



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO

REGENERACIÓN DE LEÑOSAS EN UN QUEBRACHAL DE LA CUÑA BOSCOSA SANTAFESINA: EFECTOS DEL SOTOBOSQUE DE BROMELIÁCEAS TERRESTRES

AUTORA: GRACIELA NOEMÍ KLEKAILO

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS AGRARIAS

DIRECTOR: DR. IGNACIO MARTÍN BARBERIS

CO- DIRECTOR: DR. JUAN PABLO LEWIS †

2018

REGENERACIÓN DE LEÑOSAS EN UN QUEBRACHAL DE LA CUÑA BOSCOSA SANTAFESINA: EFECTOS DEL SOTOBOSQUE DE BROMELIÁCEAS TERRESTRES

Graciela Noemí Klekailo
Licenciada en Genética – Universidad Nacional de Misiones

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Doctor en Ciencias Agrarias, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en esta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNR y los sitios de muestreo detallados en el texto, durante el período comprendido entre marzo de 2010 y julio de 2018, bajo la dirección del Doctor Ignacio Martín Barberis y la Codirección del Doctor Juan Pablo Lewis †.

Graciela Noemí Klekailo -Tesista-

Ignacio Martín Barberis -Director-

Defendida: .....de 20__.

AGRADECIMIENTOS

A mi director, el Doctor Ignacio Barberis, por su infinita paciencia y por la generosidad con la que siempre comparte lo que sabe. Gracias por recibirme, por guiarme todos estos años y por acompañarme y aconsejarme más allá de lo académico. Le debo el poder hacer lo que me gusta a diario.

A la Universidad Nacional de Rosario por la oportunidad de realizar este doctorado, por la posibilidad de un posgrado gratuito para sus docentes y por apostar a la Educación Pública de calidad.

A la Secretaría de Posgrado de la Facultad de Ciencias Agrarias por la formación recibida, y especialmente a Micaela y Brenda por la mano tendida y las palabras de aliento siempre.

A todo el personal del Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio, por abrirnos las puertas en cada viaje de campo, por darnos una mano siempre que lo necesitamos y por el cariño que hemos compartido en estos años. Agradezco también a las diferentes autoridades del Centro y por su intermedio al Ministerio de la Producción de la Provincia de Santa Fe, por la posibilidad de desarrollar allí el trabajo experimental de esta tesis.

A la Cátedra de Ecología, a los de siempre y a los más jóvenes, a los que estaban y a los que se sumaron hace poco, todos colaboraron en mayor o menor medida para que este trabajo sea posible y me hicieron sentir siempre como en casa y en familia.

A la Cátedra de Botánica por la compañía para aclimatarme en Rosario, por la amistad y el cariño, por la compañía en campañas de campo, los consejos para escribir y la mano tendida.

A todos los que colaboraron en las campañas. En orden de aparición: José Vesprini, Marta Bianchi, Claudia Alzugaray, Virginia Mogni, Verónica Albute, Guillermo Montero, Juan Pablo Barberis, Andrés Cococcioni, Fernando Hernández, Bruno Rigalli, Rodrigo Freire, Damián Cabrer, Eva Kirilovsky, Jorgelina Asmus, Julia Mata, Ángeles Tessore y Caterina Barisón. Gracias a todos por la ayuda invaluable y porque de cada viaje me guardo el mejor de los recuerdos de los buenos momentos compartidos.

A la Doctora Susana Feldman por sus consejos durante todo el doctorado. Cada informe corregido fue también un momento de aprendizaje e intercambio que me ayudó a mejorar y a crecer. Gracias por todas las palabras justas en el plano académico y personal.

A los evaluadores de esta tesis, la Doctora Susana Feldman, y los Doctores Sebastián Torrella y Andrés Tálamo por sus aportes para mejorar la calidad del trabajo. En especial gracias a Susana y a Sebastián por haber sido además excelentes docentes durante el posgrado.

A quienes me ayudaron tanto en el último tramo: Rodrigo, Jorgelina, Mariana, Patricia, Caterina, Eugenio y José. No hubiera sido lo mismo sin ustedes, **en ningún aspecto**.

Gracias infinitas a Rodrigo Freire, por la amistad y la ayuda desde que comenzamos a caminar juntos. Gran parte de esta tesis fue posible gracias a tu presencia. Gracias por sostenerme y ayudarme a ponerme de pie.

A Verito Albute, por la amistad desde el primer día y por transitar juntas este camino, el aprendizaje y la vida compartida se cuentan entre los mejores recuerdos que me llevo.

A Matías Carnevale por la amistad incondicional desde Misiones y por el inmenso aguante mutuo en el año final de tesis, no lo hubiera logrado sin vos.

Por último, gracias a mi familia por el amor infinito y por creer en mi aun cuando yo no lo hice. Gracias por sostenerme y acompañarme. Mi vida no existe sin ustedes.

"La vida es más compleja de lo que parece" Jorge Drexler

Esta tesis está dedicada a la memoria del Doctor Juan Pablo Lewis,
en agradecimiento por abrirme las puertas sin conocerme
y permitirme hacer lo que me hace feliz.
Vichnaia Pamiat.

Publicaciones y Presentaciones a Congresos:

- Montero GA, **Klekailo GN,** Freire R, Torres PS, Cococcioni A, Barberis IM. 2017. Infructescence size has a larger effect than light environment on the abundance of different arthropod feeding guilds dwelling on the infructescences of a terrestrial bromeliad in a xerophytic forest. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 52(3): 216-227.
- **Klekailo GN**, Tuesca D, Barberis IM. 2012. Efectos de la temperatura, el ambiente lumínico y la escarificación sobre la germinación de semillas de *Bromelia serra* Griseb. (Bromeliaceae). Revista Brasileira de Sementes. 34(4): 605-612.

- **Klekailo GN**, Freire RM, Albute VA, Asmus JP, Barisón C, Kirilovsky E, Mata JC, Tessore A, Torres PS, Barberis IM. 2017. Regeneración de quebracho blanco en la Cuña Boscosa Santafesina: efecto de distintos filtros ambientales. XIX Congreso y XXXVII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Zavalla, Santa Fe.
- Mata JC, Alvarez Arnesi E, **Klekailo GN,** Barisón C, Barberis IM. 2016. Influencia de condiciones bióticas y abióticas sobre la abundancia y riqueza de plántulas de especies leñosas en un quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina. XVIII Congreso y XXXVI Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe.
- Barberis IM, Batista WB, Torres PS, **Klekailo GN**, Freire RM, Montero GA. 2016. La heterogeneidad ambiental del sotobosque de bromeliáceas en quebrachales de Santa Fe: implicancias sobre la regeneración de leñosas y las comunidades de fitotelmata. SIMPOSIO: Heterogeneidad espacial y temporal de los ecosistemas a distintas escalas: El legado de Rolando León. VI Reunión Binacional de Ecología. Puerto Iguazú, Misiones.
- Cococcioni A, Asmus JP, Tessore A, López Campillo M, Masat M, **Klekailo GN**, Albute VC, Freire RM, Barberis IM. 2014. Efecto del ambiente lumínico sobre la germinación de tres poblaciones de *Bromelia serra* Griseb. (Bromeliaceae). XVI Congreso y XXXIV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe.
- Barberis IM, **Klekailo GN,** Mogni VY, Albute VC, Oakley LJ Prado DE. 2014. Distribución geográfica y tipos de vegetación donde habita *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). XVI Congreso y XXXIV Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe.

- **Klekailo GN,** Galetti L, Barberis IM. 2014. Demografía de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae) en distintos ambientes de un quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina. 78° Reunión de Comunicaciones Científicas de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral (ACNL). Rosario, Santa Fe.
- Montero GA, Cánepa ME, **Klekailo GN,** Montero Bulacio E, Freire RM, Barberis IM. 2013. Abundancia y riqueza de artrópodos presentes en fitotelmata de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). XV Congreso y XXXIII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe.
- Montero GA, Cánepa ME, **Klekailo GN,** Freire RM, Barberis IM. 2013. Abundancia y riqueza de grupos funcionales de artrópodos presentes en el follaje de *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). XV Congreso y XXXIII Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Zavalla, Santa Fe.
- **Klekailo GN,** Freire RM, Albute VC, Cococcioni A, Hernández F, Rigalli B, Barberis IM. 2013. Evaluación de dos métodos para estimar la intercepción de hojarasca y propágulos por bromeliáceas terrestres. XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica. La Plata, Buenos Aires.
- **Klekailo GN,** Freire RM, Cococcioni A, Hernández F, Rigalli B, Barberis IM. 2012. Intercepción de hojarasca y semillas de especies leñosas por bromeliáceas terrestres en un quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina. XXV Reunión Argentina de Ecología. Luján, Buenos Aires.
- Montero GA, **Klekailo GN,** Hernández F, Cococcioni A, Freire RM, Barberis IM. 2012. Asociación del tamaño de la infrutescencia y el ambiente lumínico con la abundancia de grupos funcionales de artrópodos en frutos de *Bromelia serra*. XXV Reunión Argentina de Ecología. Luján, Buenos Aires.
- **Klekailo GN**, Cococcioni A, Hernández F, Freire RM, Rigalli B, Montero GA y Barberis IM. Asociación entre características de las infrutescencias y la apertura de canopeo en tres poblaciones de *Bromelia serra* Griseb. XIII Congreso. XXXI Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe.
- **Klekailo GN**, Hernández F, Cococcioni A, Rigalli B, y Barberis IM. 2011. Espinescencia de plántulas de *Bromelia serra* Griseb.: respuesta a cambios en las condiciones lumínicas. XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. Posadas, Misiones.

- **Klekailo GN**, Cococcioni A, Rigalli B, Freire R, Hernández F y Barberis IM. 2011. Asociación entre espinescencia y apertura de canopeo en tres poblaciones de *Bromelia serra* Griseb. XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. Posadas, Misiones.
- **Klekailo GN**, Barberis IM, Tuesca D. 2010. Efecto de la Temperatura, la luz y la escarificación sobre la germinación de semillas de *Bromelia serra* Griseb. XII Congreso y XXX Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Rosario. Rosario, Santa Fe.
- Barberis IM, Torres PS, Batista WB, **Klekailo GN,** Galetti L, Magra G, Lewis JP. 2010. Distribución de plántulas y juveniles de tres especies leñosas en un bosque del Chaco Húmedo: filtros ambientales y presencia de adultos conspecíficos. IV Reunión Binacional de Ecología. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
- **Klekailo GN**, Galetti L, Albertengo J, Cárcamo JI, Cárcamo JM, Scarafiocca M, Barberis IM. 2009. Efectos del hábitat y del año en la supervivencia y reproducción de plantas de *Aechmea distichantha* Lem. en un quebrachal de la Cuña Boscosa Santafesina. III Jornadas de Ciencia y Tecnología. Rosario, Santa Fe.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS 4
ÍNDICE DE TABLAS 6
RESUMEN 8
ABSTRACT 10
Capítulo 1 – Introducción general 12
1.1 INTRODUCCIÓN 13
1.1.1 Comunidades vegetales: las reglas de la coexistencia 13
1.1.2 Interacciones bióticas: competencia y facilitación 15
1.1.3 Regeneración en bosques 16
1.1.4 Sotobosques recalcitrantes: su efecto sobre la regeneración 17
1.1.5 El caso de los bosques Neotropicales 18
1.2 OBJETIVO GENERAL E HIPÓTESIS 20
1.3 SITIO DE ESTUDIO 21
1.3.1 Gran Chaco Americano y Cuña Boscosa Santafesina 21
1.3.2 Área de trabajo 24
Capítulo 2 – Intercepción de hojarasca y propágulos por bromeliáceas 26
2.1 INTRODUCCIÓN 27
2.1.1 Facilitación en la dinámica de comunidades boscosas 27
2.1.2 Limitaciones al proceso de regeneración 28
2.1.3 El proceso de regeneración en sotobosques con bromeliáceas 29
2.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS 31
2.3 MATERIALES Y MÉTODOS 32
2.3.1 Procedimiento de muestreo 32
2.3.2 Análisis estadístico 37
2.4 RESULTADOS 39
2.4.1 Características de las plantas y su ambiente lumínico 39
2.4.2 Propágulos 40
2.4.3 Hojarasca y propágulos en las plantas 42
2.4.4 Hojarasca y propágulos capturados e interceptados en las redes y en las plantas 44
2.4.5 Variación intra-sitio en la cantidad de hojarasca y propágulos capturados en las plantas y en las redes 47
2.5 DISCUSIÓN 49
2.5.1 Las plantas y su ambiente 49
2.5.2 Hojarasca 49

2.5.3 Propágulos 51
2.5.4 Limitaciones al proceso de regeneración 53
2.6 CONCLUSIONES 54
Capítulo 3 - Efecto de la competencia con bromeliáceas sobre el crecimiento de plántulas de dos especies leñosas de la Cuña Boscosa santafesina 55
3.1 INTRODUCCIÓN 56
3.1.1 La competencia como proceso 56
3.1.2 Recursos por los cuales compiten las plantas y estrategias competitivas 56
3.1.3 Métodos para evaluar la competencia 59
3.1.4 Competencia y regeneración en bosques 60
3.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS 62
3.3 MATERIALES Y MÉTODOS 63
3.3.1 Diseño experimental 63
3.3.2 Análisis estadístico 69
3.4 RESULTADOS 70
3.5 DISCUSIÓN 78
3.5.1 Competencia por recursos 78
3.5.2 La competencia como proceso y la regeneración en los quebrachales 81
3.6 CONCLUSIONES 82
Capítulo 4 - Efecto de las bromeliáceas terrestres y otros filtros ambientales sobre la distribución de plántulas y juveniles de leñosas 83
4.1 INTRODUCCIÓN 84
4.1.1 Distribución de plántulas y juveniles de leñosas en el sotobosque 84
4.1.2 Bromeliáceas y distribución de plántulas y juveniles de leñosas en el sotobosque 85
4.1.3 Distribución espacial de plántulas y juveniles de especies leñosas en los quebrachales 86
4.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS 89
4.3 MATERIALES Y MÉTODOS 90
4.3.1 Toma de datos 90
4.3.2 Análisis estadístico 90
4.4 RESULTADOS 92
4.4.1 Caracterización del ambiente en el sotobosque del quebrachal 92
4.4.2 Filtros ambientales y regeneración 100
4.5. DISCUSIÓN 110
4.5.1 Ambiente 110
4.5.2 Filtros a la regeneración 111

4.6 CONCLUSIONES 114
Capítulo 5 - Discusión final 115
BIBLIOGRAFÍA 120
Capítulo 6 - Anexo I. Heterogeneidad de filtros ambientales 136
HETEROGENEIDAD DE FILTROS AMBIENTALES ESTUDIADOS EN EL SOTOBOSQUE DE UN QUEBRACHAL DE LA CUÑA BOSCOSA SANTAFESINA 137

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Modelo de ensamblaje de comunidades.. 13
Figura 1.2 El Chaco argentino..... 21
Figura 1.3 Ecorregiones presentes en la provincia de Santa Fe…… 22
Figura 1.4 Imágenes de la ubicación del centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio y las 15 parcelas experimentales en el bosque de *Schinopsis balansae* 25
Figura 2.1 Limitaciones al reclutamiento en comunidades vegetales y algunas de las causas que las originan..... 29
Figura 2.2 Redes de captura de lluvia de propágulos y hojarasca..... 35
Figura 2.3 Esquema de los experimentos de intercepción de propágulos y hojarasca..... 36
Figura 2.4 Características de las plantas en los tres años en los que se llevó a cabo el experimento. 39
Figura 2.5 Apertura de canopeo en sitios con *A. distichantha* y *B. serra*. 40
Figura 2.6 Hojarasca y propágulos capturados en el interior de plantas de *A. distichantha* y *B. serra* en función del área de captura..... 43
Figura 2.7 Hojarasca y propágulos capturados en el interior de plantas de *A. distichantha* y *B. serra* en los tres años de experimento. 43
Figura 2.8 Lluvia total de hojarasca y propágulos en sitios con *A. distichantha* y *B. serra*. ..45
Figura 2.9 Cantidad de propágulos/m^2 capturados por plantas de *A. distichantha* y *B. serra*, caídos en redes, y encontrados en el suelo en sitios con *A. distichantha* y *B. serra*. 47
Figura 2.10 Variación intra-sitio en caída (RCP-RSP) y captura (Pf-Pi) de hojarasca y propágulos en los dos años de experimento. 48
Figura 2.11 Plántulas creciendo en tanques de plantas de *A. distichantha*. 52
Figura 3.1 Esquema de los diferentes tratamientos. 65
Figura 3.2 Esquema completo de cada bloque 65
Figura 3.3 Distribución de los tratamientos en cada uno de los bloques experimentales. 66
Figura 3.4 Fotografía del experimento donde se observan los tratamientos realizados. 66
Figura 3.5 Altura final, biomasa final y área foliar de plántulas de *S. praecox* y *S. balansae* en distintas situaciones de competencia y con distintas bromeliáceas acompañantes (*A. distichantha* y *B. serra*). 73
Figura 3.6 Asignación de biomasa a raíz, a tallo y a hojas de plántulas de *S. praecox* y *S. balansae* en distintas situaciones de competencia y con distintas bromeliáceas acompañantes. 75
Figura 3.7 Área foliar específica y Relación de área foliar de plántulas de *S. praecox* y *S. balansae* en los distintos tipos de competencia y con distintas bromeliáceas acompañantes .76
Figura 3.8 Crecimiento relativo en altura, en biomasa y en área foliar de plántulas de *S. praecox* y *S. balansae* en los distintos tipos de competencia y con distintas bromeliáceas acompañantes. Se muestran los valores promedios y los intervalos de confianza..... 77
Figura 4.1 Diagramas de caja que muestran la altura topográfica en las parcelas y subparcelas en estudio, medida en el año 2005. 92
Figura 4.2 Diagramas de caja que muestran la heterogeneidad ambiental en las parcelas y subparcelas en estudio. 95
Figura 4.3 Diferencias de medias entre los años 2005 y 2013 en las 15 parcelas..... 99
Figura 4.4 Valores estimados de acuerdo a los modelos lineales generalizados mixtos para cada una de las variables ambientales en relación con la cobertura de *A. distichantha* y *B. serra* en los años 2005 y 2013 107

Figura 4.5 Valores estimados de acuerdo a los modelos lineales generalizados mixtos para la cobertura de canopeo y el área basal en relación con la topografía en los años 2005 y 2013 108
Figura 4.6 Valores estimados de acuerdo a los modelos lineales generalizados mixtos para cada una de las variables ambientales en relación con la riqueza de plántulas y la abundancia de juveniles en el año 2005 y 2013. 109
Figura 5.1. Modelo del funcionamiento de la comunidad de regeneración en los quebrachales de la Cuña Boscosa. 117

