcional que refleja el compromiso entre la adquisición y conservación de recursos en las distintas etapas de la sucesión secundaria. La estructura y dinámica del bosque puede explicarse en el contexto de la teoría del nicho ecológico, donde tanto la segregación

espacial como la diferenciación funcional de las especies, son mecanismos que explican la coexistencia de especies en estos bosques secos subtropicales.

La estructura del bosque y la composición de especies en la SP tienden a presentar una recuperación significativa en un período de 20 años después del último aprovechamiento forestal, poniendo en evidencia la alta capacidad de regeneración natural que poseen estos bosques. Con la aplicación de prácticas de uso del bosque que minimicen el daño al resto de la estructura boscosa se puede mantener al bosque en una etapa “dinámica”, en términos de acumulación de biomasa y de regeneración de las especies de interés forestal, y conservar masas forestales que actúen como importantes sumideros de carbono a escala regional.

Summary

Conservation and sustainable use of native forests require a general understanding of specific factors and processes that determine floristic, structural and functional patterns. It has been proposed a hierarchical model in which factors and processes that determines tree species composition and forest structure and dynamics act at different spatial and temporal scales. In this way changes in floristic composition and changes in forest structure and dynamics would be determined by factors influencing at a regional scale (e.g. climate, geology, history), while factors acting at a local scale (e.g. light, soil, topography, biological interactions, disturbances) influence on species composition and demographic structure of tree species. Current and historic deterministic processes (e.g. climatic gradient, biogeographic history) explain global patterns of species diversity and distribution. While ecological processes (e.g. habitat association, strategy differentiation and biological interactions) are mechanisms that explain local patterns of species distribution.

Premontane Forest (PF) is the lower altitudinal vegetation type in the subtropical montane forest or Yungas in northwestern Argentina; it extends between 400 and 900 m in lowland and mountain areas. For its warm temperatures, fertile soil, and water availability, agriculture has replaced a large area of native forest in the last century. Remaining forests are used in most of its length for selective logging of timber tree species. Environmental gradients (climate and topography) and forest use history make PF an interesting forest system to study relationships between vegetation and environment. The overall objective of this thesis is to identify the factors that influence on tree species diversity and distributions, forest structure and demographic patterns of tree species at different spatial scales in forests that differ in the time since the last selective logging, taking into account climatic and topographic variations.

At the end of 2002 it began to establish a network of permanent plots in PF in Bermejo river basin. Currently there are 20 1-ha permanent plots distributed in 10,000 km². A total of 9,391 trees with more than 10 cm diameter belonging to 104 species and 43 families were identified, marked and measured. Between 2008 and 2009, 7,788 trees were measured again in 16 of these plots. These floristic databases, environmental data in the permanent plots, and morphological and functional data of tree species are the main input of the

present study. It aims to explain species composition and forest structure and dynamics in PF with the use of diverse analytical techniques.

Environmental heterogeneity at different spatial scales and geographical distance between plots influence on tree species diversity and distribution in PF of northwestern Argentina and the relative importance of these factors varies with the spatial scale of analysis. First, tree species diversity and distribution are determined by the climatic gradient at the regional scale; second, topography and forest use history interact at landscape scale, and third, soil texture variation interacting with local topography. Geographical distance explained floristic patterns at the regional scale in which seed dispersal may be limited in some species. Within plots there was no evidence of neutral processes relating to dispersal limitation of species between local communities.

In the same way, climatic conditions, and topography and forest use history are environmental filters that interacting at different spatial scales on the regional species pools determining the distribution of morphological and functional species traits in PF. The interaction between climate and topography determine demographic patterns and morphological traits in tree species at the regional scale. At the landscape scale the forest use history explains species variation along the axis of functional differentiation that reflects the trade-off between resource acquisition and conservation in different stage of secondary succession. Taken together, results of this study support a niche-based view of forest dynamics in which mechanisms such as habitat association and strategy differentiation of tree species contribute to species coexistence in these subtropical dry forests.

Forest structure and species composition in PF tend to a significant recovery in approximately 20 years after the last selective logging. This condition evidences a high natural restoration capacity of these forests. With the application of forest use practices that minimize damage to the remaining forest structure could keep the forest in a dynamic phase in terms of biomass storage and regeneration of timber tree species, and to conserve forests as carbon sinks at the regional scale.

INTRODUCCIÓN GENERAL



1.1 Marco teórico general

Desde principios del siglo pasado, cuando la ecología comenzó a desarrollarse con mayor profundidad como una disciplina de la biología, y en particular, desde 1960 en adelante, se han propuesto numerosas hipótesis con el objetivo de explicar los patrones de diversidad y distribución de especies en diferentes comunidades de organismos. Entender cómo los factores ambientales regulan la distribución de las especies (Grinnell 1917) y cómo los distintos organismos de una comunidad interactúan con el medio ambiente (Elton 1927), fueron las primeras preguntas que permitieron desarrollar numerosos estudios que en la actualidad definen lo que se conoce como la teoría del nicho ecológico. Hutchinson (1957) hace la primera definición formal del nicho ecológico, en la cual se destaca la influencia del ambiente sobre los organismos pero se ignora los cambios que éstos provocan sobre el ambiente. Versiones más actuales de ésta idea, definen al nicho como la relación entre una población de organismos y su medio ambiente en la que las interacciones pueden operar desde los organismos al ambiente y viceversa (Leibold 1995, Chase y Leibold 2003).

Los procesos históricos determinan el conjunto regional de especies que puede albergar un ecosistema particular, mientras que los filtros ambientales como el clima, el suelo y los disturbios determinan cuáles de estas especies forman las comunidades locales (Ricklefs 1987, Currie 1991, ter Steege y Zagt 2002). Para resolver cuál es la contribución relativa de diferentes factores en la determinación de los patrones locales de distribución de especies es necesario evaluar las relaciones entre dichos patrones y las causas y mecanismos que posiblemente los generan en una misma escala espacial (Huston 1999). Así, por ejemplo, la hipótesis de la energía disponible (Wright 1983, O'Brien 1998) y los factores o procesos históricos (Ricklefs 1987) intentan explicar los patrones globales o regionales de diversidad y distribución de las especies (Whittaker et al. 2001, Ricklefs 2004). Mientras que, los procesos ecológicos, como por ejemplo, la segregación espacial del nicho, la diferenciación funcional de las especies y las interacciones biológicas han sido propuestos como los principales mecanismos que explican los patrones locales de distribución de las especies (Wright 2002, Silvertown 2004).

En este esquema jerárquico los factores que determinan la composición de especies y la estructura de la vegetación actúan a diferentes escalas espaciales y temporales (Ricklefs 1987, Ricklefs y Schluter 1993). De esta forma, los factores regionales como por ejemplo, clima, sustrato geológico e historia biogeográfica determinan cambios en la estructura de los bosques y en la composición florística (por ej. diversidad beta y gamma), y factores locales, como por ejemplo, luz, suelo, topografía y disturbios influyen sobre la composición de especies (diversidad alfa) y la estructura demográfica de las especies. Numerosos estudios que analizan los factores que determinan la distribución de especies de árboles y la estructura de los bosques concuerdan con este esquema tanto en bosques tropicales (Oliveira-Filho y Fontes 2000, Pyke et al. 2001, Duivenvoorden et al. 2002, Phillips et al. 2003, Tuomisto et al. 2003, Coronado et al. 2009, Toledo et al. 2011a) como en bosques templados (Ohmann y Spies 1998, Lobo et al. 2001, Peterson y McCune 2001, Gilbert y Lechowicz 2004, Svenning y Skov 2005).

Con una perspectiva opuesta, la teoría neutral de la diversidad (Hubbell 2001) asume que las especies son competitivamente equivalentes y las comunidades ecológicas son el resultado de procesos aleatorios locales asociados a la dispersión limitada de las especies (Hubbell et al. 1999, Bell 2001, Chave et al. 2002). Esta teoría propone que los individuos de las especies de un determinado nivel trófico tienen idénticas probabilidades en sus tasas de especiación y migración. De esta forma, predice que se establecerá un equilibrio entre la extinción estocástica y la aparición de nuevas especies a través de especiación o inmigración, según la escala espacial considerada. Algunos estudios mostraron que la teoría neutral predice de manera adecuada la diversidad de especies en diferentes comunidades (McGill 2003, Volkov et al. 2003, He 2005). Sin embargo, fueron surgiendo evidencias inconsistentes con las predicciones de esta teoría (Adler 2004, Chase 2005, Wootton 2005).

Anteriormente se consideraba que los procesos determinísticos y aleatorios eran alternativos o excluyentes, sin embargo, en la actualidad, se sugiere que la composición de especies depende de ambos tipos de procesos (Gilbert y Lechowicz 2004, John et al. 2007, Palma 2010) y que la importancia relativa de cada uno puede variar según la escala del análisis (Huston 1999, Condit et al. 2002, Ricklefs 2004, Sarr et al. 2005). La ventaja de considerar modelos neutrales radica en que estos pueden identificar un conjunto adicional de procesos que interactúan con los mecanismos relacionados con la diferenciación del

nicho, que ya han sido bien documentados previamente (Leibold y McPeck 2006). Un número creciente de estudios incorporan procesos neutrales como la dispersión limitada de las especies en modelos determinísticos basados en la diferenciación del nicho (por ej. Tilman 1994, Mouquet y Loreau 2002, Chave et al. 2002, Kneitel y Chase 2004).

Procesos ecológicos locales

En una comunidad de plantas las especies pueden coexistir utilizando los recursos de manera diferencial (Tilman 1982). Dado que los principales recursos abióticos de las plantas pueden resumirse en la disponibilidad de luz, agua y nutrientes, se podría pensar que estos ejes de diferenciación no son suficientes para explicar la alta diversidad de especies en los bosques tropicales y subtropicales. Sin embargo, estudios teóricos sugieren que un elevado número de especies de plantas pueden coexistir cuando los recursos varían en el espacio y en el tiempo (Comins y Noble 1985, Tilman 1994). En un bosque, este tipo de variación caracteriza al sotobosque, donde la dinámica de claros juega un papel crucial en la generación de variación espacio-temporal del recurso lumínico (Grubb 1977, Denslow 1987) y posiblemente a nivel de raíces con los nutrientes del suelo (Wright 2002). La distribución de las especies dentro de un bosque puede relacionarse con la disponibilidad de luz (por ej. especies que regeneran en claros, Denslow 1987, Webb y Peart 2000), con la variación topográfica (por ej. especies restringidas a laderas húmedas, Valencia et al. 2004) y con los tipos de suelos (Vormisto et al. 2000, John et al. 2007, Silva et al. 2011). Sin embargo, en bosques tan diversos como la Amazonía la preferencia de hábitat se restringe a un grupo reducido de especies (Pitman et al. 1999, Phillips et al. 2003).

Otro mecanismo que contribuye a explicar la coexistencia de las especies en distintos tipos de bosques es la diferenciación funcional de las especies (Wright 2002). La variación en los ciclos de vida de las plantas determina tipos funcionales de especies con ventajas diferenciales frente a distintas condiciones ambientales (Wright y Westoby 2001, Westoby et al. 2002). La distinción entre especies pioneras y tardías es la base de la diferenciación funcional en la dinámica de la sucesión ecológica (Swaine y Whitmore 1988, Whitmore 1989). Adicionalmente, la variación en los patrones demográficos define los ciclos de vida de las especies aumentando la complejidad en la diferenciación funcional de los árboles

(Condit et al. 2006, Chazdon et al. 2010). Por ejemplo, las especies que alcanzan el dosel del bosque tienen bajas tasas de recambio de individuos y son más abundantes en bosques maduros o en etapas tardías de la sucesión (Easdale et al. 2007). Por otro lado, las altas tasas de recambio de individuos caracterizan a las especies del sotobosque con ciclos de vida más cortos y altas tasas de mortalidad (Lieberman et al. 1985, Laurence et al. 2004, Condit et al. 2006).

Uso del bosque y Sucesión secundaria

En la actualidad, una gran proporción de los bosques tropicales y subtropicales corresponde a bosques secundarios originados por diversas actividades del hombre (por ej. ganadería, agricultura, aprovechamiento selectivo de madera) con distintas intensidades de uso (FAO 2012). Los cambios en la composición de especies de árboles y la estructura del bosque durante la sucesión secundaria están influenciados por múltiples factores. El uso histórico, las características estructurales y la composición florística de la vegetación al inicio de la sucesión juegan un papel importante en la recuperación natural de los bosques en las décadas siguientes (Egler 1952, Grau et al. 1997). El manejo de los bosques secundarios requiere del entendimiento de su funcionamiento para poder desarrollar acciones concretas que garanticen el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que proporcionan.

El aprovechamiento selectivo de especies maderables tiene la particularidad de no eliminar totalmente la cobertura forestal. Los bosques que han tenido aprovechamiento forestal incluyen distintas etapas sucesionales dependiendo de la intensidad y frecuencia de uso. En bosques tropicales húmedos las tasas de crecimiento de árboles pueden ser mayores cuando la intensidad del aprovechamiento es baja o moderada, y menores en bosques intensamente aprovechados, respecto a bosques sin aprovechamiento forestal (Chapman y Chapman 1997). Toledo et al. (2011b) reportan un incremento en las tasas de crecimiento de los árboles después de los aprovechamientos forestales en bosques tropicales de Bolivia, pero este efecto tiende a desaparecer luego de seis años de la última intervención. En bosques secos de Bolivia y Argentina, la intensidad de uso y el tiempo transcurrido durante la recuperación natural del bosque después de los aprovechamientos forestales, generan

cambios en la composición de especies y en la estructura del bosque (Mostacedo et al. 2001, Tálamo y Caziani 2003).

La Selva Pedemontana del noroeste de Argentina

La Selva Pedemontana (SP) es un bosque caducifolio que representa una transición entre el Bosque Chaqueño xerófilo en las áreas planas y las húmedas Selvas de Montaña o Yungas en las laderas orientales de las sierras subandinas del noroeste de Argentina. Por tal motivo, Cabrera (1976) denominó a estos bosques como “*selvas de transición*”. Actualmente, la mayor extensión de los bosques pedemontanos se encuentra en la cuenca del río Bermejo, en las provincias de Salta y Jujuy (Brown 2009). La cercanía a los principales centros urbanos de la región ejerce una importante presión sobre estos bosques, sujetos a la extracción selectiva de madera, la ganadería dentro del bosque y la caza de subsistencia (Brown et al. 2001). La extensión latitudinal de la SP en la cuenca del río Bermejo, con cerca de 250 km desde el límite con Bolivia hasta el sur de la provincia de Jujuy, genera un gradiente de precipitación debido a las lluvias orográficas que reciben estos bosques desde el este (Bianchi et al. 2005). Adicionalmente, la existencia de SP en áreas planas y en áreas de montaña aumenta la heterogeneidad ambiental del sistema.

Estos gradientes ambientales (es decir, climático y topográfico) y de historia de uso del bosque hacen que la SP sea un sistema forestal interesante para analizar las relaciones entre la vegetación y el ambiente. A finales de 2002, con el objetivo de estudiar la composición de especies y la estructura y dinámica del bosque, se comenzó a establecer un sistema de parcelas permanentes de monitoreo forestal en la SP de la cuenca río Bermejo. Actualmente son 20 las parcelas permanentes de una hectárea cada una, distribuidas en un área aproximada de 10,000 km², que comprenden un gradiente climático y topográfico notable y que difieren en el tiempo transcurrido desde su último aprovechamiento forestal.

1.2 Objetivos de la tesis

El objetivo general de esta tesis es identificar los factores más relevantes y analizar los procesos que determinan la variación en la composición florística, la estructura del bosque

y la dinámica forestal en bosques de SP en la cuenca del río Bermejo en el noroeste de Argentina. Este objetivo general está dividido en tres objetivos particulares que se desarrollarán en los sucesivos capítulos de la tesis:

(1) Analizar los efectos de la heterogeneidad ambiental (variación climática, topográfica, de historia de uso del bosque y edáfica) y la distancia geográfica sobre el recambio de especies de árboles a escalas regional y local (Capítulo II).

(2) Caracterizar la respuesta funcional de las especies y la distribución de las características morfológicas y demográficas de los árboles a lo largo del gradiente ambiental (climático y topográfico) y de historia de uso forestal (Capítulo III).

(3) Analizar la estructura del bosque, los patrones demográficos y de acumulación de biomasa en estos bosques que difieren en el tiempo transcurrido desde su último aprovechamiento forestal, teniendo en cuenta la variación climática y topográfica (Capítulo IV).

1.3 Preguntas e Hipótesis

Las primeras preguntas planteadas en este trabajo y que serán abordadas en el segundo capítulo de esta tesis, consistieron en determinar: ¿Cuáles son los factores que influyen sobre la composición florística en la SP? ¿Cuál es la importancia relativa de cada uno de ellos a escalas regional y local?

Hipótesis y Predicciones. Los factores que determinan la composición de especies en las comunidades vegetales actúan de forma jerárquica a diferentes escalas espaciales y temporales (Ricklefs 1987). Entonces, las condiciones ambientales locales (por ej. variación topográfica, textura y fertilidad del suelo) pueden influir sobre los patrones florísticos, definiendo conjuntos de especies variables en áreas pequeñas (es decir, en distancias de 100 a 1000 m). A escala regional, los cambios en la abundancia y dominancia de las especies de la SP serán el resultado de factores que actúan sobre escalas espaciales y temporales más amplias, como el gradiente climático y la historia biogeográfica. La distancia geográfica tendrá mayor importancia relativa a escala regional donde pueden existir limitaciones en la dispersión de algunas especies.

Una vez analizada la importancia relativa de los principales factores ambientales que determinan la distribución espacial de las especies, en el tercer capítulo se plantearon preguntas relacionadas con la diferenciación funcional de los árboles del pedemonte: ¿Cuáles son los principales ejes de diferenciación morfológica y demográfica en los árboles de la SP? ¿Cómo influyen los factores ambientales y de historia de uso forestal en la distribución de las características funcionales de las especies?

Hipótesis y Predicciones. Los cambios en las condiciones ambientales (luz, nutrientes) ocasionados por disturbios naturales (por ej. caída de árboles, deslizamientos de ladera) o antrópicos (por ej. aprovechamiento forestal selectivo) favorecen el establecimiento y supervivencia diferencial de las especies de árboles dependiendo de sus atributos demográficos y morfológicos. De esta forma, las características demográficas de las especies asociadas a bosques que han sufrido disturbios recientes serán altas tasas de crecimiento y de recambio de individuos, en respuesta a la mayor disponibilidad de recursos. Estas especies generalmente tienden a presentar hojas de gran tamaño, baja densidad de leño y alta regeneración en claros. Por otro lado, en bosques maduros con un dosel continuo que reduce la entrada de luz, las características demográficas sobresalientes serán bajas tasas de crecimiento y de recambio de individuos. Estas especies tienden a presentar hojas pequeñas, alta densidad de leño y alta regeneración bajo el dosel del bosque.

Por último, teniendo en cuenta la historia de uso forestal de la SP, las preguntas planteadas fueron: ¿Cómo influye la antigüedad del aprovechamiento forestal sobre la estructura del bosque, la composición funcional de especies y los patrones demográficos y de acumulación de biomasa? ¿Qué características tiene el proceso de regeneración natural del bosque luego de los aprovechamientos forestales?

Hipótesis y Predicciones. Luego de un aprovechamiento forestal maderero se inicia un proceso de sucesión secundaria que implica un reemplazo paulatino de especies, cambios en la estructura del bosque y cambios en los patrones demográficos de las especies. El tiempo transcurrido desde el último aprovechamiento forestal puede ser un buen predictor de los cambios en la estructura y dinámica del bosque. Por ejemplo, en bosques con aprovechamiento forestal reciente las tasas de crecimiento y reclutamiento serán mayores, y

la estructura y composición de especies estará dominada principalmente por especies pioneras que se caracterizan por la rápida adquisición de recursos. Mientras que, en bosques donde han transcurrido varios años sin aprovechamiento forestal las tasas de crecimiento y reclutamiento tenderán a disminuir, y la estructura y composición de especies estará dominada principalmente por especies tardías del bosque maduro que se caracterizan por la conservación de recursos.

1.4 Área de estudio

La SP se extiende entre los 400 y 900 m sobre el nivel del mar, ocupando tierras planas y áreas de montaña, en el piso altitudinal inferior de las Yungas o Selvas Subtropicales de Montaña del noroeste de Argentina. La vegetación corresponde a la unidad fitogeográfica de la *Selva Tucumano-Boliviana* (Cabrera 1976), que representa la extensión más austral de los bosques neotropicales que se desarrollan sobre las laderas orientales de las sierras subandinas (Cabrera y Willink 1980). La SP en la cuenca del río Bermejo (22-24° S y 63-65° O) presenta un gradiente climático con precipitaciones que rondan los 820 mm anuales (550-1,400 mm a lo largo del gradiente noreste-suroeste) (Bianchi y Yáñez 1992) y temperaturas medias de 21.5 °C (media mínima = 15.4, media máxima = 27.6° C) (Arias y Bianchi 1996). La estacionalidad climática concentra 80% de las precipitaciones en la época estival (noviembre a marzo) y durante el mes más frío (julio) pueden ocurrir heladas ocasionales (Brown et al. 2001). Las especies de árboles de este tipo de bosques son relativamente bien conocidas (Digilio y Legname 1966, Legname 1982, Killen et al. 1993) y más del 79% de ellas pierden totalmente sus hojas durante la época seca (Sarmiento 1972).

La SP es el piso altitudinal de Yungas que ha sufrido con mayor intensidad el proceso de transformación y degradación del bosque en los últimos cien años (Brown y Malizia 2004). En la década de 1970 ya se encontraba transformado el 18% de las tierras planas (pendientes <5%) del pedemonte de las Yungas subtropicales y este porcentaje fue incrementando constantemente hasta alcanzar el 31% en 2010 (Malizia et al. 2012). En estas áreas planas es también donde se ubican los centros poblados más importantes de la región, con más de 2 millones de personas que habitan en las ciudades más grandes (Brown

et al. 2001). Actualmente la superficie de bosques pedemontanos alcanza unas 900.000 hectáreas que cubren aproximadamente 20% de áreas planas y 80% de áreas de montaña (Brown 2009). La degradación del bosque producto de la explotación selectiva de madera sin planificación ha llevado al empobrecimiento de la diversidad y estructura del bosque, que en ocasiones presenta valores de riqueza de especies y área basal inferiores a sus valores potenciales (Brown y Malizia 2004).

1.5 Parcelas permanentes de monitoreo forestal

Entre diciembre de 2002 y noviembre de 2009 hemos establecido 20 parcelas permanentes de 1 hectárea cada una distribuidas en una superficie aproximada de 10,000 km² (Figura 1.1). Cada parcela es rectangular (20 m x 500 m) y consta de 25 sub-parcelas de 20 m x 20 m dispuestas en forma consecutiva, corregidas por pendiente para cubrir 1 hectárea (Condit 1998). En cada sub-parcela se identificaron y marcaron con una chapa de aluminio numerada todos los árboles con diámetro ≥ 10 cm a la altura del pecho (dap, 1.30 m del suelo). Cada individuo se identificó a nivel de especie o morfoespecie, si su identificación en el campo no era posible. Se recolectaron muestras para herbario de todas las especies y morfo-especies presentes en las parcelas que fueron utilizadas en el herbario para su correcta identificación. Los ejemplares se depositaron en el herbario de la UNJU (Universidad Nacional de Jujuy). Solamente seis individuos (0.06% del total) no han sido identificados a la fecha debido a que no fue posible coleccionar muestras de herbario (por falta de hojas o copa cubierta con lianas) y fueron excluidos de los análisis. En cada árbol se midió dap, altura, posición sociológica en el dosel del bosque (es decir, árboles oprimidos, intermedios y dominantes) y posición espacial dentro de la sub-parcela (coordenadas x, y).

Las parcelas permanentes cuentan con información que describe sus condiciones ambientales generales. En cada parcela existe información sobre: las características climáticas (temperatura media anual y precipitación media anual), porcentaje de pendiente (como medida de la variación topográfica) y variables relacionadas con la historia de uso del bosque (años sin aprovechamiento forestal y área basal de tocones) (Tabla 1.1). Las variables climáticas se obtuvieron de modelos de precipitación y mapas de temperatura media mensual para el noroeste de Argentina desarrollados por Bianchi et al. (2008).

Ambos modelos se generaron a partir de información climática registrada en un período de poco más de 50 años (1934-1990), proveniente de 450 estaciones meteorológicas (Bianchi et al. 2005). Las 20 parcelas cubren una amplia variación topográfica que incluye tierras planas (pendiente <7%) y áreas de montaña (pendiente de 11-37%). En cada sub-parcela de 20 m x 20 m se registró la pendiente con un clinómetro. Para cada parcela se estimó la pendiente a partir del promedio de las pendientes medidas en las 25 sub-parcelas. La pendiente promedio por parcela presenta una alta correlación con el rango de variación de la pendiente dentro de cada parcela ($r = 0.90$, $P < 0.001$). Por esta razón, se utilizó la pendiente promedio de cada parcela como una estimación de la variación topográfica de cada parcela permanente. Los bosques en los que se establecieron las parcelas permanentes han tenido aprovechamientos forestales madereros en el pasado. Para cada parcela se determinó la edad sucesional del bosque a partir del año en que ocurrió el último aprovechamiento forestal mediante entrevistas con los pobladores y dueños de las propiedades. La intensidad de los aprovechamientos forestales se estimó mediante el cálculo del área basal de los tocones de los árboles aserrados (área basal removida, según Molino y Sabatier 2001).

Siguiendo protocolos implementados en otros sistemas de parcelas permanentes (Dallmeier et al. 1992, Condit 1998), entre 2008 y 2009 se remidieron 16 de las 20 parcelas permanentes (Tabla 1.1). La remediación consiste en medir nuevamente todos los árboles marcados y medidos en el establecimiento de las parcelas, registrar los individuos muertos en el período entre el establecimiento y la remediación, y medir, identificar y marcar los nuevos árboles que alcanzan o superan los 10 cm de dap (medida mínima de los árboles que se censan en las parcelas permanentes).

En las 20 parcelas permanentes se identificaron, midieron y marcaron 9,391 árboles pertenecientes a 104 especies y 43 familias (Apéndice 1.1). Comparando con estudios que realizan una revisión detallada de las especies del pedemonte en la cuenca del río Bermejo, las especies registradas en las 20 parcelas permanentes representan 92% de las especies citadas por Morales et al. (1995) y 87% de las especies citadas en la “*Lista Comentada de Árboles de las Yungas*”, realizada por Brown y Malizia (2006). En las 16 parcelas se remidieron un total de 7,788 árboles, que incluyen 918 individuos registrados como muertos en la remediación y 566 individuos que ingresaron con el dap mínimo (es decir,

árboles que alcanzaron o superaron los 10 cm de dap). Entre los individuos que ingresaron nuevos en la remediación se censaron dos especies que no habían sido registradas en el establecimiento de las parcelas, *Phyllanthus acuminatus* y *Piper elongatum*, con un individuo censado de cada especie.

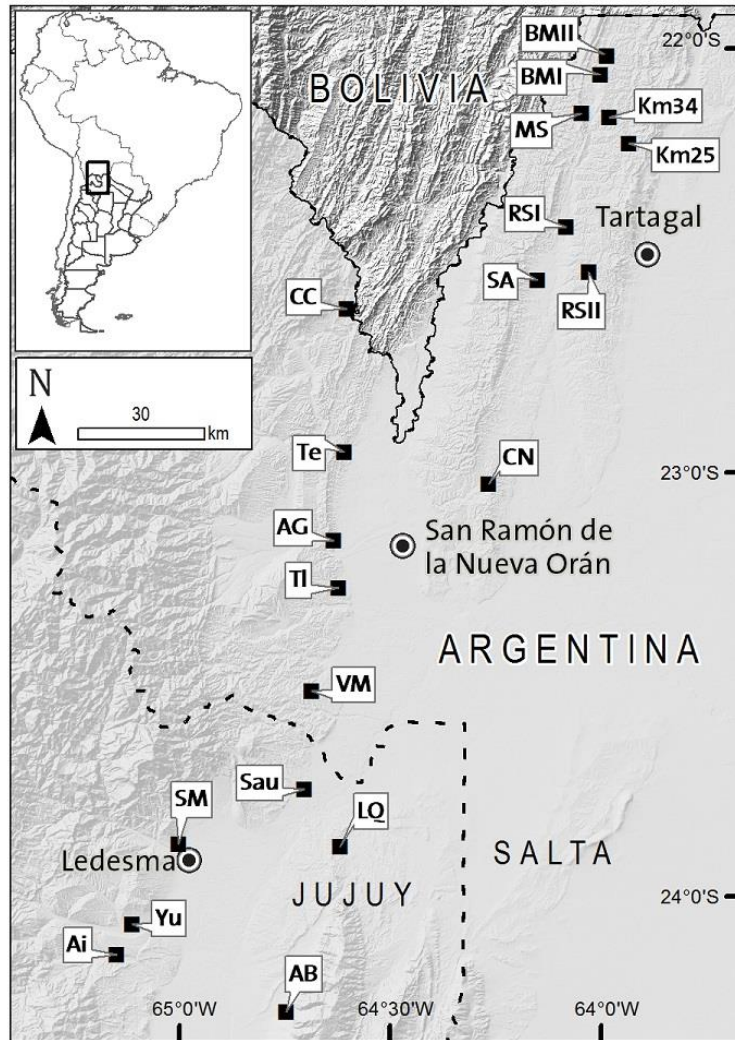


Figura 1.1. Ubicación de las 20 parcelas permanentes de 1 hectárea establecidas en la Selva Pedemontana de la cuenca del río Bermejo en el noroeste de Argentina.

Tabla 1.1. Características ambientales en las 20 parcelas permanentes establecidas en la Selva Pedemontana en el noroeste de Argentina. PMA = Precipitación media anual, TMA = Temperatura media anual, ABT = Área basal de tocones de árboles aserrados.

Parcela	Altitud (m snm)	PMA (mm año⁻¹)	TMA (°C)	Pendiente (%)	Años sin uso forestal	ABT (m² ha⁻¹)	Año de establecimiento	Año de remediación	Muestreo de suelo
AB	654	800	19.2	0.7	6	4.0	2008		si
AG	456	1058	19.8	16.6	18	0.6	2003	2008	si
Ai	735	796	19.1	18.7	15	0.6	2003	2008	si
BMI	829	1212	18.5	12.7	10	0.6	2005	2009	no
BMI	778	1211	18.9	14.9	10	0.8	2005	2009	si
CC	572	1401	18.5	18.7	15	0	2003	2008	no
CN	619	1002	19.7	4.5	15	8.5	2008		si
Km25	845	1010	18.6	11,8	20	1.6	2005	2009	si
Km34	827	1172	18.2	10.0	12	0.4	2005	2009	si
LQ	473	694	20.5	7.8	5	1.3	2009		no
MS	990	1210	18.0	8.9	12	0.4	2004	2009	si
RSI	596	1185	19.6	0.9	5	2.6	2004	2009	si
RSII	711	1000	19.3	8.8	30	0.3	2004	2009	si
SA	609	1097	19.7	0.7	3	2.9	2005	2009	si
Sau	396	986	20.3	0.0	2	0.4	2007		no
SM	595	1000	19.6	3.4	25	0.3	2002	2008	si
TI	521	1002	19.9	15.3	20	1.1	2003	2008	no
Te	524	1212	19.7	15.8	20	0.3	2003	2008	si
VM	677	1118	19.3	16.5	20	1.9	2003	2008	no
Yu	500	804	19.2	3.7	25	0.7	2002	2008	si

1.6 Muestreo de suelos

En 2010 se realizó un muestreo de suelos en 14 de las 20 parcelas permanentes (ver detalle de parcelas con muestreo de suelos en Tabla 1.1). Estos análisis se realizaron con el objetivo de caracterizar las propiedades físico-químicas del suelo a escala local, información necesaria para desarrollar el primer objetivo de la tesis (Capítulo II) y para establecer las condiciones necesarias para la regeneración de las especies en términos de nutrientes del suelo, información necesaria para desarrollar el segundo objetivo de la tesis (Capítulo III). Las muestras de suelo se tomaron en 10 sub-parcelas de cada parcela muestreada (134 sub-parcelas en total, por pérdida de seis muestras) a 20 cm de profundidad (es decir, 0-20 cm de profundidad). Las sub-parcelas seleccionadas para el muestreo de suelo se distribuyeron sistemáticamente a lo largo de los 500 m de cada parcela; las muestras se tomaron a 30, 70, 130, 170, 230, 270, 330, 370, 430 y 470 m (Figura 1.2a). Cada muestra de suelo se tomó hacia el centro de la sub-parcela y consistió en una muestra compuesta por cuatro sub-muestras distantes entre sí 3 m, aproximadamente (Figura 1.2b). Las muestras de cada sub-parcela se conservaron en bolsas de polietileno y se rotularon adecuadamente para su posterior procesamiento en laboratorio. Los análisis de suelo se realizaron en el Laboratorio de Suelos del INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Cerrillos, Salta). Se realizaron análisis de textura con el método Bouyoucos, nitrógeno total con micro Kjeldahl, fósforo extraíble con el método de Bray-Kurtz, materia orgánica con el método de micro Walkley-Black y carbono con el método de ignición. La salinidad se estimó por conductividad eléctrica en extracto de saturación, el pH con potenciómetro analógico y la capacidad hídrica de saturación en pasta con agua destilada. Estos métodos están estandarizados según normas IRAM y el protocolo del Laboratorio de Suelos del INTA (Ortega y Corvalán 1992).

Aunque no se pudo realizar el muestreo de suelos en todas las parcelas permanentes, las 14 parcela muestreadas cubren el rango latitudinal completo. Según el resumen de las principales estadísticas para cada variable edáfica medida, estos suelos se caracterizan por presentar un pH neutro a moderadamente ácidos, se consideran suelos no salinos (según, Vázquez y Bautista 1993) y con un alto contenido de nutrientes (según, Moreno 1978) (Tabla 1.2).

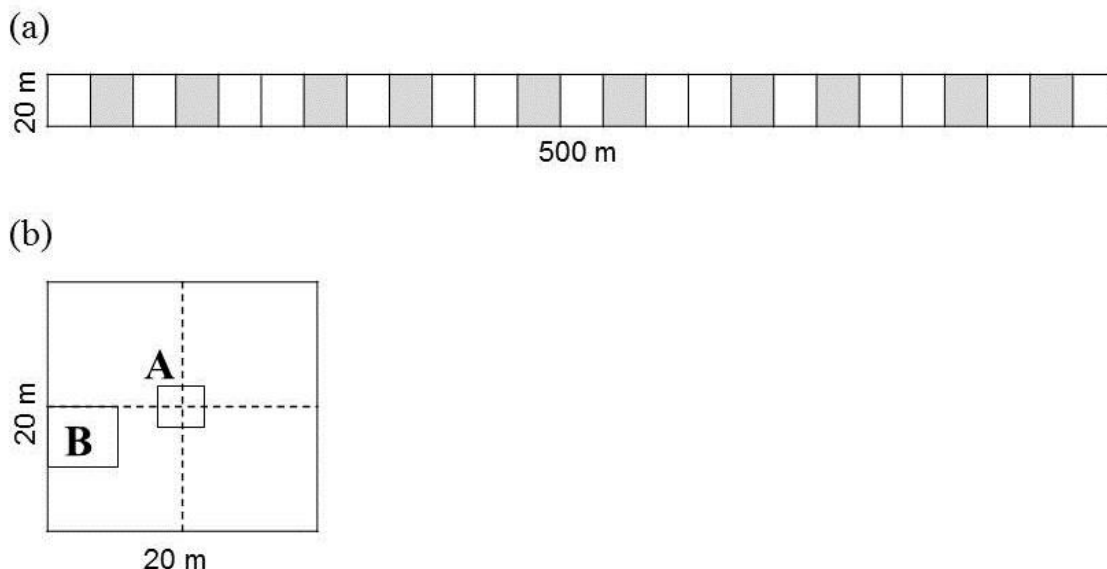


Figura 1.2. Detalle gráfico del muestreo de suelos y renovales arbóreos (individuos con 1 a 5 cm de dap) en las parcelas permanentes. (a) Las 10 sub-parcelas en las que se realizaron los muestreos señaladas con gris. (b) Detalle del muestreo dentro de cada sub-parcela: A = muestreo de suelo en un área aproximada de 3 m x 3 m, B = muestreos de renovales arbóreos en sub-parcelas de 5 m x 5 m.