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1 Resultados del test *t* apareado para las variables descriptivas de las plantas de *A. distichantha* y *B. serra* en el ambos años de muestreo. Hipótesis alternativa: las diferencias en las medias no son iguales a 0. g.l=grados de libertad. 33
Tabla 2.2 Variables calculadas a partir de los datos tomados durante los dos años. Pi: planta inicial; Pf: Planta final; RSP: red sin planta; RCP: red con planta. 36
Tabla 2.3 Resultados de modelos lineales generalizados (distribución del error: gamma) para las variables descriptivas de las plantas de *A. distichantha* y *B. serra* en los tres años de experimento. En negrita se ven los valores de probabilidad significativos (α=0,05). g.l=grados de libertad. 39
Tabla 2.4 Abundancia relativa y densidad de propágulos de especies leñosas que se encontraron entre las hojas de las plantas, sobre las redes (RSP) y en el suelo a lo largo del experimento. En el caso de la abundancia/m^2, se indica entre paréntesis la abundancia mínima y máxima por contenedor. 41
Tabla 2.5 Resultados del modelo lineal generalizado (distribución del error: gamma), para la hojarasca, y del modelo lineal generalizado (distribución del error: binomial negativa) para propágulos capturados entre las hojas de las plantas. Área= Área de captura de la planta. Los valores de probabilidad significativos (P<0,05) se indican en negrita. 42
Tabla 3.1 Fórmulas para estimar el área foliar y la biomasa total de cada especie, con los correspondientes coeficientes de regresión (r^2) y significación estadística (P). 64
Tabla 3.2 Variables medidas en el experimento, sus unidades y momentos de medición (m) o cálculo (c). 68
Tabla 3.3 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para la altura y diámetro promedio de las bromeliáceas y altura de las leñosas al inicio del experimento de competencia, g.l.: grados de libertad. Ningún valor de P fue significativo. 70
Tabla 3.4 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para las variables analizadas correspondientes a plántulas de *S. praecox* y *S. balansae*. Las variables fueron analizadas en función del tipo de competencia (Sin competencia, Aérea, Radical y Total), y bromeliácea acompañante (*A. distichantha* o *B. serra*). Los valores de probabilidad que indican efectos significativos (p<0,05) se muestran en negrita. RMF: asignación de biomasa a raíz; SMF: asignación de biomasa a tallo; LMF: asignación de biomasa a hojas; SLA: área foliar específica; LAR: relación de área foliar, RGRh: tasa de crecimiento relativo en altura; RGRb: tasa de crecimiento relativo en biomasa; RGRaf: tasa de crecimiento relativo en área foliar. 71
Tabla 4.1 Resultados de los test *t* apareados entre años para cada variable ambiental en estudio. Valores positivos de t indican que el año 2005 tiene un valor mayor que el 2013. gl: grados de libertad. Ad: *A. distichantha*, Bs: *B. serra*, Los valores estadísticamente significativos se indican en negrita 97
Tabla 4.2 Presencia de plántulas en las parcelas en estudio en los dos años censados (2005 y 2013). Se indica para cada especie la familia botánica, la cantidad de parcelas en las que estuvo presente y el rango de subparcelas con presencias. 101
Tabla 4.3 Abundancia de juveniles de especies leñosas en las parcelas en estudio en los dos años censados (2005 y 2013). Se indica para cada especie la familia botánica, la cantidad de parcelas donde estuvo presente y el rango de abundancias en las parcelas. 102
Tabla 4.4 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para las variables analizadas correspondientes a cobertura de *A. distichantha* y cobertura de *B. serra*, en

función de la topografía, la cobertura de canopeo, el área basal, la otra especie de bromeliácea, y el año. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita. 104
Tabla 4.5 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para las variables analizadas correspondientes a Área basal y Canopeo en función de la topografía, el año y el área basal o canopeo. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita. 105
Tabla 4.6 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: quasipoisson) para las variables analizadas correspondientes a riqueza de plántulas y abundancia de juveniles, en función de la topografía, la cobertura de canopeo, el área basal, cobertura de *A. distichantha*, la cobertura de *B. serra*, y el año. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita. 106

RESUMEN

La persistencia de una comunidad vegetal depende de la dinámica de la regeneración. En una comunidad vegetal todos aquellos factores que afecten a las plántulas y juveniles ejercerán un efecto sobre este proceso. Existen distintos filtros ambientales (bióticos y abióticos) que pueden condicionar la regeneración en bosques. En esta tesis nos propusimos evaluar los efectos positivos y negativos del sotobosque de bromeliáceas sobre la regeneración de leñosas en un bosque de *Schinopsis balansae* (Quebrachal) en la Cuña Boscosa Santafesina. Para ello se plantearon tres estudios: a) análisis de la intercepción de hojarasca y semillas de especies leñosas por bromeliáceas, b) análisis de la competencia de juveniles de leñosas con bromeliáceas, y c) análisis del efecto de bromeliáceas y otros filtros ambientales sobre la distribución de plántulas y juveniles de leñosas. El quebrachal estudiado está ubicado en el Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio (Ministerio de la Producción, Santa Fe), Las Gamas, depto. Vera, prov. de Santa Fe.

Mediante un experimento a campo se evaluó si existía interferencia del sotobosque de bromeliáceas sobre la acumulación y dinámica de la materia orgánica y sobre la regeneración de leñosas, analizando la intercepción de hojarasca y lluvia de semillas de especies leñosas por el canopeo de bromeliáceas. A su vez, se estudió si existían diferencias en el efecto de la interferencia entre bromeliáceas de distintos grupos ecofisiológicos (*Aechmea distichantha* y *Bromelia serra*). Se encontró que las bromeliáceas interceptan en su interior una parte de la hojarasca y de los propágulos caídos, por lo cual interfieren de manera negativa con la dinámica de la materia orgánica y con la regeneración de especies leñosas. El efecto negativo de *A. distichantha* fue mayor que el de *B. serra*, porque capturó una mayor proporción de la hojarasca y de los propágulos caídos, así como también por su disposición espacial formando densas colonias en el sotobosque.

Para evaluar la influencia de la competencia radical y aérea de dos bromeliáceas de distintos grupos ecofisiológicos (*A. distichantha* y *B. serra*) sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas de dos especies leñosas (*Schinopsis balansae* y *Senegalia praecox*) se realizó un experimento de competencia en macetas en la FCA-UNR. La competencia no afectó la supervivencia de plántulas de *S. balansae* y *S. praecox*, y el efecto de la competencia de *B. serra* sobre el crecimiento de las plántulas de leñosas fue

mayor que el de la competencia de *A. distichantha*. La tasa de crecimiento relativo en biomasa se vio más afectada por la competencia que la tasa de crecimiento relativo en altura.

Mediante modelos lineales mixtos, se evaluó la asociación de la topografía, el área basal, la apertura de canopeo y la cobertura de bromeliáceas terrestres (*A. distichantha* y *B. serra*) con la distribución de plántulas (< 30 cm altura) y juveniles de dos categorías (30 cm de altura < juveniles < 160 cm de altura; y 160 cm de altura < juveniles < 1 cm de diámetro), a partir de censos realizados en 15 parcelas de 20 × 20 m establecidas en el quebrachal en estudio, antes y después de una sequía extraordinaria. Esto nos permitió analizar la importancia de distintos factores bióticos y abióticos que afectan la presencia de plántulas y juveniles de especies leñosas en distintos años. Los filtros bióticos y abióticos actuaron de manera diferente sobre plántulas y juveniles del sotobosque condicionando la riqueza de plántulas y la abundancia de juveniles. Podemos concluir que la acción de distintos filtros ambientales en el sotobosque de bromeliáceas de los quebrachales de la Cuña Boscosa Santafesina afecta la regeneración de leñosas, modificando la estructura y dinámica de la comunidad de plántulas y juveniles del bosque, comunidad que varía en consecuencia espacial y temporalmente.

ABSTRACT

Vegetation persistence depends on regeneration dynamics. Factors affecting seedlings and saplings are expected to have an effect on this process. Environmental filters condition regeneration in forests. Our purpose was to evaluate the effects of bromeliad understory on the regeneration of woody species in a *Schinopsis balansae* (quebrachal) forest in Santa Fe Forest Wedge. Three studies were carried out: a) analysis of the interception of litterfall and seeds of woody species by bromeliads, b) analysis of seedling competition with bromeliads, and c) analysis of the effect of bromeliads and other environmental filters on the distribution of seedlings and saplings of woody species. The Quebrachal under study is located in the Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio, Las Gamas, Santa Fe.

Firstly, the interference of bromeliads understory on woody species regeneration and on the accumulation and dynamics of organic matter was evaluated in a field experiment. In addition, differences in the effect of the interference between different ecophysiological types (*Aechmea distichantha* and *Bromelia serra*) were evaluated. Results indicate that bromeliads intercepted part of the litterfall and seeds fallen, and consequently, interfered (mainly *A. distichantha*) with organic matter dynamics and woody species regeneration.

Secondly, to evaluate the influence of competition of bromeliads on woody seedlings, and to establish if there are differences in the effect of competition between bromeliads that belong to different ecophysiological types, a competition experiment in pots was carried out with seedlings of two woody species (*Schinopsis balansae* and *Senegalia praecox*) and both bromeliad species. No effect of competition on seedling survival was found. On the other hand, *B. serra* had a higher effect on seedling growth than *A. distichantha*.

Finally, to elucidate the importance of different factors affecting the presence of seedlings and saplings of woody species, the effects of different environmental variables on seedling and sapling distribution were evaluated with linear mixed models. The analyses were carried out with data from two censuses of 15 plots of 20 × 20 m. Environmental filters had different effects on seedlings and saplings in the understory conditioning the richness of seedlings and the abundance of saplings.

To conclude, the influence of different environmental filters on the bromeliad understory of the quebrachales from the Santa Fe Forest Wedge affects the regeneration of woody species, modifying the structure and dynamics of the forest seedlings and saplings community that consequently present spatial and temporal variation.

Title: Woody species regeneration in a *Schinopsis balansae* forest: effects of the terrestrial bromeliad understory



Capítulo 1 – Introducción general

1.1 INTRODUCCIÓN

1.1.1 Comunidades vegetales: las reglas de la coexistencia

Una comunidad vegetal puede definirse como un grupo de especies vegetales que coexisten en tiempo y espacio y pueden interactuar entre sí (Begon et al., 2006). Comprender como se lleva a cabo el ensamblaje de comunidades representa una de las metas de la ecología (Gouhier et al., 2011) y a menudo es visto como un proceso que involucra la dispersión de especies desde un *pool* regional y el pasaje a través de filtros ambientales (bióticos y abióticos) que determinan qué especies pueden colonizar exitosamente un lugar y coexistir a escala local. Este modelo está presente en la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967), en la teoría neutral de la biodiversidad (Leibold et al., 2004a) y en algunos modelos de metacomunidades (Leibold et al., 2004b; Hillerislambers et al., 2012; Mittelbach y Schemske, 2015; Pigot y Etienne, 2015) (Fig. 1.1).

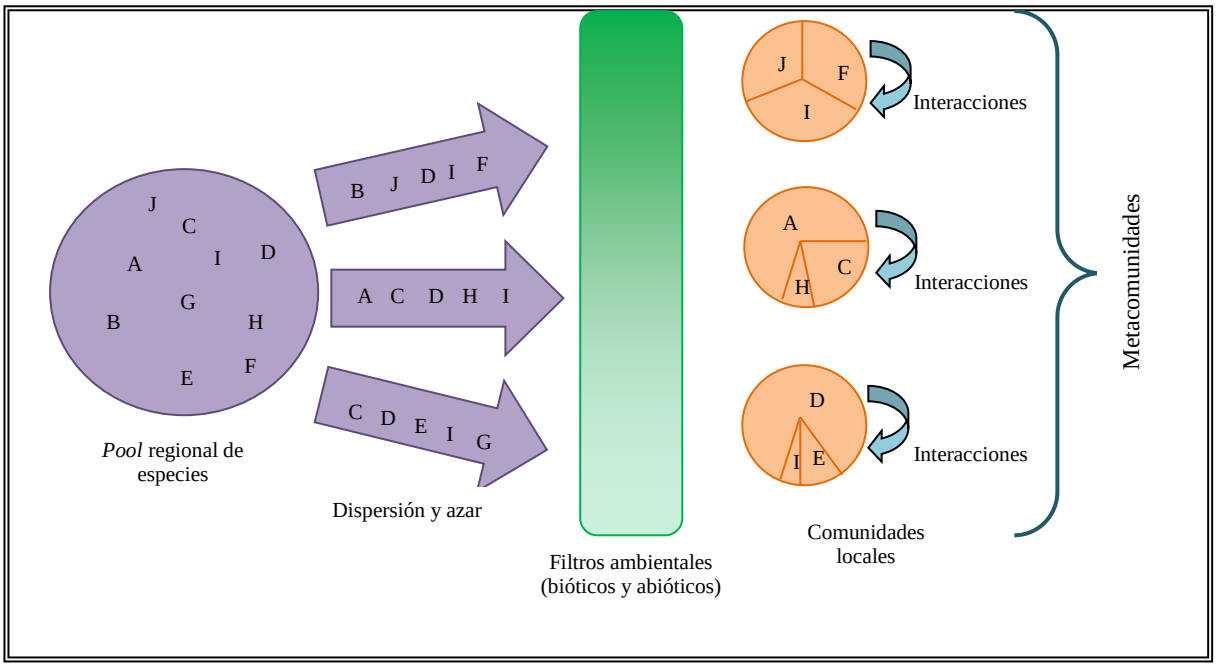


Figura 1.1. Modelo de ensamblaje de comunidades. Las comunidades locales son un subgrupo del *pool* regional de especies que luego de sortear la dispersión y el azar, han logrado pasar con éxito a través de filtros ambientales. No hay intercambio de especies con la metacomunidad (Modificado de Mittelbach y Schemske 2015).

Cuando hablamos de dinámica de comunidades locales estamos considerando una escala espacial y temporal más acotada que al hablar de metacomunidades, cuya dinámica es

más lenta y ocurre a una escala espacial mayor (Leibold et al., 2004a). En esta tesis nos abocaremos a estudiar la dinámica de comunidades locales.

Como se ha visto en la Fig. 1, a partir de un *pool* regional de especies, existen numerosos mecanismos que intentan explicar la coexistencia de especies en las comunidades locales. Podemos considerar en este sentido cualquier factor que limite la dispersión de propágulos por ejemplo, y estas limitaciones van a ser más importantes en especies con poca capacidad de dispersión (dispersión barócora o por gravedad) que en especies que se dispersan a largas distancias, como aquellas que tienen dispersión anemócora, zoócora o hidrócora (Hubbell, 2001; Burton et al., 2011). Otro factor que opera en el mismo nivel que la dispersión, es la deriva ecológica, asociada a procesos estocásticos. La ocurrencia de un disturbio por ejemplo, puede hacer que una especie desaparezca de la comunidad por el simple hecho de haber estado ubicada donde se produjo el mismo. En ese lugar puede prosperar una especie vecina o inmigrar una especie de otra comunidad, lo mismo puede pensarse para los cambios de uso de la tierra (Hubbell, 2001).

Además de los procesos arriba mencionados, son de suma importancia los filtros ambientales. Para entender el concepto, podemos pensar en el ambiente como un filtro, las especies que posean un fenotipo particular que les permite sortearlo, son las que logran establecerse. Se espera entonces que las especies de una comunidad compartan ciertos rasgos fenotípicos que son los que le permiten sortear los filtros ambientales, que pueden ser no sólo filtros físicos (impuestos por las características físicas del ambiente) sino biológicos (impuestos por las interacciones bióticas) (Burton et al., 2011; Aiba et al., 2012; Kraft et al., 2015).

Algunos autores sin embargo, consideran que debe utilizarse el concepto de filtros ambientales solamente para hablar del efecto del ambiente físico, considerando aparte las interacciones bióticas. En el primer caso estaríamos hablando de filtros ambientales, mientras que al considerar las interacciones bióticas (competencia específicamente) como las fuerzas que determinan la composición de especies de una comunidad estaríamos considerando el concepto de diferenciación de nichos, y en este caso es la diferencia entre las especies lo que permite que coexistan y no su similitud (Swenson et al., 2012; Kraft et al., 2015).

Ahora bien, es interesante el planteo de que en realidad ambos conceptos (diferenciación de nichos y filtros ambientales) operan juntos, a veces separados temporal o espacialmente, para dar forma a las comunidades (Maire et al., 2012; Nathan et al., 2016).

1.1.2 Interacciones bióticas: competencia y facilitación

Las plantas interactúan entre sí desde el principio de su existencia de modos diferentes, tanto positiva como negativamente. Las interacciones entre plantas que crecen en el mismo hábitat, aún cuando no estén implicadas directamente en cambios sucesionales, pueden influir en el patrón de distribución de las plantas que las suceden (Bazzaz, 1996).

La competencia puede ser definida como una interacción recíproca negativa entre dos organismos que comparten recursos escasos o limitantes (Goldberg, 1990; Grace, 1990; Kellner y Asner, 2014; Lobos-Catalán y Jiménez-Castillo, 2014). Se trata de un factor clave a través del cual se determina el éxito ecológico de las comunidades. Está ampliamente aceptado que a medida que dos especies presenten mayor divergencia en sus rasgos, disminuirá la intensidad de la competencia (Kunstler et al., 2015).

Al hablar de competencia, a menudo se mencionan dos características que hacen a la interacción: la intensidad y la importancia. La intensidad hace referencia al grado en el cual una población vegetal es reducida por la competencia que ejercen los vecinos, mientras que la importancia se refiere a la reducción relativa de una población vegetal por competencia comparada a la reducción por otras fuerzas como la herbivoría o las condiciones ambientales desfavorables (Grace, 1991; Damgaard, 2011).

La facilitación, conocida también como todas aquellas relaciones positivas no tróficas, ocurre cuando una especie vegetal aumenta la supervivencia, el crecimiento o el ajuste (*fitness*) de otra, o cuando produce alguna mejora en situaciones de *stress*, que de otro modo comprometerían el *fitness* de otra especie. Se trata de una interacción común en comunidades que crecen bajo *stress* continuo, como las de los bosques xerofíticos, debido a una mejora mutua en las condiciones de microhábitat entre vecinos (Franzese et al., 2009). También puede darse cuando una especie mejora las condiciones microclimáticas, aumentando la cantidad de microhábitats disponibles para las especies menos adaptadas. Se pueden incluir aquí a las plantas nodrizas, que son aquellas que colaboran con el reclutamiento de nuevos individuos ofreciendo condiciones adecuadas para su germinación, establecimiento y/o crecimiento (Barchuk et al., 2008; Brooker et al., 2008; Gross, 2008; Brooker y Callaway, 2009; Soliveres et al., 2011, 2014; Beduschi y Castellani, 2013; Rocha et al., 2014; Tsuda y Castellani, 2015; Gillman, 2016; Tálamo et al., 2015b). Se desprende de la definición que el término facilitación es equivalente al de comensalismo. Si bien ambos términos pueden utilizarse indistintamente, es frecuente encontrar en la literatura, el uso de facilitación para referirse a plantas y

comensalismo para hacer referencia a las relaciones que involucran al menos a algún animal (Foguelman y Gonzáles Urda, 2009).

Otro concepto interesante de mencionar aquí es el de refugios bióticos, interacción definida por la protección que brindan plantas no palatables a plantas palatables de los daños que produce la herbivoría (Milchunas y Noy-Meir, 2002; Oesterheld y Oyarzábal, 2004). Las interacciones no se dan aisladamente en comunidades vegetales, por el contrario ambos mecanismos pueden ocurrir juntos dentro de la misma comunidad y aún para los mismos individuos (Brooker et al., 2008; Gross, 2008; Brancalion et al., 2009). Por ejemplo, una interacción positiva potencial entre plantas sensibles al pastoreo y refugios bióticos podría manifestarse solamente cuando el efecto negativo del pastoreo fuera del refugio biótico es mayor que el efecto negativo de la competencia dentro del refugio (Lundholm, 2009). Por otra parte, el balance entre competencia y facilitación puede variar a lo largo de los gradientes ambientales, con la facilitación dominando en los ambientes áridos y la competencia en los ambientes de menor *stress* ambiental (Olsen et al., 2016).

1.1.3 Regeneración en bosques

La persistencia en el tiempo de una comunidad depende de la dinámica de la regeneración (Keeley y van Mantgem, 2008). La regeneración es el proceso de establecimiento de nuevos ejemplares de un árbol, un parche de bosque, o un bosque completo (Chazdon, 2014). La regeneración involucra una comunidad de plántulas, de modo que todos aquellos factores que afecten a las plántulas estarán ejerciendo efectos sobre la misma (Keeley y van Mantgem, 2008). En este sentido, podemos mencionar en primer lugar, aquellos factores que afecten al proceso de dispersión de los propágulos. Existen por un lado, distintos agentes de dispersión de los propágulos, como ser el viento, el agua, los animales (Fenner y Thompson, 2005; Eriksson y Ehrlén, 2008; Kollmann, 2008). Los propágulos, una vez dispersados tienen a su vez que sobrevivir hasta el momento de la germinación, la predación y el ataque de patógenos entonces, serán factores que disminuirán la cantidad de propágulos disponibles para germinar en el suelo (Nathan y Muller-landau, 2000; Moles y Leishman, 2008; Fricke et al., 2014).

El siguiente proceso que condiciona la regeneración es el de germinación, y en este caso los factores que pueden afectarla pueden ser varios. En este sentido, puede ser que la semilla se encuentre en dormición, entonces es necesario que se disparen mecanismos físicos o fisiológicos que la habiliten a germinar (Fenner y Thompson, 2005). Una vez superada la

dormición (o luego de la dispersión en especies que no tengan dormición), el ambiente también impondrá condiciones para la germinación, como la disponibilidad de agua, la cantidad y calidad de la luz, la temperatura y otras variables relacionadas a la heterogeneidad ambiental (Nathan y Muller-landau, 2000; Fenner y Thompson, 2005; Schlaepfer et al., 2014).

Luego de la germinación, las plántulas deben sortear diversas adversidades durante su crecimiento y establecimiento, como ser sequías, inundaciones, herbivoría, competencia, y el exceso o escasez de recursos. Durante el periodo en el que una plántula crece y logra establecerse exitosamente, pero aún no tiene el porte propio de un individuo adulto recibe el nombre de juvenil. La duración de este periodo es extremadamente variable, dependiendo de la especie y de las condiciones ambientales. Los estadios de plántula y juvenil, entonces, son un cuello de botella selectivo para los individuos. La supervivencia de las plántulas y juveniles, y su establecimiento exitoso, es un proceso clave para el desarrollo y la sostenibilidad de las comunidades vegetales (Leck et al., 2008b; Fricke et al., 2014).

1.1.4 Sotobosques recalcitrantes: su efecto sobre la regeneración

Dado que el proceso de regeneración de especies arbóreas tiene lugar en el sotobosque, la influencia de las especies que lo componen puede ser tan importante como la influencia de los árboles adultos que componen el canopeo (Royo y Carson, 2006; Song et al., 2012). Las interacciones entre las plántulas de las especies leñosas y las especies que dominan el sotobosque son inevitables, sobre todo considerando que las plántulas conviven durante mucho tiempo con las especies del sotobosque (Song et al., 2012).

Las alteraciones en los regímenes de herbivoría y/o disturbios pueden favorecer la expansión de algunas especies del sotobosque, que terminan formando densas capas persistentes y a veces mono-específicas. Estos sotobosques nuevos así establecidos pueden modificar el reclutamiento y de este modo alterar el proceso de regeneración de las comunidades boscosas, y reciben el nombre de sotobosques persistentes o recalcitrantes (Schnitzer et al., 2000; Coomes et al., 2003; Royo y Carson, 2006; Schnitzer y Carson, 2010; Tymen et al., 2016). Las especies que dominan estos sotobosques se caracterizan por tener un rápido crecimiento vegetativo, alta plasticidad fenotípica, ser relativamente intolerantes a la sombra y tolerantes a la herbivoría (Royo y Carson, 2006).

La evidencia sugiere que la vegetación del sotobosque al afectar la regeneración, influye sobre el estado del bosque en el corto plazo, y en el largo plazo a través de su efecto sobre los

procesos del suelo que regulan el aporte de nutrientes a los árboles (Nilsson y Wardle, 2005). Royo y Carson (2006) proponen que estos sotobosques retrasan y alteran la regeneración del bosque por medio de la acción combinada de diferentes mecanismos de interferencia. Los mecanismos de interferencia del sotobosque recalcitrante pueden ser directos, dados por la competencia por recursos (luz, agua, nutrientes), alelopatía, impedimentos físicos de la germinación dados por la acumulación de hojarasca, o daños mecánicos, o indirectos al proveer refugios a predadores de semillas y/o plántulas (competencia indirecta). Una vez establecidos, estos sotobosques actúan como un filtro que permite el crecimiento de sólo algunas especies leñosas (George y Bazzaz, 1999; Nilsson y Wardle, 2005). De acuerdo a la fuerza y selectividad de este filtro, la sucesión puede retardarse, alterarse la composición de especies o potencialmente detener la sucesión, por lo que podría considerarse que estas especies manejan la sucesión (Nilsson y Wardle, 2005; Royo y Carson, 2006; Duclos et al., 2013; Tymen et al., 2016).

1.1.5 El caso de los bosques Neotropicales

En numerosos bosques neotropicales, el sotobosque está dominado a menudo por especies que pueden formar sotobosques recalcitrantes, como las lianas que si bien pueden representar menos del 10% de la biomasa del bosque, reducen el reclutamiento de árboles, mediante mecanismos combinados de competencia y *stress* mecánico (Schnitzer y Carson, 2010; Tymen et al., 2016). Los bambúes son también residentes de sotobosques tropicales que se vuelven invasores luego de un disturbio, pudiendo formar un estrato monoespecífico denso que inhibe la regeneración de leñosas (Montti et al., 2014). También podemos encontrar en estos sotobosques a los helechos, a menudo residentes durante muchos años de los sotobosques. Si bien, al igual que las lianas, los helechos representan una escasa proporción de la biomasa total, a veces tienen una riqueza específica similar a la de las especies arbóreas, y regulan la sombra y la disponibilidad de nutrientes en el sotobosque (Dearden y Wardle, 2008; Sharpe y Shiels, 2014).

Otro grupo de especies que pueden dominar estos sotobosques son las bromeliáceas (Morello y Adámoli, 1974; Brokaw, 1983; Lewis, 1991; García-Franco et al., 1995; Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001; Sampaio et al., 2005; Barberis et al., 2014). Muchas de estas especies de bromeliáceas del sotobosque se encuentran dentro de dos grupos ecofisiológicos (Benzing, 2000). El primer grupo comprende plantas terrestres con raíces absorbentes, con fitotelma poco

desarrollado, tricomas en la base de las hojas que son poco absorbentes, y fotosíntesis del tipo CAM (*i.e.* bromeliáceas Tipo II *sensu* Benzing 2000). El segundo grupo comprende especies terrestres o epífitas, con raíces mecánicas o absorbentes condicionales, con fitotelma bien desarrollado, tricomas absorbentes en la base de las hojas y muchas de ellas con fotosíntesis del tipo CAM (*i.e.* bromeliáceas Tipo III *sensu* Benzing 2000).

Las bromeliáceas podrían tener efectos sobre la regeneración de especies leñosas a través de diversos mecanismos. Algunos de los mecanismos sugeridos son similares a los descriptos para sotobosques de bambúes, palmeras, helechos y lianas en bosques templados y tropicales; e.g. competencia por luz, agua, y/o nutrientes, reducción del espacio físico donde establecerse, así como provisión de refugios para predadores de semillas o plántulas (Denslow et al., 1991; Wada, 1993; George y Bazzaz, 1999; Pakeman et al., 2000; Campanello et al., 2007; Caccia et al., 2009; Montti et al., 2014). Otros mecanismos, por el contrario, serían consecuencia de características morfológicas y fisiológicas particulares de las bromeliáceas; e.g. capacidad de interceptar y retener dentro de sus tanques (fitotelma) el agua de lluvia, la materia orgánica, así como los propágulos que caen (Bordón, 1978; Martinez-Crovetto, 1980; Wenzel y Hampel, 1998; Pire y Prado, 2001; Brancalion et al., 2009; Cerrudo, 2009; Barberis et al., 2011). Estos últimos mecanismos tendrían mayor importancia en bosques xerofíticos que en los bosques tropicales y subtropicales húmedos (Brokaw, 1983).

Dentro de los efectos positivos, las bromeliáceas pueden facilitar la regeneración arbórea incrementando el contenido de materia orgánica y nutrientes en el suelo y creando sitios disponibles para la germinación y el establecimiento de las plántulas en su interior (Fialho y Furtado, 1993), o generando sitios seguros donde las plántulas encuentren protección contra la herbivoría.

1.2 OBJETIVO GENERAL E HIPÓTESIS

En esta tesis, nos propusimos como objetivo general: “Evaluar los efectos positivos y negativos del sotobosque de bromeliáceas sobre la regeneración de leñosas en un bosque de *Schinopsis balansae* (Quebrachal) de la Cuña Boscosa Santafesina”.

En función de este objetivo, se planteó la siguiente hipótesis general de trabajo: “*Aechmea distichantha* y *Bromelia serra* forman un sotobosque recalcitrante que, en función de las condiciones de estrés de los quebrachales, ejerce un efecto predominantemente negativo sobre la regeneración de leñosas en el bosque, cambiando así la estructura y dinámica de la comunidad de plántulas y juveniles del bosque. En función de las condiciones estresantes que pueden aparecer en los quebrachales en estudio, se espera que la alteración sea predominantemente negativa”.

Para poner a prueba esta hipótesis, se plantearon tres experimentos: a) análisis de la intercepción de semillas de especies leñosas por bromeliáceas (Capítulo 2), b) análisis de la competencia por recursos (Capítulo 3), y c) análisis del efecto de bromeliáceas y otros filtros ambientales sobre la distribución de plántulas y juveniles de leñosas (Capítulo 4).

Se describirá a continuación el sitio de estudio, para luego pasar al desarrollo de los capítulos correspondientes a cada experimento.

1.3 SITIO DE ESTUDIO

1.3.1 Gran Chaco Americano y Cuña Boscosa Santafesina

El Gran Chaco abarca 1.000.000 de km^2 en el norte de Argentina, este de Bolivia, oeste de Paraguay y una pequeña parte del sur de Brasil (Cabrera y Willink, 1980). Es una de las pocas áreas en el mundo donde la transición entre los trópicos y las regiones templadas no se da como un desierto, sino más bien como montes semiáridos y bosques (Prado, 1993). Se trata de una llanura con una leve pendiente de NO a SE con depósitos de loess y limos loéssicos. Esta región es más seca al oeste y más húmeda hacia el este. La vegetación abarca un mosaico de bosques secos, sabanas, pastizales y humedales (Prado, 1993; Biani et al., 2005). Se diferencian en el Chaco dos sectores, uno oriental más húmedo (Chaco oriental o húmedo) y uno occidental más seco (Chaco occidental o seco) (Ginzburg y Adámoli, 2006; Torrella y Adámoli, 2006). En Argentina, el Chaco abarca trece provincias: la totalidad de las provincias de Chaco, Formosa y Santiago del Estero y parcialmente a las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán, La Rioja, Catamarca, San Juan, San Luis, Córdoba, Santa Fe y Corrientes (Morello et al., 2012) (Fig. 1.2).

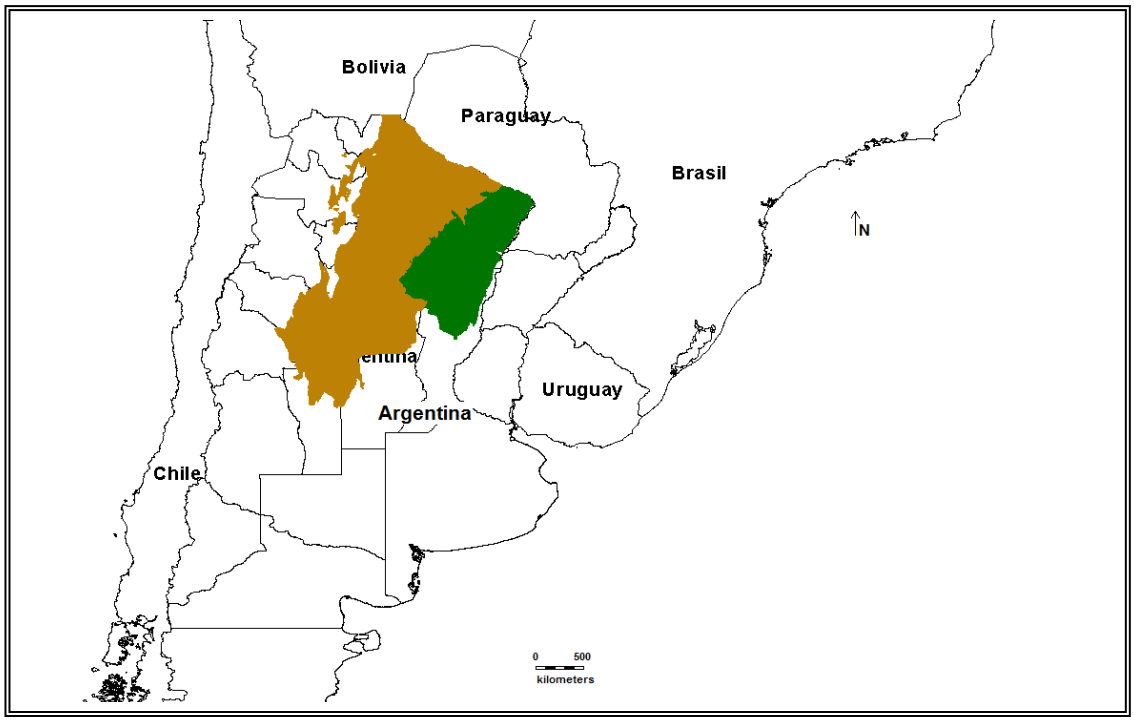


Figura 1.2. El Chaco argentino. En marrón está indicado el Chaco seco y en verde el Chaco húmedo (Elaborado a partir de Morello et al., (2012).

La porción más austral del este del Gran Chaco es la Cuña Boscosa Santafesina, que limita al este con el valle del río Paraná y al oeste con los Bajos Submeridionales (Lewis et al., 1990; Barberis et al., 1998; Carnevale et al., 2007; Morello et al., 2012) (Fig. 1.3).

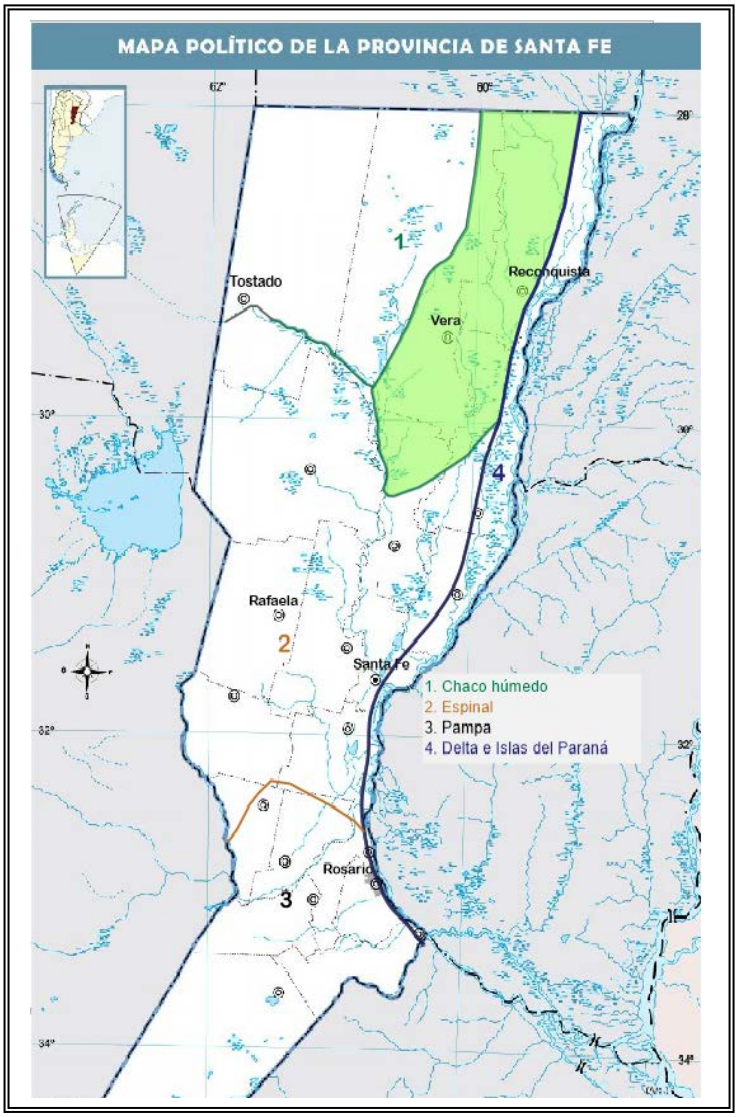


Figura 1.3. Ecorregiones presentes en la provincia de Santa Fe (Brown et al., 2006). En verde, la Cuña Boscosa santafesina (Morello et al., 2012).

El clima de la Cuña Boscosa es templado-cálido y húmedo con precipitaciones de 800 a 1000 mm anuales y una estación invernal seca de duración variable (Burgos 1970, Barberis y Lewis, 2005). En algunos años, coincidentes con el fenómeno El Niño, se producen intensas precipitaciones con inundaciones extraordinarias, no sólo en la Cuña Boscosa, sino en gran parte del Chaco húmedo (Ginzburg y Adámoli, 2006).

Los suelos son halo-hidromórficos con baja conductividad hidráulica y están sujetos a sequías e inundaciones periódicas (Espino et al., 1983). Existe un marcado microrrelieve, como resultado de factores abióticos tales como procesos pseudo-kársticos y deflaciones eólicas en el pasado que condujeron a la formación de depresiones y elevaciones, además de procesos de acumulación hidráulicos que produjeron microrrelieves convexos. Otros factores implicados en este fenómeno son las interacciones planta-suelo y las interacciones animal-suelo, como por ejemplo la formación y el posterior colapso de nidos de hormigas de la especie *Atta vollenweideri* (Lewis, 1991).

La vegetación predominante es el bosque xerofítico que alterna con sabanas graminosas y esteros (Barberis et al., 2005; Alzugaray et al., 2006). En posiciones intermedias de las laderas, aparecen los quebrachales de *Schinopsis balansae* que constituyen las formaciones emblemáticas de la Cuña Boscosa Santafesina (Barberis et al., 1998, 2005). El estrato superior del quebrachal está formado por *Schinopsis balansae*, *Sideroxylon obtusifolium* y *Aspidosperma quebracho-blanco* y el estrato inferior está compuesto por *Senegalia praecox*, *Myrcianthes cisplatensis* y *Prosopis* spp. También hay estratos arbustivos con *Achatocarpus praecox*, *Maytenus vitis-idaea*, *Celtis pallida* y *Grabowskia duplicata* (Lewis, 1991; Barberis et al., 2002).

Los quebrachales crecen sobre un sustrato que es marcadamente heterogéneo como resultado de un pronunciado microrrelieve. Dentro de un “stand” aparecen desniveles de hasta 50 cm entre áreas convexas y planas o plano cóncavas en distancias de decenas de metros. Esta heterogeneidad del sustrato determina una marcada heterogeneidad de la vegetación (Barberis et al., 2002, 2005; Barberis y Lewis, 2005). Las especies leñosas aparecen en las áreas convexas, y allí el sotobosque presenta una heterogeneidad asociada a la presencia de *Aechmea distichantha* y *Bromelia serra* (Barberis et al., 2005, 2014; Cavallero et al., 2009). *A. distichantha* (Tipo III *sensu* Benzing 2000) es una bromeliácea terrestre o epífita facultativa, sus hojas forman un tanque o fitotelma que intercepta y retiene en su interior el agua de lluvia, la materia orgánica, numerosos artrópodos y los propágulos (Cerrudo, 2009; Montero et al., 2010; Barberis et al., 2011; Cavallero et al., 2011). En cambio, *B. serra* (Tipo II *sensu* Benzing 2000) es una especie terrestre con raíces absorbentes bien arraigadas al suelo y fitotelma poco desarrollado. Ambas especies presentan una distribución agregada debido a su reproducción por estolones, resultando en la existencia de parches con y sin bromeliáceas (Barberis et al., 2014).

Es interesante mencionar aquí, que a la hora de analizar el efecto que puedan tener estas bromeliáceas sobre la regeneración de las especies leñosas debe considerarse que existen diferencias morfológicas y ecofisiológicas entre especies de bromeliáceas terrestres (Benzing, 2000). En este sentido, el efecto de ambas especies sobre la regeneración puede ser diferente, dependiendo de la capacidad de ambas especies de almacenar agua, materia orgánica y semillas en el interior de sus tanques (Zotz y Thomas, 1999; Cerrudo, 2009; Barberis et al., 2011) (e.g. mayor en *Aechmea distichantha* que en *Bromelia serra* debido al fitotelma de la primera).

1.3.2 Área de trabajo

El bosque de *Schinopsis balansae* en el cual se realizó esta tesis está ubicado en el Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio (Ministerio de la Producción, Santa Fe), Las Gamas, depto. Vera, prov. de Santa Fe (29º28'S, 60º28'W, 58 m sobre el nivel del mar). Se trabajó en un área de 64 ha, con numerosas isletas de bosque que presentaban densas poblaciones de bromeliáceas espinosas en el sotobosque.

En estas isletas se llevó a cabo el experimento del capítulo 2 (Análisis de la intercepción de semillas de especies leñosas por bromeliáceas), y se instalaron además 15 parcelas experimentales donde se llevaron a cabo los censos que se analizan en el capítulo 4 (Análisis del efecto de las bromeliáceas terrestres y otros filtros ambientales sobre la distribución de plántulas y juveniles de leñosas). En la Fig. 1.4 puede verse la ubicación del Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio y de las parcelas experimentales.