Tabla 1.2. Promedios, valores extremos, desviación estándar (SD) y coeficiente de variación expresado en porcentaje (CV) de las 10 variables edáficas medidas en las 14 parcelas permanentes establecidas en la Selva Pedemontana en el noroeste de Argentina. CHS = Capacidad hídrica de saturación, C = Carbono, MO = Materia orgánica, N = Nitrógeno, P = Fósforo.

Variable edáfica	Promedio	Mínimo	Máximo	SD	CV
Arena (%)	53.2	22.0	95.0	15.6	29.4
Limo (%)	33.9	5.0	53.0	9.5	28.1
Arcilla (%)	12.9	0.0	30.0	8.0	62.3
CHS (%)	35.1	20.0	59.0	9.0	25.5

Variable edáfica	Promedio	Mínimo	Máximo	SD	CV
pH	6.3	4.9	7.6	0.6	8.7
Salinidad (mmhos cm ⁻¹)	0.5	0.1	1.8	0.3	54.8
C (%)	2.4	0.8	6.7	1.3	51.3
MO (%)	4.2	1.3	11.5	2.2	51.4
N (%)	0.2	0.1	0.6	0.1	52.6
P (p.p.m.)	29.4	3.0	100.0	24.4	83.0

1.7 Muestreo de renovales de árboles

Junto con el muestreo de suelos se realizaron censos de renovales de árboles (individuos con 1 a 5 cm de dap) para determinar las condiciones necesarias para la regeneración de los árboles del pedemonte. Esta caracterización se obtuvo relacionando la abundancia de renovales con las condiciones edáficas y de luz, información necesaria para desarrollar el segundo objetivo de la tesis (Capítulo III). Los censos de renovales se realizaron en 10 sub-parcelas de 5 m x 5 m ubicadas al inicio de las sub-parcelas de 20 m x 20 m en las 14 parcelas permanentes con datos de suelo (140 sub-parcelas de regeneración) (Figura 1.2b). En cada sub-parcela de regeneración se identificaron las especies de renovales y se registró la abundancia de individuos.

1.8 Descripción general de las técnicas estadísticas empleadas

En el primer objetivo de la tesis, donde se analiza la variación en la composición florística de la SP a distintas escalas espaciales (Capítulo II), se realizó un análisis de redundancia (*Redundancy Analysis*, RDA, Lepš y Šmilauer 2003) con las 20 parcelas permanentes para identificar los factores que determinan la variación en la composición de especies a escala regional. Para cuantificar la importancia relativa de los factores ambientales y la distancia geográfica se realizó un RDA parcial, siguiendo las indicaciones de Borcard et al. (1992).

Para evaluar la variación florística a escala local (dentro de las parcelas), sólo se analizaron las 14 parcelas permanentes que tienen datos de suelo, utilizando como unidades de muestreo las sub-parcelas de 20 m x 20 m. La estructura espacial de los datos florísticos

se analizó mediante correlogramas de Mantel (Oden y Sokal 1986) para determinar la presencia de autocorrelación espacial entre sub-parcelas. Por otro lado, para sintetizar la información edáfica se realizó un análisis de componentes principales con las 134 sub-parcelas y las 10 variables edáficas estandarizadas para seleccionar ejes de ordenación interpretables que luego se relacionaron con la variación florística local.

La similitud florística entre sub-parcelas a lo largo de los 500 m de cada parcela (medida con distancia de Bray-Curtis) se relacionó con la distancia entre sub-parcelas, como una medida indirecta del proceso de dispersión (Condit et al. 2002), y con la variación edáfica para cuantificar la importancia del ambiente en la determinación de la variación florística a escala local. Dada la estructura jerárquica de los datos (es decir, sub-parcelas dentro de parcelas), se utilizaron modelos lineales mixtos (Laird y Ware 1982), considerando las parcelas como un factor aleatorio. Los modelos mixtos permiten tener coeficientes fijos en la relación de interés (es decir, similitud florística vs. distancia y vs. variación edáfica) y coeficientes aleatorios que varían entre grupos (es decir, ordenadas y pendientes variables entre parcelas).

Para caracterizar la respuesta funcional de las especies de árboles y la distribución de las características morfológicas y demográficas a lo largo del gradiente ambiental y de historia de uso forestal (Capítulo III), se completó una matriz con 10 características morfológicas y funcionales en 54 especies de árboles de la SP. Esta matriz surge del compromiso de evaluar el mayor número posible de especies con todas las características que se consideraron en el estudio (es decir, morfológicas, demográficas y de las condiciones de regeneración). Aunque estas especies representan 52% del total de especies identificadas en las parcelas, corresponden a las especies más abundantes y representan el 94% de los individuos censados en las 20 parcelas permanentes. Las características de las especies consideradas incluyen: cuatro variables morfológicas (altura máxima, densidad de leño, tamaño de la hoja y modo de dispersión), cuatro variables demográficas (tasas de crecimiento, reclutamiento, mortalidad y recambio de individuos) y dos variables que representan las condiciones necesarias para la regeneración (tolerancia a la sombra y afinidad con suelos fértiles). Las relaciones entre las características morfológicas y demográficas de las especies se exploraron con un análisis de coordenadas principales (PCoA). Posteriormente, se utilizaron correlaciones de *Spearman* para explorar en detalle

las correlaciones entre: (1) cada una de las características morfológicas y demográficas de las especies, (2) entre las características de las especies y los ejes del PCoA y (3) entre los ejes del PCoA y las características relacionadas con las condiciones necesarias en la regeneración (tolerancia a la sombra y afinidad con suelos fértiles). Los grupos funcionales de especies definidos sobre los dos primeros ejes del PCoA se identificaron utilizando el método de *k-means* y el número óptimo de grupos se definió con el criterio de *Calinski-Harabasz* (Calinski y Harabasz 1974).

Para describir la distribución de las características morfo-funcionales de las especies a lo largo del gradiente ambiental y de historia de uso forestal, se utilizaron simultáneamente los datos ambientales de las 20 parcelas permanentes (clima, topografía e historia de uso forestal), las características morfológicas y funcionales de las especies y los datos de abundancia por especies en las parcelas permanentes. Con estas tres matrices de datos se realizaron dos tipos de análisis: el análisis de RLQ (Dolédec et al. 1996) y el análisis de la cuarta matriz (*fourth-corner analysis*, Legendre et al. 1997). El RLQ es una extensión del análisis de co-inercia donde se buscan simultáneamente combinaciones lineales de las variables en la matriz ambiental y combinaciones lineales de las variables en la matriz de características de las especies, maximizando la covarianza de los datos ponderados por la matriz de abundancia de las especies (Dolédec et al. 1996). Por último, se utilizaron pruebas de permutaciones para probar la significancia de las relaciones entre las variables ambientales y las características de las especies utilizando el análisis de la cuarta matriz (Dray y Legendre 2008).

Para analizar los cambios en la estructura del bosque, la composición funcional y la dinámica del bosque en función de los años sin aprovechamiento forestal (Capítulo IV), se ajustaron modelos de regresión, teniendo en cuenta la variación climática y topográfica. La riqueza de especies, la densidad de árboles y la biomasa forestal se relacionaron con la historia de uso del bosque (años sin aprovechamiento forestal y área basal de tocones), las variables climáticas (precipitación media anual y temperatura media anual) y el porcentaje de pendiente en modelos de regresión múltiple para establecer cuáles son los mejores predictores de la variación en la estructura del bosque. Para las variables discretas o conteos (es decir, riqueza de especies y densidad de árboles) se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM, McCullagh y Nelder 1989), asumiendo una distribución Poisson de

los errores; para la biomasa forestal se ajustó un modelo lineal general con distribución normal de los errores. Los modelos de regresión múltiple se construyeron siguiendo las recomendaciones de Crawley (2005).

La clasificación de grupos funcionales (GF) que se obtuvo en el tercer capítulo de esta tesis, con base en las características morfológicas y demográficas de las especies, se utilizó para analizar los cambios en la composición funcional de especies de árboles entre bosques que difieren en los años sin aprovechamiento forestal. En este caso, como se excluyeron las dos características relacionadas con la regeneración de las especies, el número de especies consideradas ascendió a 70 especies, que representan 98% de los individuos censados en las 20 parcelas permanentes. Se calculó el área basal (AB) por GF en cada una de las 20 parcelas permanentes para estimar la importancia de cada GF en términos de biomasa aérea.

La dinámica del bosque se analizó considerando la tasa de crecimiento y las tasas de reclutamiento y mortalidad calculadas a partir de los datos de las 16 parcelas permanentes remedidas en 2008-2009. Las fórmulas utilizadas para el cálculo de las tasas demográficas son las sugeridas por Condit et al. (1999, 2006). Por último, la acumulación de biomasa aérea se estimó como el cambio en AB en el período comprendido entre el establecimiento y la remediación ($\Delta AB = AB_r - AB_e$). Se calculó separadamente el incremento neto en AB, es decir, el aumento en AB debido al crecimiento de los árboles en el período entre el establecimiento y la remediación, y la mortalidad y el reclutamiento en AB, es decir, el área basal correspondiente a los árboles muertos y reclutados en este período, respectivamente. Los parámetros demográficos y el cambio en AB se analizaron en función de los años sin uso forestal.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R (R Development Core Team, 2013), empleando el paquete *vegan* para los análisis multivariados (Oksanen et al. 2012), el paquete *nlme* para ajustar modelos lineales mixtos (Pinheiro et al. 2009) y el paquete *ade-4* para los análisis de co-inercia (Chessel et al. 2012). Para ajustar modelos de regresión en el tercer objetivo de la tesis se utilizaron los paquetes *stats* (R Development Core Team 2013), *tree* (Ripley 2012), *gam* (Hastie 2013) y *lattice* (Sarkar 2008).

1.9 Literatura citada

- Adler, P. 2004. Neutral models fail to reproduce observed species-time and species-area relationships in Kansas grasslands. *Ecology* 85, 1265-1272.
- Arias, M. y Bianchi, A. R. 1996. Estadísticas climatológicas de la provincia de Salta. Ministerio de la Producción y el Empleo, Dirección de Medio Ambiente y Recursos Naturales e INTA, Salta.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293, 2413-2416.
- Bianchi, A. R. y Yáñez, C. 1992. Las Precipitaciones del Noroeste Argentino. INTA, Salta.
- Bianchi, A. R., Yáñez, C. E. y Acuña, L. R. 2005. Base de datos mensuales de precipitaciones del Noroeste Argentino. INTA, Salta.
- Bianchi, A. R., Elena, H. y Volante, S. 2008. SIG climático del NOA. INTA, Salta.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Brown, A. D. 2009. Las selvas pedemontanas de las Yungas: manejo sustentable y conservación de la biodiversidad de un ecosistema prioritario del noroeste argentino. En: Brown, A. D. et al. (eds.), *Selva Pedemontana de las Yungas: historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro*. Ediciones del Subtrópico, pp. 13-36.
- Brown, A. D., Grau, H. R., Malizia, L. R. y Grau, A. 2001. Argentina. En: Kappelle, M. and Brown, A. D. (eds.), *Bosques nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica, pp. 623-659.
- Brown, A. D. y Malizia, L. R. 2004. Las Selvas Pedemontanas de las Yungas: En el umbral de la extinción. *Ciencia Hoy* 14, 52-63.
- Brown, A. D. y Malizia, L. R. 2006. Lista comentada de los árboles de las Yungas de Argentina. Ediciones del Subtropico, Tucumán.
<http://www.proyungas.org.ar/publicaciones/pdf/Lista%20comentada%20de%20arboles08.pdf>
- Cabrera, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Editorial Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. y Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Segunda Edición. OEA, Washington DC.

- Calinski, R. B. y Harabasz, J. 1974. A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics* 3, 1-27.
- Chapman, C. A. y Chapman, L. J., 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forest of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29, 396-412.
- Chase, J. M. 2005. Toward a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19, 182-186.
- Chase, J. M. y Leibold, M. A. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C. y Levin, S. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159, 1-23.
- Chazdon, R. L., Finegan, B., Capers, R. S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V. y Norden, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of tree during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42, 31-40.
- Chessel, D., Dufour, A. B., Dray, S., Jombart, T., Lobry, J. R., Ollier, S., Pavoine, S. y Thioulouse, J. 2012. *Analysis of ecological data: Exploratory and Euclidean methods in environmental sciences*. R package version 1.5-1.
- Comins, H. y Noble, I. 1985. Dispersal, variability, and transient niches: species coexistence in a uniformly variable environment. *American Naturalist* 126, 706-723.
- Condit, R. 1998. *Field guide for tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots*. R. G. Landes Co.
- Condit, R., Ashton, P. S., Manokaran, N., LaFrankie, J. V., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* 354:1739-1748.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Núñez, Vargas, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H. C., Losos, E. y Hubbell, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295, 666-669.
- Condit, R., Ashton, P., Bunyavejchewin, S., Dattaraja, H. S., Davies, S., Esufali, S., Ewango, C., Foster, R., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Hall, P., Harms, K. E., Hart, T., Hernández, C., Hubbell, S., Itoh, A., Kiratiprayoon, S., LaFrankie, J., Loo de Lao, S., Makana, J. R., Noor, S. M. N., Kassim, A. R., Russo,

- S., Sukumar, R., Samper, C., Suresh, H. S., Tan, T., Thomas, S., Valencia, R., Vallejo, M., Villa, G. y Zillio, T. 2006. Importance of demographic niches to tree diversity. *Science* 313, 98-101.
- Coronado, E. N. H., Baker, T. R., Phillips, O. L., Pitman, N., Pennington, R. T., Vásquez Martínez, R., Monteagudo, A., Mogollón, H., Dávila Cardozo, N., Ríos, M, García-Villacorta, R., Valderrama, E., Ahuite, M., Huamantupa, I., Neill, D. A., Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Soares de Almeida, S., Killeen, T. J., Arroyo, L., Núñez, P. y Freitas Alvarado, L. 2009. Multi-scale comparisons of tree composition in Amazonian terra firme forests. *Biogeosciences* 6, 2719-2731.
- Crawley, M. J. 2005. *Statistics: An introduction using R*. John Wiley & Sons Ltd., Southern Gate, Chichester.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137, 27-49.
- Dallmeier, F., Kabel, M. y Rice, R. 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest. En: F. Dallmeier (ed.). *Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots*. MAB Digest 11. UNESCO, Paris, Francia, pp.11-46.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 431-451.
- Digilio, A. y Legname, P. 1966. Los árboles indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 15, 1-107.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J. F. y Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3, 143-166.
- Dray, S. y Legendre, P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problema revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.
- Duivenvoorden, J. F., Svenning, J. C. y Wright, J. 2002. Beta diversity in tropical forests. *Science* 295, 636-637.
- Easdale, T., Healey, J., Grau, H. y Malizia, A. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95: 1234-1249.

- Egler, F. E. 1952. Southeast saline Everglades vegetation, Florida, and its management. *Vegetatio* 3, 213-265.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson. London, England.
- FAO, 2012. *El estado de los bosques del mundo*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- Gilbert, B. y Lechowicz, M. J. 2004. Neutrality, niche and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101, 7651-7656.
- Grau, H. R., Arturi, M. F., Brown, D. A. y Aceñolaza, P. G. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinian subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95, 161-171.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34, 427-433.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52, 107-145.
- Hastie, T. 2013. *Gam: Generalized Additive Models*. R package versión 1.08.
<http://CRAN.R-project.org/package=gam>
- He, F. 2005. Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamic. *Functional Ecology* 19, 187-193.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, S. J., Wright, S. J. y Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 554-557.
- Huston, M. A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86, 393-401.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. y Foster, R. B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104, 864-869.

- Killen, T. J., García, E. y Beck, S. G. (eds.) 1993. Guía de árboles de Bolivia. Herbario Nacional de Bolivia. Missouri Botanical Garden. La Paz.
- Kneitel, J. M. y Chase, J. M. 2004. Trade-offs and community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7, 69-80.
- Laird, N. M. y Ware, J. H. 1982. Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics* 38, 963-974.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Condit, R., D'Angelo, S. y Andrade, A. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a longterm demographic study. *Forest Ecology and Management* 190, 131-143.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76, 1371-1382.
- Legendre, P., Galzin, R. y Harmelin-Vivien, M. L. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78, 547-562.
- Legname, P. 1982. Árboles indígenas del noroeste argentino. *Opera Lilloana* 34, 1-226.
- Lepš, S. y Šmilauer, P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. S. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73, 915-924.
- Lobo, J., Castro, I. y Moreno, J. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 233-253.
- Malizia, L., Pacheco, S., Blundo, C. y Brown, A. D. 2012. Caracterización altitudinal, uso y conservación de las yungas subtropicales de Argentina. *Ecosistemas* 21, 53-73.
- McCullagh, P. y Nelder, J. A. 1989. *Generalized Linear Models*. Segunda Edición. Chapman & Hall, Londres.
- McGill, B. J. 2003. A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature* 422, 881-885.
- Molino, J. F. y Sabatier, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forest: A validation of intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294, 1702-1704.
- Morales, J. M., Sirombra, M. y Brown, A. D. 1995. Riqueza de árboles en las Yungas Argentinas. Pp. 157-162 en A. Brown, and H. Grau, editors. *Investigación*,

- Conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña. LIEY, Tucumán, Argentina.
- Moreno, D. R. 1978. Clasificación de pH del suelo, contenido de sales y nutrientes asimilables. INIA-SARK, México D.F.
- Mostacedo, B., Pereira, M. y Fredericksen, T. S. 2001. Dispersión de semillas anemócoras y autócoras durante la época seca en áreas con aprovechamiento forestal en un bosque seco tropical. *Ecología en Bolivia* 36, 3-16.
- Mouquet, N. y Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 149, 420-426.
- O'Brien, E. M. 1998. Water-energy dynamics, climate and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25, 379-398.
- Oden, N. L. y Sokal, R. R. 1986. Directional autocorrelation: An extensión of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Biology* 35, 604-617.
- Ohmann, J. L. y Spies, T. A. 1998. Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forest. *Ecological Monographs* 68, 151-182.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. y Wagner, H. 2012. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-5.
- Oliveira-Filho, A. y Fontes, M. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793-810.
- Ortega, A. y Corvalán, E. 1992. Diagnóstico de suelos. Laboratorio Central de Análisis, INTA Cerrillos. Salta.
- Palma, A. 2010. ¿Nicho, teoría neutral, o una alternativa emergente? *Ecología Austral* 20, 63-69.
- Peterson, E. B. y McCune, B. 2001. Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in western Oregon. *Journal of Vegetation Science* 12, 511-524.
- Phillips, O. L., Núñez Vargas, P., Chuspe Zans, M. E., Galiano Sánchez, W., Yli-Halla, M. y Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91, 757-775.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y R Development Core Team. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-106.
- Pitman, N. C., Terborgh, J., Silman, M. R. y Núñez, P.V. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80, 2651-2661.
- Pyke, C., Condit, R., Aguilar, S. y Lao, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12, 553-566.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171.
- Ricklefs, R. E. y Schluter, D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, London, UK.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1-15.
- Ripley, B. 2012. Tree: Classification and regression trees. R package versión 1.0-33. <http://CRAN.R-project.org/package=tree>
- Sarkar, D. 2008. Lattice: Multivariate Data Visualization with R. Springer, New York.
- Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60, 367-410.
- Sarr, D. A., Hibbs, D. E. y Huston, M. A. 2005. A hierarchical perspective of plant diversity. *The Quarterly Review of Biology* 80, 187-212.
- Silva, J. S. B., Montoya, A. J. D., López, D. C. y Hurtado, F. H. M. 2011. Variación florística de especies arbóreas a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonia colombiana. *Acta Amazonica* 40, 179-188.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 605-611.
- Svenning, J. C. y Skov, F. 2005. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography* 32, 1019-1033.

- Swaine, M. D. y Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75, 81-86.
- Tálamo, A. y Caziani, S. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184, 79-92.
- ter Steege, H. y Zagt, R. 2002. Density and diversity. *Nature* 417, 689-699.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- Toledo, M., Poorter, L., Peña-Claros, M., Alarcón, A., Balcázar, J., Chuviña, J., Leño, C., Licona, J. C., ter Steege, H. y Bongers, F. 2011a. Patterns and determinants of floristic variation across lowland forest of Bolivia. *Biotropica* 43, 405-413.
- Toledo, M., Poorter, L., Peña-Claros, M., Alarcon, A., Balcázar, J., Leño, C., Licona, J. C., Llanqueo, O., Vroomans, V., Zuidema, P. y Bongers, F. 2011b. Climate is a stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology* 99, 254-264.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. y Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environmental and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299, 241-244.
- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. y Balsveik, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92, 214-229.
- Vázquez, A. A. y Bautista, N. 1993. Guía para interpretar el análisis químico de suelo y agua. Departamento de Suelos. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. y Maritan, A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* 417, 480-481.
- Vormisto, J., Phillips, O. L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. y Vásquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in a Amazonian rainforest. *Ecography* 23, 349-359.

- Webb, C. O. y Peart, D. R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88, 464-478.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. y Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70, 536-538.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. y Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28, 453-470.
- Wootton, J. T. 2005. Field-parameterization and experimental test of the neutral theory of biodiversity. *Nature* 433, 309-312.
- Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41, 496-506.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanism of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14.
- Wright, I. J. y Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127, 21-29.

Apéndice 1.1. Lista de las 104 especies registradas en las 20 parcelas permanentes establecidas en la Selva Pedemontana de la cuenca del río Bermejo, en el noroeste de Argentina. Se detalla el número de árboles identificado, medidos y marcados por especie y la frecuencia (es decir, número de parcelas donde la especie fue registrada). Nomenclatura botánica de acuerdo con The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>). Revisado en noviembre de 2013.

Familia	Nombre de la Especie	N° de individuos	Frecuencia
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i>	100	17
Adoxaceae	<i>Sambucus nigra</i>	1	1
Anacardiaceae	<i>Astronium urundeuva</i>	277	16
	<i>Loxopterygium grisebachii</i>	10	2
	<i>Schinopsis marginata</i>	41	5
Annonaceae	<i>Rollinia emarginata</i>	1	1
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	6	1
Araliaceae	<i>Aralia soratensis</i>	77	12
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	172	16
	<i>Handroanthus lapacho</i>	30	1
	<i>Handroanthus ochraceus</i>	34	8
	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	18	7
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i>	318	20
	<i>Cordia saccellia</i>	166	17
	<i>Cordia trichotoma</i>	230	15
Cactaceae	<i>Cereus forbesii</i>	5	3
Cannabaceae	<i>Celtis iguanea</i>	21	5
Capparaceae	<i>Capparis prisca</i>	79	5
	<i>Capparis retusa</i>	1	1
Caricaceae	<i>Carica quercifolia</i>	3	2
Combretaceae	<i>Terminalia triflora</i>	97	17
Compositae	<i>Cnicothamnus lorentzii</i>	1	1

Familia	Nombre de la Especie	N° de individuos	Frecuencia
	<i>Dasyphyllum brasiliense</i>	1	1
	<i>Kaunia saltense</i>	1	1
	<i>Tessaria integrifolia</i>	4	1
Cunoniaceae	<i>Weinmannia boliviensis</i>	20	2
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum argentinum</i>	29	5
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus vitifolius</i>	29	6
	<i>Croton piluliferus</i>	58	7
	<i>Jatropha hieronymi</i>	1	1
	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	45	12
Lauraceae	<i>Cinnamomum porphyrium</i>	26	4
	<i>Nectandra cuspidata</i>	55	1
	<i>Ocotea puberula</i>	488	16
Leguminosae	<i>Acacia praecox</i>	3	1
	<i>Amburana cearensis</i>	7	6
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	939	20
	<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	11	4
	<i>Caesalpinia pluviosa</i>	12	2
	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	12	6
	<i>Gleditsia amorphoides</i>	234	18
	<i>Inga edulis</i>	16	2
	<i>Inga marginata</i>	52	3
	<i>Inga saltensis</i>	9	1
	<i>Lonchocarpus lilloi</i>	61	6
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	105	18
	<i>Parapiptadenia excelsa</i>	323	18
	<i>Piptadenia viridiflora</i>	1	1
	<i>Pterogyne nitens</i>	4	1
	<i>Senna spectabilis</i>	21	11
	<i>Tipuana tipu</i>	49	9

Familia	Nombre de la Especie	N° de individuos	Frecuencia
Malpighiaceae	<i>Ptilochaeta nudipes</i>	3	1
Malvaceae	<i>Ceiba chodatii</i>	108	14
	<i>Heliocarpus popayanensis</i>	18	3
	<i>Pseudobombax argentinum</i>	34	9
	<i>Tartagalia roseorum</i>	2	2
Melastomataceae	<i>Miconia molybdea</i>	2	1
Meliaceae	<i>Cedrela balansae</i>	176	19
	<i>Trichilia clausenii</i>	359	16
Moraceae	<i>Ficus maroma</i>	10	2
	<i>Maclura tinctoria</i>	49	7
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i>	5	1
Myrtaceae	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	38	6
	<i>Eugenia moraviana</i>	5	2
	<i>Eugenia repanda</i>	1	1
	<i>Eugenia uniflora</i>	277	9
	<i>Myrcianthes pungens</i>	366	18
Nyctaginaceae	<i>Bougainvillea stipitata</i>	15	8
	<i>Pisonia zapallo</i>	130	17
Opiliaceae	<i>Agonandra excelsa</i>	95	18
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus acuminatus</i>	1	1
Picrodendraceae	<i>Parodiodendron marginivillosum</i>	1	1
Piperaceae	<i>Piper elongatum</i>	1	1
	<i>Piper tucumanum</i>	72	10
Polygonaceae	<i>Coccoloba cordata</i>	5	4
	<i>Coccoloba tiliacea</i>	24	8
	<i>Ruprechtia apetala</i>	286	15
	<i>Ruprechtia laxiflora</i>	54	11
Primulaceae	<i>Myrsine laetevirens</i>	2	2
Rhamnaceae	<i>Condalia buxifolia</i>	2	1

Familia	Nombre de la Especie	N° de individuos	Frecuencia
	<i>Scutia buxifolia</i>	2	2
Rubiaceae	<i>Calycophyllum multiflorum</i>	363	18
	<i>Coutarea hexandra</i>	32	8
	<i>Pogonopus tubulosus</i>	200	9
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i>	18	8
	<i>Zanthoxylum petiolare</i>	70	12
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	9	7
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i>	12	4
	<i>Xylosma longipetiolata</i>	22	3
	<i>Xylosma pubescens</i>	1	1
Santalaceae	<i>Acanthosyris falcata</i>	6	3
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	74	9
	<i>Athyana weinmanniifolia</i>	32	4
	<i>Cupania vernalis</i>	178	12
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	320	14
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	171	11
	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	49	8
Solanaceae	<i>Solanum umbellatum</i>	86	16
	<i>Solanum trichoneuron</i>	4	3
	<i>Vassobia breviflora</i>	18	5
Ulmaceae	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	660	16
Urticaceae	<i>Myriocarpa stipitata</i>	123	5
	<i>Urera baccifera</i>	243	17
	<i>Urera caracasana</i>	253	17

Apéndice 1.2. Características edáficas medidas en 10 sub-parcelas de 20 m x 20 m distribuidos sistemáticamente a lo largo de los 500 m de cada una de las 14 parcelas permanentes donde se tomaron muestras de suelos. De cada variable medida se detalla: media, mediana, valor mínimo, valor máximo y coeficiente de variación expresado en porcentaje (en ese orden). CHS = Capacidad hídrica de saturación, C = Carbono, MO = Materia orgánica, N = Nitrogeno, P = Fósforo.

Parcela	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	CHS (%)	pH	Salinidad (mmhos cm⁻¹)	C (%)	MO (%)	N (%)	P (p.p.m.)
AG	34.4	42	24	38	6.6	0.44	3.2	5.6	0.29	23.3
	34.5	41.5	24.5	35.5	6.8	0.40	3.1	5.3	0.28	25
	22	36	18	34	5.5	0.24	2.5	4.4	0.22	4
	45	50	30	51	7.4	0.72	5.2	8.9	0.49	47
	23.8	12.1	17.3	15	11	40.4	25.7	25.7	30.1	66.7
AB	58.7	33.6	7.7	55.9	7	0.68	4.5	7.8	0.42	34.1
	60	33	7	56.5	6.9	0.70	4.6	8	0.42	32
	48	29	5	50	6.5	0.40	2.6	4.4	0.24	11
	64	42	10	59	7.5	0.88	6.1	10.5	0.54	54
	7.7	10.4	20.4	4.9	4.8	22.7	19.4	19.6	19.5	42.2
Ai	49.3	31.6	19.1	40.1	6.2	0.99	4.9	8.4	0.48	30.8
	43	35	21	41	6.5	0.96	4.7	8.1	0.49	35
	37	17	7	34	5.5	0.64	3.2	5.6	0.32	6
	76	39	27	44	6.8	1.80	6.7	11.5	0.63	58
	29.7	27	37.2	8.4	7.3	35.1	23.7	23.7	17.8	54.8
BMII	47	35.7	17.3	36.3	6	0.38	1.8	3.2	0.17	7.5
	48	32.5	17.5	36.5	6.2	0.34	1.9	3.2	0.18	5.5

Parcela	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	CHS (%)	pH	Salinidad (mmhos cm⁻¹)	C (%)	MO (%)	N (%)	P (p.p.m.)
	36	29	29	30	5.3	0.16	0.8	1.3	0.07	4
	58	51	51	42	6.6	0.80	2.6	4.6	0.22	23
	15.3	20	22.5	9.5	8.5	48.2	28.2	28.2	25.5	75.8
CN	63.8	25.9	10.3	27.1	6.3	0.28	1.4	2.4	0.13	47.5
	63	25.5	10	27	6.3	0.22	1.3	2.2	0.12	45
	58	21	5	25	5.6	0.16	1.0	1.7	0.10	25
	74	31	15	30	7.3	0.76	2.1	3.7	0.21	83
	8.6	11.3	29.3	6.1	7.7	63.9	26.6	26.6	27.2	40
km25	60	26.4	13.6	30.5	6.4	0.76	2.1	3.6	0.20	15
	60	26.5	13.5	30.5	6.4	0.70	2.1	3.7	0.22	14.5
	52	22	9	28	6	0.32	0.9	1.6	0.10	4
	66	30	20	33	6.9	1.28	3.9	6.7	0.35	33
	7.3	10	24.3	4.7	4.7	49.1	37.9	37.9	33.6	63.2
km34	53.1	34.3	12.6	30	6.3	0.37	1.5	2.6	0.14	15.5
	54.5	33.5	11.5	29.5	6.3	0.34	1.5	2.5	0.15	13.5
	36	29	8	26	5.4	0.16	1.1	1.9	0.11	6
	63	40	24	37	7.6	0.64	2.2	3.7	0.19	34
	14.7	11.7	36.7	12.2	9.4	41.8	21.8	21.8	17.4	58.4
MS	80.8	18.8	0.4	23.4	6.2	0.41	1.9	3.2	0.17	6.5
	83	17	0	23	6.4	0.44	2	3.3	0.17	5
	60	5	0	20	5.3	0.20	1.2	2.1	0.12	3
	95	38	2	29	6.7	0.64	2.3	3.9	0.20	18
	15.3	62	211	12.6	7.6	32	17.2	17.6	16.7	71.9

Parcela	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	CHS (%)	pH	Salinidad (mmhos cm⁻¹)	C (%)	MO (%)	N (%)	P (p.p.m.)
RSI	63.4	32.7	3.9	29	6	0.42	1.6	2.8	0.14	57.2
	62.5	33.5	4	29	6	0.40	1.7	2.9	0.14	55.5
	52	14	0	24	5.3	0.28	1.1	1.8	0.11	17
	86	45	9	33	6.5	0.72	2.3	3.9	0.19	100
	15.7	26.3	97.8	10.5	6.7	30.9	21.4	21.4	16.8	47.3
RSII	54	32.5	13.4	30.5	6.5	0.55	1.6	2.9	0.16	26.1
	53	32	14	30.5	6.4	0.50	1.7	3	0.17	26.5
	44	29	8	27	5.7	0.16	1.1	1.8	0.11	11
	63	39	21	34	7	0.96	2.3	3.9	0.22	43
	11.8	8.6	32.7	6	6.1	53.7	23.8	23.8	22.2	43.7
SA	59.8	36	4.2	34.5	6.4	0.53	1.8	3.1	0.17	69.8
	59	36	4	34	6.3	0.48	1.8	3.1	0.16	68
	53	33	0	32	5.9	0.36	1.4	2.4	0.14	37
	67	42	9	38	7.5	0.84	2.2	3.8	0.20	99
	8.3	7.3	97.1	5.7	7.8	26.9	16.6	16.5	14.3	26.8
SM	26.8	49.1	24.1	44.9	5.6	0.50	2.2	3.8	0.23	39.2
	27	48.5	23.5	43	5.7	0.54	2.4	4.1	0.24	23
	24	46	23	40	5.4	0.20	1.3	2.2	0.17	10
	30	53	26	53	6.1	0.72	2.9	5.1	0.30	97
	7.8	5	5.1	10.6	3.3	35.9	24.9	24.9	20.1	84.6
Te	38.5	42.8	18.7	35	6.5	0.44	2.7	4.8	0.22	13
	36.5	45	18.5	34.5	6.7	0.42	2.6	4.6	0.21	10
	30	26	14	26	5.5	0.12	0.9	1.5	0.08	5

Parcela	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	CHS (%)	pH	Salinidad (mmhos cm⁻¹)	C (%)	MO (%)	N (%)	P (p.p.m.)
	59	52	24	52	7.2	0.92	5.1	8.8	0.45	33
	26.4	19.1	17.8	20.1	8.9	49.2	42.3	42.4	45.8	68.5
Yu	50.9	34.3	14.9	38.4	6.2	1.04	3.2	5.5	0.34	23.9
	45	35	15	36	6.5	1.08	2.9	5.1	0.33	19
	37	23	3	28	4.9	0.64	1.9	3.4	0.20	14
	74	43	26	52	6.7	1.40	4.7	8.1	0.50	47
	28.9	25	51.3	20.9	10	23.6	30.5	30.5	34.9	47.4

Apéndice 1.3. Correlaciones de *Spearman* entre las diez variables edáficas medidas a escala local en las 14 parcelas permanentes. Mitad inferior de la matriz: coeficientes de correlación, mitad superior de la matriz: valores *P*.

	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	CHS (%)	pH	Salinidad (mmhos cm ⁻¹)	C (%)	MO (%)	N (%)	P (p.p.m.)
Arena		<0.01	<0.01	<0.01	0.41	0.67	<0.01	<0.01	<0.01	0.25
Limo	-0.85		<0.01	<0.01	0.69	0.57	<0.01	<0.01	<0.01	0.35
Arcilla	-0.88	0.54		<0.01	0.35	0.66	<0.01	<0.01	<0.01	0.04
CHS	-0.55	0.57	0.42		0.24	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.24
pH	0.07	-0.03	-0.08	0.10		<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.82
Salinidad	-0.04	0.05	0.04	0.34	0.43		<0.01	<0.01	<0.01	0.24
C	-0.25	0.23	0.25	0.59	0.36	0.65		<0.01	<0.01	0.83
MO	-0.25	0.23	0.25	0.59	0.36	0.65	0.99		<0.01	0.84
N	-0.32	0.28	0.32	0.64	0.31	0.65	0.96	0.96		0.70
P	0.10	0.08	-0.18	0.10	0.02	0.10	0.02	0.02	0.03	

EFFECTOS DE LA HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y LA DISTANCIA GEOGRÁFICA SOBRE EL RECAMBIO DE ESPECIES DE ÁRBOLES A ESCALAS REGIONAL Y LOCAL EN LA SELVA PEDEMONTANA



2.1 Introducción

El entendimiento de los procesos que determinan la distribución y abundancia de las especies en el espacio y en el tiempo es un tema central de la ecología de plantas desde que se comenzaron a estudiar los patrones de diversidad de especies en gradientes latitudinales (Dobzhansky 1950, Fisher 1960, Pianka 1966) y altitudinales (Whittaker 1960, Grubb y Whitmore 1966, Gentry 1988). Aunque a la fecha no existe una teoría general que pueda explicar los diferentes patrones que se han documentado, se han desarrollado modelos determinísticos aplicables en escalas regionales o continentales y modelos biológicos enfocados en escalas locales para explicar los patrones de diversidad y distribución de las especies (Shmida y Wilson 1985, Blondel 1987, O'Brien 1998). Currie (1991) sugiere que existe un conjunto regional de especies cuya riqueza y composición depende de factores que actúan sobre escalas espaciales o temporales muy amplias (por ej. clima, procesos geológicos e históricos) y que las comunidades locales, que son subconjuntos derivados del conjunto regional de especies, estarían controladas por factores o procesos que actúan a escalas de menor amplitud (por ej. condiciones micro-ambientales, interacciones entre especies).

Los modelos dinámicos, como la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1963) o la hipótesis de la energía disponible (Wright 1983, O'Brien 1998), así como los factores o procesos históricos (Ricklefs 1987) intentan explicar los patrones globales o regionales de diversidad y distribución de especies (Whittaker et al. 2001, Ricklefs 2004). Mientras que, los procesos ecológicos como la segregación espacial o temporal del nicho, la diferenciación funcional de las especies y las interacciones biológicas (por ej. competencia, depredación) han sido propuestos como los principales mecanismos para explicar los patrones locales de distribución de las especies (Wright 2002, Silvertown 2004). En oposición radical a estos modelos basados en interacciones ecológicas surge la teoría neutral de la diversidad (Hubbell 2001), en la cual las especies se suponen competitivamente equivalentes y las comunidades ecológicas son el resultado de procesos aleatorios locales asociados a la dispersión de las especies (Hubbell et al. 1999, Bell 2001, Chave et al. 2002). Actualmente, las evidencias disponibles muestran que la composición de especies depende, de manera complementaria, de procesos que anteriormente se

consideraban alternativos o excluyentes (Gilbert y Lechowicz 2004, John et al. 2007, Palma 2010), y que la importancia relativa de cada uno puede variar según la escala de análisis (Huston 1999, Condit et al. 2002, Ricklefs 2004, Sarr et al. 2005).

La estructuración de las comunidades de árboles depende del ambiente y la dispersión de semillas (por ej. Tuomisto et al. 2003, Phillips et al. 2003, Gilbert y Lechowicz 2004, Svenning et al. 2006, Davidar et al. 2007). En estos estudios se utiliza la distancia entre sitios de muestreo como una aproximación a la capacidad de dispersión de las especies y se consideran los principales gradientes ambientales de acuerdo a la escala espacial en la que se realiza el análisis. Así, por ejemplo, los gradientes climáticos se asocian a los patrones florísticos regionales (Ohman y Spies 1998, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Pyke et al. 2001, Davidar et al. 2007), mientras que a escala intermedia o de paisaje la variación en la composición florística se asocia a la posición topográfica (Clark et al. 1999), a los gradientes edáficos (Phillips et al. 2003, Tuomisto et al. 2003, Gilbert y Lechowicz 2004, Laurence et al. 2010) y al disturbio antrópico (Veetas 1997, Ramírez-Marcial et al. 2001, Williams-Linera y Lorea 2009). Cuando se analizan comunidades a nivel local, en pocas hectáreas de bosque, el recambio de especies se ha relacionado con la disponibilidad de luz asociada a la dinámica de claros (Denslow 1987, Webb y Peart 2000, Svenning 2000), con la variación topográfica (Valencia et al. 2004) y con los tipos de suelos (Vormisto et al. 2000, John et al. 2007, Silva et al. 2011).

La Selva Pedemontana (SP) es un tipo de bosque caducifolio que ocupa el piso altitudinal inferior de las selvas subtropicales de montaña del noroeste de Argentina y sur de Bolivia, ocupando tierras planas y áreas de montaña (Brown 1995). La gran extensión de la SP en la cuenca del río Bermejo (ca. 250 km en sentido NE-SO) genera un gradiente de precipitación debido a las lluvias orográficas que reciben estos bosques desde el este (Bianchi et al. 2005). En este objetivo de la tesis se evalúa la hipótesis que propone que los factores que determinan la composición de especies en las comunidades vegetales actúan de forma jerárquica a diferentes escalas espaciales y temporales (Ricklefs 1987). Entonces, las condiciones ambientales locales (por ej. variación topográfica, textura y fertilidad del suelo) influirán sobre los patrones florísticos, definiendo conjuntos de especies variables en áreas pequeñas (por ej. dentro de distancias de 100 a 1000 m). A escala regional, los cambios en la abundancia y dominancia de las especies de la SP serían el resultado de

factores que actúan sobre escalas espaciales y temporales más amplias, como el gradiente climático y procesos relacionados con la historia biogeográfica.

Para desarrollar estrategias de conservación y manejo apropiadas es necesario identificar y comprender los factores que determinan la variación en la composición de especies a diferentes escalas espaciales. Los mecanismos que determinan los patrones florísticos pueden ser diferentes a escalas regional y local. En este capítulo de la tesis propongo: (1) describir la variación florística en la SP e identificar los factores que la explican a escala regional, (2) analizar la variación florística a escala local y su relación con la distancia y los gradientes edáficos locales (textura y fertilidad del suelo), y (3) analizar cambios en la influencia relativa de la variación ambiental y la distancia sobre los patrones florísticos en las dos escalas espaciales analizadas. Para ello estudié los patrones florísticos de la SP en el noroeste de Argentina con 20 parcelas permanentes de 1 ha cada una como las unidades de muestreo del patrón florístico a escala regional ($\sim 10,000 \text{ km}^2$), y 10 sub-parcelas de 20 m x 20 m distribuidas sistemáticamente dentro de cada una de 14 de estas parcelas permanentes, como las unidades de muestreo del patrón florístico a escala local (1 ha).

2.2 Métodos

Área de estudio

El estudio se desarrolló en bosques de SP en la cuenca del río Bermejo en el noroeste de Argentina (22-24° S y 63-65° O). En el Capítulo I se provee una descripción detallada de las características fitogeográficas, ambientales y de historia de uso del bosque en el área de estudio.

Parcelas permanentes

Se establecieron 20 parcelas permanentes de 1 hectárea cada una entre diciembre de 2002 y noviembre de 2009, distribuidas en una superficie aproximada de $10,000 \text{ km}^2$. En el Capítulo I se provee una descripción detallada del establecimiento del sistema de parcelas

permanentes de monitoreo forestal y se muestra la ubicación geográfica de las 20 parcelas permanentes (ver Figura 1.1). En el presente capítulo se utilizaron las 20 parcelas permanentes para el análisis florístico regional y 10 sub-parcelas de 20 m x 20 m pertenecientes a las 14 parcelas permanentes con muestreos de suelo para el análisis florístico local (ver Tabla 1.1 para detalle de las parcelas con muestreo de suelos).

Factores ambientales

Las variables ambientales que se relacionaron con el patrón florístico a escala regional fueron: variables climáticas (temperatura media anual y precipitación media anual), el porcentaje de pendiente (como medida de la variación topográfica) y variables relacionadas con el uso del bosque (años sin aprovechamiento forestal y área basal de tocones). En el capítulo I se provee una descripción detallada del origen de la información ambiental de las parcelas permanentes (ver Tabla 1.1). Adicionalmente a las cinco variables ambientales se consideraron las coordenadas geográficas de cada parcela (latitud y longitud) para separar la estructura espacial de la variación ambiental y la proporción de variación florística explicada exclusivamente por la distancia geográfica. Siguiendo las indicaciones de Borcard et al. (1992) se utilizaron los términos simples de las variables espaciales para analizar relaciones lineales en el patrón florístico, y los términos cuadráticos y cúbicos (es decir, x , y , x^2 , y^2 , x^3 , y^3 , donde x es la latitud e y la longitud) para incorporar relaciones más complejas (por ej. fragmentos).

Las variables ambientales medidas en las sub-parcelas de 20 m x 20 m para el análisis florístico a escala local fueron las características físico-químicas del suelo. El muestreo de suelo se realizó en 10 sub-parcelas pertenecientes a 14 de las 20 parcelas permanentes. En el Capítulo I se provee una descripción detallada de la metodología empleada en el muestreo de suelos.

Análisis de datos

A escala regional, se realizó un análisis de correspondencia segmentado (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA, Hill y Gauch 1980) con las 20 parcelas de 1 ha, sin

transformar la matriz de especies. Este análisis permite estimar la magnitud del recambio de especies (esto es, la diversidad beta) entre sitios de muestreo establecidos a lo largo de un gradiente ambiental. Un gradiente ambiental largo asume una respuesta unimodal de las especies, es decir, que cada especie tiene un máximo de abundancia dentro del gradiente ambiental y puede no haber especies en común entre los extremos del gradiente. Por el contrario, si el gradiente ambiental es corto las especies tienden a responder de forma lineal, es decir, que su abundancia aumenta o disminuye a lo largo del gradiente ambiental. Lepš y Šmilauer (2003) recomiendan que si el valor del “largo del gradiente” es mayor que 4.0 unidades de desvío (desviación estándar, SD), se deben emplear métodos que asuman una respuesta unimodal de las especies porque los datos florísticos son heterogéneos y presuponen una alta diversidad beta. En este estudio, el largo del gradiente fue menor a 3.0 SD, por lo que se empleó un análisis de redundancia (*Redundancy Analysis*, RDA, Lepš y Šmilauer 2003) para identificar los factores ambientales que determinan la variación en la composición de especies. El RDA asume una respuesta lineal de las especies a lo largo del gradiente ambiental. Primero se realizó un RDA con la matriz de especies transformada ($\ln[x+1]$) y con todas las variables explicativas (ambientales y espaciales). Luego, se realizó una prueba de Monte Carlo (con 999 permutaciones) para determinar la significancia de la relación entre la matriz de especies y la matriz de variables explicativas. Posteriormente, se realizó un procedimiento de selección por pasos hacia adelante (*stepwise forward selection*) para incorporar sólo aquellas variables significativas en cada grupo de variables (ambientales y espaciales). Se agregaron variables significativas ($P < 0.05$) de acuerdo a su mayor contribución a la variación explicada y sólo si su adición al modelo no causaba que el factor de inflación (VIF) excediera 3, para evitar multicolinealidad (Zuur et al. 2010). La significancia de cada variable se determinó con 999 permutaciones de los datos. Por último, se realizó un RDA parcial para cuantificar la importancia relativa de los factores ambientales (A) y la distancia geográfica (D). La variación florística explicada exclusivamente por el ambiente se determinó usando las variables ambientales como explicativas y las variables espaciales como covariables (es decir, A/D), y de manera inversa, la variación florística explicada exclusivamente por la distancia (es decir, D/A). La variación florística explicada por factores ambientales espacialmente estructurados ($A \cap D$)

se calculó mediante la variación explicada por el ambiente menos la variación explicada exclusivamente por el ambiente, $A-A/D$ (Borcard et al. 1992).

Para analizar la variación florística dentro de las parcelas (a escala local) se realizaron análisis multivariados y univariados. Primero, se analizó la estructura espacial de los datos florísticos mediante correlogramas de Mantel (Oden y Sokal 1986). La estructura espacial juega un rol importante en el análisis de datos ecológicos porque refleja la existencia de diversos tipos de procesos (Borcard et al. 2011). Los correlogramas de Mantel consisten en calcular coeficientes de correlación de Mantel r_M (análogo al r de Pearson) entre la matriz de similitud florística y la matriz de distancias para poder describir el tipo de estructura espacial en la variable respuesta (es decir, correlación positiva o negativa) y hasta qué distancia se observa autocorrelación espacial significativa. La presencia de autocorrelación espacial invalida el supuesto de independencia entre las unidades de muestreo (Legendre 1993). Se realizaron correlogramas de Mantel en cada una de las 14 parcelas que disponen de datos de suelos. Se aplicó la corrección de Holm (1979) para comparaciones múltiples para determinar la significancia de las correlaciones. Luego, para sintetizar la información edáfica, se realizó un análisis de componentes principales (134 sub-parcelas \times 10 variables edáficas) con las variables estandarizadas. Para seleccionar ejes de ordenación interpretables se utilizó el método de la vara rota (*broken-stick*, Jackson 1993), el cual permite seleccionar ejes con autovalores significativos (es decir, *eigenvalues* mayores que los esperados por el azar, en el proceso de partición de la varianza).

Por último, en estas 14 parcelas se calculó la similitud florística entre sub-parcelas de una misma parcela con distancias de Bray-Curtis (Krebs, 1989):

$$\text{Similitud de Bray-Curtis} = 1 - (\sum(x_{ij} - x_{ik}) / \sum(x_{ij} + x_{ik}))$$

Donde, x_{ij} y x_{ik} es el número de individuos de la especie i en la sub-parcela j y en la sub-parcela k . La variación edáfica entre sub-parcelas de una misma parcela se calculó con distancias euclidianas utilizando los scores de los ejes significativos e interpretables del PCA realizado previamente con las variables edáficas. El recambio de especies a lo largo de los 500 m se relacionó con la distancia entre sub-parcelas, como una medida indirecta del proceso de dispersión (Condit et al. 2002), y con la variación edáfica para cuantificar la

importancia del ambiente en la determinación de la variación florística a escala local. Dada la estructura jerárquica de los datos (sub-parcelas dentro de parcelas), las relaciones entre la similitud florística y las variables explicativas dentro de cada parcela (distancia y variación edáfica) se analizaron con modelos lineales mixtos (Laird y Ware 1982), considerando las parcelas como un factor aleatorio. Los modelos mixtos permiten tener coeficientes fijos en la relación de interés (es decir, similitud florística vs. distancia y vs. variación edáfica) y coeficientes aleatorios que varían entre grupos (es decir, ordenadas y pendientes variables entre parcelas). De esta forma, la estimación de la proporción de varianza explicada a escala local (sub-parcelas) se separa de la varianza explicada por el efecto "parcela", esto es, el efecto biogeográfico o variación ambiental entre las parcelas, sujeta a factores ambientales que pueden ser relevantes a escalas más grandes (por ej. gradiente climático, topográfico y/o de historia de uso). Se ajustó un modelo lineal mixto con ordenada y pendiente aleatorias, según el factor parcela:

$$y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 * distancia_{ij} * parcela_j + \beta_2 * suelo_{ij} * parcela_j + b_{j1} + b_{j2} + b_{j3} + \varepsilon_{ij}$$

Donde, β_0 , β_1 y β_2 son los parámetros fijos de la relación entre similitud florística con distancia y variación edáfica dentro de cada parcela, b_{j1} , b_{j2} y b_{j3} son los parámetros aleatorios (varianza de la ordenada y las pendientes, respectivamente) y ε_{ij} es la varianza residual. El porcentaje de varianza explicada por el modelo mixto se estimó calculando el R^2 marginal y condicional (es decir, varianza explicada por los efectos fijos o aleatorios y por el modelo completo, respectivamente), siguiendo las indicaciones de Nakagawa y Schielzeth (2013). Para los análisis estadísticos se usó el programa R (R Development Core Team, 2013), empleando el paquete *vegan* para los análisis multivariados (Oksanen et al. 2012) y el paquete *nlme* para ajustar modelos lineales mixtos (Pinheiro et al. 2009).

2.3 Resultados

Variación florística a escala regional

A escala regional la composición de especies mostró un gradiente florístico corto entre la serranía de Tartagal (hacia el noreste) y las serranías de Orán-Ledesma (hacia el suroeste). El largo del gradiente en los tres primeros ejes del DCA fue de 2.46, 3.02 y 1.98, respectivamente, lo que evidencia que a escala regional no existe un cambio en la identidad de las especies, sino que las especies cambian sus abundancias relativas de forma lineal (aumentando o disminuyendo) a lo largo del gradiente ambiental.

El RDA mostró una correlación significativa ($P = 0.0002$) entre la composición de especies y todas las variables explicativas (ambientales y espaciales). Los tres primeros ejes canónicos del RDA realizado con las variables significativas (luego de la selección por pasos) explicaron 48% de la variación florística. El primer eje se correlacionó con la longitud y las variables climáticas (Tabla 2.1). A su vez, la longitud se correlacionó de manera inversa con la precipitación media anual ($r = -0.52$, $P < 0.02$) y de manera directa, aunque marginal, con la temperatura media anual ($r = 0.42$, $P < 0.06$), lo que indica la ocurrencia de un gradiente climático con mayor precipitación y menor temperatura hacia el NE (serranía de Tartagal), y con menor precipitación y mayor temperatura hacia el SO (serranías de Orán-Ledesma, Figuras 1.1 y 2.1). A pesar de esta correlación entre las variables explicativas los VIF fueron menores a 3 (Tabla 2.1), lo cual indica una baja multicolinealidad entre las variables explicativas. Como se señaló anteriormente, a lo largo del gradiente NE-SO hay un cambio en las abundancias relativas de las especies, de manera que en las parcelas ubicadas en la serranía de Tartagal (parte positiva del eje 1), aparecen *Diatenopteryx sorbifolia*, *Chrysophyllum gonocarpum* y *Cordia americana* entre los principales componentes del dosel (densidad promedio de 33, 23 y 28 ind/ha, respectivamente), con menor abundancia en el resto de las parcelas (densidad promedio de 5, 2 y 6 ind/ha, respectivamente). Por otro lado, en las parcelas ubicadas en las serranías de Orán-Ledesma (parte negativa del eje 1), *Phyllostylon rhamnoides*, *Calycophyllum multiflorum* y *Astronium urundeuva* figuran entre los árboles dominantes del dosel (densidad promedio de 61, 26 y 22 ind/ha, respectivamente), con menores densidades en la serranía de Tartagal (densidad promedio de 8, 13 y 8 ind/ha, respectivamente).

El segundo eje canónico se correlacionó con la pendiente y con los años desde la última extracción forestal. Estas variables muestran una correlación marginal entre sí ($r = 0.38$, $P < 0.10$) y su adición al modelo no provoca un aumento de los VIF (Tabla 2.1). Las parcelas

en áreas planas, generalmente con uso más reciente (5-10 años desde su último aprovechamiento forestal), se ubicaron en la parte positiva del eje 2 (Figura 2.1), mientras que las parcelas en laderas, generalmente con más de 20 años sin aprovechamiento forestal, se ubicaron en la parte negativa del eje 2. La precipitación media anual también se asoció al eje 2 (Tabla 2.1), lo que sugiere un gradiente de humedad sobre las serranías de Orán-Ledesma que disminuye hacia el sur. La precipitación media anual ronda los 1,150 mm en las parcelas ubicadas hacia el norte de estas serranías (CC, AG, Te, VM y Ta, en la parte negativa del eje 2), mientras que en las parcelas ubicadas en el sur de estas serranías la precipitación anual ronda los 850 mm (AB, LQ, Yu, Sau, SM y Ai, en la parte positiva del eje 2). Por último, la latitud y el área basal de tocones no entraron al modelo en el proceso de selección por pasos; latitud por presentar multicolinealidad ($VIF = 80.2$) y área basal de tocones por no tener un aporte significativo a la explicación del modelo ($P = 0.13$).

El RDA con las variables explicativas significativas (longitud, PMA, TMA, pendiente y años sin uso forestal) explicó 53.7% de la variación en el gradiente florístico a escala regional. Las variables ambientales exclusivamente ($A|D$) explicaron 25.3% de la variación florística y la ubicación geográfica exclusivamente ($D|A$) explicó 9.3%. El resto (19.1%) es variación florística explicada por la variación ambiental espacialmente estructurada ($A \cap D$). El porcentaje de variación florística explicada por $A \cap D$ concuerda con las correlaciones señaladas más arriba entre la longitud y las variables climáticas debidas a la autocorrelación espacial en sentido estricto; es decir, parcelas cercanas son más similares climáticamente entre sí que parcelas alejadas.

Tabla 2.1. Resultados del análisis de redundancia para las 20 parcelas permanentes con las variables ambientales y espaciales significativas después de realizar el procedimiento de selección por pasos. Se detallan las correlaciones entre las variables ambientales y los ejes canónicos (Correlaciones Inter-set) y las correlaciones entre las variables explicativas (mitad inferior: *r de Spearman*; mitad superior: valores *P*). VIF = Factor de inflación, PMA = Precipitación media anual, TMA = Temperatura media anual.

	RDA 1	RDA 2	RDA 3	VIF	Correlaciones entre variables explicativas				
Autovalores	22.9	8.1	4						
Varianza explicada (%)	31.5	11.1	5.5						
Varianza acumulada (%)	31.5	42.6	48.1						
Correlaciones Inter-set					Longitud	PMA	TMA	Pendiente	Años
Longitud	-0.90	0.19	-0.01	2.1		0.02	0.06	0.85	0.22
PMA	0.61	-0.58	0.28	1.9	-0.52		0.03	0.15	0.90
TMA	-0.53	0.27	0.62	1.5	0.42	-0.49		0.18	0.56
Pendiente	-0.20	-0.77	-0.22	1.3	0.04	0.33	-0.31		0.10
Años	-0.40	-0.49	-0.35	1.3	0.22	-0.03	-0.14	0.38	

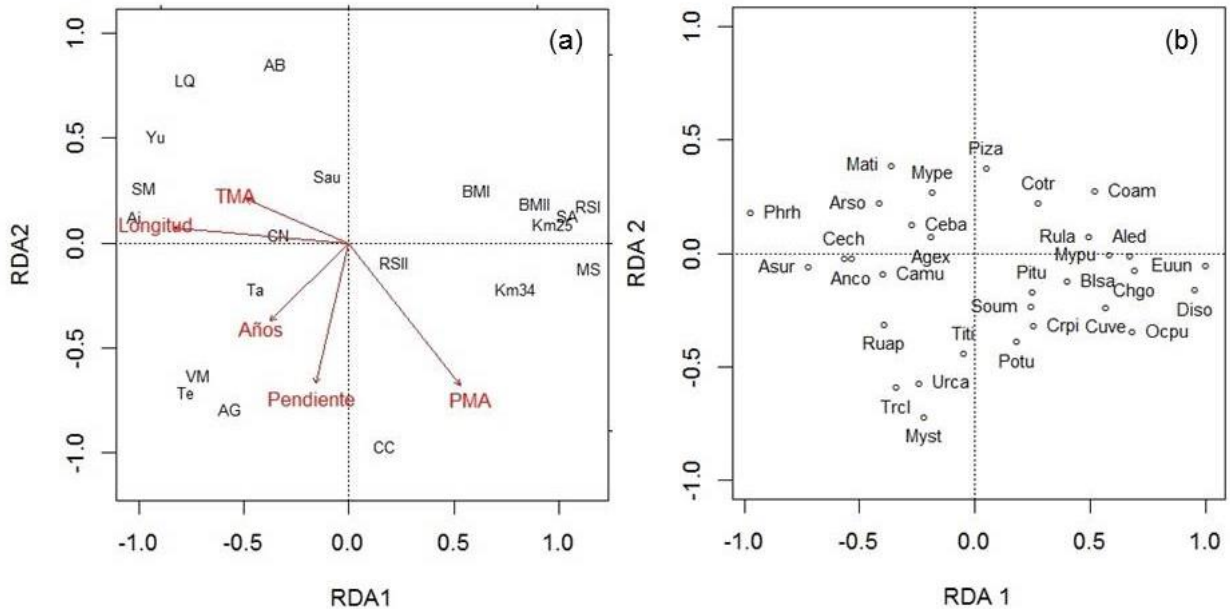


Figura 2.1. (a) Biplot de las 20 parcelas permanentes y las variables explicativas significativas, y (b) las especies representativas de los extremos del gradiente florístico. PMA = Precipitación media anual, TMA = Temperatura media anual. Los códigos de las parcelas se corresponden con los de la Tabla 1.1. Código de las especies: *Phyllostylon rhamnoides* = Phrh, *Astronium urundeuva* = Asur, *Aralia soratensis* = Arso, *Anadenanthera colubrina* = Anco, *Ceiba chodatii* = Cech, *Maclura tinctoria* = Mati, *Cedrela balansae* = Ceba, *Agonandra excelsa* = Agex, *Calycophyllum multiflorum* = Camu, *Ruprechtia apetala* = Ruap, *Trichilia clausenii* = Trcl, *Urera caracasana* = Urca, *Pisonia zapallo* = Piza, *Myroxylon peruiferum* = Mype, *Tipuana tipu* = Titi, *Myriocarpa stipitata* = Myst, *Solanum umbellatum* = Soum, *Pogonopus tubulosus* = Potu, *Cordia trichotoma* = Cotr, *Piper tucumanum* = Pitu, *Ruprechtia laxiflora* = Rula, *Blepharocalyx salicifolius* = Blsa, *Croton piluliferus* = Crpi, *Cordia americana* = Coam, *Allophylus edulis* = Aled, *Myrcianthes pungens* = Mypu, *Chrysophyllum gonocarpum* = Chgo, *Cupania vernalis* = Cuve, *Ocotea puberula* = Ocpu, *Eugenia uniflora* = Euun, *Diatenopteryx sorbifolia* = Diso. La nomenclatura botánica sigue a The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>). Revisado en noviembre de 2013.

Variación florística a escala local

El número promedio de árboles en las sub-parcelas de 20 m x 20 m fue 19 (rango: 6-48 árboles por sub-parcela) y la riqueza promedio fue de 10 especies (rango: 4-18 especies por sub-parcela). En general, los correlogramas de Mantel no mostraron la presencia de una estructura espacial en las distintas clases de distancia dentro de las 14 parcelas (Tabla 2.2). Sólo cinco de las 14 parcelas analizadas mostraron evidencia de correlación espacial positiva en la primera clase de distancia (20 m), es decir, solamente dentro de distancias muy cortas fueron florísticamente más parecidas que lo esperado por el azar. Las demás parcelas mostraron coeficientes de correlación no significativos, excepto la parcela AB que presentó correlación espacial negativa significativa en la segunda clase de distancia, es decir, sub-parcelas separadas por 40 m fueron más disimiles florísticamente que lo esperado por el azar. Finalmente, en dos parcelas se encontró correlación espacial significativa entre sub-parcelas separadas por 80 m, positiva en una parcela (Te) y negativa en la otra (BMII). No se encontró correlación espacial entre la composición de sub-parcelas separadas por 100 m o más.

Tabla 2.2. Correlaciones de Mantel para cada clase de distancia a lo largo de los 500 m en las 14 parcelas analizadas a escala local. En negrita se señalan las correlaciones espaciales significativas ($P < 0.05$) después de realizar la corrección de Holm (1979) para comparaciones múltiples.

Parcela	Distancia entre sub-parcelas (m)									
	20	40	80	130	180	230	280	330	380	420
AG	0.52	0.18	0.07	-0.14	-0.19	-0.17	0.02	-0.03	-0.22	-0.16
AB	0.07	-0.20	0.05	-0.10	-0.14	-0.07	0.05	0.28	0.04	0.19
Ai	-0.01	0.17	-0.25	0.10	0.22	0.03	-0.24	0.18	-0.03	-0.29
BMII	0.26	0.01	-0.25	-0.15	0.06	0.02	0.03	0.11	-0.04	0.08
CN	0.24	0.02	0.03	-0.04	0.11	-0.06	-0.20	-0.01	-0.08	-0.11
km25	0.20	0.26	0.20	-0.21	0.01	-0.10	-0.02	-0.22	-0.11	-0.17
km34	-0.17	0.18	-0.03	0.03	-0.08	-0.05	-0.04	-0.07	0.22	0.20

Parcela	Distancia entre sub-parcelas (m)									
	20	40	80	130	180	230	280	330	380	420
MS	0.29	0.24	0.06	0.10	-0.18	-0.13	-0.22	-0.17	-0.08	0.04
RSI	0.10	0.07	-0.18	-0.02	-0.01	-0.11	0.13	0.22	-0.11	-0.06
RSII	0.12	0.01	-0.13	-0.04	0.01	0.13	-0.01	0.10	-0.24	0.01
SA	-0.04	0.04	0.07	0.17	-0.05	0.04	-0.10	0.05	-0.04	-0.41
SM	0.14	0.23	-0.03	-0.13	-0.16	0.03	0.20	-0.03	-0.15	-0.19
Te	0.34	0.08	0.30	0.06	-0.11	-0.21	-0.24	-0.19	-0.18	-0.08
Yu	-0.01	0.28	0.04	-0.03	0.07	-0.10	-0.13	-0.04	-0.01	-0.15

El ordenamiento de las 134 sub-parcelas según las 10 variables edáficas mostró que sólo los dos primeros ejes del PCA fueron significativos y explicaron 68% de la varianza total de los datos de suelo. El eje 1 (43% de varianza explicada) se asoció principalmente a los nutrientes (materia orgánica, C, N), lo que refleja un gradiente de fertilidad del suelo. El eje 2 (25% de la varianza explicada) se asoció principalmente a las características físicas del suelo como la textura (contenido de arena, limo y arcilla), lo que refleja un gradiente de textura y, consecuentemente, capacidad de retención de humedad, desde suelos arenosos hasta arcillo-limosos (Tabla 2.3). Para relacionar los suelos con la composición florística dentro de las parcelas se usaron estos dos ejes que sintetizan la variación en disponibilidad de nutrientes (PCA 1) y la variación en textura del suelo (o capacidad de retención de humedad, PCA 2) a lo largo de los 500 m de cada parcela.

Tabla 2.3. Porcentaje de varianza explicada y autovalores de las 10 variables de suelo en los dos componentes principales significativos del PCA con las 134 sub-parcelas.

	PCA 1	PCA 2
Varianza explicada (%)	43.3	24.7
Arena (%)	-0.25	0.53
Limo (%)	0.21	-0.50
Arcilla (%)	0.24	-0.44

	PCA 1	PCA 2
Capacidad hídrica de saturación (%)	0.36	-0.11
pH	0.16	0.28
Salinidad (mmhos cm ⁻¹)	0.30	0.26
Carbono (%)	0.44	0.21
Materia orgánica (%)	0.44	0.20
Nitrógeno (%)	0.42	0.18
Fósforo (p.p.m.)	0.00	0.00

La similitud florística mostró una tendencia a disminuir con la distancia entre sub-parcelas y con la variación en textura (PCA 2), y esta relación fue variable entre parcelas. El modelo mixto explicó 35.2% de la variación florística en las 14 parcelas analizadas (Tabla 2.4), donde 8.1% es varianza explicada por los efectos fijos (es decir, varianza explicada dentro de las parcelas debido a diferencias ambientales que ocurren a escala local) y 27.1% es varianza explicada por los efectos aleatorios (es decir, varianza explicada entre parcelas debido a diferencias ambientales que ocurren a escalas regional o de paisaje). Mediante análisis de correlaciones se evaluaron las asociaciones entre la similitud florística promedio de las parcelas (es decir, ordenadas al origen para cada parcela en el modelo jerárquico) y las características ambientales que presentan las mismas (es decir, climáticas, topográficas y de historia de uso). No se encontraron correlaciones significativas con las características climáticas (con precipitación media anual: $r = -0.33$, $P = 0.15$; con temperatura media anual: $r = -0.11$, $P = 0.64$) ni con la historia de uso del bosque (con años sin aprovechamiento forestal: $r = -0.34$, $P = 0.15$; con área basal de tocones: $r = 0.17$, $P = 0.47$). Sin embargo, la similitud florística se asoció negativamente con la pendiente topográfica de las parcelas ($r = -0.58$, $P < 0.01$). Las parcelas establecidas en áreas de montaña tienden a presentar menor similitud florística (es decir, menor ordenada al origen) y mayor tasa de recambio de especies a lo largo de los 500 m (es decir, mayor pendiente de la curva), principalmente en el factor distancia ($P = 0.0425$, Figura 2.2a). El efecto de la variación edáfica dentro de las parcelas fue marginal para la variación en textura ($P = 0.0622$; Figura 2.2b) y no significativo para la variación en disponibilidad de nutrientes ($P = 0.56$).

Tabla 2.4. Resumen del modelo lineal mixto ajustado a la similitud florística en función de la distancia y de la variación en la textura del suelo, con ordenadas y pendientes variables según el factor “parcela”. SD = desviación estándar, VE = varianza explicada.

Efectos aleatorios	Estimación	SD	<i>P</i>	VE (%)
Ordenada (b_{j1})		0.0515		27.1
Pendiente para distancia (b_{j2})		0.0003		0.2
Pendiente para variación textura (b_{j3})		0.0152		7.9
Residuos (ε_{ij})		0.1232		64.8

Efectos fijos				
Ordenada (β_0)	0.3863	0.0170	0.0000	
Pendiente para distancia (β_1)	-0.0002	0.0001	0.0425	
Pendiente para variación textura (β_2)	-0.0145	0.0080	0.0622	

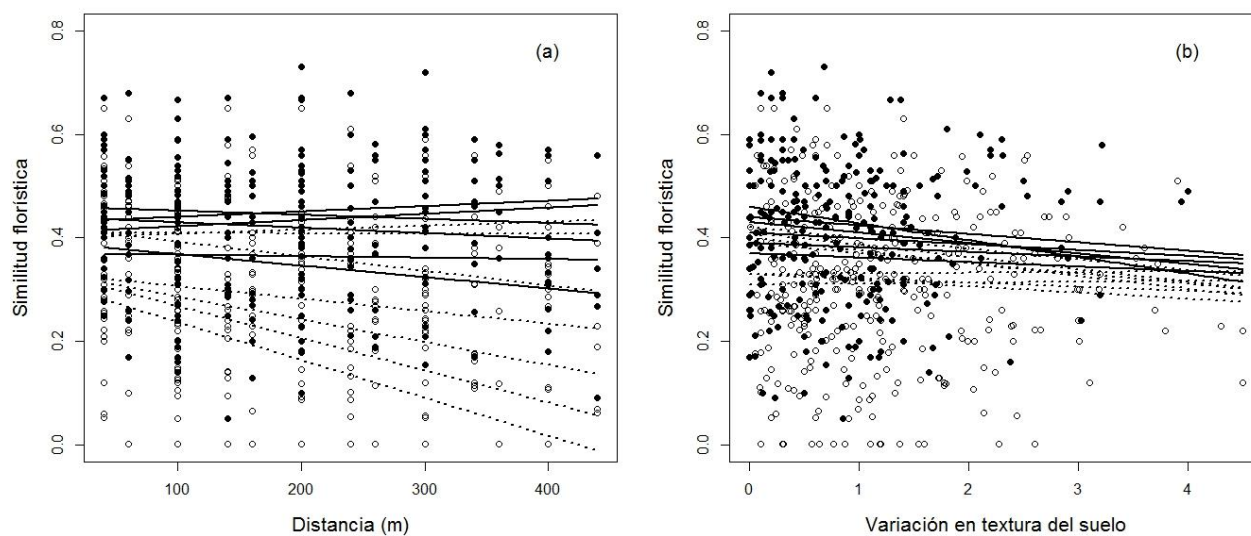


Figura 2.2. Similitud florística en función de la distancia y de la variación en textura del suelo: (a) curvas de regresión del modelo mixto entre similitud florística y distancia para

cada parcela, y (b) curvas de regresión del modelo mixto entre similitud florística y variación en textura del suelo para cada parcela. Parcelas planas = círculos negros, líneas continuas. Parcelas en ladera = círculos blancos, líneas punteadas.