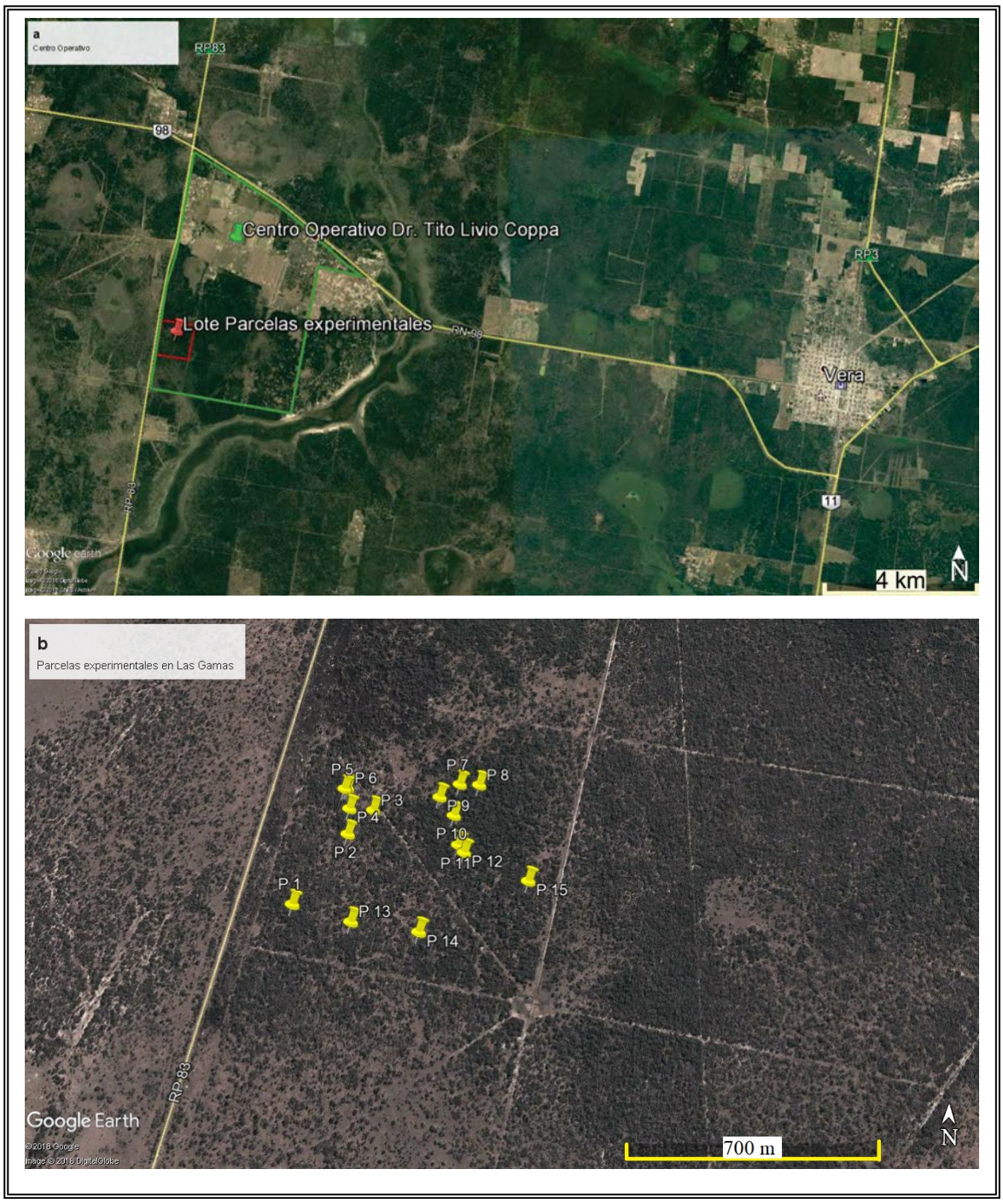


Figura 1.4. Imágenes tomadas de Google Earth que muestran la ubicación del Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio (a) y de las 15 parcelas experimentales en el bosque de *Schinopsis balansae* (b).



Capítulo 2 – Intercepción de hojarasca y propágulos por bromeliáceas

2.1 INTRODUCCIÓN

2.1.1 Facilitación en la dinámica de comunidades boscosas

Dentro de las relaciones interespecíficas positivas, el mutualismo es aquella interacción donde el beneficio es mutuo para los individuos involucrados (+/+), mientras que en el comensalismo, una de las partes se ve beneficiada y la otra no se ve afectada (+/0). Cada una de estas interacciones a su vez puede ser facultativa, cuando no es obligatoria para las partes, u obligada, cuando al menos uno de los individuos depende de la interacción para sobrevivir (Begon et al., 2006; Franklin et al., 2016).

En plantas, en tanto, se utiliza el término facilitación (ver Capítulo 1, apartado 1.1.2) para referirse a la interacción que ocurre cuando una especie vegetal aumenta la supervivencia, el crecimiento o el *fitness* de otra, o cuando produce alguna mejora en situaciones de *stress*, que de otro modo comprometerían el *fitness* de otra especie (Franzese et al., 2009; Tsuda y Castellani, 2015). Esta relación es directa y la planta que produce el beneficio recibe el nombre de planta nodriza.

La facilitación también puede ser indirecta, cuando la presencia de una planta disminuye el efecto negativo de los herbívoros sobre otra planta, en adelante planta *target*. Esto se ve, por ejemplo, cuando la presencia de una planta con defensas físicas o químicas antiherbívoros evita que la planta *target* sea consumidas por los herbívoros (Milchunas y Noy-Meir, 2002; Brooker et al., 2008; Tálamo et al., 2015a). La efectividad de la facilitación en este caso depende de rasgos específicos de las plantas benefactoras (*i.e.* serán más efectivas las plantas con mejores defensas como espinas, aguijones o defensas químicas extremas) y de la intensidad de la presión de herbivoría (*i.e.* la resistencia asociativa tiende a ocurrir bajo una presión de herbívoros alta, pero no extrema). Este tipo de interacción recibe el nombre específico de resistencia asociativa (*associational resistance*) (Stutz et al., 2015; Tálamo et al., 2015a), o refugios bióticos (Milchunas y Noy-Meir, 2002; Oesterheld y Oyarzábal, 2004).

Es interesante mencionar por otro lado que, si bien existen numerosos ejemplos de facilitación en la literatura, no siempre es fácil aislar ese efecto para probar que estamos frente a un caso de facilitación y no de algún efecto ambiental. A su vez, los efectos de los vecinos pueden cambiar de positivos a negativos dependiendo del estadio de vida de la planta *target* (Brooker et al., 2008; Castanho et al., 2015; Torres y Renison, 2016).

En comunidades boscosas, se puede hablar de un efecto facilitador directo de árboles adultos, cuando estos mejoran las condiciones microambientales favoreciendo la germinación, supervivencia o crecimiento de plántulas y juveniles del sotobosque (da Trindade y Coelho, 2012; Gargaglione et al., 2014). Así, en ambientes con una estación seca marcada, puede verse un efecto positivo sobre la supervivencia de plántulas y juveniles, que se explica a menudo por una mejora en las condiciones de humedad durante la estación seca (Barchuk et al., 2008; Derroire et al., 2016), o un efecto positivo de árboles deciduos sobre plántulas y juveniles demandantes de luz (Souza et al., 2014). La facilitación también puede provenir de arbustos del sotobosque que mejoran las condiciones microambientales para las plántulas y juveniles que crecen debajo (James et al., 2015; Yelenik et al., 2015), los protegen contra la herbivoría (Tálamo et al., 2015a; Torres y Renison, 2016), o bien tienen un efecto combinado creando mejores condiciones microambientales, a la vez que los protegen contra la herbivoría (Torres y Renison, 2015). Otras plantas del sotobosque, como las bambúceas y las bromeliáceas, pueden también tener un efecto facilitador sobre el establecimiento y el crecimiento de plántulas y juveniles (Caccia y Chaneton, 2009; Souza Rocha et al., 2015; Tsuda y Castellani, 2015).

2.1.2 Limitaciones al proceso de regeneración

En el apartado 1.1.3 de esta tesis, se planteó que la regeneración es clave en la dinámica de comunidades, y se mencionaron algunos factores que podrían condicionarla. En este sentido, las limitaciones al reclutamiento de nuevos individuos resultan de tres mecanismos: 1) limitaciones en la producción de propágulos, que puede ocurrir por ejemplo cuando hay baja densidad de árboles semilleros, 2) limitaciones en la dispersión, que se da cuando hay una falla en el acceso de los propágulos a sitios potenciales de reclutamiento, y 3) limitaciones en el establecimiento, que se encuentra limitado por el ambiente biótico y abiótico (Schupp et al., 2002; Vargas y Stevenson, 2013). En la Fig. 2.1 pueden verse algunas de las causas de las limitaciones al reclutamiento. En bosques xerofíticos, el reclutamiento de nuevos individuos puede ser un proceso aún más complejo, debido a que a las limitaciones bióticas hay que sumarle las condiciones abióticas muy severas impuestas por la estación seca que impiden el establecimiento de plántulas (Vieira y Scariot, 2006; Torres y Renison, 2015). En este capítulo nos enfocaremos en analizar algunas de las limitaciones al proceso de dispersión y al establecimiento.

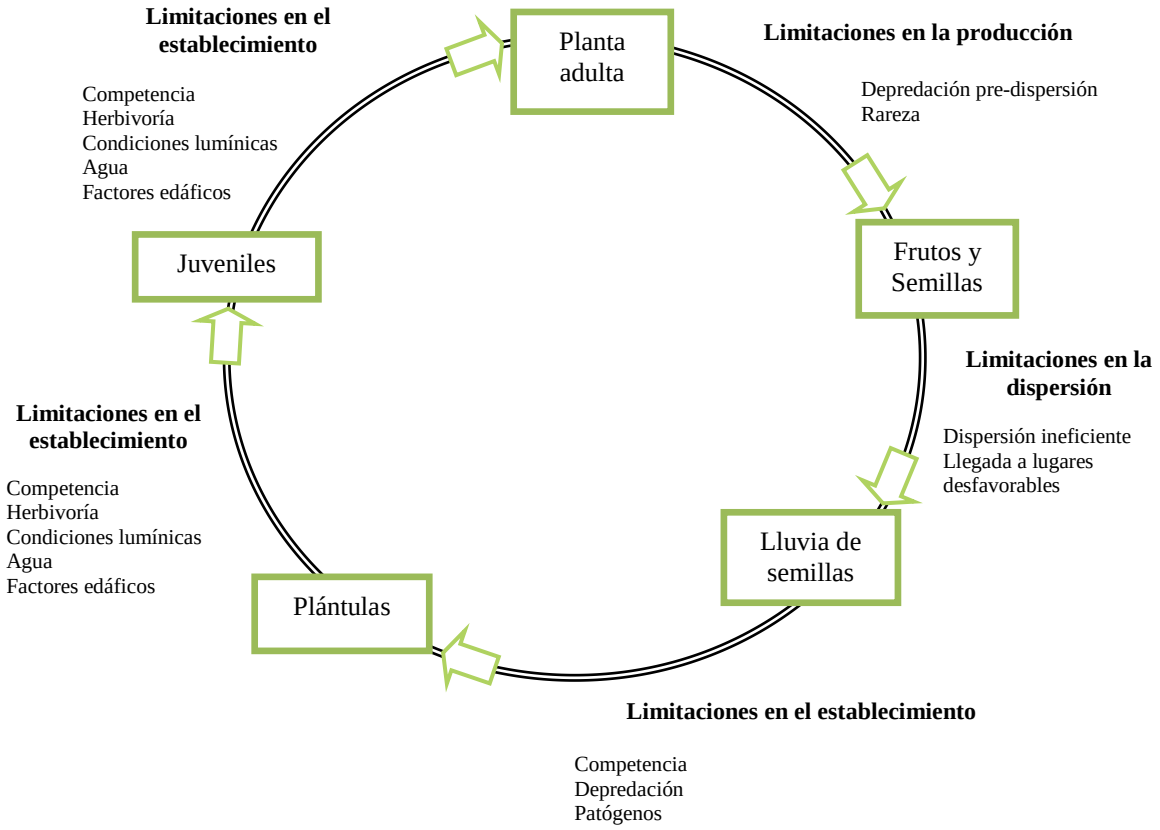


Figura 2.1. Limitaciones al reclutamiento en comunidades vegetales y algunas de las causas que las originan. Modificado de Vargas y Stevenson (2013).

2.1.3 El proceso de regeneración en sotobosques con bromeliáceas

Se mencionó en la sección 1.1.5 que el sotobosque de bromeliáceas puede tener un efecto negativo o positivo sobre la regeneración de especies leñosas. En este sentido, las bromeliáceas pueden crear sitios seguros para la germinación y el establecimiento de plántulas (Fialho y Furtado, 1993; Zaluar et al., 2000; Tsuda y Castellani, 2015), y pueden también crear sitios seguros para la germinación en el interior de sus tanques, o entre sus hojas, a partir de la acumulación de hojarasca que hace que haya mayor contenido de materia orgánica allí que en el suelo (Fialho y Furtado, 1993). En el caso de *A. distichantha* y *B. serra*, se sabe que son captadoras de propágulos (Cerrudo, 2009; Barberis et al., 2011), pero no se sabe qué pasa en el tiempo con esta captura (*i.e.* si existen diferencias interanuales en la captura), y tampoco se sabe cuál es rol que cumplen en la dinámica de la materia orgánica del sotobosque. En este sentido, se sabe que las bromeliáceas varían en rasgos asociados a la estructura de la planta tales como diámetro, altura, cantidad de hojas, área de captura, entre otros, incluso dentro de la misma

especie (Cavallero et al., 2009; Gonçalves-souza et al., 2011; Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016), y estos cambios podrían implicar cambios en la dinámica de la materia orgánica en los bosques (Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016).

En función de todo esto, nos proponemos estudiar la dinámica de caída y captura de hojarasca y propágulos en distintos años y en función de las bromeliáceas terrestres presentes en la Cuña Boscosa Santafesina.

2.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Se plantea como objetivo de este capítulo evaluar si existe interferencia del sotobosque de bromeliáceas sobre la regeneración de leñosas y sobre la acumulación y dinámica de la materia orgánica, analizando la intercepción de la hojarasca y de la lluvia de semillas de especies leñosas por el canopeo de bromeliáceas. A su vez, establecer si existen diferencias en el efecto de la interferencia entre dos bromeliáceas de distintos grupos ecofisiológicos.

En función de este objetivo se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

1) La forma en la que se disponen las hojas hace que las bromeliáceas intercepten y retengan la hojarasca y los propágulos provenientes de la lluvia de semillas, y por lo tanto interfieren en la regeneración de especies leñosas y en la dinámica de la acumulación y descomposición de la materia orgánica.

2) Entre las especies de bromeliáceas terrestres, la presencia de fitotelmata permitiría una mayor retención de hojarasca y propágulos.

A partir de las hipótesis expuestas se generan las siguientes predicciones:

1) A igualdad de superficie, habrá mayor cantidad de hojarasca, semillas y propágulos de especies leñosas en el interior de las bromeliáceas que en el suelo del bosque.

2) Dentro de los tanques de *A. distichantha* habrá mayor cantidad de semillas y propágulos de especies leñosas que dentro de plantas de *B. serra*, a pesar de la descomposición que pudiera ocurrir.

2.3 MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1 Procedimiento de muestreo

Se realizaron dos muestreos en años consecutivos (años 2010-2011 y 2011-2012). Para el primer muestreo, en diciembre de 2010 se seleccionaron 25 sitios de 5 m^2 de *Aechmea distichantha* y 25 sitios de *Bromelia serra* en áreas elevadas con bromeliáceas (*sensu* Barberis et. al 1998) del área experimental de Las Gamas. Cada sitio seleccionado estaba separado de los otros por al menos 2 m y tenía acceso sin restricciones a la lluvia de semillas (*i.e.* se eligieron plantas que no estuvieran muy cercanas al tronco de un árbol y que no estuvieran debajo de un arbusto). En cada sitio se seleccionó un par de plantas de tamaño similar de la especie considerada. Para el segundo muestreo, en diciembre de 2011 se seleccionaron 20 sitios para cada especie. En ambos años, los individuos de cada par de plantas se encontraban a una distancia menor al metro.

En ambos muestreos, a cada planta del par se le midió la altura, el diámetro mayor y su transversal. Además, para estimar el área de captura, cada planta fue fotografiada desde arriba junto a un objeto de dimensiones conocidas para ser utilizado como referencia. El área de captura de cada planta (*i.e.* área determinada por la cobertura de las hojas, que es una medida de la capacidad de la planta para almacenar la hojarasca y los propágulos) se estimó a partir de la fotografía de cada planta mediante el programa AutoCAD®. En primer lugar, se escaló la imagen con la herramienta **Escalar** a partir del objeto de dimensiones conocida y luego con la herramienta **Área** se estimó el área de captura de cada planta. Cada una de estas variables se comparó mediante un test *t* apareado (función *t.test*, paquete *stats*) (R Core Team, 2019), que no mostró diferencias para ninguna de las variables analizadas (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Resultados del test *t* apareado para las variables descriptivas de las plantas de *A. distichantha* y *B. serra* en el ambos años de muestreo. Hipótesis alternativa: las diferencias en las medias no son iguales a 0. g.l=grados de libertad.

	Primer año de muestreo						**Segundo año de muestreo**					
		A. distichantha		***B. serra***				***A. distichantha***		***B. serra***		
Variable	**g.l.**	***t***	**P (>t)**	**g.l.**	***t***	**P (>t)**	**g.l.**	***t***	**P (>t)**	**g.l.**	***t***	**P (>t)**
Área de captura	24	0,29	0,77	23	-0,32	0,75	17	-1,17	0,26	19	1,39	0,18
Altura de la planta	24	0,49	0,63	23	-0,65	0,52	17	0,31	0,76	19	-0,27	0,79
Diámetro promedio	24	1,76	0,09	23	-1,81	0,08	17	-0,91	0,37	19	-0,48	0,67
Longitud hoja más larga	24	1,09	0,28	23	-0,56	0,58	17	-0.31	0,76	19	-0,27	0,79

En ambos muestreos, para cuantificar los contenidos iniciales de hojarasca y de propágulos, en cada sitio se seleccionó al azar una de las dos plantas de bromeliáceas, la cual fue removida, mientras que la otra planta permaneció en el lugar. La remoción de la planta implicó descalzarla de la tierra con ayuda de una pala, cortar las raíces, desechar el agua contenida en el tanque (para el caso de *Aechmea distichantha*), precintar y guardar la planta en una bolsa plástica cerrada para su traslado al laboratorio. En el laboratorio, las plantas removidas fueron desmanteladas y se separaron las semillas y propágulos de leñosas y la hojarasca contenida entre sus hojas. Las semillas y propágulos fueron identificados a nivel de especies, sin hacer distinciones entre propágulos vivos o muertos. Posteriormente, las semillas y la hojarasca fueron secadas a 60ºC durante 72 hs y se pesaron las semillas (balanza analítica Scaltec Instruments, SBA32, 120 g, d=0,0001 g) y la hojarasca (balanza de precisión Scaltec Instruments, SBA 52, 2200 g, d=0,01 g).

Para evaluar la lluvia de semillas y hojarasca caída se utilizaron redes de fibra de vidrio y PVC de 1 mm de malla (New York Wire ®). Se eligió este material luego de haber instalado redes de prueba durante el año previo a la instalación del experimento, y haber comprobado que las mismas resistían a la intemperie sin dañarse, además de no haber sido afectadas por animales. Se limpió cada sitio (Fig. 2.2) removiendo las plantas vecinas a las bromeliáceas seleccionadas y se colocaron dos redes de 70 × 70 cm; una red fue colocada debajo de la bromeliácea presente (RCP: red con planta) y la otra en el espacio ocupado por la bromeliácea removida (RSP: red sin planta).