2.4 Discusión

En el análisis de la variación espacial de la diversidad de las comunidades ecológicas es reconocido el efecto que tiene la escala espacial sobre la importancia relativa de las variables explicativas (Ashton 2003, Ricklefs 2004). La estructuración de la diversidad regional resulta de la interacción de procesos biológicos locales, de la heterogeneidad ambiental subyacente y de la dispersión de las especies entre las comunidades locales, que actúan sobre la base de una biota determinada por factores biogeográficos e históricos (Ricklefs 1987, Ricklefs y Schluter 1993). Este estudio en la Selva Pedemontana del noroeste de Argentina mostró que la heterogeneidad ambiental dada por factores que actúan a diferentes escalas y la distancia entre sitios de muestreo influyen sobre la diversidad y la distribución de las especies de árboles y que la importancia relativa de estos factores cambia según la escala espacial analizada.

Efectos de la heterogeneidad ambiental sobre el recambio de especies

El recambio de especies está determinado por factores que actúan a diferentes escalas (Huston 1999, Condit et al. 2002, Sarr et al. 2005). Esta jerarquía en los factores que controlan la distribución de especies se conoce como el modelo de control de múltiples escalas (Ricklefs 2004). Según este modelo, los factores que actúan a una escala regional tienen mayor influencia en el análisis de los patrones florísticos globales o regionales, mientras que, factores que actúan a escala de paisaje o local son secundarios o imperceptibles a esta escala, y se vuelven relevantes a medida que el análisis se realiza a escalas menores (Ricklefs 1987). En este estudio se encontró que la diversidad y distribución de especies en la SP está influenciada en primer lugar por el gradiente climático regional, en segundo lugar por factores que operan a escala intermedia o de

paisaje (variación topográfica e historia de uso forestal) y en tercer lugar, en grado menor, por la variación edáfica que interactúa con la topografía local.

La variación en la precipitación anual y en la temperatura media anual que ocurre en la SP genera un gradiente climático entre los dos principales cordones montañosos sobre los que se desarrollan estos bosques en la cuenca del río Bermejo; es decir, menor temperatura y mayor precipitación en el sector noreste (serranía de Tartagal) y mayor temperatura y menor precipitación en el sector suroeste (serranías de Orán-Ledesma). Este gradiente climático afecta directamente la abundancia relativa de las especies en los bosques pedemontanos. Como se mostró en este estudio, la composición de especies en los bosques entre la serranía de Tartagal y las serranías de Orán-Ledesma no cambia drásticamente, sino que algunas especies que son abundantes en una serranía aparecen en baja densidad de individuos por hectárea en la otra, y viceversa. El control primario de los factores regionales sobre los factores locales ha sido documentado en numerosos estudios sobre la distribución de especies, aunque la identificación de los factores relevantes puede diferir según las comunidades analizadas; por ejemplo clima y sustrato geológico (Ohmann y Spies 1998, Pyke et al. 2001), clima (Oliveira-Filho y Fontes 2000), sustrato geológico y dispersión (Lobo et al. 2001), procesos históricos y dispersión (Svenning y Skov 2005, Svenning et al. 2006).

La heterogeneidad topográfica, reflejada en heterogeneidad de hábitats, ha sido propuesta desde hace tiempo como uno de principales factores determinantes de la riqueza de especies (Pianka 1966, Currie 1991). Sin embargo, la detección de su influencia en escalas regionales, de paisaje o locales no ha sido del todo clara, incluso en estudios que han considerado una enorme variación en condiciones topográficas. Por ejemplo, González-Espinosa et al. (2004) no detectaron significancia estadística ($P = 0.090$) para la heterogeneidad topográfica (varianza en altitud) en un modelo de regresión en el que variables asociadas al clima (gradiente regional) y a la fertilidad/calidad del suelo (escala de paisaje o local) explicaron la mayor proporción de la variación en riqueza de especies de árboles en una región megadiversa como Chiapas, en el sur de México. La variación topográfica no fue un factor determinante del recambio de especies a escala regional en bosques tropicales de montaña en el oeste de India (Davidar et al. 2007). Sin embargo, la diferenciación espacial del nicho según la posición topográfica de las especies (es decir,

crestas, laderas, quebradas o valles) ha sido documentada en bosques tropicales (Vormisto et al. 2000, Valencia et al. 2004) y templados (Thiers y Gerding 2007, Gautreau y Lezama 2009) como un factor relevante a escala local y de paisaje. La heterogeneidad topográfica genera variación en las características físicas y químicas del suelo afectando directamente el drenaje (Zinko et al. 2005) y la disponibilidad de los nutrientes (John et al. 2007, Thiers y Gerding 2007).

En este estudio la topografía mostró tener un efecto independiente de la escala espacial porque mostró su influencia sobre la variación florística analizada a escalas regional y local. Por un lado, en el análisis a escala regional se diferencian las parcelas establecidas en tierras planas de las parcelas establecidas en áreas de montaña, tal como lo indicó el segundo eje canónico del RDA. La variación topográfica a escala de paisaje aumenta la diversidad beta en bosques tropicales (Clark et al. 1999) y templados (Gilbert y Lechowicz 2004). Al analizar las serranías separadamente, para sacar el efecto regional del clima, se encontró que la abundancia de algunas especies es variable entre sitios de SP planos y en ladera. Por ejemplo, en las serranías de Orán-Ledesma, *Anadenanthera colubrina*, *Phyllosthyllon rhamnoides* y *Cedrela balansae* son más abundantes en parcelas planas y *Trichilia claussenii*, *Myriocarpa stipitata* y *Urera caracasana* son más abundantes en parcelas en ladera. Por otro lado, cuando se analiza la variación florística dentro de una hectárea de SP (escala local), las parcelas en áreas planas comparten un mayor número de especies a lo largo de los 500 m, mientras que, las parcelas establecidas en áreas de montaña presentaron lo contrario; es decir, menor similitud florística promedio y mayor tasa de recambio de especies a lo largo de los 500 m. La heterogeneidad topográfica local puede contribuir a generar gradientes edáficos más acentuados y aumentar la proporción de especies con preferencia de hábitat (Valencia et al. 2004, John et al. 2007). En este estudio se encontró que la heterogeneidad topográfica aumenta el recambio de especies (es decir, la diversidad beta) a una escala intermedia, entre las escalas regional (gradiente climático) y local (variación edáfica).

La historia de uso del bosque también contribuyó en la explicación de los patrones florísticos a escala regional. Uno de los principales usos de los bosques pedemontanos que no han sido transformados a áreas agrícolas es el aprovechamiento selectivo de especies maderables (Brown et al. 2001). La importancia forestal de la SP radica en la presencia de

una decena de especies de alto a medio valor forestal, por ej. *Cedrela balansae*, *Myroxylon peruiferum*, *Anadenanthera colubrina*, *Astronium urundeuva*, *Handroanthus impetuginosus*, entre las más importantes (Brown 1995). La correlación que se encontró en este estudio entre los años sin uso forestal y la pendiente topográfica (aunque no es significativa estadísticamente) puede reflejar la menor presión de uso del bosque en las áreas de montaña, donde se requiere de mayor infraestructura para desarrollar los aprovechamientos forestales selectivos (Brown y Malizia 2004). La extracción selectiva de especies maderables modifica las condiciones ambientales dentro del bosque que pueden generar cambios en la composición local de especies (Fredericksen y Mostacedo 2000, Peltzer et al. 2000) y cambios en la regeneración de las especies leñosas (Chapman y Chapman 1997, Pinard et al. 2000).

Por último, en este estudio se encontró que la variación edáfica local explicó marginalmente 8% del recambio de especies dentro de 1 hectárea de bosque. Algunos estudios que analizan la variación florística local han reportado bajos porcentajes de varianza explicada por factores edáficos (<7%, Karts et al. 2005, Silva et al. 2011). En este trabajo sólo se analizaron los gradientes locales de textura y disponibilidad de nutrientes del suelo; sin embargo, otros factores como la exposición o la disponibilidad de luz, podrían aumentar el porcentaje de variación florística explicada localmente. A lo largo de 500 m de una parcela topográficamente heterogénea se puede cambiar de una ladera a un valle o a una cresta, lo que genera cambios en la humedad del ambiente (y del suelo) y cambios en la estructura del dosel que provocan una mayor o menor entrada de luz hasta el piso del bosque. La diferenciación espacial del nicho según la posición topográfica o según la disponibilidad de luz, ha sido documentada para numerosas especies de árboles en bosques tropicales (Svenning 2000, Webb y Peart 2000, Valencia et al. 2004).

Influencia de la distancia geográfica sobre la estructura de las comunidades

Las comunidades están espacialmente estructuradas a diferentes escalas y la identificación de estas estructuras manifiesta la presencia de diversos factores o procesos que las generan, por ejemplo, gradientes ambientales, interacciones entre individuos y especies, procesos aleatorios (Huston 1999, Ricklefs 2004, Borcard et al. 2011). En este

trabajo, no se encontró correlación espacial significativa en la composición florística dentro de las parcelas (unas pocas excepciones se indican con los correlogramas de Mantel) (Tabla 2.2). En general, se encontró que dos sub-parcelas contiguas (sus respectivos bordes separados por tan sólo 20 m) son variables en su composición florística y pueden compartir desde 67% de las especies hasta sólo 5%. Sin embargo, esta brecha disminuye cuando se trata de parcelas en terrenos planos, donde dos sub-parcelas a 20 m de distancia pueden compartir entre 25 y 67% de sus especies. El porcentaje de varianza explicada por la distancia dentro de las parcelas (0.2%) indica que no habría limitaciones en la dispersión de las especies de árboles a escala local en estos bosques. En la SP casi 80% de las especies de árboles tiene dispersión de sus frutos o semillas por viento; los individuos fructifican en la época seca, cuando ocurren los vientos más fuertes, que junto con la ausencia de follaje facilitan la dispersión de semillas. Vázquez y Givnish (1998) argumentan que estas condiciones favorecen la dispersión a varios kilómetros de sus parentales en los bosques más estacionales o secos.

Estudios biogeográficos recientes sugieren que la SP es un fragmento remanente de una gran extensión de bosques estacionales que caracterizó al centro-sur del continente sudamericano durante el clima seco del último máximo glacial (formando el “arco del Pleistoceno”, según Prado y Gibbs 1993). La SP estaría más emparentada con bosques caducifolios como la Caatinga del noreste de Brasil y la Mata Atlántica del sur de Brasil y Paraguay y noreste de Argentina, que con los pisos altitudinales superiores de las selvas subtropicales de montaña, es decir, la selva y el bosque montano (Prado y Gibbs 1993, Werneck et al. 2011). Contrariamente al efecto nulo de la dispersión como mecanismo estructurador de las comunidades locales dentro de las parcelas, alrededor de 10% de la variación florística regional es explicado exclusivamente por la distancia geográfica, como lo indicó el RDA parcial. La disposición segregada de los cordones montañosos (es decir, la serranía de Tartagal hacia el NE, y las serranías de Orán-Ledesma hacia el SO) podría afectar a la dispersión de algunas especies. Pocas especies presentes en las serranías de Orán-Ledesma y ausentes en la de Tartagal no son dispersadas por viento. *Myriocarpa stipitata*, *Nectandra pichurin*, *Inga saltensis* y *Muntingia calabura* son exclusivas de las serranías de Orán-Ledesma y son especies con frutos carnosos, probablemente dispersadas por animales. La serranía de Tartagal no supera los 1,200 m de altitud y presenta parches

reducidos de selva montana en sus partes más elevadas. El origen biogeográfico de la SP podría explicar por qué estas especies con frutos carnosos y más emparentadas con la selva montana no se encuentran en la serranía de Tartagal. La limitación en la dispersión puede ser un factor relevante a escala biogeográfica donde la dispersión a grandes distancias (por ej. >100 km) puede ser crítica para algunas especies (Gilbert y Lechowicz 2004).

La escala espacial y factores que explican la estructura de las comunidades

En este estudio se logró analizar la variación florística a escalas regional y local con diferentes métodos estadísticos (RDA parcial y modelos lineales mixtos, respectivamente). A escala local, debido a las características del análisis, se obtiene un porcentaje de varianza explicada por el efecto “parcela”, que no es estrictamente variación ambiental espacialmente estructurada (es decir, $D \cap A$ como en el RDA), sino variación ambiental dada a una escala mayor que la local (en este caso, variación topográfica a escala de paisaje). En un estudio realizado por Karst et al. (2005), quienes analizaron simultáneamente diferentes escalas espaciales, encontraron que a medida que disminuye la escala del análisis (es decir, de escala intermedia o de paisaje a escala local) aumenta el porcentaje de varianza no explicada y disminuye la varianza explicada por el ambiente. Estos autores analizaron la variación florística de pteridofitas en dos escalas espaciales simultáneamente y explicaron 54 y 37% de varianza a escala de paisaje y local, respectivamente, y el suelo explicó sólo 7% de la variación florística local. Pese a las diferencias metodológicas con el presente trabajo (por ej. diferentes comunidades de especies, distintos métodos de análisis), los porcentajes de variación explicada fueron similares. La variación florística explicada en las comunidades de árboles de la SP fue de 53 y 35% a escalas regional y local, respectivamente, y 8% de varianza explicada por el suelo a escala local.

Con base en la revisión de los antecedentes, propongo que este estudio es uno de los primeros en que a partir de datos florísticos y de suelos con un alto nivel de resolución local, obtenidos con un mismo protocolo en parcelas grandes (1 ha) ubicadas a lo largo de una extensa región ($\sim 10,000 \text{ km}^2$), es posible analizar el efecto jerárquico de los factores determinantes de la diversidad y distribución de especies de árboles a diferentes escalas espaciales. La distribución de árboles en la SP en la cuenca del río Bermejo está

influenciada por la heterogeneidad ambiental a escala regional, de paisaje y local, y los factores que actúan en cada escala espacial son: clima, topografía e historia de uso y textura del suelo, respectivamente. La distancia geográfica explicó los patrones florísticos sólo a escala regional donde la dispersión de semillas puede ser limitante en especies con dispersión mediada por animales. Dentro de las parcelas de 1 hectárea, no se encontró evidencia de procesos neutrales relacionados con limitaciones en la dispersión de las especies entre las comunidades locales. Aspectos biológicos como la preferencia de hábitat (Phillips et al. 2003, Valencia et al. 2004, John et al. 2007) y la diferenciación funcional de las especies (por ej. especies que regeneran en claros del bosque; Webb y Pearts 2000, Svenning 2000) pueden ser mecanismos que contribuyan a explicar la coexistencia de especies de las comunidades de árboles a escala local en la SP del noroeste de Argentina.

2.5 Literatura citada

- Ashton, P. 2003. Floristic zonation of tree communities on wet tropical mountains revisited. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 87-104.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293, 2413-2416.
- Bianchi, A. R., Yáñez, C. E. y Acuña, L. R. 2005. Base de datos mensuales de precipitaciones del Noroeste Argentino. INTA, Salta.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory: a multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *Journal of Biogeography* 14, 405-422.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Borcard, D., Gillet, F., y Legendre, P. 2011. *Numerical ecology with R*. Springer, New York.
- Brown, A. D. 1995. Fitogeografía y conservación de las selvas de montaña del noroeste de Argentina. En: Churchill, S. et al. (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, pp. 663-672.

- Brown, A. D., Grau, H. R., Malizia, L. R. y Grau, A. 2001. Argentina. En: Kappelle, M. and Brown, A. D. (eds.), *Bosques nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica, pp. 623-659.
- Brown, A. D. y Malizia, L. R. 2004. Las Selvas Pedemontanas de las Yungas: En el umbral de la extinción. *Ciencia Hoy* 14, 52-63.
- Chapman, C. A. y Chapman, L. J., 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forest of Kibale National Park, Uganda. *Biotropica* 29, 396-412.
- Chave, J. Muller-Landau, H. C. y Levin, S. A. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159, 1-23.
- Clark, D., Palmer, M. y Clark, D. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distribution of tropical rain forest trees. *Ecology* 80, 2662-2675.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh Jr., E. G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R. B., Núñez, Vargas, P., Aguilar, S., Valencia, R., Villa, G., Muller-Landau, H. C., Losos, E. y Hubbell, S. P. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295, 666-669.
- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137, 27-49.
- Davidar, P., Rajagopal, B., Mohandass, D., Puyravaud, J. P., Condit, R., Wright, S. J. y Leigh Jr., E. G. 2007. The effects of climatic gradients, topographic variation and species traits on beta diversity of rain forest trees. *Global Ecology & Biogeography* 16, 510-518.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 431-451.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38, 209-221.
- Fischer, A. G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14, 64-81.
- Fredericksen, T. S. y Mostacedo, B. 2000. Regeneration of timber species following selective logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131, 47-55.
- Gautreau, P. y Lezama, F. 2009. Clasificación florística de los bosques y arbustales de las sierras del Uruguay. *Ecología Austral* 19, 81-92.

- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75, 1-34.
- Gilbert, B. y Lechowicz, M. J. 2004. Neutrality, niche and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101, 7651-7656.
- González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J. M., Ramírez-Marcial, N., Huston, M. A. y Golicher, D. 2004. Tree diversity in the northern neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography* 27, 741-756.
- Grubb, P. J. y Whitmore, T. C. 1966. A comparison of montane and low-land rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forest. *Journal of Ecology* 54, 303-333.
- Hill, M. O. y Gauch Jr., H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.
- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6, 65-70.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, S. J., Wright, S. J. y Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 554-557.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Huston, M. A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86, 393-401.
- Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74, 2204-2214.
- John, R., Dalling, J. W., Harms, K. E., Yavitt, J. B., Stallard, R. F., Mirabello, M., Hubbell, S. P., Valencia, R., Navarrete, H., Vallejo, M. y Foster, R. B. 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104, 864-869.

- Karst, J., Gilbert, B. y Lechowicz, M. J. 2005. Ferns community assembly: the role of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology* 86, 2473-2486.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper y Row Publishers, New York.
- Laird, N. M. y Ware, J. H. 1982. Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics* 38, 963-974.
- Laurence, S. G. W., Laurence, W. F., Andrade, A., Fearnside, P. M., Harms, K. E., Vicentini, A. y Luizão, R. C. C. 2010. Influence of soils and topography on Amazonian tree diversity: a landscape-scale study. *Journal of Vegetation Science* 21, 96-106.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673.
- Lepš, S. y Šmilauer, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lobo, J., Castro, I. & Moreno, J. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 233-253.
- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373-387.
- Mostacedo, B., Pereira, M. y Fredericksen, T. S. 2001. Dispersión de semillas anemócoras y autócoras durante la época seca en áreas con aprovechamiento forestal en un bosque seco tropical. *Ecología en Bolivia* 36, 3-16.
- Nakagawa, S. y Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 133-142.
- O'Brien, E. M. 1998. Water-energy dynamics, climate and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25, 379-398.
- Oden, N. L. y Sokal, R. R. 1986. Directional autocorrelation: An extension of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Biology* 35, 604-617.
- Ohmann, J. L. y Spies, T. A. 1998. Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forest. *Ecological Monographs* 68, 151-182.

- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. y Wagner, H. 2012. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-5.
- Oliveira-Filho, A. y Fontes, M. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32, 793-810.
- Palma, A. 2010. ¿Nicho, teoría neutral, o una alternativa emergente? *Ecología Austral* 20, 63-69.
- Peltzer, D. P., Bast, M. L., Wilson, S. D. y Gerry, A. K. 2000. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *Forest Ecology and Management* 127, 191-203.
- Phillips, O. L., Núñez Vargas, P., Chuspe Zans, M. E., Galiano Sánchez, W., Yli-Halla, M. y Rose, S. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91, 757-775.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradient in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100, 33-46.
- Pinard, M. A., Barker, M. G. y Tay, J. 2000. Soil disturbance and post-logging forest recovery on bulldozer paths in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 130, 213-225.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y R Development Core Team. 2009. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-106.
- Prado, D. E. y Gibbs, P. E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 902-927.
- Pyke, C., Condit, R., Aguilar, S. y Lao, S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* 12, 553-566.
- R Development Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. y Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in montane rain forest in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 154, 311-326.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171.

- Ricklefs, R. E. y Schluter, D. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, London, UK.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1-15.
- Sarr, D. A., Hibbs, D. E. y Huston, M. A. 2005. A hierarchical perspective of plant diversity. *The Quarterly Review of Biology* 80, 187-212.
- Shmida, A. y Wilson, M. V. 1985. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12, 1-20.
- Silva, J. S. B., Montoya, A. J. D., López, D. C. y Hurtado, F. H. M. 2011. Variación florística de especies arbóreas a escala local en un bosque de tierra firme en la Amazonia colombiana. *Acta Amazonica* 40, 179-188.
- Silvertown, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 605-611.
- Svenning, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32, 252-261.
- Svenning, J. C. & Skov, F. 2005. The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography* 32, 1019-1033.
- Svenning, J. C., Engelbrecht, B. M. J., Kinner, D. A., Kursar, T. A., Stallard, R. F. y Wright, S. J. 2006. The relative roles of environment, history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22, 575-586.
- Táalamo, A. y Caziani, S. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184, 79-92.
- Thiers, O. y Gerding, V. 2007. Variabilidad topográfica y edáfica en bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en el suroeste de Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80, 201-211.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. y Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environmental and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299, 241-244.

- Valencia, R., Foster, R. B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J. C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. y Balsvek, H. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92, 214-229.
- Vázquez, G. A. y Givnish, T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86, 999-1020.
- Veetas, O. R. 1997. The effects of canopy disturbance on species richness in a central Himalayan oak. *Plant Ecology* 132, 29-38.
- Vormisto, J., Phillips, O. L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H. y Vásquez, R. 2000. A comparison of fine-scale distribution patterns of four plant groups in a Amazonian rainforest. *Ecography* 23, 349-359.
- Webb, C. O. y Peart, D. R. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88, 464-478.
- Werneck, F. P., Costa, G. C., Coll, G. R., Prado, D. E. y Sites Jr., J. W. 2011. Revisiting the historical distribution of seasonally dry tropical forest: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology & Biogeography* 20, 272-288.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279-338.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. y Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28, 453-470.
- Williams-Linera, G. y Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18, 3269-3293.
- Wright, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41, 496-506.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14.
- Zinko, U., Seibert, J., Dynesius, M. y Nilsson, C. 2005. Plant species numbers predicted by a topography-based groundwater flow index. *Ecosystems* 8, 430-441.

Zuur, A. F., Ieno, E. N. y Elphick, C. S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3-14.

**DISTRIBUCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y
DEMOGRÁFICAS DE LOS ÁRBOLES EN LA SELVA PEDEMONTANA A LO
LARGO DEL GRADIENTE AMBIENTAL Y DE HISTORIA DE USO FORESTAL**



3.1 Introducción

La diferenciación funcional de las especies de árboles en el espacio (por ej. segregación de hábitat) o en el tiempo (por ej. especies pioneras y tardías de la sucesión ecológica) son mecanismos propuestos para explicar la coexistencia de especies dentro de un bosque (Wright 2002). La variación en los ciclos de vida de las plantas determina tipos funcionales de especies con ventajas diferenciales frente a distintas condiciones ambientales (Wright y Westoby 2001, Westoby et al. 2002). Las relaciones entre los atributos funcionales de las plantas y las variables ambientales pueden ayudar a comprender la estructura de la comunidad y a predecir qué especies serán capaces de sortear los filtros de un determinado tipo de hábitat (Keddy 1992, Díaz et al. 1998).

Los estudios que evalúan las relaciones entre las características morfológicas y funcionales de las especies sugieren la existencia de un eje principal de diferenciación que refleja el compromiso entre la rápida adquisición de recursos o la conservación de los mismos (Grime et al. 1997, Reich et al. 1999, Díaz et al. 2001). Las correlaciones entre las características de las especies relacionadas con la captación (por ej. área foliar específica, altura máxima), uso (por ej. respiración) y liberación (por ej. fenología foliar) de recursos forman este espectro de variación (Reich et al. 2003). En un extremo, las especies se caracterizan por tener un rápido recambio de tejidos y altas tasas de captación de recursos y de crecimiento, mientras que en el otro extremo, las especies presentan un escaso y lento recambio de tejidos que facilita la conservación de recursos y les otorga mayor supervivencia (Grime et al. 1997, Reich et al. 1999).

Estudiar las variaciones inter-específicas en las características morfológicas de la vegetación ha permitido definir las estrategias de vida de las plantas (Lambers y Poorter 1992, Grime et al. 1997, Reich et al. 2003, Easdale et al. 2007a) y realizar clasificaciones funcionales de las especies en diferentes comunidades (por ej. Vázquez-Yanes y Guevara-Sada 1985, Díaz y Cabido 1997, Grime 2001, Müller et al. 2007, Easdale et al. 2007b). Para definir la estrategia funcional de las especies, algunas características básicas relacionadas con la estructura de las hojas y tallos (o troncos), el tamaño de las plantas en la madurez y el tamaño de las semillas son determinantes en los ciclos de vida de las plantas (Grime et al. 1997, Westoby 1998). Otras características que definen la forma en que las

plantas utilizan los recursos se relacionan con la dispersión y las condiciones necesarias para la regeneración de las especies (McIntyre et al. 1999, Lavorel y Garnier 2002). Adicionalmente, las clasificaciones funcionales basadas en los patrones demográficos de las especies reflejan sus características intrínsecas e integran la respuesta fisiológica a diversos factores ambientales y biológicos (Condit et al. 1996). Por ejemplo, en selvas de montaña del noroeste de Argentina, Easdale et al. (2007b) encontraron asociaciones entre variables demográficas y de estructura poblacional de las especies con variables ambientales que permiten diferenciar tipos funcionales de árboles con base en sus atributos demográficos. Así por ejemplo, especies con altas tasas de crecimiento, que regeneran en claros y son poco abundantes en bosques maduros (árboles pioneros de vida corta), se diferencian espacial o temporalmente de especies de vida corta y con altas tasas de reclutamiento y recambio de individuos (árboles del sotobosque), o de vida larga y bajas tasas de reclutamiento y recambio de individuos (árboles del bosque maduro).

Adicionalmente, las correlaciones entre las características funcionales de las especies y las condiciones ambientales pueden ser el resultado de procesos evolutivos relacionados con las adaptaciones a condiciones particulares (por ej. estacionalidad climática) o procesos ecológicos que reflejan el compromiso entre supervivencia y crecimiento (por ej. dinámica de claros dentro del bosque) (Reich et al. 2003). Woodward y Diament (1991) sugieren que el clima y el régimen de disturbios son importantes filtros que actúan a gran escala permitiendo predecir la dinámica de los ecosistemas. La historia de uso, particularmente la frecuencia e intensidad de uso, determina la forma en que responde la vegetación a los cambios ambientales, es decir, si ocurre un reemplazo de especies, cambios en la abundancia relativa de las especies o cambios en las características funcionales de las mismas (Díaz et al. 1999).

En la actualidad, la Selva Pedemontana (SP) en el noroeste de Argentina está representada por un mosaico de bosques secundarios originados por la historia de uso forestal, particularmente, aprovechamiento selectivo de especies maderables (Brown 2009). Los bosques donde hubo aprovechamiento de especies maderables representan bosques secundarios cuyo estado de conservación dependerá de la etapa sucesional en la que se encuentren (Chazdon 1998). Considerando estas características de la SP, la hipótesis propuesta es que los cambios en las condiciones ambientales (luz, nutrientes) ocasionados

por disturbios naturales o antrópicos favorecen el establecimiento y supervivencia diferencial de las especies de árboles dependiendo de sus atributos demográficos y morfológicos. De esta forma, las características demográficas asociadas a bosques con disturbio reciente serán altas tasas de crecimiento y de recambio de individuos, en respuesta a la mayor disponibilidad de recursos. Estas especies tienden a presentar hojas de gran tamaño, baja densidad de leño y alta regeneración en claros. Por otro lado, en bosques maduros con un dosel continuo que reduce la entrada de luz, las características demográficas sobresalientes serán bajas tasas de crecimiento y de recambio de individuos. Estas especies tienden a presentar hojas pequeñas, alta densidad de leño y alta regeneración bajo el dosel del bosque.

Con base en un grupo de 10 características que reflejan la morfología, la demografía y las condiciones necesarias para la regeneración en los árboles del pedemonte, los objetivos que propongo desarrollar en este capítulo son: (1) analizar las relaciones entre estas características (morfológicas, demográficas y las condiciones para la regeneración) en las especies de árboles de la SP, (2) identificar grupos funcionales de árboles y describir los principales ejes de diferenciación morfológica y funcional de las especies, y (3) determinar la distribución de las características morfo-funcionales de las especies a lo largo de los gradientes ambientales (clima y topografía) y de historia de uso forestal que ocurren en la SP del noroeste de Argentina.

3.2 Métodos

Área de estudio

La SP se extiende entre los 400 y 900 m sobre el nivel del mar, ocupando tierras planas y áreas de montaña, en el piso altitudinal inferior de las Yungas o selvas subtropicales de montaña del noroeste de Argentina. En el Capítulo I se provee una descripción detallada de las características fitogeográficas, ambientales y de historia de uso del bosque donde se desarrolló este estudio.

Parcelas permanentes

Entre diciembre de 2002 y noviembre de 2009 se establecieron 20 parcelas permanentes de 1 hectárea cada una distribuidas en la SP de la cuenca del río Bermejo en el noroeste de Argentina (ver Figura 1.1). En el primer capítulo de la tesis se detalla la metodología empleada en el establecimiento y la remediación del sistema de parcelas permanentes de monitoreo forestal. En el presente capítulo se utilizaron los datos de las 16 parcelas remediadas en 2008-2009 para calcular las tasas demográficas de las especies.

Adicionalmente, se utilizaron los datos de censos de renovales de especies de árboles (individuos con 1 a 5 cm de dap) realizados en las 14 parcelas que cuentan con muestreo de suelo (ver Capítulo I para detalle de ambos muestreos). Estos últimos datos (renovales y suelo) se utilizaron para caracterizar las condiciones necesarias para la regeneración de las especies en términos de nutrientes del suelo.

Características morfológicas, demográficas y de regeneración

Las 10 características medidas en cada especie corresponden a: cuatro características morfológicas, cuatro características demográficas y dos características que reflejan las condiciones necesarias para la regeneración de los árboles. Las características morfológicas consideradas fueron: altura máxima de los árboles, densidad de leño, modo de dispersión y tamaño de la hoja. La altura máxima se obtuvo de las mediciones realizadas en los árboles identificados y marcados en las parcelas permanentes. En cada parcela se midió la altura de al menos 15 individuos utilizando un clinómetro y una persona se encargó de estimar las alturas de los demás individuos censados en la parcela teniendo como referencias las alturas medidas con clinómetro para reducir errores de estimación. La densidad de leño de las especies se obtuvo de Chave et al. (2006) y de la base de datos de densidad de madera de especies nativas de INTI-CITEMA

(<http://www.inti.gob.ar/maderaymuebles/infotecnica.htm>). Para siete especies se utilizaron valores de densidad de leño para el género (*Agonandra excelsa*, *Bougainvillea stipitata*, *Capparis prisca*, *Cnidoscolus vitifolius*, *Coccoloba tiliácea*, *Erythroxylum argentinum* y *Pseudobombax argentinum*) y para dos especies se utilizaron valores de densidad de leño para la familia (*Myriocarpa stipitata* y *Pogonopus tubulosus*). Las especies se clasificaron

según el modo de dispersión de sus propágulos (frutos o semillas) considerando las descripciones dadas por Legname (1982) y observaciones realizadas en el campo. Las especies se agruparon en: anemócoras (con apéndices alados que facilitan la dispersión por viento), zoócoras (fruto carnosos o semillas con arilo que facilitan la dispersión por animales) y autócoras (frutos o semillas que caen por gravedad en la vecindad del árbol parental). Por último, para cada especie se consideró el largo de la hoja reportado en Legname (1982) como medida del tamaño de la hoja. En las hojas compuestas, el autor reporta el largo de la hoja considerando el raquis principal y el largo de los pecíolos; se consideró la primera medida como largo de la hoja. Teniendo en cuenta la distribución de frecuencias del largo de la hoja, que muestra aproximadamente tres modos, las especies fueron agrupadas en tres categorías: hojas pequeñas (3.5-8.5 cm de largo), hojas medianas (10-18 cm de largo) y hojas grandes (22-45 cm de largo).

Las características demográficas medidas fueron las tasas de crecimiento, mortalidad, reclutamiento y recambio de individuos. La tasa de crecimiento (C) se calculó como el incremento diamétrico de los árboles en el período transcurrido entre el establecimiento y la remediación de las parcelas (t), expresada en cm año^{-1} (esto es, $C = (\ln(\text{dap}_r) - \ln(\text{dap}_e))/t$; donde \ln es el logaritmo natural y dap_e y dap_r es el diámetro a la altura del pecho, en el establecimiento y la remediación, respectivamente, Condit et al. 2006). La tasa de crecimiento se calculó en especies que tuvieron al menos 10 individuos censados en el establecimiento y utilizando individuos de 10 a 30 cm de dap, porque el incremento diamétrico disminuye monotónicamente con el diámetro de los árboles (Condit et al. 2006). La tasa de mortalidad (M) es el porcentaje de individuos muertos respecto al total de individuos censados en las parcelas en el período transcurrido entre el establecimiento y la remediación (esto es, $M = (\ln(N_0) - \ln(N_s))/t$; donde, N_0 es el número de individuos censados en el establecimiento y N_s es el número de individuos sobrevivientes en la remediación). La tasa de reclutamiento (R) es el porcentaje de individuos, respecto al total de individuos censados en las parcelas, que ingresan al censo de árboles en la remediación porque alcanzan o superan los 10 cm de dap, medida mínima de los árboles que se registran en las parcelas (esto es, $R = (\ln(N_t) - \ln(N_s))/t$; donde, N_t es el número de individuos medidos en la remediación y N_s es el número de individuos sobrevivientes en la remediación) (Condit et al. 1999). Por último, la tasa de recambio de individuos (RI) es el promedio entre M y R, la

cual generalmente se relaciona con la longevidad de las especies. En bosques tropicales maduros, cuanto mayores son las tasas de reclutamiento y mortalidad, más cortos tienden a ser los ciclos de vida de los árboles (Laurance et al. 2004).

Las características que se relacionan con las condiciones necesarias para la regeneración consistieron en describir el nicho de regeneración de las especies en términos de nutrientes del suelo (afinidad con suelos fértiles) y de luz (tolerancia a la sombra). Ambas medidas se basaron en censos de abundancia de renovales arbóreos (individuos de 1 a 5 cm de dap) en 10 sub-parcelas de 5 m x 5 m ubicadas al inicio de las sub-parcelas de 20 m x 20 m en 14 parcelas permanentes (140 sub-parcelas de regeneración). En estas sub-parcelas de regeneración se registró la abundancia de renovales arbóreos por especie. El muestreo de suelo se realizó en estas 14 parcelas tomando muestras de suelo a 20 cm de profundidad en 10 sub-parcelas de 20 m x 20 m de cada parcela (134 sub-parcelas en total, por pérdida de seis muestras). En el Capítulo I se provee una descripción detallada del muestreo de suelos y de renovales de árboles.

Para estimar la capacidad de regeneración de cada especie en el gradiente edáfico se realizó un análisis de promedios ponderados (*Weighted Averages*, WA, ter Braak y Looman 1986), siguiendo las indicaciones de Easdale et al. (2007a). Para cada especie se calculó el promedio de cada una de las 10 variables de suelo medidas, considerando las sub-parcelas en las que la especie estuvo presente y ponderando por la abundancia de renovales de la especie en dichas sub-parcelas, con la fórmula:

$$WA = \sum (a_n \times v_n) / \sum a_n$$

Donde, a_n es la abundancia de cada especie y v_n es el valor de cada variable edáfica en las n sub-parcelas donde la especie estuvo presente (McCune y Grace 2002). Posteriormente, se construyó una matriz de promedios ponderados para 54 especies de árboles y 10 variables edáficas y se realizó un análisis de componentes principales (PCA) con las variables estandarizadas. El primer eje del PCA fue significativo según el método de la vara rota (*broken-stick*, Jackson 1993) y explicó 48% de la variación total, sintetizando la afinidad diferencial de las especies (promedios ponderados) por materia orgánica, C, N y capacidad hídrica de saturación (correlaciones sobre el primer eje: 0.45, 0.45, 0.43 y 0.40,

respectivamente). Textura (porcentaje de arena, limo y arcilla), pH, salinidad y P presentaron correlaciones menores a 0.30 sobre el primer eje. En resumen, se utilizó la ubicación de las especies a lo largo del primer eje del PCA como una estimación de la afinidad de cada especie con suelos fértiles. Por último, la tolerancia a la sombra se estimó mediante la capacidad de cada especie de albergar una población de renovales (individuos de 1 a 5 cm de dap) bajo el dosel del bosque, siguiendo las indicaciones de Easdale et al. (2007a). Se utilizó el cociente entre la frecuencia de renovales de cada especie en las 140 sub-parcelas de regeneración y la frecuencia de árboles adultos (≥ 10 cm de dap) en las 140 sub-parcelas de 20 m x 20 m que incluyen a las sub-parcelas de regeneración. De esta forma, las especies más tolerantes a la sombra son las especies que frecuentemente presentan renovales bajo el dosel de las sub-parcelas de 20 m x 20 m.

Análisis de datos

Las correlaciones entre las características morfológicas y demográficas de las especies se exploraron con un análisis de coordenadas principales (PCoA). Este análisis ordena a las especies en un espacio multidimensional basado en una matriz de similitud de especies. El PCoA es un análisis derivado del análisis de componentes principales que permite el uso de una amplia variedad de medidas de distancias (Legendre y Legendre 1998). Como las características de las especies incluyen variables cuantitativas y cualitativas se utilizó la distancia de Gower para la matriz de similitud de especies (Gower 1971) que es una medida de distancia que permite la inclusión de ambos tipos de variables. La significancia de los ejes del ordenamiento se evaluó con el método de la vara rota (*brocken-stick*, Jackson 1993), el cual permite seleccionar ejes con autovalores significativos (es decir, *eigenvalues* mayores que los esperados por el azar, en el proceso de partición de la varianza). Para explorar en detalle las correlaciones entre: (1) las características morfológicas y demográficas de las especies, (2) las características de las especies y los ejes del ordenamiento, y (3) los ejes y las características relacionadas con las condiciones de regeneración (tolerancia a la sombra y afinidad por suelos fértiles), se utilizaron correlaciones de *Spearman* porque algunas de las variables no tienen distribución normal y presentaron valores extremos naturales. La tolerancia a la sombra y la afinidad por suelos

fértiles no se incluyeron en el PCoA porque estas variables representan una respuesta de las especies a las características morfológicas y demográficas (por ej. especies de hojas grandes y crecimiento rápido deberían tender a regenerar en sitios con mayor disponibilidad de luz). Por esta razón, las variables relacionadas con las condiciones necesarias para la regeneración se correlacionaron posteriormente con los ejes del PCoA. Por último, para identificar los grupos funcionales (GF) de especies definidos sobre los dos primeros ejes del PCoA se utilizó el método de *k-means*. Este método divide a las especies en grupos que minimizan la suma de cuadrados total dentro de los grupos, es decir, la variación total intra-grupos; el número óptimo de grupos se definió con el criterio de *Calinski-Harabasz* (Calinski y Harabasz 1974).

Para describir la distribución de las características morfo-funcionales de las especies a lo largo del gradiente ambiental y de historia de uso forestal existente en la SP, se analizaron simultáneamente las matrices de características de las especies ($Q_{(q \times m)}$, 54 especies por 10 características morfológicas y funcionales), características ambientales de las parcelas ($R_{(n \times p)}$, 20 parcelas permanentes por cinco variables ambientales: precipitación media anual, temperatura media anual, pendiente, años sin uso forestal y área basal de árboles aserrados) y abundancia de especies en las parcelas ($L_{(n \times q)}$, 20 parcelas permanentes por abundancia de 54 especies). Las relaciones entre las características de las especies y la variación ambiental se resumen en una matriz $D_{(m \times p)}$, después de realizar el análisis de RLQ (Dolédec et al. 1996) y el análisis de la cuarta matriz (*fourth-corner analysis*, Legendre et al. 1997). Primero, se realizaron tres análisis de ordenamiento multivariado con las tres matrices (CA con la matriz L y PCA con las matrices R y Q). Posteriormente, se realizó el análisis de RLQ utilizando simultáneamente los tres ordenamientos multivariados. Este análisis es una extensión del análisis de co-inercia donde se buscan simultáneamente combinaciones lineales de las variables en la matriz R y combinaciones lineales de las variables en la matriz Q maximizando la covarianza de los datos ponderados por la matriz L (Dolédec et al. 1996). Para analizar las relaciones entre las variables ambientales y las características de las especies se realizó el análisis de la cuarta matriz que utiliza coeficientes de correlación de *Pearson* (entre variables cuantitativas), *Chi-cuadrado* (entre variables cualitativas) y *Pseudo-F* (entre una variable cualitativa y una cuantitativa). Por último, se utilizaron pruebas de permutaciones para probar la

significancia de estas relaciones. Existen cinco modelos de permutaciones que pueden ser usados en este análisis dependiendo de las hipótesis que se ponen a prueba. De acuerdo con Dray y Legendre (2008), para rechazar la hipótesis nula del análisis de la cuarta matriz (H_0 : No hay asociaciones entre las características de las especies y las condiciones ambientales), es necesario comprobar que no existe relación entre la abundancia de especies y las características de las especies (es decir, entre L y Q) y tampoco existe relación entre la abundancia de especies y las condiciones ambientales (es decir, L y R). Estas hipótesis se pueden probar mediante el modelo 5 propuesto por estos autores, donde se permutan columnas enteras y luego filas enteras en la matriz L para romper las relaciones entre L y Q y entre L y R. El RLQ y el análisis de la cuarta matriz se utilizan de manera conjunta para identificar analítica y gráficamente las condiciones ambientales correspondientes a un grupo de características de las especies. Los análisis se realizaron en el programa R (R Development Core Team 2013), empleando el paquete *vegan* para los análisis multivariados (Oksanen et al. 2012) y el paquete *ade-4* para los análisis de co-inercia (Chessel et al. 2012).

3.3 Resultados

De las 104 especies de árboles registradas en las 20 parcelas permanentes se logró completar una matriz con las 10 características morfológicas, demográficas y de condiciones necesarias para la regeneración en 54 especies de árboles (Apéndice 3.1). Aunque estas especies representan 52% del total de especies identificadas en las parcelas, corresponden a las especies más abundantes y representan el 94% de los individuos censados en las 20 parcelas permanentes.

Las características demográficas de las especies analizadas presentaron coeficientes de variación considerablemente más altos que las características morfológicas reflejando que existe una mayor variación en el patrón demográfico de las especies (Tabla 3.1). La tolerancia a la sombra, interpretada como una respuesta funcional de las especies a las características morfológicas y demográficas, también presentó un coeficiente de variación alto (99%), encontrándose especies que no regeneran dentro del bosque, es decir, especies completamente dependientes de luz, por ejemplo, *Astronium urundeuva*, *Cordia saccelia*,

Bounganvillea stipitata y *Aralia soratensis*, y especies tolerantes a la sombra extremas, porque regeneran bajo el dosel cerrado del bosque, como por ejemplo, *Piper tucumanum*, *Sebastiania brasiliensis*, *Trichilia claussenii* y *Eugenia uniflora*. En cuanto a las características morfológicas cualitativas, el 48% de los árboles en las 20 parcelas permanentes tiene dispersión por viento, mientras que las especies dispersadas por animales representan el 37% y las especies con autocoria, que generalmente tienen frutos que son cápsulas septicidas (por ej. *Coccoloba tiliacea* y especies de la familia Euphorbiaceae, *Cnicothamnus vitivifolia* y *Croton piluliferus*), representan 15% de las especies. Por otro lado, la mitad de las especies (52%) presentan hojas de pequeño tamaño, 33% de las especies presentan hojas de tamaño mediano y sólo 15% de las especies presentan hojas de gran tamaño, generalmente compuestas, excepto las especies del género *Urera*.

Tabla 3.1. Promedios, valores extremos, desviación estándar (SD) y coeficiente de variación expresado en porcentaje (CV) de las siete características funcionales cuantitativas medidas en 54 especies de la Selva Pedemontana. Tolerancia a la sombra (frecuencia de renovales .frecuencia de árboles adultos⁻¹).

Características funcionales	Promedio	Mínimo	Máximo	SD	CV
Altura máxima (m)	17,9	8,5	29,5	5,7	31,8
Densidad de leño (g cm ⁻³)	0,67	0,17	1,18	0,23	34,3
Tasa de crecimiento (cm año ⁻¹)	0,24	0,04	0,67	0,14	60,2
Tasa de mortalidad (% año ⁻¹)	3,5	0	13,9	3,2	91,4
Tasa de reclutamiento (% año ⁻¹)	1,3	0	4,6	1,04	82,6
Tasa de recambio de individuos (% año ⁻¹)	2,4	0,5	7,4	1,7	72,9
Tolerancia a la sombra	0,82	0,10	4,06	0,81	98,9

Relaciones entre las características morfológicas y demográficas

Los primeros dos ejes del PCoA con las 54 especies y las ocho características morfológicas y demográficas explicaron 61.6% de la varianza (autovalores: 1.26 y 0.79

para PCoA 1 y 2, respectivamente). Las principales asociaciones ($\rho > 0.70$) entre el PCoA 1 y las características morfológicas y demográficas ocurrieron con altura máxima, modo de dispersión y las tasas de mortalidad y recambio de individuos (Tabla 3.2). El PCoA 1 es principalmente un eje de diferenciación estructural que separa a las especies del dosel de las especies del sotobosque (Figura 3.1). Hacia la parte negativa del primer eje se ubican las especies del dosel generalmente con dispersión anemócora y bajas tasas de mortalidad y recambio de individuos, mientras que, en la parte positiva del primer eje se ubican las especies del dosel intermedio y del sotobosque, donde predomina la dispersión por animales o la autocoria y altas tasas de mortalidad y de recambio de individuos. El segundo eje del PCoA se asoció principalmente con tamaño de la hoja y tasa de crecimiento, mostrando un eje de diferenciación funcional que separa especies que maximizan la adquisición de recursos alternativamente a la conservación de los mismos. Es por esto que, en la parte positiva del segundo eje del ordenamiento se ubican especies con hojas de tamaño mediano a grande, con altas tasas de crecimiento y con baja a mediana densidad de madera, y en la parte negativa del eje, las especies tienden a presentar hojas de menor tamaño, bajas tasas de crecimiento y maderas más duras. Las especies con maderas más duras (es decir, mayor densidad de madera) se ubican en la parte negativa del primer y segundo eje del ordenamiento (Figura 3.1, Tabla 3.2). El análisis de *k-means* aplicado a los scores del PCoA permite identificar cuatro GF de árboles según el criterio de *Calinski-Harabasz*. La diferenciación estructural que ocurre en el primer eje del PCoA separa a las especies del sotobosque (GF 1 y 3, símbolos blancos en la Figura 3.1) de las especies del dosel (GF 2 y 4, símbolos negros en la Figura 3.1) y la diferenciación funcional que ocurre en el segundo eje del PCoA separa a las especies que maximizan la adquisición rápida de recurso (GF 1 y 2, círculos en la Figura 3.1) de las especies que se caracterizan por la conservación de recursos (GF 3 y 4, triángulos en la Figura 3.1).

Tabla 3.2. Coeficientes de correlación de *Spearman* con $P \leq 0.05$: (a) entre las características morfológicas, (b) entre las características demográficas y morfológicas, (c) entre los ejes del PCoA y las características de las especies y (d) entre las condiciones en la regeneración y las características morfológicas y demográficas. A = Altura máxima, DL = Densidad de leño, D = Modo de dispersión, H = Tamaño de la hoja, M = Tasa de mortalidad, R = Tasa de reclutamiento, RI = Tasa de recambio de individuos, C = Tasa de crecimiento, TS = Tolerancia a la sombra, ASF = Afinidad con suelos fértiles (scores del PCA).

	Morfológicas				Demográficas			Regeneración		
	A	DL	D	H	M	R	RI	C	TS	ASF
(a) A										
DL	0.36									
D	-0.62									
H		-0.37								
(b) M	-0.54	-0.47	0.35							
R		-0.25								
RI	-0.52	-0.50	0.36		0.91	0.46				
C	0.25	-0.35		0.63		0.27				
(c) PCoA 1	-0.79	-0.61	0.74	0.26	0.70	0.31	0.75		0.35	
PCoA 2	0.50	-0.27	-0.39	0.81		0.25		0.79	-0.35	
(d) TS	-0.35		0.39	-0.26		0.40	0.30			
ASF									0.27	

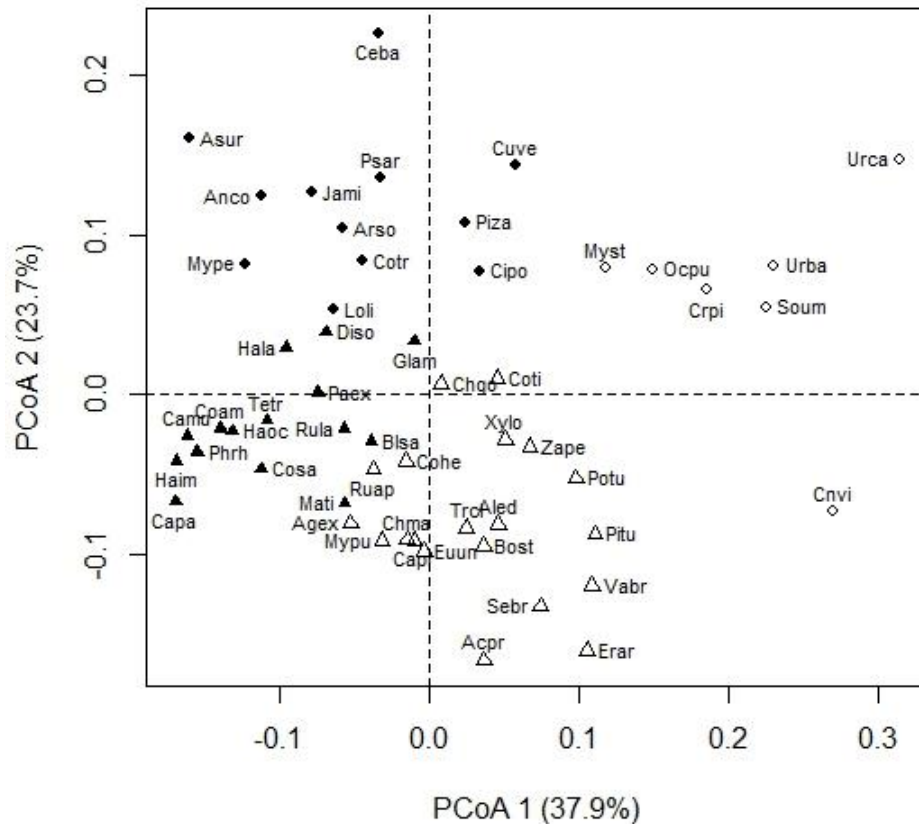


Figura 3.1. Ordenamiento a lo largo de los dos primeros ejes del PCoA de las 54 especies de árboles de la Selva Pedemontana del noroeste de Argentina en función de las características morfológicas (altura máxima, modo de dispersión, densidad de leño y tamaño de hoja) y demográficas (tasas de crecimiento, mortalidad, reclutamiento y recambio de individuos). Los símbolos corresponden a los cuatro GF determinados por el análisis de *k-mean*. Los símbolos negros representan a especies del dosel y los símbolos blancos a especies del dosel intermedio y del sotobosque. Los triángulos representan a especies que maximizan la conservación de recursos y los círculos representan especies que se caracterizan por la rápida adquisición de recurso. Los nombres de las especies se detallan en el Apéndice 3.1.

La tolerancia a la sombra en la regeneración se asoció significativamente a los dos ejes del PCoA mostrando que las especies ubicadas en la parte positiva del eje 1 y negativa del eje 2 son las especies con mayor tolerancia a la sombra en su fase regenerativa (Tabla 3.2). La afinidad con suelos fértiles en la regeneración no se asoció a los ejes del PCoA ni a las características morfológicas o demográficas; sólo mostró una relación débil ($\rho = 0.27$, $P < 0.05$) con la tolerancia a la sombra. Pocas especies del pedemonte presentaron alta tolerancia a la sombra, en general, son especies del sotobosque con maderas duras correspondientes al GF 3 (por ej. *Piper tucumanum*, *Sebastiania brasiliensis*, *Trichilia clausenii* y *Eugenia uniflora*). Por otro lado, pocas especies tienden a reclutar en suelos con alta fertilidad (por ej. *Caesalpinea paraguariensis*, *Maclura tinctoria*, *Bounganvillea stipitata* y *Pseudobombax argentinum*) y pocas especies tienden a reclutar en los suelos más pobres en nutrientes (por ej. *Zanthoxylum petiolare*, *Cinnamomun porphyria*, *Handroanthus lapacho* y *Capparis prisca*). En general, las especies de árboles del pedemonte regeneran en suelos de fertilidad intermedia (Figura 3.2).

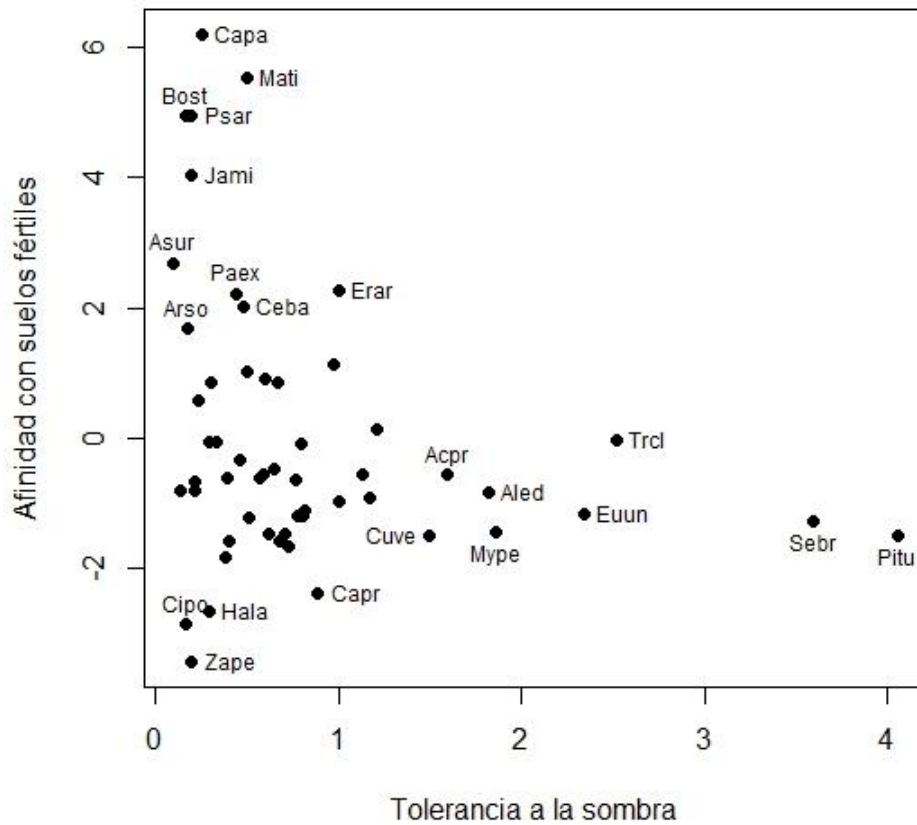


Figura 3.2. Relación entre las condiciones necesarias para la regeneración en términos de luz y nutrientes del suelo. La afinidad con suelos fértiles corresponde a la ubicación de las especies de renovales de árboles a lo largo del primer eje del PCA realizado con los promedios ponderados de las variables edáficas; los scores positivos reflejan alto contenido de nutrientes (materia orgánica, C, N) y alto contenido hídrico de saturación. Los nombres de las especies se detallan en el Apéndice 3.1.

Relaciones entre las características de las especies y los gradientes ambientales

El análisis de RLQ mostró una correlación significativa ($P < 0.001$) entre las matrices de características de las especies (Q), características ambientales de las parcelas (R) y

distribución y abundancia de las especies (L), es decir, los patrones observados son significativamente diferentes del azar. La mayor variación es capturada por el primer eje del RLQ que refleja la distribución de las parcelas permanentes a lo largo del gradiente climático de precipitación y temperatura (Tabla 3.3, Figura 3.3 b y d). Las características morfológicas de las especies asociadas a este primer eje fueron altura máxima, densidad de leño y dispersión. Las características demográficas asociadas al RLQ 1 fueron tasa de recambio de individuos, mortalidad y reclutamiento. En menor medida, las características funcionales relacionadas con las condiciones necesarias para la regeneración también se relacionaron con el primer eje del RLQ (es decir, tolerancia a la sombra y afinidad con suelos fértiles) (Tabla 3.3). Al analizar las correlaciones entre las características ambientales de las parcelas permanentes y las características de las especies, la precipitación media anual se relacionó positivamente con las características demográficas de las especies, es decir, a mayor precipitación media anual mayores tasas de recambio de individuos, mortalidad y reclutamiento (Tabla 3.4). Además, la precipitación se relaciona negativamente con la altura máxima de los árboles, la densidad de madera y con la afinidad por suelos fértiles y positivamente con el modo de dispersión. Esto significa que, en los sitios donde la precipitación anual es mayor, las características de las especies que prevalecen son menor altura máxima de los árboles, maderas más blandas y especies con menor afinidad por suelos fértiles, con predominio de la dispersión zoócora y autócora. La temperatura media anual muestra un patrón más débil e inverso, es decir, en sitios donde la temperatura media anual es mayor las características que prevalecen son mayor altura máxima de los árboles, predominio de dispersión por viento y especies con mayor afinidad por suelos fértiles (Tabla 3.4, Figura 3.3 c y d).

El segundo eje del RLQ explicó considerablemente menor varianza de los datos y refleja la distribución de las parcelas permanentes a lo largo de un gradiente topográfico y de historia de uso forestal (Tabla 3.3). Por un lado, las parcelas ubicadas en la parte negativa del RLQ 2 se caracterizan por presentar mayor pendiente (están establecidas en áreas de montaña) y son bosques más antiguos en términos sucesionales porque tienen más de 20 años desde su último aprovechamiento forestal. Por otro lado, las parcelas ubicadas en la parte positiva del RLQ 2 se caracterizan por presentar menor pendiente (están establecidas en áreas planas) y son bosques recientemente intervenidos porque tienen pocos

años desde su último aprovechamiento forestal (en general, menos de 10 años) y presentan mayor área basal de tocones (Figura 3.3 b y d). Las características de las especies asociadas al RLQ 2 fueron tasa de crecimiento, tamaño de hoja y tasa de reclutamiento (Tabla 3.3). Las correlaciones entre las condiciones ambientales asociadas al segundo eje y las características de las especies son más débiles, sin embargo, se observa que en bosques con más años sin aprovechamiento forestal, las características que prevalecen son menores tasas de reclutamiento, mayor altura máxima de los árboles, maderas más duras, predominio de la dispersión por viento y especies con mayor afinidad por suelos fértiles (Tabla 3.4). Por último, la topografía condiciona a las tasas de crecimiento y mortalidad, es decir, en sitios con mayor pendiente prevalecen menores tasas de crecimiento y mayores tasas de mortalidad (Tabla 3.4, Figura 3.3 c y d).

Tabla 3.3. Resultados del análisis de RLQ con detalle de las correlaciones entre los ejes y las variables ambientales y las características morfológicas y funcionales de las especies. TMA = Temperatura media anual, PMA = Precipitación media anual, AB tocones = Área basal de árboles aserrados.

	RLQ 1	RLQ 2
Autovalor	0.48	0.08
Varianza explicada (%)	81	14
Variables ambientales		
TMA	0.75	0.38
PMA	-0.88	-0.22
Pendiente	-0.36	-0.87
AB tocones	0.25	0.56
Anos sin uso forestal	0.24	-0.69
Características de las especies		
Altura	0.84	0.27
Densidad de leño	0.75	-0.15
Dispersión	-0.74	0.06
Tamaño de hoja	-0.16	0.62
Mortalidad	-0.72	-0.13
Reclutamiento	-0.59	0.53

	RLQ 1	RLQ 2
Recambio de individuos	-0.78	0.08
Crecimiento	-0.08	0.88
Tolerancia a la sombra	-0.50	-0.18
Afinidad con suelos fértiles	-0.58	0.28

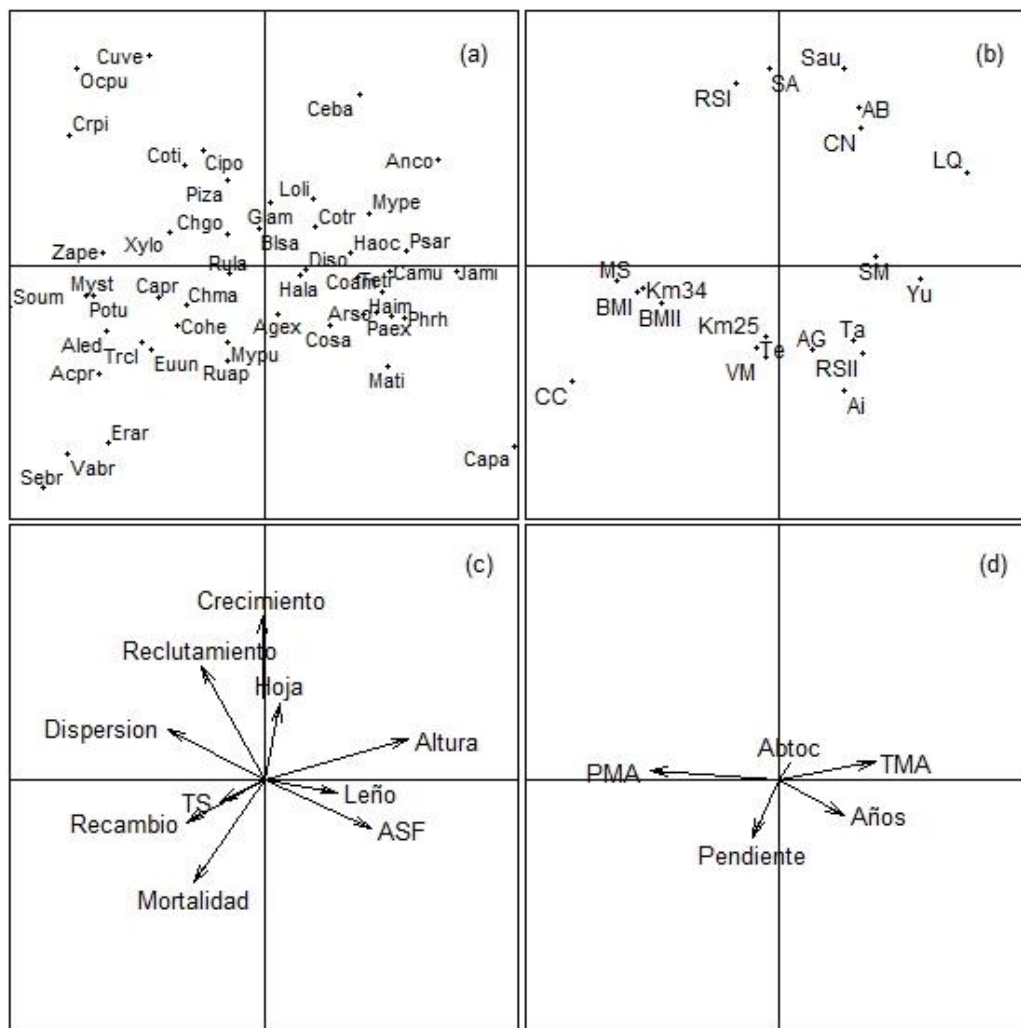


Figura 3.3. Ordenamiento a lo largo de los ejes del RLQ de (a) las 54 especies de árboles, (b) las 20 parcelas permanentes, (c) las 10 características morfológicas y funcionales de las especies (demográficas y de condiciones de regeneración) y (d) las 5 características

ambientales de las 20 parcelas permanentes. TMA = Temperatura media anual, PMA = Precipitación media anual, Abtoc = Área basal de árboles aserrados. Los nombres de las especies se detallan en el Apéndice 3.1.

Tabla 3.4. Matriz $D_{(m \times p)}$ generada por el análisis de la cuarta matriz que muestra las correlaciones entre las variables ambientales y las características de las especies. TMA = Temperatura media anual, PMA = Precipitación media anual, AB tocones = Área basal de árboles aserrados. (***) $P < 0.001$, (**) $P < 0.01$, (*) $P < 0.05$.

	TMA	PMA	Pendiente	AB tocones	Años sin uso
Altura	0.24***	-0.27***	-0.09*	0.04	0.13*
Densidad de leño	0.09	-0.15**	-0.04	0.01	0.10*
Dispersión	-0.17**	0.18**	-0.02	0.01	-0.12*
Tamaño de hoja	0.04	-0.01	-0.08	0.03	-0.01
Mortalidad	-0.09	0.17***	0.12**	-0.04	0.02
Reclutamiento	-0.01	0.17**	-0.05	-0.02	-0.14**
Recambio de individuos	-0.07	0.20***	0.08	-0.04	-0.04
Crecimiento	0.06	0.05	-0.15**	0.04	-0.08
Tolerancia a la Sombra	-0.08	0.06	0.05	-0.01	-0.06
Afinidad suelos fértiles	0.20***	-0.20***	0.02	-0.04	0.12*

3.4 Discusión

Las asociaciones entre las características morfológicas y demográficas de las especies analizadas en este trabajo, permiten distinguir grupos funcionales de árboles en el espacio multidimensional, que se sintetizan en dos ejes principales de diferenciación. Los cuatro GF de árboles identificados resultan de la diferenciación estructural dada por la ubicación en el dosel del bosque (especies de sotobosque vs. especies de dosel) y la diferenciación funcional dada por la estrategia de adquisición/conservación de recursos (especies de

crecimiento rápido vs. especies de crecimiento lento). Las condiciones ambientales y la historia de uso forestal son filtros ambientales que actúan en distintas escalas espaciales y de forma interactiva sobre el conjunto regional de especies determinando la distribución de las características morfológicas y funcionales en los árboles de la SP.

Grupos funcionales de árboles en la SP

Siguiendo una clasificación sucesional de las especies, en primer lugar se diferencia un grupo de especies “*pioneras de vida corta*” (GF 1, círculos blancos en la Figura 3.1) que son especies del dosel intermedio o del sotobosque, generalmente con zoocoria o autocoria, con hojas medianas a grandes y maderas blandas, y que demográficamente presentan altas tasas de mortalidad que se traduce en un alto recambio de individuos, poniendo en evidencia sus cortos ciclos de vida. Estas especies tienen altas tasas de reclutamiento, generalmente en sitios con mayor disponibilidad de luz, y altas tasas de crecimiento que definen su estrategia de adquisición rápida de recursos. En segundo lugar, se puede diferenciar un grupo de “*pioneras de vida larga*” (GF 2, círculos negros en la Figura 3.1) cuya estrategia también es la de rápida adquisición de recursos (es decir, altas tasas de crecimiento, tendencia a reclutar en lugares abiertos, hojas medianas a grandes y maderas blandas o semi-duras) pero ocupan el dosel superior del bosque y, en consecuencia, su modo de dispersión es predominantemente la anemocoria. Estas especies se separan del primer grupo por las bajas tasas de mortalidad y de recambio de individuos que les confieren ciclos de vida más largos. Estudios realizados en bosques tropicales sugieren que la longevidad de las especies está determinada por la dinámica de recambio de individuos; bajas tasas de reclutamiento y mortalidad se asocian con ciclos de vida más largos y, consecuentemente, mayor longevidad en las especies de árboles (Lieberman et al. 1985, Korning y Balslev 1994, Laurence et al. 2004).

En el extremo opuesto, se encuentran las especies que apuestan a la conservación de recursos. Estas especies presentan bajas tasas de crecimiento y morfológicamente, presentan hojas pequeñas y maderas duras. Igual que en las pioneras, en las especies tardías o del bosque maduro se diferencian dos grupos según la ocupación del dosel del bosque. Por un lado, las especies “*tardías del sotobosque*” (GF 3, triángulos blancos en la Figura

3.1) con alta tolerancia a la sombra en su fase de regeneración, dispersadas generalmente por animales o por autocoria y con altas tasas de mortalidad y de recambio de individuos y, por otro lado, las especies “*tardías longevas del dosel*” (GF 4, triángulos negros en la Figura 3.1) dispersadas por viento y con bajas tasas de recambio de individuos.

La distinción entre especies pioneras y tardías es la base de la diferenciación en la dinámica sucesional (Swaine y Whitmore 1988, Whitmore 1989). La diferenciación estructural del dosel y la longevidad de las especies adiciona complejidad a esta simple dicotomía. Las especies que alcanzan el dosel del bosque tienen bajas tasas de recambio de individuos y son más abundantes en bosques maduros o en etapas tardías de la sucesión (Easdale et al. 2007b). Las especies del dosel no sólo tienen altas tasas de supervivencia y ciclos de vida más largos, sino que pueden presentar altas tasas de crecimiento en condiciones particulares (Swaine y Hall 1983). En la SP especies con estas características se encuentran en el GF 2 y se comportan como pioneras que pueden colonizar el dosel en etapas tempranas de la sucesión secundaria y representan cerca del 60% de la biomasa aérea en bosques en etapas avanzadas de la sucesión, por ejemplo, *Anadenanthera colubrina*, *Myroxylon peruiferum*, *Cupania vernalis*.