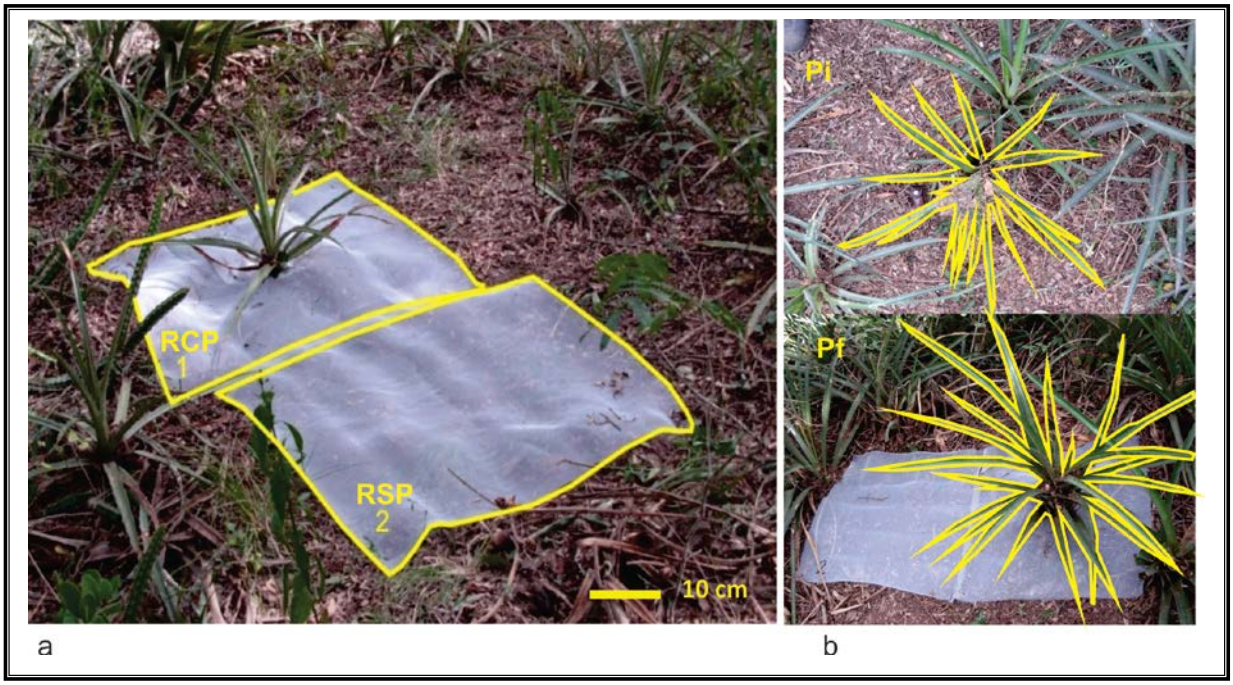


Figura 2.2. a) Redes de captura de lluvia de propágulos y hojarasca: 1) Red con planta (RCP) y 2) Red sin planta (RSP). b) Plantas retiradas al inicio del experimento (Pi) y al final del mismo (Pf).

En ambos muestreos, bimestralmente se recogió el material colectado en las redes y se trasladó al laboratorio, donde se separó la hojarasca, se identificaron y contaron los propágulos de especies leñosas. Posteriormente, las semillas y la hojarasca fueron secadas a 60ºC durante 72 hs y se pesaron las semillas (balanza analítica Scaltec Instruments, SBA32, 120 g, d=0,0001 g) y la hojarasca (balanza de precisión Scaltec Instruments, SBA 52, 2200 g, d=0,01 g). Al año de instalación de cada muestreo (diciembre de 2011 y de 2012), en cada sitio se cosechó la planta restante y se retiraron ambas redes. La planta cosechada se procesó de igual modo que la planta inicial.

En diciembre de 2012, se tomaron muestras de suelo en los 20 sitios con *A. distichantha* y *B. serra* para analizar los propágulos presentes, que fueron separados manualmente y con ayuda de una lupa cuando fue necesario. Al finalizar el segundo año de experimento, sobre cada sitio de estudio se tomó una fotografía hemisférica (Cámara Olympus E-420 provista de lente Olympus Zuiko ED8mm f3.5 Fisheye). Las fotografías se tomaron con trípode al amanecer o al atardecer de modo de favorecer el contraste del canopeo (Roxburgh y Kelly, 1995), y se analizaron con el software Gap Light Analyzer v 2.0 (Frazer et al., 1999) para calcular el porcentaje de cobertura de canopeo, necesario para comparar el ambiente lumínico de las plantas.

Para ambos muestreos, a partir de la estimación del área de captura de las plantas y conociendo el área de las redes instaladas se calculó la cantidad de propágulos/m^2 y hojarasca/m^2. Además, se calcularon los porcentajes de intercepción de hojarasca y de propágulos como: Pf/(RCP+Pf), donde Pf hojarasca es el peso de hojarasca en planta final, y Pf propágulos es la abundancia de propágulos en planta final. En la Fig. 2.3 puede verse un esquema del diseño experimental completo, y en la Tabla 2.2 las variables que se calcularon.

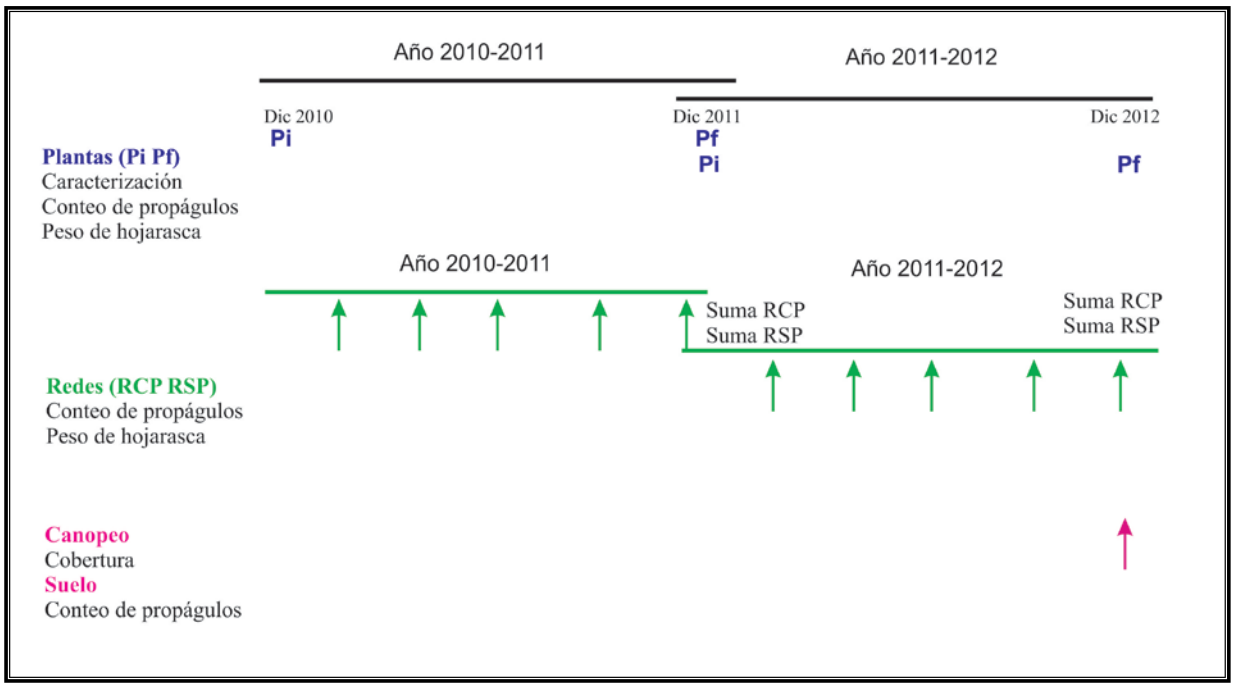


Figura 2.3. Esquema de los experimentos de intercepción de propágulos y hojarasca. Pi: planta inicial; Pf: Planta final; RSP: red sin planta; RCP: red con planta.

Tabla 2.2. Variables calculadas a partir de los datos tomados durante los dos años. Pi: planta inicial; Pf: Planta final; RSP: red sin planta; RCP: red con planta.

Variables calculadas	**Diciembre de 2011 y 2012**
% de intercepción	Pf/(RCP+Pf)
Δ Plantas (Cambio en las plantas en cantidad de hojarasca y propágulos)	Pf-Pi
Δ Redes (Cambio en las plantas en cantidad de hojarasca y propágulos)	RSP-RCP

2.3.2 Análisis estadístico

El análisis estadístico de los datos se realizó con el programa estadístico R (R Core Team, 2019. Se utilizaron modelos lineales generalizados dado que los datos de las variables medidas no se ajustaron a una distribución de error normal. Los modelos con y sin interacciones se compararon mediante un test Chi cuadrado y mediante el Criterio de Información de Akaike para seleccionar el modelo que mejor se ajustaba a los datos. En los resultados se muestran únicamente los modelos que se seleccionaron (R Core Team, 2019).

En primer lugar, los datos fueron evaluados según el protocolo para la exploración de datos propuesto por Zuur et al. (2010). La normalidad y homogeneidad de la varianza se evaluó mediante un análisis de residuales (función *resid* del paquete *stats*) (R Core Team, 2019), y luego se graficaron con la función *qqPlot* del paquete *car* (Fox y Weisberg, 2011). Además, se comparó la distribución de los residuales y de los valores encontrados (función *plot* del paquete *graphics*) (R Core Team, 2019). La distribución de cada una de las variables medidas se evaluó con las funciones *descdist*, *plotdist* y *fitdist* del paquete *fitdistrplus* (Delignette-Muller y Dutang, 2015) y la función *plot* del paquete *graphics* (R Core Team, 2019).

Las diferencias en apertura de canopeo entre sitios con *A. distichantha* y *B. serra* se evaluaron mediante modelos lineales generalizados con distribución del error gamma y función de ligamiento inverse (función *glm* del paquete *stats*).

Para evaluar si existían diferencias entre especies (*A. distichantha* vs *B. serra*) y entre años (2010, 2011 y 2012) respecto a las características descriptivas de las plantas (altura, diámetro promedio, longitud de la hoja más larga y área de captura) se usaron modelos lineales generalizados con distribución del error gamma y función de ligamiento inverse (función *glm* del paquete *stats*).

Para evaluar si el material colectado entre las hojas de las plantas (P_i y P_f) era función del área de captura de las plantas, de los años en que se cosecharon las plantas (2010, 2011 y 2012) y entre sitios con *A. distichantha* y *B. serra* se utilizaron modelos lineales generalizados. Para la hojarasca se usó distribución del error gamma y función de ligamiento inverse (función *glm* del paquete *stats*), mientras que para los frutos caídos se usó distribución del error binomial negativa y función de ligamiento log (función *glm.nb* del paquete *MASS*).

Para analizar si hubo diferencias en la lluvia de hojarasca y la lluvia de propágulos caídas en las redes (RSP) entre años (2010-2011 vs. 2011-2012) y entre sitios con *A.*

distichantha y *B. serra* se utilizaron modelos lineales generalizados. Para la hojarasca se usó distribución del error gamma y función de ligamiento inverse (función *glm* del paquete *stats*), mientras que para la lluvia de frutos se usó distribución del error quasipoisson y función de ligamiento log (función *glm* del paquete *stats*).

Para evaluar si hubo diferencias en la abundancia de propágulos en el suelo entre sitios con *A. distichantha* y *B. serra* se usaron modelos lineales generalizados con distribución del error quasipoisson y función de ligamiento log (función *glm* del paquete *stats*).

Las proporciones de intercepción de hojarasca y propágulos se evaluaron con modelos lineales generalizados con distribución del error quasibinomial y función ligamiento logit (función *glm* del paquete *stats*). Se evaluó si hubo diferencias entre años (2010-2011 vs. 2011-2012) y entre sitios con *A. distichantha* y *B. serra*.

Finalmente, para evaluar si existían diferencias en la cantidad de propágulos capturados en el año 2012 entre especies (*A. distichantha* y *B. serra*) y tipo de contenedor (*i.e.* planta, red y suelo) se usaron modelos lineales mixtos generalizados con distribución del error normal (función *lmer* del paquete *lme4*) Los sitios fueron considerados factores aleatorios (*i.e.* las réplicas de los contenedores se anidaron a nivel de sitios).

2.4 RESULTADOS

2.4.1 Características de las plantas y su ambiente lumínico

Las plantas de *A. distichantha* fueron más altas, pero tuvieron menor diámetro y hojas más cortas que las de *B. serra*, y no hubo diferencias entre especies respecto al área de captura (Fig. 2.4, Tabla 2.3).

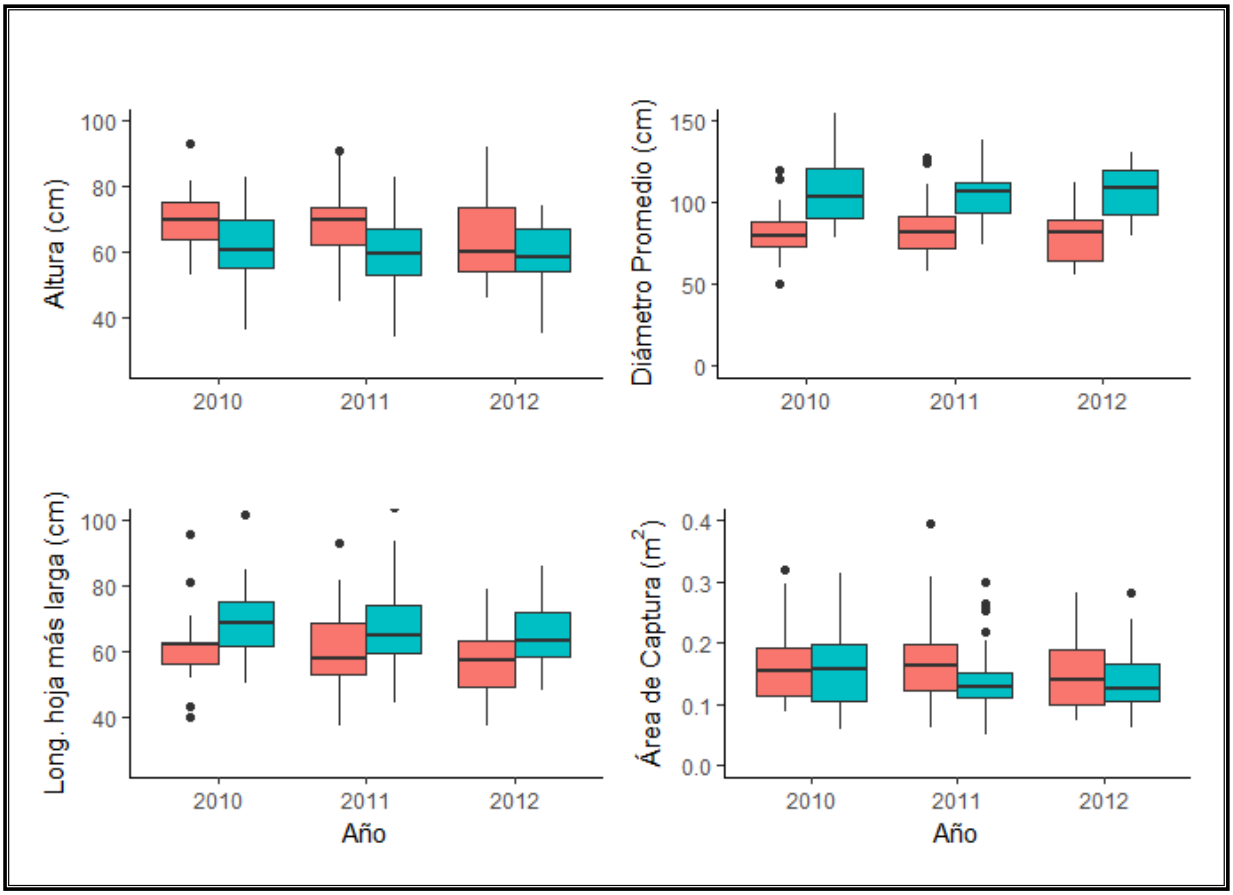


Figura 2.4. Características de las plantas de *A. distichantha* (rosa) y *B. serra* (verde) en los tres años en los que se llevó a cabo el experimento.

Tabla 2.3 Resultados de modelos lineales generalizados (distribución del error: gamma) para las variables descriptivas de las plantas de *A. distichantha* y *B. serra* en los tres años de experimento. En negrita se ven los valores de probabilidad significativos (α=0,05). g.l=grados de libertad del numerador y el denominador.

	Año				Especie			
Variable	**g.l.**	**Devianza**	**F**	**P**	**g.l.**	**Devianza**	**F**	**P**
Altura	1,17	0,2	2,61	0,07	1,17	0,59	15,42	**0,0001**
Diámetro promedio	1,17	0,002	0,03	0,97	1,17	2,87	81,02	**<0,0001**
Hoja más larga	1,17	0,06	0,85	0,43	1,17	0,64	19,51	**<0,0001**
Área de captura	1,17	0,25	0,8	0,45	1,17	0,6	3,87	0,051

La apertura de canopeo no fue diferente en sitios con plantas de *A. distichantha* respecto a sitios con plantas de *B. serra* ($F_{3,664\ g.l.}$1,0; P=0,064) (Fig. 2.5).

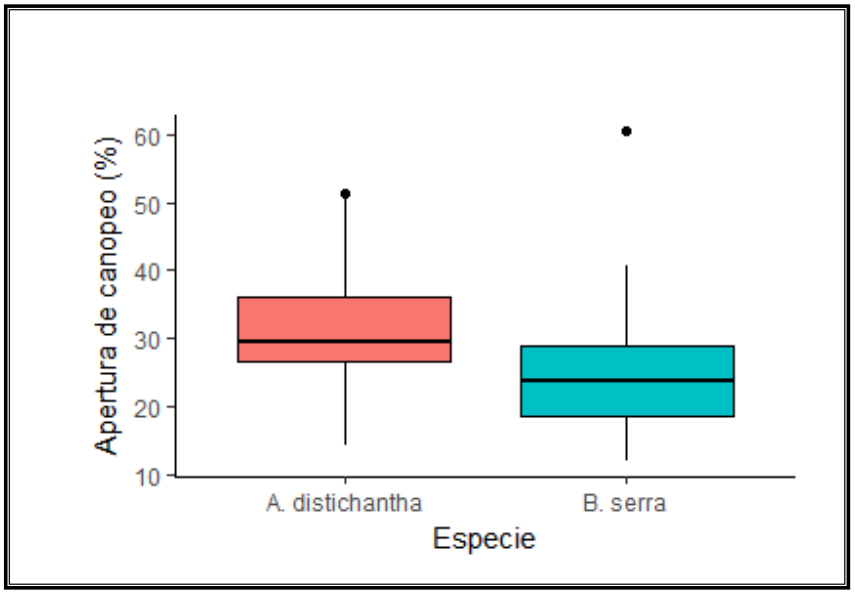


Figura 2.5. Apertura de canopeo en sitios con *A. distichantha* y *B. serra*. Los límites inferior y superior de la caja indican el 25 y 75% de los datos respectivamente, la medida de tendencia central es la mediana.

2.4.2 Propágulos

Durante los dos años, entre las hojas de las plantas de bromeliáceas se recolectaron 989 propágulos de 7 especies leñosas (510 en plantas de *A. distichantha* y 479 en plantas de *B. serra*) (Tabla 2.4). Sobre las redes (RSP), se recolectaron 70926 propágulos de 9 especies leñosas. En el suelo se encontraron 57 propágulos de 8 especies leñosas. Entre las hojas de las plantas de bromeliáceas, en las redes y en el suelo, las especies con mayor abundancia de propágulos fueron *Schinopsis balansae*, *Sideroxylon obtusifolium* y *Senegalia praecox*, que a lo largo de todo el experimento y en sitios con *A. distichantha* y *B. serra*, representaron en conjunto más del 85% de los propágulos interceptados. Además, los propágulos de *Achatocarpus praecox* se encontraron solamente en las plantas y no en las redes, ni en el suelo, mientras que los propágulos de *Acanthosyris falcata*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Prosopis* sp. y *Maytenus vitis-idaea* se encontraron en las redes y en el suelo, pero no en las plantas (Tabla 2.4).

Tabla 2.4 Abundancia relativa y densidad de propágulos de especies leñosas que se encontraron entre las hojas de las plantas, sobre las redes (RSP) y en el suelo a lo largo del experimento. En el caso de la abundancia/m^2, se indica entre paréntesis la abundancia mínima y máxima por contenedor.