Alrededor del 75% de las especies del dosel censadas en las parcelas permanentes tiene dispersión de sus frutos o semillas por viento; los individuos fructifican en la época seca, cuando ocurren los vientos más fuertes, que junto con la ausencia de follaje facilitan la dispersión de semillas. Estas condiciones ambientales favorecen la dispersión de las especies en los bosques con una marcada estacionalidad (Vázquez y Givnish 1998). Por otro lado, las condiciones de humedad en el interior del bosque en la época de lluvias, alberga una mayor avifauna que facilita la dispersión de frutos carnosos (Givnish 1998). En la SP, la mayoría de las especies del sotobosque o del dosel intermedio con frutos carnosos fructifican al inicio de la temporada de lluvias (noviembre-diciembre).

El segundo eje de diferenciación identificado en las especies de la SP representa el compromiso entre la adquisición/conservación de recursos. Estudios realizados en diferentes comunidades de plantas han documentado este eje de diferenciación funcional que distingue a las especies con altas tasas de crecimiento y competitivamente superiores en ambientes ricos en recursos (por ej. en lugares con disturbio reciente) de las especies con bajas tasas de crecimiento y capaces de persistir en ambientes con recursos limitados

(Lambers y Poorter 1992, Grime et al. 1997, Reich et al. 2003, Díaz et al. 2004, Wright et al. 2004). En la SP, las especies de los GF 1 y 2 presentan altas tasas de crecimiento, hojas de tamaño mediano a grande y baja o moderada densidad de madera. En el extremo opuesto, se encuentran las especies de los GF 3 y 4 con bajas tasas de crecimiento, hojas de pequeño tamaño y alta densidad de madera. Reich et al. (2003) muestran las asociaciones entre las características funcionales que reflejan un rápido recambio de tejidos (por ej. hojas con alta área foliar específica y troncos con baja densidad de madera) en oposición a tejidos con estructuras complejas que caracterizan a las especies con bajas tasas de crecimiento que maximizan la conservación de recursos. En la SP, las especies de los GF 3 y 4, con hojas pequeñas, en ocasiones perennes o semi-decíduas (particularmente en las especies del sotobosque del GF 3, *Trichilia clausenii*, *Eugenia uniflora*, *Ruprechtia apetala*) y con las maderas más duras, representan a este extremo del espectro funcional.

Estrategias de regeneración

La estrategia de regeneración, generalmente simplificada en dos grupos, especies dependientes de luz y especies tolerantes a la sombra (Swaine y Whitmore 1988), también se puede complejizar debido a cambios en la respuesta de las especies en distintos estadios de su desarrollo (Clark y Clark 1992, Dalling et al. 2001). En este estudio se encontró que pocas especies son extremas tolerantes a la sombra o extremas dependientes de la luz en su fase de regeneración. En general, la mayoría de las especies se encuentran en condiciones intermedias de iluminación y ante la generación de un claro en el dosel del bosque cambian su estrategia. Las especies responden a los gradientes temporales de luz mediante el compromiso entre la supervivencia y el crecimiento en condiciones de baja y alta intensidad de luz, respectivamente (Shugart 1984, Givnish 1988). En bosques tropicales, Wright et al. (2003) encuentran que hay pocas especies en los extremos del gradiente de tolerancia a la sombra y que, en general, la mayoría de las especies tienen requerimientos intermedios de luz y pueden cambiar su estrategia ante el aumento de este recurso, por ejemplo, aumentar sus tasas de crecimiento cuando se genera un claro. Esto ocurre en la SP en las especies del dosel de los GF 2 y 4. Por ejemplo, especies del GF 2, como *Anadenanthera colubrina*, *Myroxylon peruiferum*, *Cupania vernalis*, pueden presentar

renovales juveniles (individuos con 1 a 5 cm de dap) bajo el dosel del bosque y, cuando se genera un claro dentro del bosque, cambian a una estrategia de rápida adquisición de los recursos, presentando altas tasas de crecimiento. Otras especies de este grupo raramente se encuentran dentro del bosque, por ejemplo, *Cedrela balansae*, *Astronium urundeuva*, *Cordia trichotoma*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Tipuana tipu*, todas especies que suelen regenerar a orillas de ríos o caminos, o bien, en disturbios naturales grandes dentro del bosque (por ej. deslizamientos de ladera). La baja inversión en defensas en las hojas de las especies deciduas explica en parte las altas tasas de herbivoría en los bosques secos (Coley y Barone 1983), lo que puede provocar una baja densidad de renovales de estas especies dentro del bosque.

De la misma forma, especies tardías del dosel del GF 4, como por ejemplo, *Phyllostylon rhamnoides*, *Calycophyllum multiflorum*, *Handroanthus impetiginosus* y *Diatenopteryx sorbifolia* presentan juveniles dentro del bosque en condiciones intermedias de iluminación. Estas condiciones de luz ocurren en la SP durante una época prolongada del año (6 a 7 meses) cuando los árboles pierden el follaje. Alrededor del 80% de las especies son deciduas y pierden sus hojas durante la época seca (Sarmiento 1972) permitiendo que haya una mayor entrada de luz al interior del bosque. Las correlaciones entre las características de las especies (por ej. área foliar específica, contenido foliar de nutrientes) y las condiciones de luz en la regeneración son más débiles en los bosques secos debido a que el dosel es estacionalmente más abierto (Poorter 2008).

En resumen, estas especies pueden ser rápidas colonizadoras del dosel cuando ocurren disturbios dentro del bosque. Las características del aprovechamiento forestal selectivo de especies maderables, que genera grandes claros dentro del bosque, puede contribuir en la colonización del dosel por parte de individuos que previamente se encontraban suprimidos (Carvalho et al. 2004). De todas formas, para que ocurra la regeneración natural del bosque, los aprovechamientos forestales deben realizarse minimizando el impacto sobre la estructura del bosque (Putz et al. 2008) y conservando árboles semilleros que garanticen la disponibilidad de semillas.

Respuesta funcional a los gradientes ambientales y de historia de uso forestal

Las condiciones extremas de temperatura y humedad, la estacionalidad climática y el régimen de disturbios son los principales ejes de variación que afectan a la estructura y dinámica de los ecosistemas (McIntyre et al. 1999). En la SP la variación florística (como se mostró en el capítulo anterior) y la distribución de las características morfológicas y demográficas de las especies de árboles están influenciadas por las condiciones climáticas de temperatura y precipitación que actúan a escala regional, y por la historia de uso forestal y la topografía que actúan a escala intermedia o de paisaje.

En el gradiente climático de la SP, la mayor precipitación anual que ocurre en la serranía de Tartagal (hacia el noreste del área de estudio), se correlaciona con altas tasas de recambio de individuos, originadas por altas tasas de reclutamiento y mortalidad. La combinación de lluvias torrenciales y una topografía abrupta contribuyen en la generación de deslizamientos de ladera en este sector de SP (Cristobal et al. 2009). Los deslizamientos de ladera son disturbios naturales frecuentes que condicionan la dinámica forestal en bosques de montaña (Veblen y Ashton 1978, Grau y Brown 1995). La mayor dinámica demográfica en esta serranía y las características morfológicas asociadas a la mayor precipitación, es decir, menor altura de los árboles y baja densidad de madera, reflejan la condición de un mayor régimen de disturbios naturales en este sector de SP. Por otro lado, la mayor temperatura media anual que caracteriza a las serranías de Orán-Ledesma (hacia el suroeste del área de estudio), se correlaciona con una mayor altura de los árboles y, marginalmente, mayor densidad de madera ($P < 0.06$). Las características de las especies relacionadas con la adquisición, distribución y conservación de recursos influyen sobre la productividad de los bosques a escala de comunidades y ecosistemas (Green et al. 2003, Reich 2012). Las parcelas permanentes establecidas en bosques que se encuentran en etapas sucesionales avanzadas, presentan valores más altos de biomasa forestal en las serranías de Orán-Ledesma, donde predominan especies con alta densidad de madera que refleja una estructura más compleja de la madera y, en consecuencia, mayor capacidad de almacenar carbono (425 y 289 ton C ha⁻¹ en promedio, en parcelas con más de 20 años sin aprovechamiento forestal en las serranías de Orán-Ledesma y Tartagal, respectivamente).

La historia de uso del bosque, estimada a partir de los años sin aprovechamiento forestal, se correlaciona con las características morfológicas y demográficas de las especies. En las parcelas con más años sin uso forestal predominan especies con mayor altura,

dispersión por viento y mayor densidad de leño. Adicionalmente disminuye el reclutamiento, favoreciéndose las especies con mayor afinidad por suelos fértiles y, aunque marginalmente, también disminuye el crecimiento ($P < 0.07$). La historia de uso es un elemento clave en la interpretación de la respuesta de la vegetación a lo largo de los gradientes de disturbio antrópico, particularmente los cambios en abundancia de las especies y los cambios en las características funcionales emergentes en las comunidades de plantas (Milchunas et al. 1988, Díaz et al. 1999, Lienin y Kleyer 2011).

En resumen, el clima, la topografía y la historia de uso forestal son filtros ambientales que actúan en distintas escalas espaciales y de forma interactiva sobre el conjunto regional de especies de árboles del pedemonte. En la SP la variación climática en interacción con la variación topográfica, condiciona los patrones demográficos y las características morfológicas de las especies a escala regional. En tanto que a escala de paisaje, la historia de uso forestal explica la variación de las especies a lo largo del eje de diferenciación funcional que refleja el compromiso entre la adquisición y conservación de recursos en las distintas etapas de la sucesión secundaria.

3.5 Literatura citada

- Brown, A. D. 2009. Las selvas pedemontanas de las Yungas: manejo sustentable y conservación de la biodiversidad de un ecosistema prioritario del noroeste argentino. En: Brown, A. D. et al. (eds.), Selva Pedemontana de las Yungas: historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Ediciones del Subtrópico, pp. 13-36.
- Calinski, R. B. y Harabasz, J. 1974. A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics* 3, 1-27.
- Carvalho, J. O., Silva, J. N. y Lopes, J. C. 2004. Growth rate of a terra firme rain forest in Brazilian Amazonia over an eight-year period in response to logging. *Acta Amazonica* 34, 209-217.
- Chazdon, R. L. 1998. Tropical forests-log 'em or leave 'em? *Science* 281, 1295-1296.

- Chessel, D., Dufour, A. B., Dray, S., Jombart, T., Lobry, J. R., Ollier, S., Pavoine, S. y Thioulouse, J. 2012. Analysis of ecological data: Exploratory and Euclidean methods in environmental sciences. R package version 1.5-1.
- Clark, D. A. y Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rainforest. *Ecological Monographs* 62, 315-344.
- Coley, P. D. y Barone, J. A. 1983. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 305-335.
- Condit, R., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1996. Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science* 7, 405-416.
- Condit, R., Ashton, P. S., Manokaran, N., LaFrankie, J. V., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* 354:1739-1748.
- Condit, R., Ashton, P., Bunyavejchewin, S., Dattaraja, H. S., Davies, S., Esufali, S., Ewango, C., Foster, R., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Hall, P., Harms, K. E., Hart, T., Hernández, C., Hubbell, S., Itoh, A., Kiratiprayoon, S., LaFrankie, J., Loo de Lao, S., Makana, J. R., Noor, S. M. N., Kassim, A. R., Russo, S., Sukumar, R., Samper, C., Suresh, H. S., Tan, T., Thomas, S., Valencia, R., Vallejo, M., Villa, G. y Zillio, T. 2006. Importance of demographic niches to tree diversity. *Science* 313, 98-101.
- Chave, J. C., Muller-Landau H. C., Baker T. R., Easdale T. A., ter Steege H. y Webb C. O. 2006. Regional and phylogenetic variation in woody density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16, 2356-2367.
- Cristobal, L., Pacheco, S., Malizia, L. y García Bes, P. 2009. Dinámica de deslizamientos en la selva pedemontana del departamento San Martín. En: Brown, A. D., Blendinger, P. G., Lomáscolo, T. y García Bes, P. (eds.). *Selva Pedemontana de las Yungas: historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro*. Ediciones del Subtrópico, Tucumán, pp. 333-343.

- Dalling, J. W., Winter, K., Nason, J. D., Hubbell, S. P., Murawski, D. A. y Hamrick, J. L. 2001. The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade tolerant pioneer tree? *Ecology* 82, 933-945.
- Díaz, S. y Cabido, M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463-474.
- Díaz, S., Cabido, M. y Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at the regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- Díaz, S., Cabido, M., Zak, M., Martínez Carretero, E. y Aranibar, J. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10, 651-660.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. y Cabido, M. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38, 497-508.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontome, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., Torres-Espuny, L. D., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. y Zak, M. R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295-304.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J. F. y Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3, 143-166.
- Dray, S. y Legendre, P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.
- Easdale, T., Gurvich, D. E., Sercic, A. N. y Healey, J. R. 2007a. Tree morphology in seasonally dry montane forest in Argentina: Relationships with shade tolerance and nutrient shortage. *Journal of Vegetation Science* 18, 313-326.

- Easdale, T., Healey, J., Grau, H. y Malizia, A. 2007b. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95, 1234-1249.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 63-92.
- Givnish, T. J. 1998. Adaptive radiation of plants on oceanic islands: classical patterns, molecular data, new insights. En: Grant, P. (ed.) *Evolution on islands*. Oxford University Press, New York, pp 281-304.
- Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27, 857-874.
- Grau, H. R. y Brown, A. D. 1995. Los deslizamientos de ladera como condicionantes de la estructura y composición de la selva subtropical de montaña. En: Grau, H. R. y Brown, A. D. (eds.) *Investigación, conservación y desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. LIEY, Tucumán, pp.79-84.
- Green, D. S., Erickson, J. E. y Kruger, E. L. 2003. Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 115, 163-171.
- Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley y Sons, Chichester, UK.
- Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J. G. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79, 259-281.
- Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74, 2204-2214.
- Keddy, P. A. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6, 621-626.
- Korning, J. y Balslev, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10, 151-166.
- Lambers, H. y Poorter, H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23, 187-261.

- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Condit, R., D'Angelo, S. y Andrade, A. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a longterm demographic study. *Forest Ecology and Management* 190, 131-143.
- Lavorel, S. y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits - revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Legendre, P., Galzin, R. y Harmelin-Vivien, M. L. 1997. Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78, 547-562.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Legname, P. 1982. Árboles indígenas del noroeste argentino. *Opera Lilloana* 34, 1-226.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta, R. y Hartshorn, G. S. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73, 915-924.
- Lienin, P. y Kleyer, M. 2011. Plant leaf economics and reproductive investment are responsive to gradients of land use intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 145, 67-76.
- McCune, B. y Grace, J. B. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Oregon.
- McIntyre, S., Díaz, S., Lavorel, S. y Cramer, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics: introduction. *Journal of Vegetation Science* 10, 604-608.
- Milchunas, D. G., Sala, O. E. y Lauenroth, W. K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132, 87-106.
- Müller, S. C., Overbeck, G. E., Pfadenhauer, J. y Pillar, V. D. 2007. Plant functional types of woody species related to fire disturbance in forest-grassland ecotones. *Plant Ecology* 189, 1-14.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. y Wagner, H. 2012. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-5.
- Poorter, L. 2008. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181, 890-900.

- Putz, F. E., Sist, P., Fredericksen, T. y Dykstra, D. 2008. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management* 256, 1427-1433.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C. y Bowman, W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80, 1955-1969.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M. y Walters, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164, 143-164.
- Reich, P. B. 2012. Key canopy traits drive forest productivity. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 79, 2128-2134.
- Sarmiento, G. 1972. Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60, 367-410.
- Shugart, H. H. 1984. A theory of forest dynamics: the ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, New York.
- Swaine, M. D. y Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75, 81-86.
- Swaine, M. D. y Hall, J. B. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71, 601-627.
- ter Braak, C. J. F. y Looman, C. W. N. 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio* 65, 3-11.
- Vázquez, G. A. y Givnish, T. J. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86, 999-1020.
- Vázquez-Yanes, C. y Guevara-Sada, S. 1985. Caracterización de los grupos ecológicos de árboles de la selva húmeda. En: Gómez-Pompa, A. y del Amo, R. S. (eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II.* Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, pp. 67-78.

- Veblen, T. T. y Ashton, P. 1978. Catastrophic influences on vegetation of the valdivian Andes, Chile. *Vegetatio* 36, 149-167.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. y Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70, 536-538.
- Woodward, F. I. y Diament, A. D. 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5, 202-212.
- Wright, I. J. y Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127, 21-29.
- Wright, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forest: a review of mechanism of species coexistence. *Oecologia* 130, 1-14.
- Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Condit, R. y Hubbell, S. P. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84, 3174-3185.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M. L., Niinemets, L., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., Villar, R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

Apéndice 3.1. Características demográficas, morfológicas y de las condiciones necesarias para la regeneración en 54 especies de árboles de la SP en el noroeste de Argentina. M = Tasa de mortalidad, R = Tasa de reclutamiento, RI = Tasa de recambio de individuos, C = Tasa de crecimiento, A = Altura máxima, DL = Densidad de leño, D = Modo de dispersión (1: anemocoria, 2: zoocoria, 3: autocoria), H = Tamaño de hoja (1: hojas pequeñas, 2: hojas medianas, 3: hojas grandes), AF = Afinidad con suelos fértiles (valores positivos: baja afinidad con suelos fértiles, valores negativos: alta afinidad con suelos fértiles), TS = Tolerancia a la sombra (frecuencia de renovales .frecuencia de árboles adultos⁻¹).

Especie	Sigla	Demográficas			
		M	R	RI	C
		%	%	%	cm año ⁻¹
<i>Achatocarpus praecox</i>	Acpr	4,44	0,73	2,58	0,10
<i>Agonandra excelsa</i>	Agex	1,61	0,31	0,96	0,15
<i>Allophyllus edulis</i>	Aled	3,21	1,70	2,46	0,13
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Anco	1,89	1,30	1,59	0,48
<i>Aralia soratensis</i>	Arso	2,63	0,00	1,32	0,12
<i>Astronium urundeuva</i>	Asur	1,13	0,36	0,75	0,31
<i>Blepharocalix salicifolia</i>	Blsa	0,58	1,66	1,12	0,22
<i>Bounganvillea stipitata</i>	Bost	8,91	0,00	4,45	0,11
<i>Calycophyllum multiflorum</i>	Camu	1,26	1,00	1,13	0,19
<i>Caesalpinea paraguariensis</i>	Capa	1,92	0,00	0,96	0,06
<i>Capparis prisca</i>	Capr	1,17	1,11	1,14	0,11
<i>Cedrela balansae</i>	Ceba	1,95	2,02	1,98	0,55
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Chgo	1,01	0,84	0,93	0,20
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Chma	1,98	0,62	1,30	0,18
<i>Cinnamomun porphyrium</i>	Cipo	2,58	0,79	1,68	0,44
<i>Cnicothamnus vitivifolia</i>	Cnvi	13,97	0,71	7,34	0,17
<i>Coutarea hexandra</i>	Cohe	3,11	2,05	2,58	0,16
<i>Cordia americana</i>	Coam	1,10	0,38	0,74	0,23
<i>Cordia trichotoma</i>	Cotr	2,35	0,90	1,63	0,34

Especie	Sigla	Demográficas			
		M	R	RI	C
		%	%	%	cm año ⁻¹
<i>Cordia saccellia</i>	Cosa	1,60	0,57	1,08	0,15
<i>Coccoloba tiliacea</i>	Coti	0,98	0,00	0,49	0,44
<i>Croton piluliferus</i>	Crpi	7,25	1,47	4,36	0,67
<i>Cupania vernalis</i>	Cuve	2,57	4,56	3,56	0,39
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Diso	1,74	0,46	1,10	0,26
<i>Erythroxyton argentinum</i>	Erar	8,91	0,71	4,81	0,16
<i>Eugenia uniflora</i>	Euun	2,96	1,59	2,28	0,09
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Glam	1,21	1,83	1,52	0,23
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Haim	2,12	0,50	1,31	0,15
<i>Handroanthus lapacho</i>	Hala	2,12	0,00	1,06	0,20
<i>Handroanthus ochracea</i>	Haoc	0,00	1,92	0,96	0,15
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Jami	1,75	0,00	0,88	0,26
<i>Lonchocarpus lilloi</i>	Loli	2,64	1,37	2,00	0,48
<i>Maclura tinctoria</i>	Mati	1,75	1,61	1,68	0,04
<i>Myroxylon peruiferum</i>	Mype	0,60	1,15	0,88	0,27
<i>Myrcianthes pungens</i>	Mypu	2,52	0,49	1,51	0,11
<i>Myriocarpa stipitata</i>	Myst	6,93	2,25	4,59	0,33
<i>Ocotea puberula</i>	Ocpu	3,55	3,95	3,75	0,57
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Paex	3,50	1,29	2,40	0,26
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	Phrh	0,74	1,19	0,97	0,12
<i>Pisonia zapallo</i>	Piza	2,02	2,90	2,46	0,36
<i>Piper tucumanum</i>	Pitu	4,08	3,39	3,74	0,17
<i>Pogonopus tubulosus</i>	Potu	4,26	1,39	2,83	0,10
<i>Pseudobombax argentinum</i>	Psar	1,44	0,68	1,06	0,29
<i>Ruprechtia apetala</i>	Ruap	3,99	1,52	2,76	0,12
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Rula	2,07	1,88	1,97	0,23
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Sebr	7,26	0,00	3,63	0,08
<i>Solanum umbellatum</i>	Soum	11,85	2,12	6,99	0,48

Especie	Sigla	Demográficas			
		M	R	RI	C
		%	%	%	cm año ⁻¹
<i>Terminalia triflora</i>	Tetr	0,50	1,88	1,19	0,14
<i>Trichilia clausenii</i>	Trcl	3,48	1,99	2,73	0,12
<i>Urera baccifera</i>	Urba	8,94	2,44	5,69	0,24
<i>Urera caracasana</i>	Urca	11,44	3,43	7,44	0,42
<i>Vassobia breviflora</i>	Vabr	8,17	0,00	4,09	0,19
<i>Xylosma longipetiolata</i>	Xylo	0,98	0,94	0,96	0,22
<i>Zanthoxylum petiolare</i>	Zape	4,24	0,34	2,29	0,24

Apéndice 3.1. Continuación.

Especie	Sigla	Morfológicas				Regeneración	
		A	DL	D	H	ASF	TS
		m	g cm ⁻³			PCA 1	
<i>Achatocarpus praecox</i>	Acpr	11,5	0,87	3	1	0,56	1,60
<i>Agonandra excelsa</i>	Agex	17,5	0,82	2	1	0,66	0,22
<i>Allophylus edulis</i>	Aled	12	0,54	2	1	0,84	1,82
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Anco	29	1,02	1	2	-0,58	0,24
<i>Aralia soratensis</i>	Arso	22	0,42	1	3	-1,69	0,18
<i>Astronium urundeuva</i>	Asur	28	1,18	1	3	-2,70	0,10
<i>Blepharocalix salicifolia</i>	Blsa	22	0,60	2	1	0,55	1,13
<i>Bounganvillea stipitata</i>	Bost	12	0,56	1	1	-4,95	0,17
<i>Calycophyllum multiflorum</i>	Camu	29,5	0,85	1	1	1,47	0,71
<i>Caesalpineia paraguariensis</i>	Capa	20	1,15	1	1	-6,20	0,25
<i>Capparis prisca</i>	Capr	12	0,66	2	1	2,38	0,89
<i>Cedrela balansae</i>	Ceba	25	0,44	1	3	-2,03	0,48
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Chgo	16	0,67	2	2	1,57	0,68

Especie	Sigla	Morfológicas				Regeneración	
		A	DL	D	H	ASF	TS
		m	g cm ⁻³	PCA 1			
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	Chma	11,5	0,79	2	1	1,84	0,38
<i>Cinnamomun porphyrium</i>	Cipo	21	0,42	2	2	2,85	0,17
<i>Cnicothamnus vitivifolia</i>	Cnvi	9	0,44	3	2	-1,01	0,50
<i>Coutarea hexandra</i>	Cohe	13,5	0,60	1	1	0,92	1,17
<i>Cordia americana</i>	Coam	23,5	0,78	1	1	0,33	0,46
<i>Cordia trichotoma</i>	Cotr	21,5	0,60	1	2	0,61	0,39
<i>Cordia saccelia</i>	Cosa	19	0,80	1	1	0,81	0,14
<i>Coccoloba tiliacea</i>	Coti	13,5	0,69	3	2	0,98	1,00
<i>Croton piluliferus</i>	Crpi	20	0,33	3	2	0,61	0,57
<i>Cupania vernalis</i>	Cuve	21	0,85	2	3	1,50	1,50
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	Diso	16	0,96	1	2	1,47	0,62
<i>Erythroxylon argentinum</i>	Erar	15,5	0,76	3	1	-2,26	1,00
<i>Eugenia uniflora</i>	Euun	13,5	0,99	2	1	1,18	2,34
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Glam	20	0,87	2	2	0,47	0,65
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	Haim	28	0,96	1	1	1,59	0,40
<i>Handroanthus lapacho</i>	Hala	21,5	0,54	1	2	2,67	0,29
<i>Handroanthus ochracea</i>	Haoc	22	0,87	1	1	0,81	0,22
<i>Jacaranda mimosifolia</i>	Jami	22,5	0,58	1	3	-4,05	0,20
<i>Lonchocarpus lilloi</i>	Loli	25	0,75	1	1	1,19	0,78
<i>Maclura tinctoria</i>	Mati	21	0,87	2	1	-5,54	0,50
<i>Myroxylon peruiferum</i>	Mype	26,5	0,97	1	2	1,44	1,86
<i>Myrcianthes pungens</i>	Mypu	15,5	0,85	2	1	1,23	0,51
<i>Myriocarpa stipitata</i>	Myst	11	0,27	3	2	0,07	0,33
<i>Ocotea puberula</i>	Ocpu	15	0,47	2	2	1,10	0,82
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Paex	25,5	0,61	1	1	-2,23	0,44
<i>Phyllosthylon rhamnoides</i>	Phrh	24,5	0,90	1	1	-1,14	0,97
<i>Pisonia zapallo</i>	Piza	16	0,41	1	2	-0,91	0,60
<i>Piper tucumanum</i>	Pitu	10	0,46	2	1	1,50	4,06

Especie	Sigla	Morfológicas				Regeneración	
		A	DL	D	H	ASF	TS
		m	g cm ⁻³	PCA 1			
<i>Pogonopus tubulosus</i>	Potu	13	0,67	3	2	1,20	0,81
<i>Pseudobombax argentinum</i>	Psar	18	0,39	1	3	-4,95	0,20
<i>Ruprechtia apetala</i>	Ruap	17,5	0,66	1	1	0,63	0,77
<i>Ruprechtia laxiflora</i>	Rula	16	0,75	1	1	1,66	0,73
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Sebr	11,5	0,63	2	1	1,27	3,60
<i>Solanum umbellatum</i>	Soum	14,5	0,49	2	2	0,05	0,29
<i>Terminalia triflora</i>	Tetr	22,5	0,66	1	1	-0,85	0,30
<i>Trichilia clausenii</i>	Trcl	15	0,77	2	1	0,03	2,52
<i>Urera baccifera</i>	Urba	12,5	0,17	2	3	-0,13	1,21
<i>Urera caracasana</i>	Urca	12,5	0,17	2	3	0,56	0,59
<i>Vassobia breviflora</i>	Vabr	8,5	0,50	2	1	0,07	0,80
<i>Xylosma longipetiolata</i>	Xylo	10	0,62	3	2	-0,86	0,67
<i>Zanthoxylum petiolare</i>	Zape	14	0,78	3	2	3,43	0,20

**EFFECTOS DEL APROVECHAMIENTO FORESTAL SOBRE LA ESTRUCTURA Y
DINÁMICA DE LA SELVA PEDEMONTANA: IMPLICACIONES PARA SU
MANEJO Y CONSERVACIÓN**



4.1. Introducción

Los bosques proveen diversos servicios ambientales a la población mundial, entre los que se destacan: regulación de los ciclos biogeoquímicos, refugio para la biodiversidad, provisión de bienes y servicios y recreación. Los bosques tropicales y subtropicales, donde se alberga la mayor diversidad de plantas vasculares, representan el 70% de las masas forestales del mundo (FAO 2010). Una gran proporción de estas masas forestales corresponde a bosques secundarios originados por diversas actividades del hombre (por ej. ganadería, agricultura, aprovechamiento selectivo de madera) con distintas intensidades de uso (FAO 2012). Para entender las implicaciones del impacto de estas actividades a escala local (por ej. reducción de la biodiversidad, reducción de la capacidad productiva del bosque) y regional (por ej. reducción en la fijación de carbono) resulta necesaria la comparación de bosques con diferentes historias de uso (Gerwing 2002). El manejo de los bosques secundarios requiere del entendimiento de su funcionamiento para poder desarrollar acciones que garanticen el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que proporcionan.

La sucesión secundaria se lleva a cabo en áreas donde la vegetación ha sido removida total o parcialmente (Finegan 1984, Ricklefs 1993). Los cambios en la composición de especies de árboles y la estructura del bosque durante la sucesión secundaria están influenciados por múltiples factores. El uso histórico, las características estructurales y la composición florística de la vegetación al inicio de la sucesión juegan un papel importante en la recuperación natural en las décadas siguientes (Egler 1952, Finegan 1996, Grau et al. 1997). El modelo conceptual que explica el proceso de sucesión secundaria es una combinación de diversos mecanismos (por ej. facilitación, inhibición, tolerancia) que actúan en las distintas etapas de la sucesión (Pickett et al. 1987). Con frecuencia, la interacción entre la historia y la intensidad de uso impide predecir cómo serán los patrones de reemplazo de especies durante el proceso de la sucesión secundaria (Guariguata y Ostertag 2001).

El aprovechamiento selectivo de especies maderables tiene la particularidad de no eliminar totalmente la cobertura forestal. Estudios previos han mostrado que después de la extracción selectiva de especies maderables, se modifican las condiciones ambientales en el

bosque (por ej. aumento de la disponibilidad de luz), por lo que ocurren cambios en la composición de especies (Fredericksen et al. 1999, Fredericksen y Mostacedo 2000, Peltzer et al. 2000), en la regeneración de las especies leñosas (Magnusson et al. 1999, Pinard et al. 2000), en la cobertura del dosel (Wilkie et al. 1992) y en las tasas de crecimiento de los árboles (Chapman y Chapman 1997). En los bosques secos de Bolivia y Argentina la intensidad de uso y el tiempo transcurrido durante la recuperación natural generan cambios en la composición de especies y en la estructura del bosque (Mostacedo et al. 2001, Tálamo y Caziani 2003).

En las primeras etapas de la regeneración natural posterior al aprovechamiento forestal predominan las especies pioneras que regeneran en espacios abiertos con alta disponibilidad de luz (Fredericksen y Pariona 2002, Campanello et al. 2009). En un estudio que compara bosques con y sin aprovechamiento forestal, Chazdon et al. (2010) encontraron diferencias en la composición funcional de las especies de árboles. Estos autores agrupan a las especies de acuerdo a su comportamiento demográfico (por ej. especies colonizadoras de rápido crecimiento, especies tardías del bosque maduro) y concluyen en la utilidad de comparar grupos de especies que se comportan funcionalmente de manera similar, por ejemplo al momento de seleccionar especies adecuadas para restauración. La variación en los ciclos de vida de las plantas determina grupos funcionales de especies con ventajas diferentes frente a distintas condiciones ambientales (Wright y Westoby 2001, Westoby et al. 2002). Por ejemplo, en bosques de Yungas, específicamente en la Selva Montana (~1,000 m de altitud), Easdale et al. (2007) encuentran asociaciones entre las variables demográficas y la estructura poblacional de las especies de árboles en bosques secundarios y maduros que definen grupos de especies con diferentes estrategias funcionales.

Desde hace más de un siglo la agricultura ha transformado una vasta superficie de la Selva Pedemontana (SP) en el noroeste de Argentina (Brown y Malizia 2004). En la actualidad, los bosques remanentes son usados en casi toda su extensión para el aprovechamiento selectivo de madera debido a la presencia de una decena de especies de valor comercial (Brown et al. 2001). Teniendo en cuenta que después de una intervención forestal se inicia un proceso de sucesión secundaria que implica un reemplazo paulatino de especies, cambios en la estructura del bosque y cambios en los patrones demográficos de

las especies, el tiempo transcurrido desde el último aprovechamiento forestal puede servir como un predictor de los cambios en la estructura y dinámica del bosque. Por ejemplo, en bosques con aprovechamiento forestal reciente aumentarán las tasas de crecimiento y de reclutamiento, mientras que en la estructura del bosque y la composición florística aumentará la proporción de especies pioneras que se caracterizan por la rápida adquisición de recursos. Por otro lado, en bosques donde han transcurrido varios años desde el último aprovechamiento forestal disminuirán las tasas de crecimiento y de reclutamiento, mientras que la estructura y composición florística estará dominada principalmente por especies tardías del bosque maduro que se caracterizan por la conservación de recursos.

Entre 2002 y 2009 hemos establecido un sistema de 20 parcelas permanentes de monitoreo forestal en la SP del sector norte de Yungas (provincias de Jujuy y Salta), 16 de las cuales fueron remedidas en 2008-2009. Las parcelas fueron establecidas en bosques que difieren en el tiempo transcurrido desde su último aprovechamiento forestal (entre 3 y 30 años sin aprovechamiento forestal a la fecha del establecimiento de la parcela) y se distribuyen en un rango latitudinal amplio (ca. 250 km), que incluye considerable variación climática y topográfica. Los objetivos planteados para este capítulo son: (1) analizar la estructura del bosque en función del gradiente sucesional posterior al aprovechamiento (es decir, años sin uso forestal) teniendo en cuenta la variación climática y topográfica de las parcelas, (2) describir los cambios en la composición funcional de las especies de árboles en bosques que se encuentran en distintas etapas sucesionales, y (3) analizar cambios en los patrones demográficos y en las tasa de acumulación de biomasa en función de los años sin uso forestal.

4.2 Métodos

Área de estudio

El estudio se desarrolló en bosques de SP de la cuenca del río Bermejo en el noroeste de Argentina (22-24° S y 63-65° O). La vegetación corresponde a la unidad fitogeográfica de la *Selva Tucumano-Boliviana* (Cabrera 1976), que representa la extensión más austral de los bosques neotropicales que se desarrollan sobre las laderas orientales de las sierras

subandinas (Cabrera y Willink 1980). En el capítulo I se provee una descripción detallada de las características ambientales y de historia de uso del bosque en el área de estudio.

Parcelas permanentes

Se establecieron 20 parcelas permanentes de 1 hectárea cada una entre diciembre de 2002 y noviembre de 2009 (ver Figura 1.1). El protocolo de establecimiento de las parcelas permanentes sigue los lineamientos sugeridos en otros sistemas de parcelas permanentes establecidos en bosques tropicales y subtropicales (Dallmeier et al. 1992, Condit 1998). En el Capítulo I se provee una descripción detallada de la metodología empleada en el establecimiento y remediación de las parcelas permanentes de monitoreo forestal.

Entre 2008 y 2009 se remidieron 16 de las 20 parcelas permanentes. La remediación consiste en medir nuevamente todos los árboles marcados y medidos en el establecimiento de las parcelas, registrar los individuos muertos en el período entre el establecimiento y la remediación y medir, identificar y marcar los nuevos árboles que alcancen o superen los 10 cm de dap (medida mínima de los árboles que se censan en las parcelas permanentes). En este capítulo, se utilizaron las 20 parcelas permanentes para analizar los cambios en la estructura del bosque y la composición funcional de especies en función de los años sin uso forestal y se utilizaron las 16 parcelas remedidas en 2008-2009 para describir los patrones demográficos y de acumulación de biomasa en bosques en distintas etapas sucesionales.

Cada parcela permanente cuenta con información ambiental, en particular: características climáticas (temperatura media anual y precipitación anual), porcentaje de pendiente (como medida de la variación topográfica) y variables relacionadas con la historia de uso del bosque (años sin aprovechamiento forestal y área basal de tocones) (ver Tabla 1.1). En el capítulo 1 se provee una descripción detallada sobre el origen de la información ambiental de las parcelas permanentes.

Análisis de datos

Los parámetros de estructura del bosque considerados fueron: riqueza de especies por hectárea, densidad de árboles por hectárea y biomasa forestal (ton C ha⁻¹). La biomasa forestal (BF) se calculó con la fórmula:

$$BF = p \times \exp(-0.667 + 1.784 \ln(dap) + 0.207 (\ln(dap))^2 - 0.0281 (\ln(dap))^3)$$

Donde, p es la densidad básica de la madera. De acuerdo a la precipitación media anual y al largo de la estación seca en la SP, ésta es la fórmula recomendada por Chave et al. (2005) para los bosques secos. La densidad de madera de las especies se obtuvo de Chave et al. (2006) y de la base de datos de densidad de madera de especies nativas de INTI-CITEMA (<http://www.inti.gov.ar/maderaymuebles/infotecnica.htm>). La riqueza de especies, la densidad de árboles y la biomasa forestal se relacionaron con la historia de uso del bosque (años sin uso forestal y área basal de tocones), las variables climáticas (precipitación media anual y temperatura media anual) y el porcentaje de pendiente en modelos de regresión múltiple para establecer cuáles son los mejores predictores de la variación en la estructura del bosque. Para las variables discretas o conteos (es decir, riqueza de especies y densidad de árboles) se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM, McCullagh y Nelder 1989), asumiendo una distribución Poisson de los errores; para biomasa forestal, se ajustó un modelo lineal general con distribución normal de los errores. Los modelos de regresión múltiple se construyeron siguiendo las recomendaciones de Crawley (2005). Previamente a la construcción de los modelos se usaron árboles de regresión para investigar la estructura de las interacciones entre las variables explicativas. Además, con modelos aditivos generalizados (GAM, Hastie y Tibshirani 1990) se investigaron curvaturas en las relaciones y, en caso de su existencia, se incorporaron términos cuadráticos en los modelos. Primero se comenzó con los modelos más complejos, es decir, se incorporaron todas las interacciones entre las variables explicativas más los términos cuadráticos, en los casos correspondientes. Las variables explicativas fueron centradas respecto a la media para facilitar la interpretación de los efectos de las variables, las interacciones y los términos cuadráticos (Schielzeth 2010). Posteriormente, se eliminaron términos no significativos en orden secuencial (es decir, interacciones triples, interacciones dobles, términos cuadráticos, términos simples) hasta obtener todos los términos significativos. Con el modelo final se

cotejaron los supuestos de normalidad, homogeneidad de varianzas y puntos extremos. En los GLM el porcentaje de varianza explicada (es decir, el equivalente al R^2 de los modelos lineales generales) se calculó como:

$$(\text{Devianza del modelo nulo} - \text{Devianza residual}) / \text{Devianza del modelo nulo} \times 100$$

La clasificación de grupos funcionales (GF) que se obtuvo en el tercer capítulo de esta tesis, con base en las características morfológicas y demográficas de las especies, se utilizó para analizar los cambios en la composición funcional de especies de árboles en bosques que se encuentran en distintas etapas sucesionales (ver en Métodos del Capítulo 3 el procedimiento realizado para hacer la clasificación de GF). En este caso, como se excluyeron las dos características relacionadas con la regeneración de las especies, el número de especies consideradas ascendió a 70 especies, que representan 98% de los individuos censados en las 20 parcelas permanentes. En cada una de las 20 parcelas permanentes se calculó el área basal por GF para estimar la importancia en términos de biomasa aérea de cada GF. El área basal (AB) y la BF son medidas altamente correlacionadas que reflejan la biomasa aérea de los bosques (Clark y Clark 2000). Ambos parámetros se estiman a partir del diámetro de los árboles, pero la ecuación usada para BF resulta ser más específica del sitio porque, como se señaló en el párrafo anterior, incorpora la densidad de madera de las especies (Brown 1997). AB es una medida más conservadora para comparar el cambio en biomasa aérea entre sitios con diferente historia de uso (Chazdon et al. 2007) y, por esta razón, se utilizó para comparar el cambio en biomasa aérea de los distintos GF en bosques que difieren en los años sin aprovechamiento forestal. El AB se calculó a partir del diámetro de los árboles (para cada árbol, $AB = \pi/4 \times dap^2$).

La dinámica del bosque se analizó considerando la tasa de crecimiento y las tasas de reclutamiento y mortalidad en las 16 parcelas remedidas en 2008-2009. La tasa de crecimiento (C) es el incremento diamétrico de los árboles en el período de tiempo transcurrido entre el establecimiento y la remediación de las parcelas (t), expresada en cm año^{-1} ($C = (\ln(dap_r) - \ln(dap_e))/t$; donde dap_e y dap_r es el diámetro a la altura del pecho en el establecimiento y la remediación, respectivamente) (Condit et al. 2006). La tasa de mortalidad (M) expresa el porcentaje de árboles muertos por año, respecto al total de

individuos por hectárea ($M = (\ln(N_0) - \ln(N_s))/t$; donde, N_0 es el número de individuos censados en el establecimiento y N_s es el número de individuos sobrevivientes en la remediación). Por último, la tasa de reclutamiento (R) expresa el porcentaje de árboles reclutados cada año, respecto del total de individuos por hectárea ($R = (\ln(N_t) - \ln(N_s))/t$; donde, N_t es el número de individuos medidos en la remediación y N_s es el número de individuos sobrevivientes en la remediación). Las fórmulas utilizadas para el cálculo de M y R son las sugeridas por Condit et al. (1999).

Para estimar la acumulación de biomasa en el período comprendido entre el establecimiento y la remediación se calculó el cambio en AB ($\Delta AB = AB_r - AB_e$). Se calculó separadamente el incremento neto en AB, es decir, el aumento en AB debido al crecimiento de los árboles en el período entre el establecimiento y la remediación, así como la mortalidad y el reclutamiento en AB, es decir, el área basal correspondiente a los árboles muertos y los reclutados en este período, respectivamente. Los parámetros demográficos y el cambio en AB se analizaron en función de los años sin uso forestal. Los análisis se realizaron con el programa R (R Development Core Team 2013), empleando los paquetes: *tree* (Ripley 2012), *gam* (Hastie 2013) y *lattice* (Sarkar 2008).

4.3 Resultados

Estructura del bosque

La riqueza de especies en las 20 parcelas permanentes presentó valores entre 24 y 52 especies (con un promedio de 39 especies ha^{-1}), la densidad de árboles varió desde 299 árboles por hectárea hasta un máximo de 702 árboles por hectárea (con un promedio de 470 árboles ha^{-1}) y la biomasa forestal presentó valores entre 160,5 y 494.5 ton C por hectárea (con un promedio de 337.6 ton C ha^{-1}). Las parcelas establecidas en bosques con más de 20 años sin uso forestal presentaron en promedio 43 especies ha^{-1} y una biomasa forestal promedio de 392 ton C ha^{-1} . Estos valores se reducen cerca de 27% para la riqueza de especies y 36% para la biomasa forestal en parcelas establecidas en bosques con historia de aprovechamiento forestal reciente, es decir, con 3 a 7 años sin uso forestal (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Parámetros de estructura del bosque en las 20 parcelas permanentes establecidas en la Selva Pedemontana del noroeste de Argentina que difieren en los años transcurridos desde su último aprovechamiento forestal maderero.

Parcela	Años sin uso	Riqueza (sp. ha⁻¹)	Árboles (nro. ha⁻¹)	Biomasa (ton C ha⁻¹)
SA	3	36	470	322.1
Sau	4	24	299	169.5
RSI	5	33	398	333.8
AB	6	28	415	160.5
LQ	7	34	453	260.4
BMI	10	43	507	310.9
BMII	10	38	496	344.6
Km34	12	44	512	267.8
MS	12	39	447	381.8
Ai	15	39	445	300.3
CC	15	36	496	284.5
CN	15	43	441	482.4
AG	18	51	487	380.2
Km25	20	47	432	327.1
TI	20	44	456	432.0
Te	20	43	561	494.5
VM	20	52	702	456.1
SM	25	28	494	379.6
Yu	25	30	466	414.2
RSII	30	45	414	250.0

El número de años sin aprovechamiento forestal maderero explicó parte de la varianza en todas las variables de estructura del bosque analizadas (Tabla 4.2). La riqueza de especies no se relacionó significativamente con las variables climáticas de temperatura y precipitación. En cambio, los años sin aprovechamiento forestal y la topografía de las parcelas explicaron 75.2% de la variación en riqueza de especies ($P < 0.026$) en un modelo

que incluye la interacción entre estas dos variables. La riqueza de especies alcanza valores máximos en etapas intermedias de la sucesión secundaria conforme aumentan los años sin aprovechamiento forestal y tiende a ser menor en las parcelas con poca pendiente, es decir, parcelas establecidas en SP en áreas planas (Figura 4.1a y d). La densidad de árboles es mayor en las parcelas establecidas en bosques con más años sin aprovechamiento forestal y en áreas de montaña (es decir, pendientes de 11-37%). El modelo de regresión con estas variables explicó 34.6% de la variación en la densidad de árboles en las 20 parcelas permanentes ($P < 0.001$; Figura 4.1b y e). La biomasa forestal tiende a ser mayor en los bosques con más años sin aprovechamiento forestal y mayor temperatura media anual, observándose una interacción significativa entre estas variables (R^2 ajustado = 0.29, $P < 0.038$; Tabla 4.2). La biomasa forestal aumenta con la temperatura media anual; sin embargo, en las parcelas con pocos años sin uso forestal (2 a 7 años desde su último aprovechamiento forestal), aunque las temperaturas sean altas presentaron bajos valores de biomasa (Figura 4.1c y f). Por último, el AB de los tocones no explicó la variación en ninguna de las variables de estructura del bosque analizadas.

Tabla 4.2. Resumen de los modelos de regresión lineal múltiple para las variables de estructura del bosque en las 20 parcelas permanentes. Estadístico z en los modelos lineales generalizados para riqueza de especies y densidad de árboles y t en el modelo lineal general para biomasa forestal. % VE = Porcentaje de varianza explicada; en los GLM, $D^2 = (\text{Devianza modelo nulo} - \text{Devianza residual})/\text{Devianza modelo nulo} \times 100$.

Respuesta	Término	Estimado	SE	Estadístico	P	% VE
Riqueza	Ordenada	42.7	2.48	17.19	<0.0001	75.2
	Años	0.36	0.25	1.40	0.162	
	Pendiente	0.78	0.22	3.41	0.001	
	Pendiente ²	-0.14	0.06	-2.59	0.009	
	Años \times Pendiente	0.10	0.05	2.26	0.023	
Árboles	Ordenada	469.4	4.84	96.91	<0.0001	34.6
	Años	1.64	0.67	2.45	0.015	
	Pendiente	5.84	0.83	7.07	<0.0001	

Respuesta	Término	Estimado	SE	Estadístico	P	% VE
Biomasa	Ordenada	347.2	18.1	19.19	<0.0001	28.8
	TMA	52.88	33.14	1.59	0.130	
	Años	3.14	2.64	1.18	0.253	
	TMA x Años	11.60	5.68	2.04	0.054	

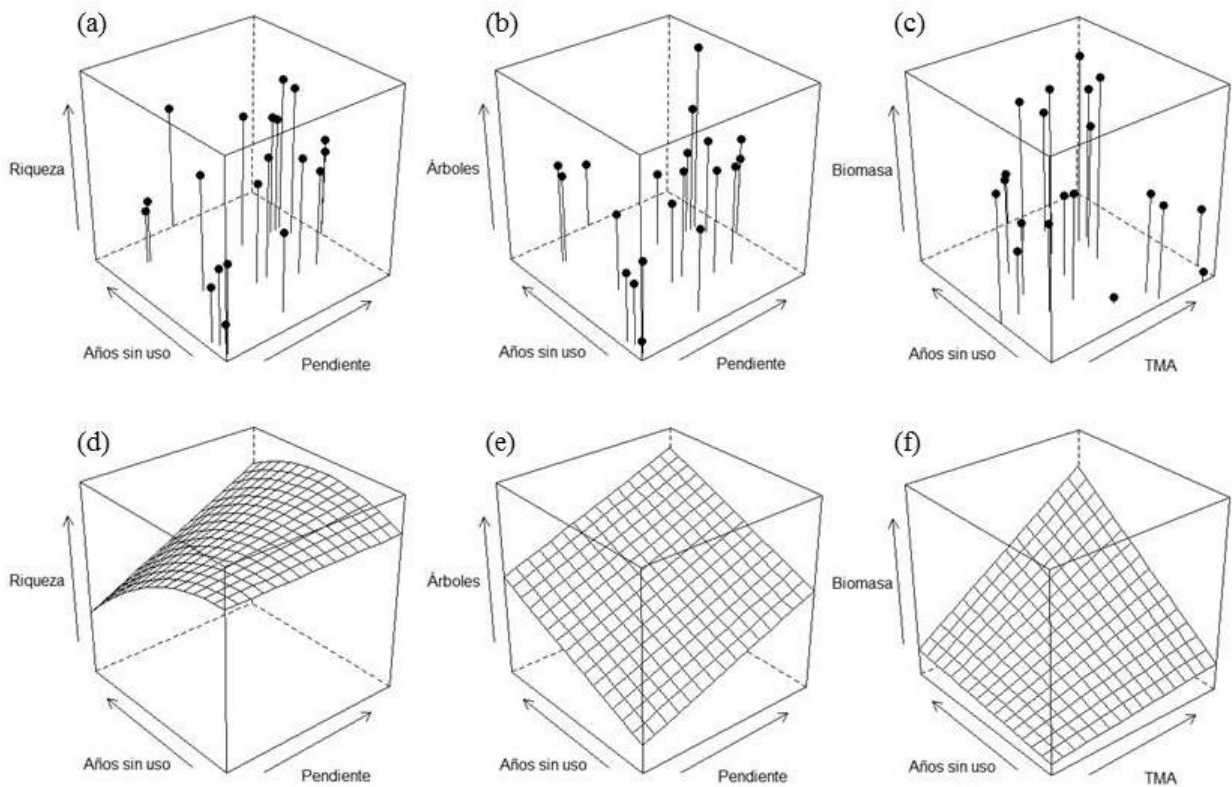


Figura 4.1. Representación tridimensional de los modelos de regresión múltiple para las variables de estructura del bosque en la Selva Pedemontana. Los puntos en los gráficos de la fila superior corresponden a las 20 parcelas permanentes y en la fila inferior se representa la superficie del modelo de regresión múltiple. Riqueza de especies (a, d), densidad de árboles (b, e) y biomasa forestal (c, f).

Composición funcional

Los cuatro GF de árboles que se identificaron en la SP resultan de la combinación de dos características principales: la ubicación en el dosel del bosque (especies de sotobosque vs. especies de dosel) y la estrategia de adquisición/conservación de recursos (especies de crecimiento rápido vs. especies de crecimiento lento). Los valores promedio y los rangos de variación de las características morfológicas y demográficas por GF, así como las especies pertenecientes a cada GF, se detallan en el Apéndice 4.1.

La composición de grupos funcionales cambia cuando se analizan parcelas establecidas en bosques en diferentes estados sucesionales, es decir, con más o menos años sin aprovechamiento forestal maderero (Figura 4.2). El GF 1, que incluye a especies pioneras del sotobosque o del dosel intermedio con altas tasas de crecimiento y baja densidad de madera (por ej. *Urera* spp., *Ocotea puberula*, *Solanum umbellatum*, *Myriocarpa stipitata*), tiende a presentar mayor área basal en bosques recientemente intervenidos (2 a 7 años desde su último aprovechamiento forestal). En oposición a este patrón, el GF 4, que incluye especies tardías del dosel con bajas tasas de crecimiento y alta densidad de madera (por ej. *Calycophyllum multiflorum*, *Phyllostylon rhamnoides*, *Handroanthus impetiginosa*), tiende a presentar mayor área basal relativa en bosques con 20 a 30 años sin uso forestal. En las parcelas con más de 20 años sin aprovechamiento forestal el área basal se reparte mayoritariamente entre las especies del dosel con medianas a altas tasas de crecimiento y densidades de madera intermedias (GF 2, por ej. *Cedrela balansae*, *Astronium urundeuva*, *Cordia trichotoma*, *Anadenanthera colubrina*) y especies con bajas tasas de crecimiento y maderas duras (GF 4). Las especies del sotobosque con maderas duras (GF 3, por ej. *Allophylus edulis*, *Achatocarpus praecox*, *Ruprechtia apetala*, *Eugenia uniflora*, *Trichilia clausenii*), presentan mayor AB relativa en bosques en estado sucesional intermedio (10 a 15 años sin uso forestal) aunque, en general, representan una baja proporción del área basal total. Las especies del sotobosque con altas y bajas tasas de crecimiento (GF 1 y 3, respectivamente), representan menos de un cuarto del área basal total que pueden tener los bosques con más de 20 años sin aprovechamiento forestal.

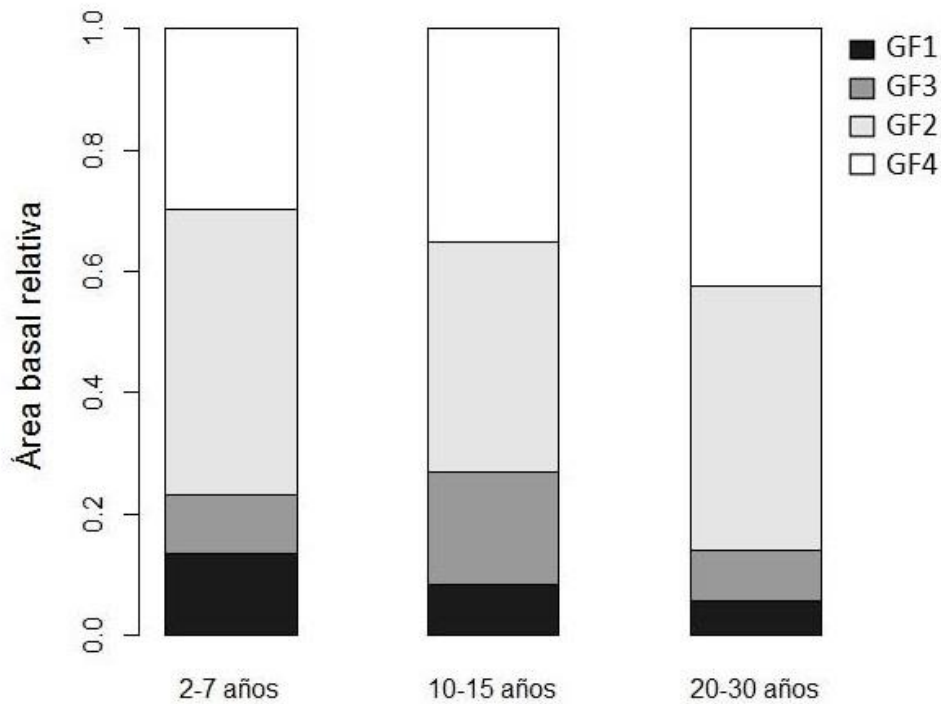


Figura 4.2. Área basal relativa de los cuatro grupos funcionales (GF) de árboles en el establecimiento de las parcelas en bosques que difieren en los años sin uso forestal. GF 1 = Especies del sotobosque con altas tasas de crecimiento (C) y baja densidad de madera (DM), GF 2 = Especies del dosel con altas C y baja a moderada DM, GF 3 = Especies del sotobosque con bajas C y moderada a alta DM, GF 4 = Especies del dosel con bajas C y alta DM.

Dinámica del bosque

En las 16 parcelas permanentes se remidieron 7,788 árboles, que incluyen 918 individuos que se registraron como muertos en la remediación y 566 individuos que ingresaron con el dap mínimo (es decir, árboles que alcanzaron o superaron los 10 cm de dap). Entre el establecimiento y la remediación ingresaron en promedio 1.6% (± 0.5) del total de individuos por hectárea cada año. Las tasas de reclutamiento tienden a ser mayores en parcelas recientemente intervenidas (por ej. SA y RSI); sin embargo, algunas parcelas en

etapas sucesionales intermedias (~15 años sin uso forestal) también presentaron altas tasas de reclutamiento (por ej. Ai y CC) (Tabla 4.3). La tasa de reclutamiento fue explicada por los años sin uso forestal, aunque de manera marginal (tasa de reclutamiento = $2.11 - 0.03 \times$ años sin aprovechamiento; $R^2 = 0.22$, $P < 0.064$), mostrando una tendencia a disminuir a medida que los bosques presentan más años transcurridos desde el último aprovechamiento forestal. Entre el establecimiento y la remediación murieron en promedio 3% (± 2.1) del total de individuos por hectárea cada año. La parcela AG presentó una tasa de mortalidad extrema de 10.4% debido a disturbios naturales ocurridos entre 2003 y 2008 (esto es, deslizamiento de ladera en dos sectores de la parcela con altos porcentajes de pendiente). Sin considerar esta parcela, la tasa de mortalidad promedio fue de $2.5\% \text{ año}^{-1}$ (± 0.8), y este parámetro demográfico no se relacionó con los años sin uso forestal.

La tasa de crecimiento promedio en las 16 parcelas fue de 0.15 cm año^{-1} (± 0.04). Debido a que las especies difieren en sus tasas de crecimiento dependiendo de su estrategia funcional, se calcularon las tasas de crecimiento por GF en las 16 parcelas (Tabla 4.3). El GF 1, representado por las especies pioneras del sotobosque y del dosel intermedio con baja densidad de madera, presentó las mayores tasas de crecimiento (en promedio $0.27 \pm 0.10 \text{ cm año}^{-1}$), mientras que el GF 4, representado por especies tardías del dosel con alta densidad de madera, presentó las menores tasas de crecimiento (en promedio $0.09 \pm 0.03 \text{ cm año}^{-1}$). El GF 2 (pioneras de vida larga que ocupan el dosel del bosque) presentó una tasa de crecimiento promedio de $0.16 \pm 0.04 \text{ cm año}^{-1}$ con una tendencia no significativa a disminuir con los años sin uso forestal (Tabla 4.3). El GF 3 que corresponde a las especies del sotobosque con maderas duras, presentó una tasa de crecimiento promedio de $0.12 \pm 0.03 \text{ cm año}^{-1}$, siendo medianamente constante entre parcelas, excepto en CC donde alcanzó un promedio de 0.21 cm año^{-1} (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Patrones demográficos en las 16 parcelas permanentes remedidas. R = Tasa de reclutamiento, M = Tasa de mortalidad. C = Tasa de crecimiento, expresada por parcela y discriminada por grupo funcional (GF). GF 1 = Especies del sotobosque con altas tasas de crecimiento (C) y baja densidad de madera (DM), GF 2 = Especies del dosel con altas C y baja a moderada DM, GF 3 = Especies del sotobosque con bajas C y moderada a alta DM, GF 4 = Especies del dosel con bajas C y alta DM.

Parcelas	Años	R (% ind. años ⁻¹)	M (% ind. años ⁻¹)	C (cm años ⁻¹)	C (cm años ⁻¹)			
					GF1	GF2	GF3	GF4
SA	3	2.55	3.56	0.22	0.27	0.20	0.11	0.07
RSI	5	2.34	3.25	0.19	0.50	0.19	0.10	0.08
BMI	10	1.96	1.86	0.11	0.19	0.17	0.14	0.11
BMII	10	1.28	1.70	0.11	0.30	0.13	0.10	0.10
Km34	12	2.34	2.39	0.14	0.20	0.21	0.12	0.07
MS	12	1.61	2.29	0.12	0.25	0.11	0.10	0.12
Ai	15	2.17	1.34	0.13	0.09	0.16	0.13	0.08
CC	15	2.92	3.86	0.26	0.28	0.24	0.21	0.15
AG	18	1.18	10.43	0.18	0.26	0.14	0.12	0.13
Km25	20	1.21	3.22	0.14	0.46	0.13	0.09	0.13
Te	20	1.25	2.51	0.12	0.23	0.12	0.08	0.08
VM	20	2.08	2.84	0.12	0.32	0.15	0.09	0.09
TI	20	1.64	3.43	0.14	0.33	0.17	0.10	0.09
SM	25	1.31	1.64	0.11	0.15	0.12	0.13	0.04
Yu	25	1.23	1.15	0.12	0.17	0.14	0.10	0.07
RSII	30	1.96	2.76	0.16	0.33	0.16	0.12	0.11

El patrón de acumulación de AB entre el establecimiento y la remediación en función de los años sin uso forestal no mostró una tendencia clara. Por un lado, las parcelas establecidas en bosques recientemente intervenidos tuvieron un cambio en AB cercano a cero o más bien negativo (por ej. RSI, SA y BMII, Figura 4.3a). Por otro lado, a medida que pasan los años sin uso forestal hubo parcelas que presentaron un aumento en AB (por ej. VM, Yu, SM) y otras que presentaron una disminución en AB (por ej. Te, Km25, RSII). Al considerar por separado el incremento neto, la mortalidad y el reclutamiento en AB se observa que las parcelas establecidas en bosques con más años sin aprovechamientos forestales tienden a presentar un mayor incremento neto en AB, mientras que el cambio en

AB dado por la mortalidad y el reclutamiento de individuos muestra una tendencia relativamente constante a lo largo del gradiente sucesional posterior al aprovechamiento forestal (Figura 4.3b).

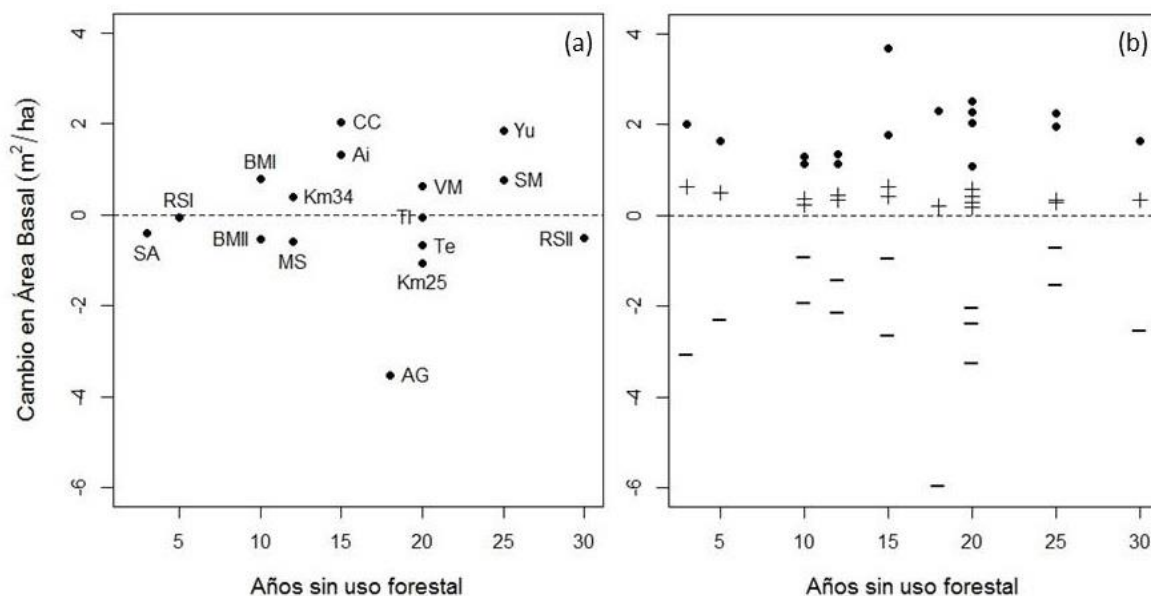


Figura 4.3. Cambios en el área basal (AB) entre el establecimiento y la remediación en 16 parcelas permanentes, (a) cambio en área basal ($AB_r - AB_e$), y (b) AB discriminada en: incremento en AB (●), reclutamiento en AB (+) y mortalidad en AB (-).

Al considerar estos tres componentes del cambio en AB (incremento neto, mortalidad y reclutamiento) según los cuatro GF de árboles descritos en este estudio, se observan algunas tendencias de cambio a lo largo del gradiente sucesional posterior al aprovechamiento forestal. Las especies pioneras del GF 1 aportan cerca del 20% del incremento en AB total en los bosques recientemente intervenidos (es decir, bosques con menos de 7 años sin uso forestal) y este porcentaje desciende a 8.5% en las parcelas con más de 20 años sin uso forestal (Tabla 4.4, Figura 4.4a, línea punteada oscura). Las especies del GF 2 (pioneras de vida larga) son el componente más importante del bosque en términos de AB en el inicio y en la sucesión avanzada posterior al aprovechamiento

forestal, con cerca de 40% y 60% de incremento en AB en bosques recientemente aprovechados y en etapas intermedias o tardías de la sucesión, respectivamente (Figura 4.4a, línea continua oscura). El GF 3 es el que menos aporta al AB total de cada parcela con cerca de 11% de incremento en AB en las parcelas con menos de 10 años y menos de 6% en las parcelas con más de 20 años (Figura 4.4a, línea punteada clara). El GF 4 representa de manera más o menos constante alrededor de 25% del incremento en AB en las diferentes edades sucesionales del bosque (Figura 4.4a, línea continua clara). Los cambios en la mortalidad en AB no mostraron mayores diferencias entre GF (Tabla 4.4, Figura 4.4b). Sin embargo, parece haber un pico de mortalidad en el GF 1 en etapas intermedias de la secuencia sucesional estudiada (Figura 4.4b, línea punteada oscura); la mortalidad reflejada en el AB en los bosques con más de 20 años sin uso forestal está dada principalmente por las especies del dosel (GF 2 y 4). Por último, el GF 1 aporta entre 40% y 50% del área basal reclutada en los bosques en etapas sucesionales tempranas e intermedias (Tabla 4.4, Figura 4.4c, línea punteada oscura). En los bosques en etapas sucesionales avanzadas (es decir, 20-30 años sin aprovechamiento forestal), el GF 1 sigue siendo el que más AB reclutada aporta (~30% de reclutamiento en AB). Sin embargo, en estos bosques aumenta la proporción de AB reclutada del GF 2 (~28%, Figura 4.4c, línea continua oscura) y del GF 4 (~20%, Figura 4.4c, línea continua clara), lo que indica que aumenta el reclutamiento de las especies del dosel.

Tabla 4.4. Cambios en área basal (AB) discriminados en incremento en AB, mortalidad en AB y reclutamiento en AB entre el establecimiento (2002-2003) y la remediación (2008-2009), por grupo funcional (GF) de árboles en las 16 parcelas permanentes remediadas.

Parcela	Años	Incremento en AB (m ² ha ⁻¹)				Mortalidad en AB (m ² ha ⁻¹)				Reclutamiento en AB (m ² ha ⁻¹)			
		GF1	GF2	GF3	GF4	GF1	GF2	GF3	GF4	GF1	GF2	GF3	GF4
SA	3	0,64	1,02	0,05	0,28	-1,55	-0,86	-0,18	-0,46	0,36	0,23	0,00	0,03
RSI	5	0,57	0,59	0,12	0,36	-0,45	-0,74	-0,44	-0,64	0,25	0,11	0,03	0,11
BMI	10	0,10	0,58	0,20	0,41	0	-0,08	-0,39	-0,43	0,07	0,10	0,13	0,08
BMII	10	0,03	0,37	0,21	0,52	0	-0,44	-0,35	-1,10	0,02	0,02	0,13	0,06
Km34	12	0,34	0,47	0,15	0,38	-0,60	-0,07	-0,43	-0,30	0,22	0,06	0,07	0,10
MS	12	0,39	0,09	0,16	0,48	-0,30	-0,50	-0,43	-0,88	0,17	0,04	0,07	0,06
Ai	15	0,01	1,13	0,15	0,49	-0,20	-0,13	-0,09	-0,48	0,10	0,15	0,05	0,13
CC	15	0,74	2,19	0,33	0,10	-1,63	-0,65	-0,35	0	0,44	0,04	0,13	0,03
AG	18	0,41	1,44	0,09	0,35	-1,67	-2,61	-1,08	-0,58	0,06	0,06	0,05	0,01
Km25	20	0,12	0,41	0,07	0,49	-0,51	-0,39	-0,40	-1,03	0,06	0,02	0,02	0,07
Tl	20	0,13	1,05	0,17	0,67	-0,12	-1,38	-0,35	-0,51	0,25	0,03	0,08	0,06
Te	20	0,43	1,67	0,13	0,28	-0,67	-1,61	-0,28	-0,65	0,13	0,04	0,08	0,06
VM	20	0,19	1,09	0,26	0,72	-0,23	-0,72	-0,47	-0,57	0,13	0,18	0,21	0,07
SM	25	0,01	1,49	0,05	0,41	-0,08	-0,95	-0,13	-0,36	0,00	0,19	0,02	0,12

Parcela	Años	Incremento en AB ($m^2 ha^{-1}$)				Mortalidad en AB ($m^2 ha^{-1}$)				Reclutamiento en AB ($m^2 ha^{-1}$)			
		GF1	GF2	GF3	GF4	GF1	GF2	GF3	GF4	GF1	GF2	GF3	GF4
Yu	25	0,04	1,49	0,05	0,66	-0,14	-0,26	-0,12	-0,16	0,03	0,14	0,04	0,08
RSII	30	0,24	1,09	0,08	0,22	-0,29	-1,27	-0,18	-0,78	0,15	0,09	0,08	0,02

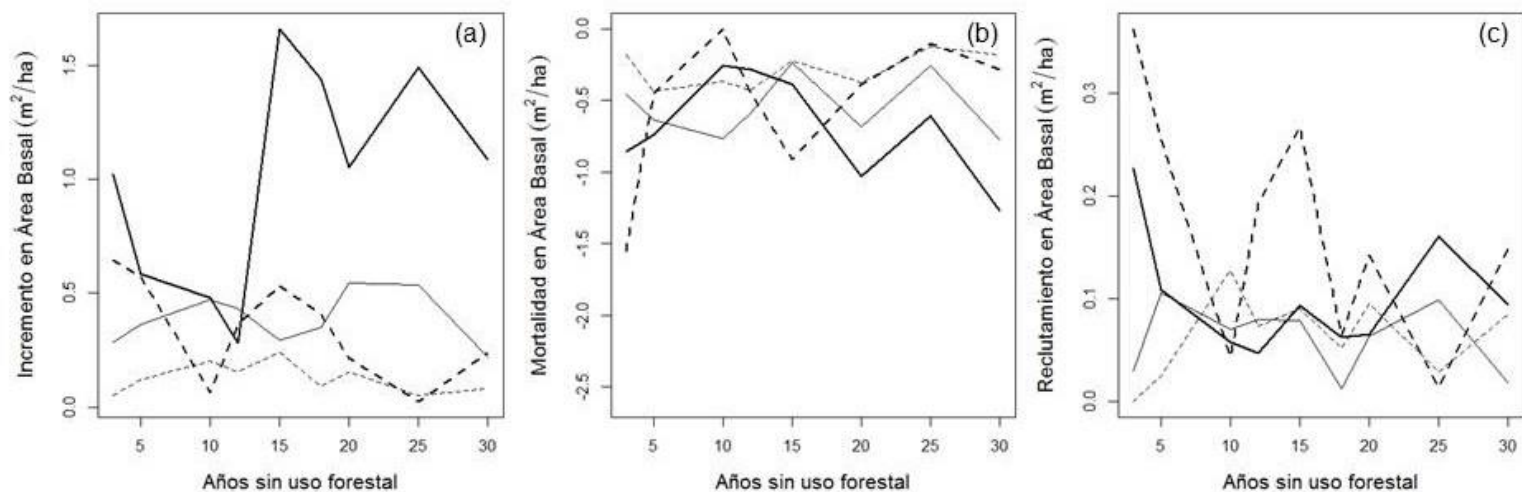


Figura 4.4. Incremento (a), mortalidad (b) y reclutamiento (c) en área basal entre el establecimiento y la remediación de las 16 parcelas permanentes remedidas por grupo funcional (GF) de árboles. GF 1 = Línea punteada oscura, GF 2 = Línea continua oscura, GF 3 = Línea punteada clara, GF 4 = Línea continua clara. Ver Figura 4.2 y Apéndice 4.1 para descripción de los GF.