		Aechmea distichantha			***Bromelia serra***		
	Especie	**Planta**	**Red**	**Suelo**	**Planta**	**Red**	**Suelo**
Abundancia relativa de propágulos	*Schinopsis balansae* Engl.	64,11%	35,89%	28,57%	61,17%	62,08%	20,69%
	Sideroxylon obtusifolium (Roem. & Schult.) T.D. Penn.	22,74%	54,82%	21,43%	16,28%	28,16%	20,69%
	Achatocarpus praecox Griseb.	1,37%	0%	0%	5,43%	0%	3,45%
	Jodinia rhombifolia (Hook. & Arn.) Reissek	0,78%	0,01%	3,57%	0,21%	0,03%	0%
	Senegalia praecox Griseb.	7,84%	7,69%	14,28%	10,23%	7%	20,69%
	Sarcomphalus mistol (Griseb.) Hauenschild	2,55%	0,50%	14,28%	3,97%	0,65%	3,45%
	Celtis ehrenbergiana (Klotzsch) Liebm.	0,59%	0,16%	7,14%	0,83%	0,84%	6,90%
	Prosopis sp.	0%	0,53%	3,57%	0%	0,83%	17,24%
	Acanthosyris falcata Griseb.	0%	0,21%	0%	0%	0,23%	0%
	Aspidosperma quebracho-blanco Schltdl.	0%	0,13%	3,57%	0%	0,09%	0%
	Maytenus vitis-idaea Griseb.	0%	0,04%	3,57%	0%	0,09%	6,90%
	Totales	**510**	**37751**	**28**	**479**	**33175**	**29**
Abundancia/m^2	*Schinopsis balansae* Engl.	163,5 (7-458)	375,66 (0-352)	1,6 (0-3)	73,25 (8-358)	548,83 (0-780)	4 (1-1)
	Sideroxylon obtusifolium (Roem. & Schult.) T.D. Penn.	58 (0-392)	573,66 (10-446)	4 (1-2)	19,5 (0-206)	248,99 (0-393)	4 (1-2)
	Achatocarpus praecox Griseb.	26 (0-51)	0	0	6,5 (0-31)	0	0,66 (1-1)
	Jodinia rhombifolia (Hook. & Arn.) Reissek	10 (0-34)	0,11 (0-3)	0,66 (1-2)	2,5 (0-17)	0,24 (0-6)	0
	Senegalia praecox Griseb.	49 (0-153)	80,49 (0-38)	2,66 (2-2)	12,25 (0-93)	61,91 (0-85)	4 (1-2)
	Sarcomphalus mistol (Griseb.) Hauenschild	19 (0-58)	5,21 (0-8)	2,66 (1-3)	4,75 (0-37)	5,73 (0-40)	0,66 (1-1)
	Celtis ehrenbergiana (Klotzsch) Liebm.	1,5 (0-6)	1,72 (0-15)	1,20 (1-1)	1 (0-57)	7,41 (0-65)	1,20 (2-2)
	Prosopis sp.	0	5,6 (0-24)	0,66 (1-1)	0	7,35 (0-58)	3,33 (2-3)
	Acanthosyris falcata Griseb.	0	2,19	0	0	2,08 (0-5)	0
	Aspidosperma quebracho-blanco Schltdl.	0	1,49 (0-15)	0,66 (1-1)	0	0,80 (0-8)	0
	Maytenus vitis-idaea Griseb.	0	0,47 (0-7)	0,66 (1-1)	0	0,77 (0-8)	1,20 (1-1)
	Totales	**327**	**1046,6**	**14,76**	**119,75**	**884,11**	**19,05**

2.4.3 Hojarasca y propágulos en las plantas

En cuanto a la hojarasca capturada entre las hojas de las plantas, los modelos lineales generalizados mostraron interacción entre factores (Tabla 2.5). En ambas especies, a mayor área de captura hubo mayor intercepción en los años 2011 y 2012, no así en el 2010, y a igualdad de área de captura, las plantas de *A. distichantha* capturaron más hojarasca que las de *B. serra*, lo cual es más evidente en los años 2011 y 2012 (Fig. 2.6). Por otro lado, no hubo diferencias en la cantidad de hojarasca que capturaron las plantas de *A. distichantha* en los tres años, mientras que en el caso de *B. serra*, las plantas capturaron más hojarasca en el 2012 que en 2010 y 2011. En los tres años, las plantas de *A. distichantha* capturaron más hojarasca que las de *B. serra* (Fig. 2.7).

Para los propágulos capturados entre las hojas de las plantas hubo efecto de la especie, el año y el área de captura, así como de la interacción entre especie y área de captura, ya que si bien en el caso de *A. distichantha* a mayor área de captura, hubo mayor intercepción, este no fue el caso para *B. serra* (Fig. 2.6, Tabla 2.5). Por otro lado, no hubo diferencias en la cantidad de propágulos capturados por las plantas de *A. distichantha* en los tres años. Hubo también efecto de la interacción entre especie y año. En 2010 y 2011, las plantas de *A. distichantha* capturaron más propágulos que las de *B. serra*, mientras que, en el 2012, el año con mayor cantidad de propágulos capturados, no hubo diferencias entre especies (Fig. 2.7).

Tabla 2.5. Resultados del modelo lineal generalizado (distribución del error: gamma), para la hojarasca, y del modelo lineal generalizado (distribución del error: binomial negativa) para propágulos capturados entre las hojas de las plantas. Área= Área de captura de la planta. Los valores de probabilidad significativos (P<0,05) se indican en negrita.

	Hojarasca			**Propágulos**		
	Desviación	**$F_{1,166}$**	**P**	**Desviación**	**$F_{1,169}$**	**P**
Año	2,24	9,75	**0,002**	15,31	15,31	**<0,0001**
Especie	23,87	103,81	**<0,0001**	23,60	23,59	**<0,0001**
Área	14,3	62,17	**<0,0001**	42,57	42,57	**<0,0001**
Año × Especie	1,87	8,15	**0,004**	12,35	12,36	**<0,0001**
Año × Área	0,11	0,46	0,49	1,30	1,29	0,25
Especie × Área	13,66	59,4	**<0,0001**	5,89	5,89	**0,01**
Año × Especie × Año	3,52	15,29	**0,0001**	0,23	0,23	0,63

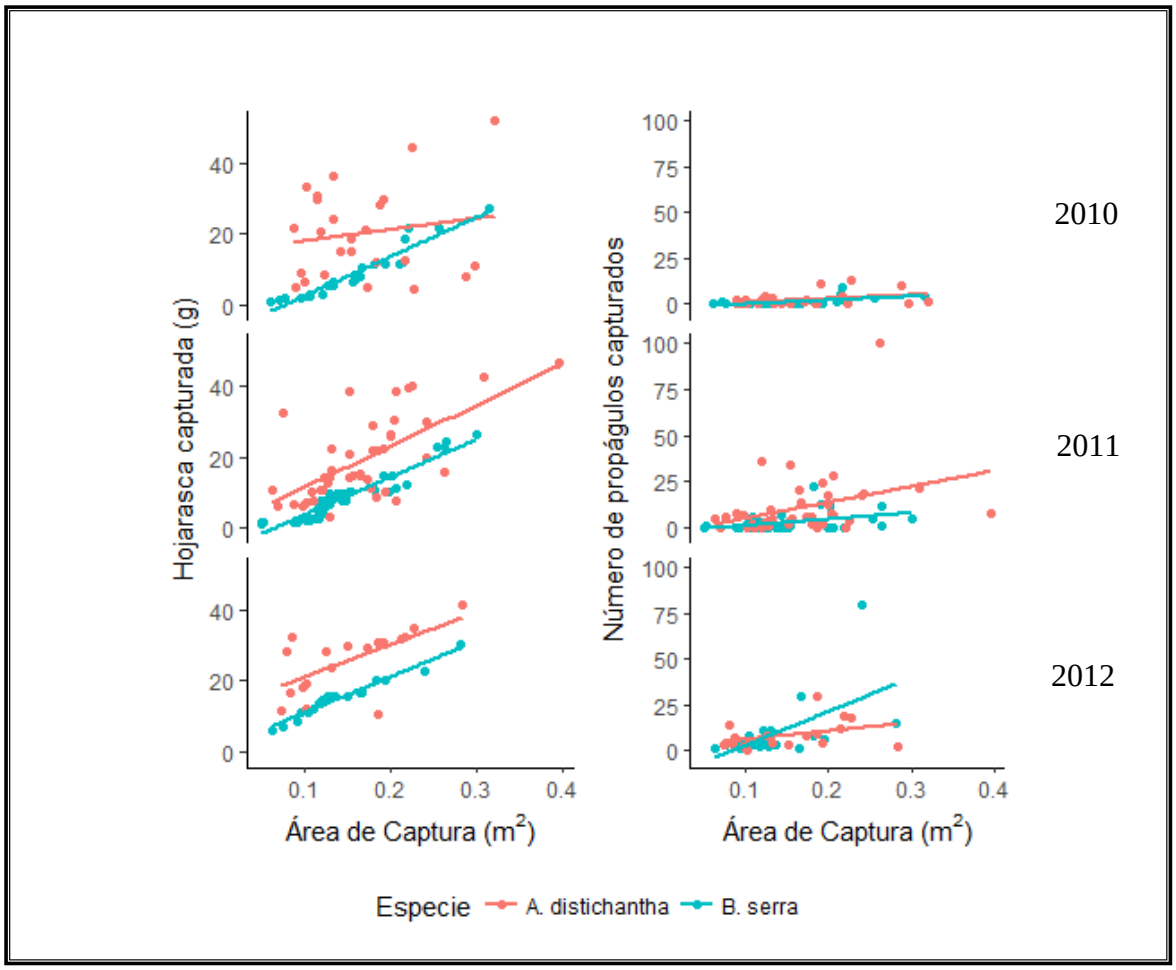


Figura 2.6. Hojarasca y propágulos capturados en el interior de plantas de *A. distichantha* (rosa) y *B. serra* (verde) en función del área de captura en los tres años de experimento.

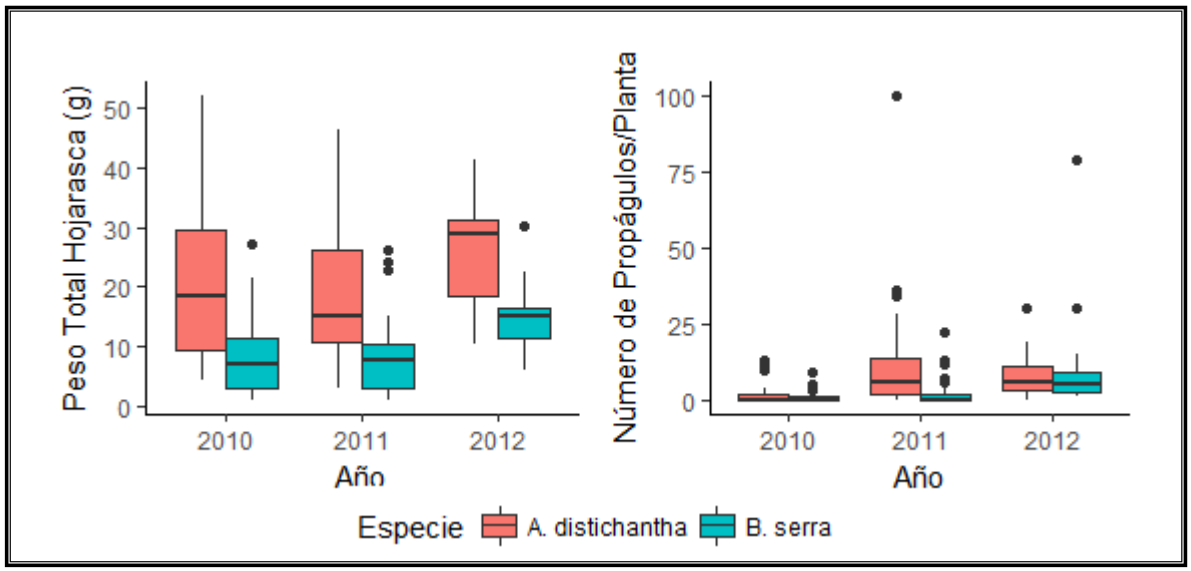


Figura 2.7. Hojarasca y propágulos capturados en el interior de plantas de *A. distichantha* (rosa) y *B. serra* (verde) en los tres años de experimento.

2.4.4 Hojarasca y propágulos capturados e interceptados en las redes y en las plantas

Al analizar la hojarasca total caída en las redes (RSP), se encontró que no hubo diferencias entre años, ni entre sitios con *A. distichantha* y sitios con *B. serra* (Fig. 2.8, Tabla 2.6). Por el contrario, en el primer año del experimento, cayeron más propágulos en sitios con *A. distichantha*, mientras que en el segundo año cayeron más en sitios con *B. serra* (Fig. 2.8, Tabla 2.6).

Al analizar la hojarasca capturada en las plantas (Pf), se encontró que las plantas capturaron mayor cantidad de hojarasca en el segundo año que en el primero. En el primer año, las plantas de *A. distichantha* capturaron mayor cantidad de hojarasca que las de *B. serra*, mientras que en el segundo año, las diferencias no fueron significativas (Fig. 2.8, Tabla 2.6). En el caso de los propágulos, en tanto, no hubo diferencias de captura en los dos años, y del mismo modo que ocurrió con la hojarasca, en el primer año, las plantas de *A. distichantha* capturaron mayor cantidad de propágulos que las de *B. serra* (Fig. 2.8, Tabla 2.6).

Las plantas de *A. distichantha* interceptaron porcentualmente más hojarasca que las de *B. serra* en el primer año de experimento, y para ambas especies en el segundo año hubo mayor intercepción que en el primero (Fig. 2.8, Tabla 2.6). Las plantas de *A. distichantha* interceptaron

más propágulos que las de *B. serra* en el primer año, mientras que en el segundo año no hubo diferencias entre ambas especies (Fig. 2.8, Tabla 2.6).

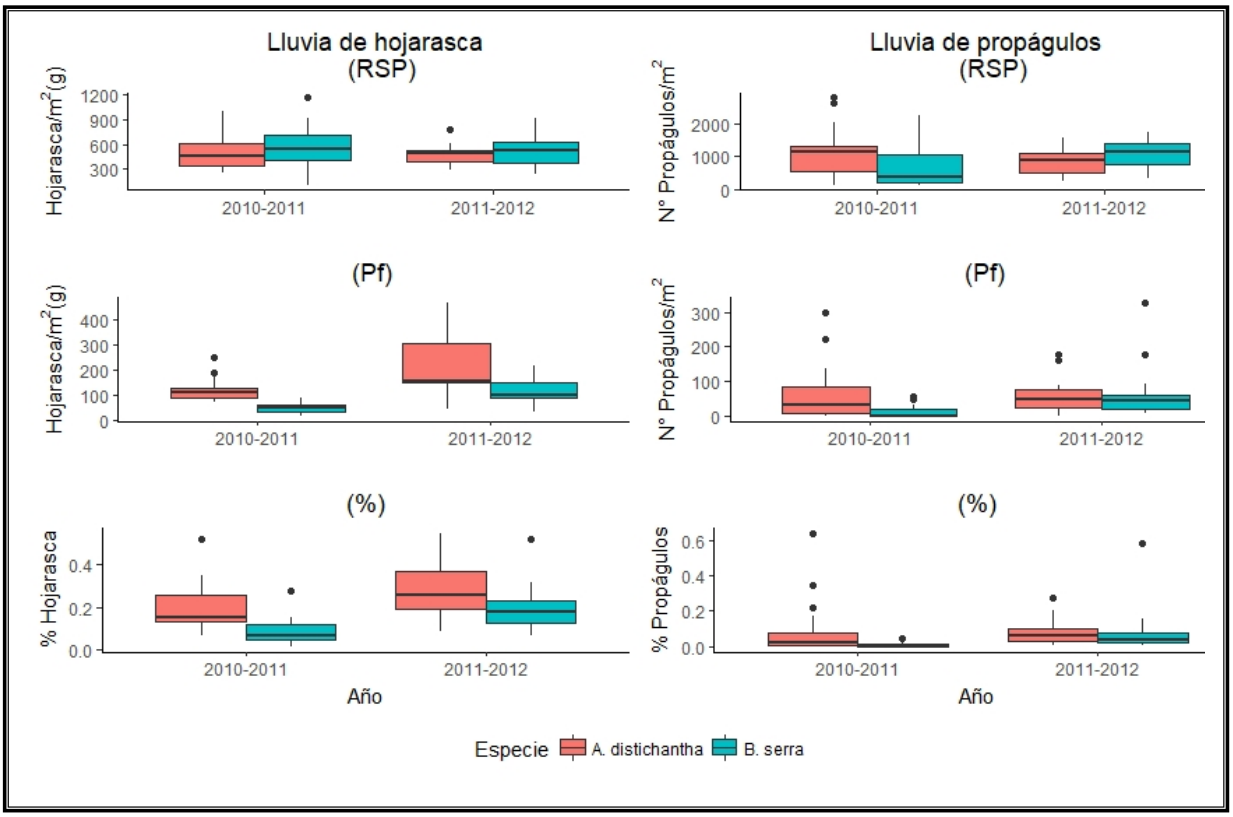


Figura 2.8. Lluvia total de hojarasca y propágulos en sitios con *A. distichantha* y *B. serra* en los dos años de experimento (RSP). Hojarasca y propágulos capturados en plantas de *A. distichantha* y *B. serra* durante los dos años de experimento y porcentaje de intercepción de hojarasca y propágulos respecto del total caído en los dos años del experimento. Los límites inferior y superior de la caja indican el 25 y 75% de los datos respectivamente, la medida de tendencia central es la mediana.

Tabla 2.6. Tabla de resultados de los modelos lineales generalizados para la hojarasca total (distribución del error: gamma), los propágulos (distribución del error: quasipoisson) caídos en sitios con plantas de *A. distichantha* y *B. serra* (RSP) en los dos años de experimento; la hojarasca total (distribución del error: gamma), los propágulos (distribución del error: quasipoisson) capturados por plantas de *A. distichantha* y *B. serra* (Pf) en los dos años de experimento; y la intercepción de hojarasca y propágulos (distribución del error: quasibinomial) por parte de plantas de *A. distichantha* y *B. serra* (%) y capturados por plantas de *A. distichantha* y *B. serra* (Pf) en los dos años de experimento. g.l.=grados de libertad del numerador y el denominador.

		Año				**Especie**				**Año × Especie**			
Situación	**Variable**	**g.l.**	**Desviación**	**F**	**P**	**g.l.**	**Desviación**	**F**	**P**	**g.l.**	**Desviación**	**F**	**P**
Caída (RSP)	Hojarasca	1,8	0,83	3,21	0,07	1,8	0,65	2,53	0,11				
	Propágulos	1,8	113,38	0,28	0,59	1,8	345	0,88	0,35	1,8	2470	6,27	**0,01**
Captura (Pf)	Hojarasca	1,8	8,64	46,08	**<0,001**	1,8	9,83	52,37	**<0,001**	1,8	2,26	12,05	**<0,001**
	Propágulos	1,8	231,3	3,70	0,06	1,8	377,5	6,04	**0,02**	1,8	688,2	10,99	**0,001**
Intercepción (%)	Hojarasca	1,84	1064,6	46,18	**<0,0001**	1,84	1135,9	49,27	**<0,0001**				
	Propágulos	1,85	240,88	4,63	**0,03**	1,84	356,34	6,85	**0,01**	1,83	257,28	4,95	**0,03**

En el año 2011-2012 cayeron más propágulos/m^2 en las redes que en las plantas, y a su vez hubo menos propágulos/m^2 en las muestras de suelo, aunque no hubo diferencias entre especies (Fig. 2.9, Tabla 2.7).

Tabla 2.7. Resultados del modelo lineal mixto (distribución normal del error) para propágulos capturados por plantas de *A. distichantha* y *B. serra*, caídos en las redes y encontrados en el suelo en sitios con *A. distichantha* y *B. serra*. g.l.=grados de libertad del numerador y el denominador, Contenedor= Planta, Red (RCP + RSP) o Suelo. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita.

	g.l.	F	P (>F)
Especie	1,36	2,99	0,09
Contenedor	1,74	137,54	**<0,0001**

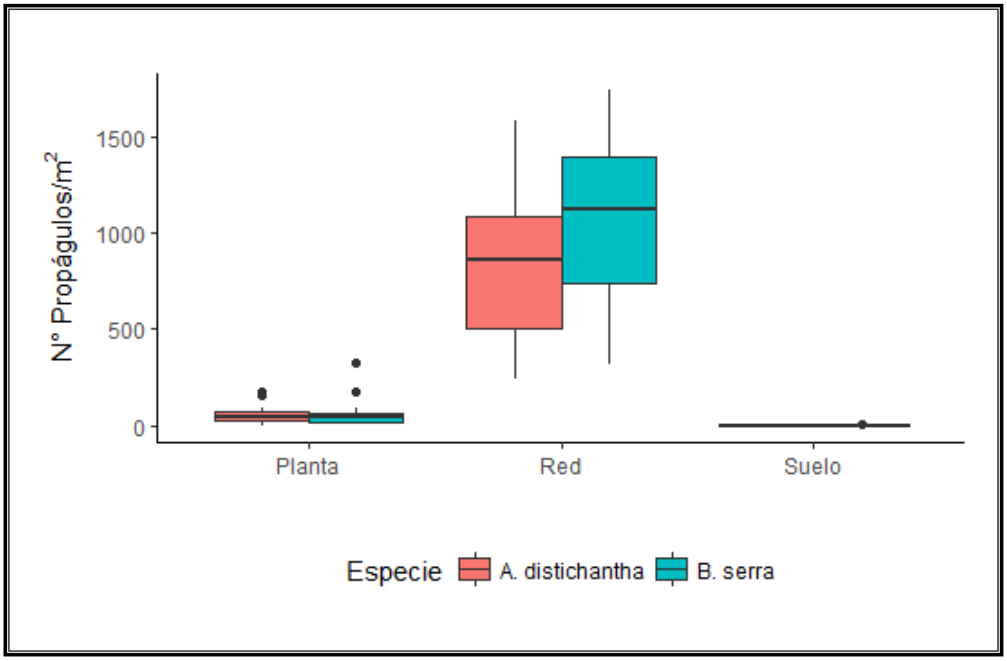


Figura 2.9. Cantidad de propágulos/m^2 capturados por plantas de *A. distichantha* y *B. serra*, caídos en redes, y encontrados en el suelo en sitios con *A. distichantha* y *B. serra* en el 2012. Los límites inferior y superior de la caja indican el 25 y 75% de los datos respectivamente, la medida de tendencia central es la mediana.

2.4.5 Variación intra-sitio en la cantidad de hojarasca y propágulos capturados en las plantas y en las redes

En ambos muestreos, para cada sitio de muestreo se observó una elevada variación en la cantidad de hojarasca y de propágulos contenidos entre las plantas cosechadas al inicio (Pi)

y al final (Pf) del experimento (Fig. 2.10). Se registraron tanto valores mayores como menores en las plantas cosechadas al inicio respecto a las cosechadas al final.

Asimismo, al final del experimento de ambos muestreos, para cada sitio de muestreo se observó una marcada variación en la cantidad de hojarasca y de propágulos capturados a lo largo de un año en las redes con y sin plantas (RCP y RSP, respectivamente) (Fig. 2.10).

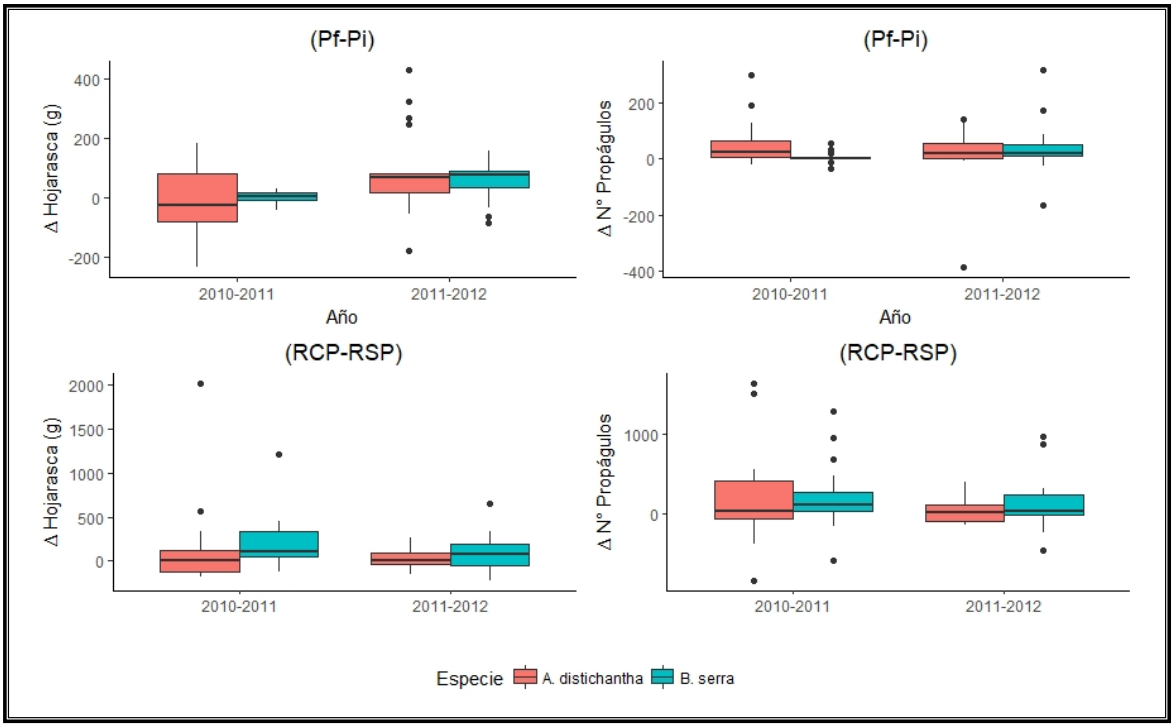


Figura 2.10 Variación intra-sitio en caída (RCP-RSP) y captura (Pf-Pi) de hojarasca y propágulos en los dos años de experimento.

2.5 DISCUSIÓN

2.5.1 Las plantas y su ambiente

Las plantas de *A. distichantha* tuvieron alturas, diámetros promedio, longitudes de la hoja más larga y áreas de captura similares entre sí en los años analizados. La altura y el diámetro promedio, además fueron similares a la altura y diámetro de las plantas de *A. distichantha* de sombra que encontraron otros autores también en quebrachales de la Cuña Boscosa Santafesina (Cavallero et al., 2009; Montero et al., 2010). Estas dos características, sumadas a la longitud de la hoja más larga y el diámetro promedio, fueron similares a las plantas de tamaño medio y grande que encontró Cerrudo (2009) en los mismos bosques. En el caso de *B. serra*, las plantas tuvieron mayor diámetro y la hoja más larga de las plantas fue de mayor longitud que las de *A. distichantha*, características que son coincidentes con las encontradas por Cerrudo (2009) para la misma especie en el mismo tipo de bosques. No hubo diferencias entre años para ninguna de las variables medidas en la especie.

En cuanto al ambiente lumínico, los valores registrados en este trabajo son similares a los encontrados por Mata (2017) en el mismo quebrachal, que registró valores promedio de 23% de apertura de canopeo, pero inferiores a los encontrados por Sender (2012) en quebrachales de la provincia de Formosa (promedio cercano al 60%), y superiores a los registrados por Theunis et al. (2005) en quebrachales del Parque Nacional Pilcomayo (Formosa) (mediana de apertura de canopeo de 18,4%). En este estudio no se encontraron diferencias en apertura de canopeo entre sitios con *A. distichantha* (apertura de canopeo promedio de 31%), y sitios con *B. serra* (apertura promedio de canopeo de 25%). Por el contrario, en un estudio previo realizado en el mismo quebrachal analizado en esta tesis, se encontró que la cobertura de *A. distichantha* mostró una asociación negativa con la apertura de canopeo, mientras que la cobertura de *B. serra* estaba asociada positivamente con ésta (*i.e.* las plantas de *B. serra* estarían en sitios con canopeos más abiertos; Barberis et al., 2014). Esto probablemente se relacione con el hecho de que *A. distichantha* suele encontrarse en sitios más altos, donde la cobertura arbórea es mayor y por ende, menor la apertura de canopeo.

2.5.2 Hojarasca

La hojarasca caída en las redes (RSP) no difirió entre sitios con *A. distichantha* y con *B. serra* en los dos años de estudio. En el segundo año (2011-2012), esto podría explicarse por la falta de diferencias en apertura de canopeo (en el primer año, no se estimó la apertura de

canopeo). En promedio, los sitios con *A. distichantha* recibieron 512 g/m^2 de hojarasca por año en el primer año, y 486 g/m^2 en el segundo; mientras que los sitios con *B. serra*, recibieron en promedio 557 g/m^2 de hojarasca por año en el primer año y 551 g/m^2 en el segundo. Estos resultados son similares a los encontrados por Mata (2017) que encontró 547,5 g/m^2 y 555 g/m^2 en sitios con plántulas y juveniles de especies leñosas respectivamente, pero diferentes a otros reportados, también en quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina, de alrededor de 390 g/m^2 de hojarasca anual en canopeos cerrados (Carnevale y Lewis, 2001). En este último estudio, al igual que en esta tesis, se contabilizó la hojarasca caída en todo el año. En quebrachales del Parque Nacional Pilcomayo, también se encontró menos hojarasca que en este trabajo, ya que se reportó una mediana de 357 g/m^2 de peso de hojarasca (Theunis et al., 2005), aunque los autores recolectaron la hojarasca en un solo momento durante el mes de julio y no anualmente, lo cual podría explicar las diferencias en los resultados. En los quebrachales formoseños, en cambio el promedio de hojarasca fue de 736 g/m^2, un valor algo más alto que los encontrados en este estudio (Sender, 2012).

Paralelamente, al analizar la hojarasca capturada por las plantas, encontramos diferencias en la captura entre las dos especies de bromeliáceas y también diferencias entre los años. Para este estudio, las plantas de *A. distichantha* capturaron más hojarasca que las de *B. serra* en los tres años. Estas diferencias podrían deberse a las diferentes arquitecturas de las plantas en ambas especies, ya que *A. distichantha* posee un fitotelma desarrollado (Tipo ecofisiológico III *sensu* Benzing (2000)), mientras que *B. serra* no, es decir que sólo captura hojarasca entre las bases de sus hojas (Tipo ecofisiológico II *sensu* Benzing (2000)). Por otro lado, en el caso de *A. distichantha*, la cantidad de hojarasca capturada por las plantas es coincidente con la cantidad de hojarasca que encontraron Montero et al. (2010) dentro de las plantas en el mismo quebrachal. En ambas especies, en los años 2011 y 2012, a mayor área de captura hubo mayor captura, lo que coincide con los resultados encontrados en *Tillandsia turneri* (Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016).

Por otro lado, las plantas de *A. distichantha* interceptaron una mayor proporción de hojarasca que las de *B. serra* en los dos años (2010-2011 y 2011-2012). En el caso de *A. distichantha,* las plantas interceptaron entre un 15 y un 44% de la hojarasca caída, mientras que las plantas de *B. serra* interceptaron entre un 5 y un 23%. La intercepción de hojarasca podría determinar cambios en el ciclado de nutrientes y en la distribución espacial de la hojarasca, generando una heterogeneidad que podría alterar las condiciones en las que ocurre la

regeneración (Ospina-Bautista y Estévez Varón, 2016; Souza de et al., 2016). Esto podría ser aún más importante para la dinámica del ecosistema en el caso de *A. distichantha*, ya que los individuos de esta especie tienen una disposición agrupada y tienden a formar densas colonias (Barberis y Lewis, 2005; Barberis et al., 2014).

2.5.3 Propágulos

En este trabajo, la abundancia de propágulos que cayeron en las redes fue muy superior a la abundancia encontrada en las plantas y en el suelo. En el caso de las plantas, las de *A. distichantha* capturaron mayor cantidad de propágulos que las de *B. serra* en los años 2010 y 2011, mientras que en 2012 no hubo diferencias entre especies. Estas diferencias en la captura podrían explicarse, como en el caso de la hojarasca, a partir de la arquitectura diferencial que presentan las plantas de las dos especies (*i.e.* fitotelmata en *A. distichantha*). A diferencia de lo ocurrido con la hojarasca, las plantas de *A. distichantha* y *B. serra* interceptaron poca cantidad de propágulos del total caído. Las plantas de *A. distichantha* interceptaron entre un 0,1 y un 0,7%, mientras que las de *B. serra* interceptaron entre un 0,05 y un 0,6%. Debe tenerse en cuenta aquí que las plantas estudiadas estaban separadas de las vecinas, pero *A. distichantha* crece formando densas colonias en estos bosques (Barberis y Lewis, 2005; Barberis et al., 2014), por lo cual localmente pueden interceptar una alta proporción de la lluvia total, en sectores localizados del bosque.

La pregunta que resta responder es por qué que las plantas interceptan mayor cantidad de hojarasca que de propágulos, y cuál es el destino de los propágulos que dispersan los árboles adultos. Estas diferencias pueden explicarse por una gran variedad de factores, entre los que se encuentran la predación de propágulos (Caccia et al., 2006; Fleury y Galetti, 2006; Torres y Renison, 2016), y la germinación de los mismos dentro de los tanques de las bromeliáceas (Fialho y Furtado, 1993; Sampaio et al., 2005; Tsuda y Castellani, 2015), hecho que hemos verificado en algunas plantas, aunque en un número bajo de casos (Fig. 2.16). Es interesante notar aquí que Barberis (1998) encontró que las plántulas originadas por la germinación de propágulos dentro de los tanques de *A. distichantha*, no sobreviven más de un año, en coincidencia con lo que plantean Brancalion et al. (2009) para *Euterpe edulis*. Además, en el caso de los quebrachales, los propágulos podrían ser arrastrados por el agua de las tormentas o inundaciones, especialmente dada la marcada heterogeneidad microtopográfica de los quebrachales (Barberis et al., 2011), alterando el balance de ingresos y egresos de propágulos

en función de la posición en el relieve. Recordemos que, en nuestro trabajo, los propágulos caídos en las redes se juntaron bimestralmente, por lo que el riesgo frente a estos factores era menor. Otro factor que podría estar marcando estas diferencias son las distintas tasas de descomposición de los propágulos de las distintas especies. Así, en las plantas encontramos aquellos propágulos que tardan más tiempo en descomponerse, mientras que los que se descomponen rápidamente no llegan a ser detectados en las plantas, como es el caso de *A. quebracho-blanco.* Puede ocurrir también que la descomposición sea intermedia entre esos dos extremos, como sería el caso de *Senegalia praecox*, cuyos propágulos se encontraron en todos los contenedores, pero fueron mucho más abundantes en las redes. Por último, las diferencias en la abundancia de propágulos entre las redes y el suelo, también podría explicarse por la germinación de los propágulos, ya que las muestras de suelo fueron tomadas una sola vez, y por ende no muestran la dinámica de los propágulos en el suelo.



Figura 2.11. Ejemplos de plántulas creciendo en tanques de plantas de *A. distichantha*.

Las once especies que se encontraron en el interior de las plantas de *A. distichantha* y *B. serra* coinciden con las reportadas por Cerrudo (2009) y Barberis et al. (2011) para las

mismas bromeliáceas, a excepción de *Holmbergia tweedii* y *Schinus fasciculata* que no estuvieron presentes en las plantas analizadas en este trabajo.

Las bromeliáceas aquí estudiadas no parecen estar actuando como sitios seguros para la germinación de especies leñosas, en virtud de la escasa proporción de propágulos germinados que se encontraron en el interior de las plantas. Esto difiere del comportamiento de otras bromeliáceas en las restingas o en las dunas arenosas de Brasil. En las restingas, las plantas de *Vriesea friburgensis* ofrecen sitios seguros para la germinación de especies del género *Clusia* (Beduschi y Castellani, 2008) y *Erythroxylum ovalifolium* germina dentro de tanques de la bromeliácea *Neoregelia cruenta* (Fialho y Furtado, 1993). En las dunas arenosas costeras de Brasil, *Vriesea friburgensis* actúa como planta nodriza permitiendo la germinación en su interior de un gran número de especies (Tsuda y Castellani, 2015). Estos ambientes, a diferencia de los quebrachales estudiados en esta tesis, son ambientes con enormes limitaciones ambientales para el establecimiento de plántulas (*i.e.* ambientes muy áridos con escasa cantidad de agua disponible, suelos arenosos o con escaso contenido de materia orgánica).

2.5.4 Limitaciones al proceso de regeneración

Las bromeliáceas aquí estudiadas podrían estar limitando el proceso de regeneración de especies leñosas mediante dos factores principales. Por un lado, de manera indirecta al capturar en su interior gran parte de la hojarasca caída, produciendo cambios en las condiciones de microhábitat al cambiar la dinámica de la materia orgánica, la velocidad del ciclado de nutrientes, la dinámica del agua y la temperatura. Todo esto podría afectar de manera negativa el establecimiento de nuevas plántulas en el bosque (Paez, 2000; Eriksson y Ehrlén, 2008; Leck et al., 2008a). Aun cuando en algunos casos las bromeliáceas podrían mejorar las condiciones microclimáticas para las plántulas ya establecidas al actuar como *buffers* para la temperatura y humedad ambiente, evitando condiciones extremas (Barrancos et al., 2016), los efectos negativos parecerían predominar, al menos en el caso de los quebrachales en estudio.

Por otro lado, las limitaciones a la regeneración podrían darse de manera directa al interceptar en su interior una proporción de los propágulos caídos, convirtiéndose en trampas para esos propágulos y limitando así el reclutamiento de nuevas plántulas (Cerrudo, 2009; Barberis et al., 2011). En el caso de *A. distichantha*, la distribución agrupada de las plantas en colonias podría significar una intercepción mayor al registrado respecto de la lluvia total caída.

2.6 CONCLUSIONES

1) Las bromeliáceas *Aechmea distichantha* y *Bromelia serra* interceptan con sus hojas una parte de la hojarasca y aunque en bastante menor medida, una parte de los propágulos caídos, por lo cual interfieren de manera negativa con la dinámica de la materia orgánica y con la regeneración de especies leñosas.

2) El efecto negativo sobre la dinámica de la materia orgánica y la regeneración de especies leñosas de *A. distichantha* es mayor que el de *B. serra*, no solo porque capturan una mayor proporción de la hojarasca y los propágulos caídos, sino también por su disposición espacial formando densas colonias en el sotobosque.



Capítulo 3 - Efecto de la competencia con bromeliáceas sobre el crecimiento de plántulas de dos especies leñosas de la Cuña Boscosa santafesina

3.1 INTRODUCCIÓN

3.1.1 La competencia como proceso

La competencia entre plantas puede definirse de un modo simple pero preciso como "la captura de recursos esenciales a partir de un *pool* común y finito por individuos vecinos" (Trinder et al., 2013). En esta definición se incluyen el uso directo de recursos comunes, el efecto indirecto de una planta en la disponibilidad de recursos para su vecinos, y procesos que otorgan prioridad a una planta en la toma de recursos (Goldberg, 1990; Trinder et al., 2013; Aschehoug et al., 2016).

La habilidad competitiva en plantas tiene dos componentes: a) la capacidad de suprimir a los vecinos, llamada efecto competitivo, y b) la capacidad de tolerar el efecto producido por un vecino, llamada respuesta competitiva. Cuando dos plantas interactúan, el resultado neto dependerá de la combinación de los componentes efecto y respuesta (Goldberg, 1990). Generalmente se piensa que los rasgos relacionados a la respuesta y al efecto de la competencia están correlacionados positivamente, esto es, aquellas plantas que son buenas adquiriendo recursos también lo son como competidoras (Chesson, 2000). Sin embargo, algunos modelos sugieren que esa relación podría no darse siempre, o aún ser negativa, por lo cual rasgos que mejoran la tolerancia a la competencia, reducen la capacidad de la planta para suprimir a los vecinos (Aschehoug et al., 2016). La competencia es un proceso fundamental en la formación y funcionamiento de las comunidades vegetales, y las plantas se encuentran limitadas por la cantidad de recursos disponibles y por la competencia desde el inicio de su existencia (Goldberg, 1990; Bonser, 2013; Aschehoug et al., 2016). Por ejemplo, durante el establecimiento de las plántulas, la competencia puede darse entre plántulas, o entre plántulas y la vegetación madura (Goldberg, 1990).