4.4 Discusión

Cuando un bosque deja de ser aprovechado en términos forestales madereros su estructura, composición y dinámica cambian conforme avanza la regeneración natural durante el proceso de sucesión secundaria. Los bosques secundarios tienen dos características importantes que hacen que el manejo forestal sea más factible que en los bosques primarios: alta productividad de biomasa y alta densidad de especies (Finegan 1992). Sin embargo, estas características pueden verse afectadas negativamente cuando el uso del bosque llega al extremo en el que se altera su capacidad de recuperación natural (por ej. disponibilidad de semillas). En los bosques de SP analizados en este estudio, la estructura del bosque y la composición funcional de especies tienden a presentar una recuperación significativa en un período de 20 años después del último aprovechamiento forestal, poniendo en evidencia la alta resiliencia o capacidad de regeneración natural que poseen estos bosques.

Factores que determinan la estructura del bosque durante la regeneración natural

La variación climática que se presenta a lo largo de las 20 parcelas permanentes establecidas en la cuenca del río Bermejo afecta diferencialmente la productividad de los bosques (es decir, la biomasa forestal) pero no afecta la riqueza de especies ni la densidad de árboles por hectárea. Aunque es reconocido que la riqueza (a nivel de especies, géneros y familias) disminuye con el aumento de la latitud en la SP y, en general, en todos los pisos de Yungas, debido a la variación climática (de la Sota 1972, Cabrera 1976, Brown y Ramadori 1989), este fenómeno no alcanza a detectarse en el rango latitudinal que comprende el presente estudio (ca. 250 km). Las parcelas establecidas en la provincia de Jujuy (hacia el sur del área de estudio) tienden a presentar una menor riqueza de especies respecto a las parcelas más cercanas al límite con Bolivia (hacia el norte del área de estudio). Sin embargo, esta variación no fue explicada por las diferencias en temperatura y precipitación entre los sitios.

La variación en la riqueza de especies fue explicada principalmente (~75%) por la topografía de las parcelas y por los años sin aprovechamiento forestal. Por un lado, la

heterogeneidad ambiental que genera la variación topográfica puede aumentar la riqueza de especies a escala local. En general, considerando parcelas con igual cantidad de años sin uso forestal, las parcelas establecidas en sitios de ladera presentan mayor riqueza de especies que las parcelas establecidas en áreas planas. La heterogeneidad topográfica, reflejada en heterogeneidad de hábitats, ha sido propuesta desde hace tiempo como uno de principales factores que determinan la riqueza de especies (Pianka 1966, Currie 1991).

Por otro lado, la riqueza de especies mostró valores máximos en etapas sucesionales intermedias, como predice la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978). Esta hipótesis postula que en etapas intermedias de la sucesión secundaria pueden coexistir las especies pioneras que colonizan al inicio de la sucesión y las especies tardías que se van estableciendo conforme avanza la sucesión, por esta razón la riqueza puede ser máxima. La hipótesis del disturbio intermedio es un modelo simple para explicar un proceso complejo que pocas veces se ha puesto a prueba empíricamente, por lo que genera grandes controversias (Sheil y Burslem 2003). La riqueza de especies alcanza valores máximos a niveles intermedios de disturbio, particularmente cuando la intensidad del disturbio se estima por el porcentaje de especies heliófilas, es decir, dependientes de la luz (Molino y Sabatier 2001). Sin embargo, Hubbell et al. (1999) no encuentran evidencia de aumento en la riqueza de especies en la dinámica de disturbios naturales ocasionados por la caída de árboles en bosques tropicales de Panamá.

La imposibilidad de separar los efectos de la topografía de los años sin uso forestal en las 20 parcelas impide concluir que un nivel intermedio de disturbios sea la causa de mayor riqueza en la SP. Sin embargo, considerando solamente las siete parcelas establecidas en SP plana (<7% de pendiente), la mayor riqueza de especies se registró en la parcela CN (43 especies ha⁻¹), que se encuentra en etapas intermedias de sucesión (15 años si uso forestal), en tanto que la riqueza de especies fue menor en parcelas establecidas en bosques que se encuentran en etapas sucesionales tempranas (en promedio, 30 especies ha⁻¹ en las cuatro parcelas con menos de 6 años sin uso forestal) o tardías (en promedio, 29 especies ha⁻¹ en las dos parcelas con más de 25 años sin uso forestal).

Los bosques secundarios en etapas tempranas e intermedias de la sucesión son un importante sumidero de carbono que pueden almacenar más de 100 ton C ha⁻¹ en los primeros 15-20 años luego del abandono, cuando provienen de tierras agrícolas o de

pasturas (Brown y Lugo 1990, Silver et al. 2000), y hasta 30 ton C ha⁻¹ en 30 años sin aprovechamiento forestal (Pinard y Cropper 2000). La acumulación de biomasa aérea usualmente muestra un patrón asintótico con el tiempo, siendo afectada tanto por el clima como por la historia de uso del bosque (Silver et al. 2000). En este estudio se encontró que la temperatura media anual y los años sin uso forestal explicaron el aumento en biomasa forestal en las 20 parcelas permanentes. Las condiciones climáticas controlan la variación estacional e inter-anual en la productividad por su influencia directa en los procesos metabólicos de las plantas (Potter et al. 1999, Bradford 2011). La interacción que hubo entre la temperatura y los años sin uso forestal en el patrón de variación de biomasa forestal, refleja el impacto del aprovechamiento forestal sobre la capacidad del bosque para almacenar carbono en los primeros años de la regeneración natural. Mientras que la biomasa forestal aumenta con la temperatura media anual en los sitios que se encuentran en etapas sucesionales intermedias o tardías, la biomasa no mostró esta tendencia en bosques recientemente intervenidos (ver Figura 4.1c y f).

Influencia de la estrategia funcional de las especies en la dinámica del bosque

Los cuatro GF de árboles descritos en este trabajo se comportan de manera diferencial a lo largo de la regeneración natural después de los aprovechamientos forestales madereros, tanto en la acumulación de biomasa como en sus patrones demográficos. En la SP, las especies pioneras del sotobosque o del dosel intermedio, de rápido crecimiento y que regeneran en sitios abiertos del bosque (GF 1), tienden a disminuir en importancia relativa desde bosques con aprovechamiento forestal reciente hacia bosques con más de 20 años sin aprovechamiento forestal. Este patrón ha sido reportado para bosques subtropicales secos (Kennard 2002) y para bosques subtropicales húmedos (Fredericksen y Pariona 2002, Park et al. 2005, Campanello et al. 2009). En la SP, estas especies son las más dinámicas en los sitios recientemente intervenidos presentando las mayores tasas de crecimiento y reclutamiento. Incluso en los bosques con 20-30 años sin aprovechamiento forestal, su aporte al reclutamiento en área basal es importante (~30%), probablemente ligado a la dinámica natural de claros que ocurre en los bosques (por ej. caída de árboles, deslizamientos de ladera). El GF 1 mostró un pico de mortalidad en etapas intermedias de

la sucesión (~15 años sin uso) que coincide con la disminución en importancia relativa de este grupo de especies en las etapas siguientes, tanto en la composición de especies como en la dinámica del bosque (es decir, disminuye su aporte al incremento y reclutamiento en área basal). Chazdon et al. (2010) reportan un comportamiento similar para las especies de árboles de rápido crecimiento que ocupan el interior del dosel. Estas especies tienen altas tasas de recambio de individuos, como consecuencia de sus ciclos de vida cortos (Easdale et al. 2007). Laurance et al. (2004) han documentado una correlación inversa entre la longevidad de las especies y las tasas de reclutamiento y mortalidad en bosques maduros.

Aunque el aprovechamiento selectivo de especies maderables genera degradación del bosque (Nepstad et al. 1999), también crea condiciones que estimulan el crecimiento de los árboles remanentes, acelerando el crecimiento de individuos que se encontraban suprimidos antes de la intervención forestal (Carvalho et al. 2004). Durante la regeneración natural posterior al aprovechamiento forestal, la SP tiende a una composición funcional dominada por especies del dosel (es decir, GF 2 y 4), entre las que se encuentran las principales especies de valor comercial, como las especies maderables con densidades de madera intermedias del GF 2, por ejemplo *Amburana cearensis* (roble), *Cedrela balansae* (cedro), *Astronium urundeuva* (urundel), *Anadenanthera colubrina* (cebil), *Myroxylon peruiferum* (quina) y *Cordia trichotoma* (afata), así como especies maderables con maderas duras del GF 4, por ejemplo *Calycophyllum multiflorum* (palo blanco), *Phyllosthylon rhamnoides* (palo amarillo), *Handroanthus impetiginosa* (lapacho rosado), *Maclura tinctoria* (mora amarilla) y *Ruprechtia laxiflora* (virarú). En las parcelas con más de 20 años sin aprovechamiento forestal, las especies del dosel son las que más aportan al incremento y al reclutamiento en términos de área basal. La alta biomasa forestal que presentan las parcelas con más de 20 años sin aprovechamientos forestales (en promedio, 392 ton C por ha), en parte puede explicarse debido a que cerca del 40% del área basal corresponde al GF 4, cuyas especies poseen alta densidad de madera (en promedio, 0.85 g/cm³). Las características morfológicas de las especies relacionadas con la adquisición, distribución y conservación de recursos influyen sobre la productividad de los bosques a escala de comunidades y ecosistemas (Green et al. 2003, Reich 2012). Considerar a las especies agrupadas según su estrategia funcional proporciona información sobre el funcionamiento del bosque tanto en aspectos teóricos como prácticos, facilitando la interpretación de los

cambios en la estructura y en la composición florística y contribuyendo en la selección de especies adecuadas para restauración (Chazdon et al. 2010).

La pequeña ventana de observación de la dinámica del bosque (un período de 5 años entre el establecimiento y la remediación) no es suficiente para definir las trayectorias de la sucesión secundaria después del uso forestal del bosque. Sin embargo, algunos indicios como los cambios en el incremento, reclutamiento y mortalidad en términos de área basal de los distintos GF permiten describir algunas tendencias de cambio en la estructura y la dinámica de la SP a medida que pasan los años desde el último aprovechamiento forestal. Las predicciones formuladas en este trabajo fueron acertadas. Por un lado, los bosques con aprovechamiento forestal reciente presentaron altas tasas de crecimiento y reclutamiento de especies pioneras que invierten en una rápida adquisición de recursos. Por otro lado, en bosques con más de 20 años sin aprovechamiento forestal disminuyeron las tasas de crecimiento y reclutamiento y la composición florística estuvo dominada por especies del dosel que se caracterizan por la conservación de recursos.

Por último, las parcelas permanentes son una herramienta valiosa como sistema de estudio a largo plazo para conocer la dinámica forestal y poder aplicar este conocimiento al manejo y conservación de los bosques. La estructura del bosque que presentaron las parcelas con más de 20 años sin aprovechamiento forestal maderero (mayor riqueza de especies, valores altos de biomasa forestal aérea y composición funcional con predominio de especies del dosel) refleja la alta capacidad de regeneración natural de la SP. Con la aplicación de prácticas de uso del bosque que minimicen el daño al resto de la estructura boscosa (aprovechamiento forestal de impacto reducido, según Putz et al. 2008) se puede mantener al bosque en una etapa “dinámica”, en términos de acumulación de biomasa y de regeneración de las especies de interés forestal, y conservar masas forestales que actúen como importantes sumideros de carbono a escala regional.

4.5 Literatura citada

Bianchi, A. R., Elena, H. y Volante, S. 2008. SIG climático del NOA. INTA, Salta.

- Bradford, J. B. 2011. Divergence in forest-type response to climate and weather: evidence for regional links between forest-type evenness and net primary productivity. *Ecosystems* 14, 975-986.
- Brown, A. D. y Ramadori, E. D. 1989. Patrón de distribución, diversidad y características ecológicas de especies arbóreas de las selvas y bosques montanos del noroeste de Argentina. *Anales VI Congreso Forestal Argentino*, pp. 177-181.
- Brown, A. D., Grau, H. R., Malizia, L. R. y Grau, A. 2001. Argentina. En: Kappelle, M. and Brown, A. D. (eds.), *Bosques nublados del Neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica, pp. 623-659.
- Brown, A. D. y Malizia, L. R. 2004. Las Selvas Pedemontanas de las Yungas: En el umbral de la extinción. *Ciencia Hoy* 83, 52-63.
- Brown, S. y Lugo, A. E. 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* 6, 1-32.
- Brown, S. 1997. Estimating biomass and biomass change of tropical forests: a primer. *Forestry Paper 134*, FAO, Rome.
- Cabrera, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Editorial Acme, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. y Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Segunda Edición. OEA, Washington DC.
- Campanello, P. I., Montti, L., Goldstein, G. y Mac Donagh, P. 2009. Reduced impact logging and post-harvesting forest management in the Atlantic Forest: Alternative approaches to enhance canopy tree growth and regeneration and to reduce the impact of invasive species. En: Grossberg, S. P. (ed.), *Forest Management*. Nova Science, New York, pp. 39-59.
- Carvalho, J. O., Silva, J. N. y Lopes, J. C. 2004. Growth rate of a terra firme rain forest in Brazilian Amazonia over an eight-year period in response to logging. *Acta Amazonica* 34, 209-217.
- Chapman, C. A. y Chapman, L. J., 1997. Forest regeneration in logged and unlogged forest of Kibale National Park Uganda. *Biotropica* 29, 396-412.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J. P., Puig, H., Riéra, B. y Yamakura, T.

2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87-99.
- Chave, J. C., Muller-Landau H. C., Baker T. R., Easdale T. A., ter Steege H. y Webb C. O. 2006. Regional and phylogenetic variation in woody density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16, 2356-2367.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y Finegan B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Science* 362, 273-289.
- Chazdon, R. L., Finegan, B., Capers, R. S. Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V. y Norden, N. 2010. Composition and dynamics of functional groups of tree during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42, 31-40.
- Clark, D. B. y Clark, D. A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137, 185-198.
- Condit, R. 1998. Field guide for tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. R. G. Landes Co.
- Condit, R., Ashton, P. S., Manokaran, N., LaFrankie, J. V., Hubbell, S. P. y Foster, R. B. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* 354:1739-1748.
- Condit, R., Ashton, P., Bunyavejchewin, S., Dattaraja, H. S., Davies, S., Esufali, S., Ewango, C., Foster, R., Gunatilleke, I. A. U. N., Gunatilleke, C. V. S., Hall, P., Harms, K. E., Hart, T., Hernández, C., Hubbell, S., Itoh, A., Kiratiprayoon, S., LaFrankie, J., Loo de Lao, S., Makana, J. R., Noor, S. M. N., Kassim, A. R., Russo, S., Sukumar, R., Samper, C., Suresh, H. S., Tan, T., Thomas, S., Valencia, R., Vallejo, M., Villa, G. y Zillio, T. 2006. Importance of demographic niches to tree diversity. *Science* 313, 98-101.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Crawley, M. J. 2005. *Statistics: An introduction using R*. John Wiley & Sons Ltd., Southern Gate, Chichester.

- Currie, D. J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *American Naturalist* 137, 27-49.
- Dallmeier, F., Kabel, M. y Rice, R. 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest. En: F. Dallmeier (ed.). Long-term monitoring of biological diversity in tropical forest areas: methods for establishment and inventory of permanent plots. MAB Digest 11. UNESCO, Paris, Francia, pp.11-46.
- de la Sota, E. R. 1972. Sinopsis de las Pteridófitas del Noroeste de Argentina. *Darwiniana* 17, 11-103.
- Easdale, T., Healey, J., Grau, H. y Malizia, A. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95, 1234-1249.
- Egler, F. E. 1952. Southeast saline Everglades vegetation, Florida, and its management. *Vegetatio* 3, 213-265.
- FAO, 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010. Informe principal. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- FAO, 2012. El estado de los bosques del mundo. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312, 109-114.
- Finegan, B. 1992. El potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de tierras bajas. Centro Agronómico de Investigación y Enseñanza, CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 119-124.
- Fredericksen, T. S., Ross, B. D., Hoffman, W., Morrison, M. L., Beyea, J., Johnson, B. N., Lester, M. B. y Ross, E. 1999. Short-term understory plant community responses to timber harvesting intensity on non-industrial private forestlands in Pennsylvania. *Forest Ecology and Management* 116, 129-139.
- Fredericksen, T. S. y Mostacedo, B. 2000. Regeneration of timber species following selective logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 131, 47-55.

- Fredericksen, T. S. y Pariona, W. 2002. Effects of skidder disturbance on commercial tree regeneration in logging gaps in a Bolivian tropical humid forest. *Forest Ecology and Management* 171, 223-230.
- Gerwing, J. J. 2002. Degradation of forest through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 157, 131-141.
- Grau, H. R., Arturi, M. F., Brown, D. A. y Aceñolaza, P. G. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinian subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95, 161-171.
- Green, D. S., Erickson, J. E. y Kruger, E. L. 2003. Foliar morphology and canopy nitrogen as predictors of light-use efficiency in terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology* 115, 163-171.
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148, 185-206.
- Hastie, T. J. y Tibshirani, R. J. 1990. *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, Londres.
- Hastie, T. 2013. *Gam: Generalized Additive Models*. R package versión 1.08.
<http://CRAN.R-project.org/package=gam>
- Hubbell, S. P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, S. J., Wright, S. J. y Loo de Lao, S. 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283, 554-557.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18, 53-66.
- Laurance, W. F., Nascimento, H. E. M., Laurance, S. G., Condit, R., D'Angelo, S. y Andrade, A. 2004. Inferred longevity of Amazonian rainforest trees based on a longterm demographic study. *Forest Ecology and Management* 190, 131-143.
- Magnusson, W. E., de Lima, O. P., Reis, F. Q., Higuchi, N. y Ferreira Ramos, J. F. 1999. Logging activity and tree regeneration in an Amazonian forest. *Forest Ecology and Management* 113, 67-74.

- McCullagh, P. y Nelder, J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. Segunda Edición. Chapman & Hall, Londres.
- Molino, J. F. y Sabatier, D. 2001. Tree diversity in tropical rain forest: A validation of intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294, 1702-1704.
- Mostacedo, B., Pereira, M. y Fredericksen, T. S. 2001. Dispersión de semillas anemócoras y autócoras durante la época seca en áreas con aprovechamiento forestal en un bosque seco tropical. *Ecología en Bolivia* 36, 3-16.
- Nepstad, D. C., Veríssimo, A., Alencar, A., Nobre, C., Lima, E., Lefebvre, P., Schlesinger, P., Potterk, C., Moutinho, P., Mendoza, E., Cochrane, M. y Brooks, V. 1999. Large-scale impoverishment of Amazonian forests by logging and fire. *Nature* 398, 505-508.
- Park, A., Justiniano, M. J. y Fredericksen, T. S. 2005. Natural regeneration and environmental relationships of tree species in logging gaps in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* 217, 147-157.
- Peltzer, D. P., Bast, M. L., Wilson, S. D. y Gerry, A. K. 2000. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *Forest Ecology and Management* 127, 191-203.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradient in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100, 33-46.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. y Armesto, J. J. 1987. Models, mechanisms and pathway of succession. *The Botanical Review* 53, 335-371.
- Pinard, M. A., Barker, M. G. y Tay, J. 2000. Soil disturbance and post-logging forest recovery on bulldozer paths in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 130, 213-225.
- Pinard, M. A. y Cropper, W. P. 2000. Simulated effects of logging on carbon storage in dipterocarp forest. *Journal of Applied Ecology* 37, 267-283.
- Potter, C. S., Klooster, S. y Brooks, V. 1999. Interannual variability in terrestrial net primary production: exploration of trends and controls on regional to global scales. *Ecosystems* 2, 36-48.
- Putz, F. E., Sist, P., Fredericksen, T. y Dykstra, D. 2008. Reduced-impact logging: challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management* 256, 1427-1433.

- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Reich, P. B. 2012. Key canopy traits drive forest productivity. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 79, 2128-2134.
- Ricklefs, R. E. 1993. *Ecology*. The University of Chicago Press.
- Ripley, B. 2012. Tree: Classification and regression trees. R package versión 1.0-33. <http://CRAN.R-project.org/package=tree>
- Sarkar, D. 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 103-113.
- Sheil, D. y Burslem, D. 2003. Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 18-26.
- Silver, W. L., Ostertag, R. y Lugo, A. E. 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* 8, 1-14.
- Táلامo, A. y Caziani, S. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184, 79-92.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. y Wright, I. J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Wilkie, D. S., Sidle, J. G. y Boundzanga, G. C. 1992. Mechanized logging, market hunting and a bank loan in Congo. *Conservation Biology* 6, 50-58.
- Wright, I. J. y Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127, 21-29.

Apéndice 4.1. Descripción general de las características morfológicas y demográficas de las especies en cada GF y lista de especies pertenecientes a cada GF. Se detalla el valor promedio de las características de las especies y el valor mínimo y máximo entre paréntesis. A = Altura máxima, DL = Densidad de leño, C = Tasa de crecimiento, M = Tasa de mortalidad, R = Tasa de reclutamiento, RI = Tasa de recambio de individuos.

GF 1	GF 2	GF 3	GF 4
Especies del sotobosque o del dosel intermedio	Especies del dosel	Especies del sotobosque o del dosel intermedio	Especies del dosel
A = 13.5 m (9-20)	A = 24 m (16-29)	A = 13 m (8.5-17.5)	A = 22 m (12-29)
DL = 0.37 g cm ³ (0.17-0.53)	DL = 0.64 g cm ³ (0.24-1.18)	DL = 0.69 g cm ³ (0.46-0.99)	DL = 0.84 g cm ³ (0.54-1.19)
C = 0.53 cm año ⁻¹ (0.17-1.23)	C = 0.37 cm año ⁻¹ (0.12-0.85)	C = 0.18 cm año ⁻¹ (0.08-0.46)	C = 0.18 cm año ⁻¹ (0.04-0.39)
M = 7.7 % ind. año ⁻¹ (2.0-13.9)	M = 2.1 % ind. año ⁻¹ (0-5.1)	M = 4.5 % ind. año ⁻¹ (1.0-8.9)	M = 1.3 % ind. año ⁻¹ (0-2.1)
R = 2.8 % ind. año ⁻¹ (0.7-5.3)	R = 0.9 % ind. año ⁻¹ (0-4.6)	R = 1.1 % ind. año ⁻¹ (0-4.3)	R = 1.0 % ind. año ⁻¹ (0-1.9)
RI = 5.2 % ind. año ⁻¹ (3.5-7.4)	RI = 1.4 % ind. año ⁻¹ (0-3.6)	RI = 2.8 % ind. año ⁻¹ (0.5-4.8)	RI = 1.2 % ind. año ⁻¹ (0.3-1.9)
<i>Cnidoscolus vitifolius</i>	<i>Amburana cearensis</i>	<i>Achatocarpus praecox</i>	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>
<i>Croton piluliferus</i>	<i>Anadenanthera colubrina</i>	<i>Agonandra excelsa</i>	<i>Caesalpinia paraguariensis</i>
<i>Heliocarpus popayanensis</i>	<i>Aralia soratensis</i>	<i>Allophylus edulis</i>	<i>Calycophyllum multiflorum</i>
<i>Myriocarpa stipitata</i>	<i>Astronium urundeuva</i>	<i>Bougainvillea stipitata</i>	<i>Cordia americana</i>
<i>Nectandra cuspidata</i>	<i>Cedrela balansae</i>	<i>Capparis prisca</i>	<i>Cordia saccellia</i>
<i>Ocotea puberula</i>	<i>Ceiba chodatii</i>	<i>Celtis iguanea</i>	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>
<i>Senna spectabilis</i>	<i>Cinnamomum porphyrium</i>	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	<i>Gleditsia amorphoides</i>
<i>Solanum umbellatum</i>	<i>Cordia trichotoma</i>	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	<i>Handroanthus impetiginosus</i>
<i>Urera baccifera</i>	<i>Cupania vernalis</i>	<i>Coccoloba tiliacea</i>	<i>Handroanthus lapacho</i>

GF 1	GF 2	GF 3	GF 4
<i>Urera caracasana</i>	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	<i>Coutarea hexandra</i>	<i>Handroanthus ochraceus</i>
	<i>Ficus maroma</i>	<i>Erythroxylum argentinum</i>	<i>Maclura tinctoria</i>
	<i>Jacaranda mimosifolia</i>	<i>Eugenia uniflora</i>	<i>Parapiptadenia excelsa</i>
	<i>Lonchocarpus lilloi</i>	<i>Inga edulis</i>	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>
	<i>Loxopterygium grisebachii</i>	<i>Inga marginata</i>	<i>Ruprechtia laxiflora</i>
	<i>Myroxylon peruiferum</i>	<i>Inga saltensis</i>	<i>Schinopsis marginata</i>
	<i>Pisonia zapallo</i>	<i>Myrcianthes pungens</i>	<i>Terminalia triflora</i>
	<i>Pseudobombax argentinum</i>	<i>Pogonopus tubulosus</i>	
	<i>Tipuana tipu</i>	<i>Piper tucumanum</i>	
		<i>Ruprechtia apetala</i>	
		<i>Sebastiania brasiliensis</i>	
		<i>Trichilia clausenii</i>	
		<i>Vassobia breviflora</i>	
		<i>Xylosma longipetiolata</i>	
		<i>Zanthoxylum fagara</i>	
		<i>Zanthoxylum petiolare</i>	
		<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	

CONCLUSIONES GENERALES



5.1 Conclusiones generales

En este estudio se mostró que la heterogeneidad ambiental dada por factores que actúan a diferentes escalas espaciales y la distancia entre sitios de muestreo, influyen sobre la diversidad y la distribución de las especies de árboles en la Selva Pedemontana del noroeste de Argentina y la importancia relativa de estos factores cambia según la escala analizada. Ricklefs (2004) propone un modelo jerárquico donde los factores que controlan la distribución de especies actúan sobre múltiples escalas. En el Capítulo II de esta tesis se mostró que la distribución de los árboles en la Selva Pedemontana está determinada en un primer nivel jerárquico, por el gradiente climático regional, en segundo nivel, por la variación topográfica y la historia de uso forestal que actúan a escala intermedia o de paisaje y, en tercer nivel, por la variación en textura del suelo que interactúa con la topografía local. La diversidad regional de los ecosistemas, en particular de los bosques, que son el sistema de estudio en esta tesis, resulta de la interacción de procesos biológicos locales, de la heterogeneidad ambiental y de la dispersión de las especies entre las comunidades locales, que actúan sobre la base de una biota determinada por factores biogeográficos e históricos (Ricklefs 1987, Ricklefs y Schluter 1993).

Considerando el porcentaje de variación florística explicada por la distancia geográfica (9.3% y 0.2%, a escalas regional y local, respectivamente), se puede concluir que los procesos que intervienen en un modelo neutral (limitaciones en la dispersión y procesos demográficos estocásticos) no son suficientes para explicar la diversidad y distribución de especies en la Selva Pedemontana. La configuración espacial segregada de los principales cordones montañosos donde se desarrollan los bosques pedemontanos y su origen biogeográfico pueden limitar la dispersión de algunas especies, en particular, aquellas con dispersión zoócora o autócora. Sin embargo, las ideas actuales que propone la teoría del nicho ecológico incluyen limitaciones en la dispersión de las especies (Chave et al. 2002, Mouquet y Loreau 2002). Por otro lado, el supuesto de equivalencia ecológica de las especies que define la teoría neutral, no ha encontrado soporte empírico. Chave (2004) comparó las tasas de mortalidad y reclutamiento entre dos remediciones (un período de cinco años) en la parcela de 50 hectáreas de Barro Colorado, en Panamá, y encuentra que cerca de 60% de las especies presentan tasas demográficas alejadas de los valores

promedio, asumiendo equivalencia en la mortalidad y el reclutamiento de las especies. En la Selva Pedemontana, las tasas de mortalidad y reclutamiento presentaron altos coeficientes de variación (91% y 83%, respectivamente) reflejando la variación que existe en el patrón demográfico de las especies. Adicionalmente, esta variación en las tasas de mortalidad y reclutamiento se asocia al eje de diferenciación estructural que separa a las especies del sotobosque y del dosel, como se mostró en el análisis de grupos funcionales realizado en el segundo objetivo (Capítulo III).

Las asociaciones entre las características morfológicas y demográficas de las especies permitieron distinguir cuatro grupos funcionales de árboles en el espacio multidimensional, que responden a dos ejes principales de diferenciación. Por un lado, se distingue un eje de diferenciación estructural dada por la ubicación de las especies en el dosel del bosque que influye sobre la demografía de las especies, como se señaló en el párrafo anterior, y sobre su estrategia de dispersión. Las especies del sotobosque presentan ciclos de vida cortos, como consecuencia de las altas tasas de mortalidad y de recambio de individuos y, generalmente, son dispersadas por animales o por autocoria debido a las ventajas que representan estos modos de dispersión en el interior del bosque (por ej. alta diversidad de avifauna). Las especies del dosel presentan ciclos de vida largos determinados por bajas tasas de mortalidad y de recambio de individuos y, generalmente, son dispersadas por el viento debido a las ventajas que representa este modo de dispersión en los bosques caducifolios. Por otro lado, se distingue un eje de diferenciación funcional dado por la estrategia de adquisición/conservación de recursos. Las especies colonizadoras se caracterizan por la adquisición rápida de recursos que pueden obtener gracias a sus altas tasas de crecimiento, producto de invertir en hojas de gran tamaño para maximizar la captación de luz, en lugar de guardar reservas, por ejemplo invirtiendo en maderas duras. Mientras que, las especies del bosque maduro se caracterizan por presentar bajas tasas de crecimiento e invertir en la conservación de recursos, condición que les permite ser mejores competidoras en ambientes donde éstos son limitados. Las especies deben responder de manera diferente a la heterogeneidad ambiental para poder coexistir y estas respuestas resultan de la capacidad de las especies para interactuar con los diversos factores del ambiente (Chesson 2000).

De la misma forma que ocurre con la distribución de especies, las condiciones climáticas, topográficas y la historia de uso del bosque, son filtros ambientales que actúan en distintas escalas espaciales y de forma interactiva sobre el conjunto regional de especies, determinando la distribución de las características morfológicas y funcionales en los árboles de la Selva Pedemontana. La estructura y dinámica de los ecosistemas son afectadas por las condiciones extremas de temperatura y humedad, la estacionalidad climática y el régimen de disturbios (McIntyre et al. 1999). En la Selva Pedemontana la variación climática en interacción con la variación topográfica, condiciona los patrones demográficos y las características morfológicas de las especies a escala regional. En tanto que, a escala de paisaje, la historia de uso forestal explica la variación de las especies a lo largo del eje de diferenciación funcional que refleja el compromiso entre la adquisición y conservación de recursos en las distintas etapas de la sucesión secundaria. Como sugieren Kraft et al. (2008) la estructura y dinámica del bosque pueden explicarse en el contexto de la teoría del nicho ecológico, donde tanto la segregación espacial como la diferenciación funcional de las especies, son mecanismos complementarios que explican la coexistencia de especies en comunidades tan diversas como las existentes en los bosques tropicales y subtropicales.

5.2 Manejo y conservación de la Selva Pedemontana

En los bosques de Selva Pedemontana estudiados, la estructura y composición de especies tienden a presentar una recuperación significativa en un período de 20 años después del último aprovechamiento forestal maderero, poniendo en evidencia la alta capacidad de regeneración natural que poseen estos bosques. La pequeña ventana de observación de la dinámica del bosque (un período de 5 años entre el establecimiento y la remediación) no es suficiente para definir las trayectorias de la sucesión secundaria después del uso forestal del bosque. Sin embargo, aunque no se encontró significancia estadística contundente, la dinámica del bosque tiende a desacelerarse conforme pasan los años desde el último aprovechamiento forestal. Evidencias de esta afirmación pueden ser: la disminución (aunque marginalmente significativa) en las tasas de reclutamiento de las especies a nivel de parcelas, las diferencias en el aporte de biomasa (sea por reclutamiento o por crecimiento), así como la pérdida de biomasa por mortalidad de los distintos grupos

funcionales a lo largo de la secuencia sucesional estudiada y el predominio de las especies del dosel, que incluyen a la mayoría de las especies de interés comercial, en las etapas avanzadas de la sucesión secundaria posterior al aprovechamiento forestal.

En análisis previos, se encontró que el área basal de las especies maderables (ABM) aumenta a medida que disminuye el área basal de otras especies (no maderables, ABO) y esta relación (es decir, ABM/ABO) se asocia positivamente con los años transcurridos desde el último aprovechamiento forestal (Blundo y Malizia 2009). Mantener al bosque con altas tasas vitales (por ej. altas tasas de crecimiento y reclutamiento) permite aumentar el valor forestal de los bosques en términos maderables y preservarlos como importantes sumideros de carbono. Por un lado, como se mostró en este estudio, la mayoría de las especies de valor comercial regeneran bajo el dosel del bosque y pueden cambiar de estrategia y colonizar el dosel cuando aumenta la disponibilidad de recursos, y por otro lado, la acumulación neta de biomasa dada por el crecimiento de los árboles tiende a ser mayor en parcelas establecidas en etapas intermedias o avanzadas de la sucesión secundaria.

Por último, la teoría del nicho ecológico puede contribuir en el entendimiento de una variedad de problemas relacionados con el manejo y la conservación de los servicios ecosistémicos que proporcionan los bosques. Por ejemplo, cómo las comunidades responden a cambios climáticos globales o cuál es el impacto del uso del bosque, así como informarnos acerca del rol que juega la diversidad y la composición de especies en el funcionamiento de los bosques secundarios.

5.3 Literatura citada

Blundo, C. y Malizia, L. R. 2009. Impacto del aprovechamiento forestal en la estructura y diversidad de la Selva Pedemontana. En: Brown, A. D., Blendinger, P., Lomáscolo, T. y García Bes, P. (eds.). Selva Pedemontana de las Yungas: historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Ediciones del Subtrópico, Tucumán. Pp. 387-405.

Chave, J., Muller-Landau, H. C. y Levin, S. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159, 1-23.

- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7, 241-253.
- Chesson, P.L. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343-366.
- Kraft, H. J. B., Valencia, R. y Ackerly, D. D. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322, 580-582.
- McIntyre, S., Díaz, S., Lavorel, S. y Cramer, W. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics: introduction. *Journal of Vegetation Science* 10, 604-608.
- Mouquet, N. y Loreau, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist* 149, 420-426.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235, 167-171.
- Ricklefs, R. E. y Schluter, D. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, London, UK.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1-15.