3.1.2 Recursos por los cuales compiten las plantas y estrategias competitivas

Los tres recursos que limitan el crecimiento de las plantas y por los cuales las plantas compiten son la luz, el agua y los nutrientes. La competencia puede tener lugar tanto por encima del suelo como por debajo del mismo. En el primer caso, generalmente está involucrado un solo recurso (*i.e.* la luz), mientras que en la competencia por debajo del suelo están incluidos varios recursos, incluyendo agua y varios nutrientes minerales esenciales que difieren en su

disponibilidad y movilidad dentro del suelo (Craine y Dybzinski, 2013; Trinder et al., 2013; Aschehoug et al., 2016).

Las plantas asignan su biomasa de manera diferencial para hacer frente a la competencia. En este sentido, la competencia puede verse como un gradiente entre competencia totalmente simétrica cuando la captura de recursos es igual para todas las plantas en proporción a su tamaño, o asimétrica cuando las plantas más grandes capturan más recursos que las más pequeñas, en proporción a su tamaño. En general se asume que la competencia por luz es asimétrica, mientras que la competencia por recursos del suelo es simétrica (Cahill y Casper, 2000; Lin et al., 2014).

La competencia por luz es un proceso de suma importancia en comunidades vegetales densas como los bosques de canopeos cerrados. Si bien muchas veces se menciona como la forma más simple de competencia por un recurso, la luz puede variar en su longitud de onda, en la intensidad y dirección de los rayos a lo largo del día y de las estaciones, por lo cual resulta en realidad un proceso complejo a la hora de estudiar (Craine y Dybzinski, 2013; Trinder et al., 2013; Aschehoug et al., 2016). Por otro lado, existen diferencias en la capacidad fotosintética de plantas de distintas especies, distintos individuos dentro de la misma especie, y aún dentro de hojas en el mismo individuo. En un claro abierto en el sotobosque, por ejemplo, las colonizadoras de los primeros estadios sucesionales probablemente se vean favorecidas por las condiciones de mayor luminosidad, mientras que las plantas herbáceas típicas de ese ambiente estarán mejor habituadas a condiciones de baja luminosidad por lo cual ante la apertura de un claro estarán en desventaja (Craine y Dybzinski, 2013). Las plantas pueden sortear el déficit lumínico mediante el posicionamiento diferencial de sus hojas respecto de las de sus vecinos. Esto se logra alcanzando una mayor altura, creciendo más rápido, antes o mediante una combinación de los tres mecanismos, por lo cual para estudiar la competencia, debemos tenerlos en cuenta (Craine y Dybzinski, 2013; Aschehoug et al., 2016). Otros mecanismos implicados incluyen mayores concentraciones de clorofila, granas densas, y hojas grandes y delgadas que permitan incrementar la intercepción lumínica por unidad de área (Goldberg, 1990). Evolutivamente, la competencia por luz ha seleccionado las plantas más altas, las de mayor área foliar y las que mantienen las hojas más horizontalmente que lo que harían en ausencia de competencia (Craine y Dybzinski, 2013). La disponibilidad lumínica en el sotobosque, además, puede combinarse con otros factores ambientales que varían con las lluvias anuales y esa combinación puede afectar el desempeño de las plántulas. Por ejemplo, la baja disponibilidad

de agua en sitios secos puede resultar en una alta desecación en micrositios con alta intensidad lumínica (Brenes-Arguedas et al., 2011).

En el caso de los nutrientes, por otro lado, estudiar la competencia es complejo porque las propiedades de los minerales y su disponibilidad tienen una dinámica que varía con el tipo de suelo y el clima. También puede darse que elevadas densidades de plantas en un determinado volumen de suelo induzcan un severo *stress* por la competencia por el recurso limitante, en este caso los nutrientes (Craine y Dybzinski, 2013; Trinder et al., 2013; Aschehoug et al., 2016). Son numerosos los nutrientes que limitan el crecimiento de las plantas, y éstos tienen a su vez diferentes propiedades en los suelos. Por otro lado, la difusión de los nutrientes en el suelo varía, así como su forma de disponibilidad y de absorción por las plantas (*i.e.* orgánicos e inorgánicos). También las propiedades del suelo cambian el comportamiento de los nutrientes alterando por ejemplo sus velocidades de difusión. Más importante aún en el tema que nos compete, las plantas pueden aumentar o disminuir la disponibilidad de nutrientes, por ejemplo, al modificar la materia orgánica y/o la microflora y microfauna del suelo produciendo cambios en su disponibilidad (Craine y Dybzinski, 2013). La presencia de varias plantas en un determinado volumen de suelo puede inducir a un *stress* en algunas plantas vecinas debido a la falta de nutrientes. Esto puede suceder por dos mecanismos, uno que implica que las mejores competidoras serán las que puedan tomar nutrientes a menores concentraciones. Esto se conoce como hipótesis de la reducción de la concentración (Craine y Dybzinski, 2013). Otro mecanismo plantea una hipótesis contrastante; que las plantas pueden generar zonas con escasez de nutrientes para sus vecinas (en inglés "*supply pre-emption hypothesis*"). Esto ocurre por ejemplo, al aumentar la biomasa radical y tomar mayor cantidad de nutrientes, dejando menor concentración disponible para las plantas vecinas (Craine y Dybzinski, 2013). Por otro lado, también pueden ocurrir respuestas plásticas que cambien la disposición de las raíces en el espacio, así se ve que las plantas pueden extender sus raíces lateralmente hacia zonas sin otras plantas competidoras, mientras que las raíces no se solapan en las regiones del suelo donde las competidoras están presentes (Schiffers et al., 2011). Otras respuestas plásticas pueden ser por un lado el desarrollo de mecanismos para aumentar la captación de nutrientes, como el incremento de la cantidad de transportadores específicos de algunos iones en las células radicales, y por otro el desarrollo de mecanismos que eviten las pérdidas de nutrientes, como la translocación de nutrientes desde tejidos senescentes y el hecho de poseer tejidos de vida más larga (Goldberg, 1990).

En el caso del agua, aunque una baja disponibilidad hídrica limita fuertemente la productividad en muchos ecosistemas, el conocimiento de este proceso es aún escaso, y la competencia por agua ha sido menos estudiada que la competencia por nutrientes y por luz (Craine y Dybzinski, 2013; Trinder et al., 2013; Aschehoug et al., 2016). El agua se distribuye de manera heterogénea en el tiempo y en el espacio (tanto vertical como horizontalmente), y cuando el suplemento de agua es direccional, las plantas pueden disponer el crecimiento radical en esa dirección para tomar esa agua antes que las vecinas, como en el caso de los nutrientes (Craine y Dybzinski, 2013). En ambientes áridos y semiáridos con limitaciones hídricas, las plantas crecen solamente en las partes del año en las que la disponibilidad hídrica alcanza un determinado nivel que lo permite. En estos casos, se ha comprobado la regulación a través de los nichos de reclutamiento, que tiende a desacoplar la productividad de las plantas de la disponibilidad de recursos (Schwinning y Kelly, 2013). Las plantas pueden responder a la baja disponibilidad hídrica mediante cambios en el potencial osmótico para absorber mayores cantidades de agua o pueden evitar las pérdidas de agua reduciendo la tasa de transpiración mediante cutículas más gruesas, hojas pequeñas, pubescentes y gruesas con baja densidad estomática, estomas pequeños y de cierre rápido (Goldberg, 1990).

En sitios donde el agua y los nutrientes son recursos limitantes, las plantas tienden a asignar más biomasa al sistema radical, para extenderlo y adquirir esos recursos limitados. En estas condiciones, la competencia por agua y nutrientes tiene un efecto mayor sobre el crecimiento y supervivencia de las plantas que la competencia por luz (Lin et al., 2014).

El incremento en la captación de un recurso como respuesta a la competencia puede tener efectos negativos sobre la captación de otro recurso. Por ejemplo, la asignación diferencial de biomasa a hojas y tallos para aumentar la captación de luz reduce la asignación a raíces para obtener agua y nutrientes (Goldberg, 1990).

3.1.3 Métodos para evaluar la competencia

Los métodos para demostrar el mecanismo competitivo se dividen en dos grandes grupos: métodos basados en la observación y métodos basados en la experimentación. A su vez, dentro de los métodos experimentales existen varias aproximaciones. En primer lugar, los experimentos pueden realizarse en invernáculo, en el exterior, pero en ambiente controlado, o a campo. Por un lado, algunos experimentos involucran la manipulación de los vecinos, donde la competencia por encima del suelo comúnmente se disminuye creando claros que reducen el

canopeo, modificando la arquitectura de las plantas existentes o interponiendo divisores entre la parte aérea de las plantas a estudiar. La competencia por debajo del suelo se reduce utilizando macetas para separar las plantas a estudiar, realizando zanjas alrededor de las plántulas (*i.e. root trenching*), removiendo los vecinos, utilizando paneles divisorios para separar la parte radical, o utilizando tubos para la exclusión de las raíces (Aarsen y Epp 1990, Casper y Jackson 1997, Coomes y Grubb 2000, Keddy 2001, McPhee y Aarsen 2001, Barberis y Tanner 2005, Tanner y Barberis 2007). Por otro lado, otros experimentos involucran la manipulación de los recursos (*i.e.* fertilización o irrigación) (DiTommaso y Aarsen 1989, Tanner y Barberis 2007).

3.1.4 Competencia y regeneración en bosques

En ambientes áridos y semi-áridos, la competencia por recursos del suelo es un importante factor que estructura las comunidades vegetales (Shiponeni et al., 2014). Esta competencia puede ser intra e interespecífica (Martorell y Freckleton, 2014).

La competencia actúa en algunos ambientes como un filtro local, cambiando las tasas de reclutamiento de distintas especies, y por ende la composición específica y la abundancia relativa. Todo esto puede generar cambios en la estructura de la comunidad (Aschehoug et al., 2016). Sin embargo, en bosques tropicales se ha visto que la competencia tiene efectos despreciables sobre la regeneración de leñosas de la comunidad (Paine et al., 2008; Svenning et al., 2008). Las limitaciones al reclutamiento en estos casos podrían estar dadas más bien por limitaciones en la dispersión de semillas y las limitaciones al establecimiento impuestas por predadores y herbívoros (Vargas y Stevenson, 2013).

La vida de las plantas del sotobosque implica hacerle frente a un amplio rango de condiciones ambientales. Entre ellas se puede mencionar la sombra que genera el canopeo. Todas las modificaciones abióticas generadas directa e indirectamente por el canopeo son capaces de influir en las interacciones planta-planta. En este sentido, la plasticidad fenotípica de las plantas interactuantes también es importante para la dinámica de comunidades, dado que puede afectar el signo y la magnitud de las interacciones interespecíficas (Valladares et al., 2016). La tolerancia a la sombra es uno de los factores más importantes en relación a la competencia en bosques, y se define como el mínimo de luz bajo el cual una planta puede sobrevivir y crecer (Sterck et al., 2013; Gratani, 2014). Las especies tienen tolerancia diferencial a la sombra, por lo cual, por un lado las plantas más demandantes de luz (en inglés "*light demanding*") se verán más afectadas por la competencia por ese recurso, aunque también

la literatura menciona que estas especies son en general más plásticas que las tolerantes a la sombra (Gratani, 2014).

Medir el modo en el que las plántulas cambian la asignación de biomasa en respuesta a la competencia por recursos (debajo y encima del suelo), permite comprender cuáles son las fuerzas que determinan el ensamblaje de las comunidades de plántulas. Por lo tanto, es necesario explorar la competencia por recursos en diferentes tipos de bosques y hábitats (Ding et al., 2016).

El sotobosque de bromeliáceas puede tener un efecto negativo o positivo sobre la regeneración de especies leñosas en los bosques xerofíticos. Si hablamos de competencia, se espera un efecto negativo de las bromeliáceas sobre la regeneración de leñosas, pero diferente en función de la especie analizada. Cuando se considera por ejemplo, la competencia por agua y nutrientes del suelo, las diferencias fisiológicas determinarían diferencias en el efecto de la competencia (*e.g. Aechmea distichantha* posee fitotelma, por lo que podría adquirir del mismo el agua y los nutrientes, y la competencia por agua y nutrientes con las demás plantas sería menor que en *Bromelia serra* que no posee fitotelma) (Benzing, 2000; Barberis et al., 2014). En este capítulo de la tesis se estudiará el efecto de la competencia entre las bromeliáceas del sotobosque de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina y plántulas de especies leñosas. Las especies leñosas que se evaluarán en este capítulo son *Schinopsis balansae*, el árbol que da nombre a la comunidad (*i.e.* quebrachal) perteneciente a la familia Anacardiaceae, que tiene una abundante producción de propágulos, aunque escasa presencia en los bancos de plántulas del sotobosque, y *Senegalia praecox* que es un árbol o arbusto espinoso de la familia Fabaceae, cuyos propágulos también son producidos en gran cantidad, y logra formar densos bancos de plántulas en el sotobosque (Barberis, 1998; Barberis et al., 2002). Mientras que *S. praecox* es una especie decidua heliófila (Zuloaga y Morrone, 1999; Herrera et al., 2003; Felix Michela y Juárez de Galíndez, 2016), *S. balansae* también es heliófila, sus renovales no sobreviven en la sombra, pero es brevi-decidua por lo que pierde sus hojas durante unas pocas semanas al año (Barberis et al., 2012).

3.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Se plantea como objetivo de este capítulo: “Evaluar la influencia de la competencia radical y aérea de bromeliáceas sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas de leñosas. A su vez, establecer si existen diferencias en el efecto de la competencia entre bromeliáceas de distintos grupos ecofisiológicos.”

En función de este objetivo, se plantearon las siguientes hipótesis:

1) *Aechmea distichantha* y *Bromelia serra* compiten por luz, agua y nutrientes con las plántulas de leñosas.

2) El efecto de la competencia de las bromeliáceas será mayor sobre plántulas de *Schinopsis balansae* que sobre plántulas de *Senegalia praecox*, en virtud de que *S. balansae* es una especie más heliófila que *S. praecox*.

3) El efecto de la competencia será mayor en presencia de *Bromelia serra* que de *Aechmea distichantha*, dado que *Bromelia serra* compite por luz, agua y nutrientes, mientras que *Aechmea distichantha* al poseer fitotelma, sólo compite por luz.

A partir de las hipótesis expuestas se generan las siguientes predicciones:

1) Las plántulas de leñosas tendrán mayor crecimiento y supervivencia cuando no tengan efecto de competencia de bromeliáceas.

2) La reducción de la tasa de crecimiento dada por la competencia de las bromeliáceas será mayor para plántulas de *Schinopsis balansae* que para plántulas de *Senegalia praecox*.

3) Las plántulas de leñosas tendrán mayores tasas de crecimiento y supervivencia en presencia de *Aechmea distichantha* que en compañía de *Bromelia serra*, cuando la competencia sea radical y total ya que la primera posee fitotelmata, donde se acumula agua y materia orgánica que la planta luego absorbe a través de tricomas especializados, mientras que *B. serra* no posee fitotelmata. No habrá diferencias en la competencia por luz según la bromeliácea acompañante.

3.3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.3.1 Diseño experimental

Se utilizaron plántulas de dos especies leñosas (*Senegalia praecox* y *Schinopsis balansae*) y plantas de dos especies de bromeliáceas (*Aechmea distichantha* y *Bromelia serra*). *Senegalia praecox* es una especie leñosa codominante con una alta densidad de individuos adultos, así como de plántulas en el sotobosque (Barberis et al., 2002, 2005). *Schinopsis balansae* es la especie emblemática del bosque, pero no tiene un banco de plántulas importante (Barberis et al., 2012). Las plántulas de *Senegalia praecox* fueron recolectadas en el quebrachal descripto en la sección 1.3.2, en el mes de mayo de 2010. Posteriormente fueron trasladadas al vivero de la FCA y trasplantadas a tubetes plásticos de 250 cm^3 con sustrato de siembra y repique (Bertinat®) hasta que se rusticaran. Las plántulas de *Schinopsis balansae* fueron producidas en el vivero de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario (FCA-UNR) a partir de sámaras cosechadas en el mes de marzo de 2010 en el mismo quebrachal mencionado antes. La siembra se llevó a cabo en el mes de marzo de 2010 en 150 tubetes plásticos de 250 cm^3 y se usó como sustrato la mezcla de siembra y repique (Bertinat®). Se sembraron 2 semillas por tubete y al cabo de 2 meses, en el caso de que germinaran ambas, se descartó la plántula menos vigorosa. Del mismo quebrachal se seleccionaron plantas de tamaño medio de *Aechmea distichantha* y *Bromelia* serra, que fueron trasladadas a la FCA-UNR y trasplantadas a macetas de 15 litros de capacidad utilizando tierra fértil como sustrato. Las plantas se mantuvieron en las macetas durante 6 meses antes de dar inicio al experimento, para asegurar que se aclimataran luego del trasplante. Tanto las plántulas de leñosas como las bromeliáceas se regaron periódicamente y no sufrieron *stress* hídrico en ese periodo.

En diciembre de 2010, se seleccionó al azar un grupo de 15 plántulas de *S. balansae* y 9 plántulas de *S. praecox*. Estas plántulas constituyeron el lote inicial, y se registró su altura, número de hojas y largo y ancho de las mismas. Luego, fueron cosechadas, se midió el área foliar y se las secó en estufa a 50 ˚C durante 96 hs para medir la biomasa. Estos datos se utilizaron para elaborar ecuaciones de regresión que permitieron estimar el área foliar y la biomasa iniciales de las otras plántulas, para así calcular el incremento en área foliar y biomasa a lo largo del experimento (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Fórmulas para estimar el área foliar y la biomasa total de cada especie, con los correspondientes coeficientes de regresión (r^2) y significación estadística (P).

Especie	Variables	Función	r^2	P
S. balansae	**Biomasa**	Biomasa total = 0,4765 × (altura × diámetro del tallo) - 0,1906	0,928	**<0,0001**
	Área Foliar	Área foliar = 0,5619 × (largo × ancho folíolo) + 0,1321	0,893	**<0,0001**
S. praecox	**Biomasa**	Biomasa total = 0,0547 × (altura × diámetro del tallo) - 0,034	0,835	**<0,0001**
	Área Foliar	Área foliar = 0,625 × altura - 0,9252	0,608	**<0,0001**

El experimento se realizó en un diseño en Bloques Completamente Aleatorizado con tres factores (tipo de competencia, bromeliácea y especie de leñosa). El factor 'Tipo de competencia' con 4 niveles (Fig. 3.1): plántulas solas (sin competencia "Sin"), separación radical (competencia aérea, "A"), separación de partes aéreas (competencia radical, "R") y sin separación (competencia total, "T"). El primer nivel consistió en una plántula de leñosa creciendo sola en una maceta, y fue utilizado como control. Para el segundo nivel (competencia aérea), se dispuso una maceta con una plántula de leñosa y pegada a la misma una maceta con una planta de bromeliácea, para que de este modo estuviera limitada la competencia radical. Para el tercer nivel (competencia radical) se plantaron en la misma maceta una plántula de leñosa y una planta de bromeliácea, y se evitó la competencia aérea con un divisor de madera cubierto con aluminio que separaba ambas plantas. El uso de un divisor que refleje la luz permite mantener la intensidad lumínica en la maceta (McPhee y Aarsen 2001). A su vez se limitó el riego para permitir la competencia por agua. Para el cuarto nivel (competencia total) se plantó en una misma maceta un plántula de leñosa y una planta de bromeliácea sin divisiones por encima del suelo. A la maceta control se le adicionó en la parte aérea un divisor idéntico al utilizado para evaluar competencia radical, para evitar un artefacto que impidiera la correcta interpretación de los resultados. Los factores 'Bromeliácea' y 'Especie leñosa' contaron con dos niveles: (*A. distichantha* y *B. serra*) y (*S. praecox* y *S. balansae*) respectivamente (Fig. 3.1) El experimento constó de 3 bloques con dos réplicas de cada uno de los 16 tratamientos (*i.e.* un total de 96 unidades experimentales). En la figura 3.2 puede observarse un esquema de cada

bloque, en la figura 3.3 un esquema de la distribución de los tratamientos en cada uno de los bloques, y en la figura 3.4 una imagen del experimento.

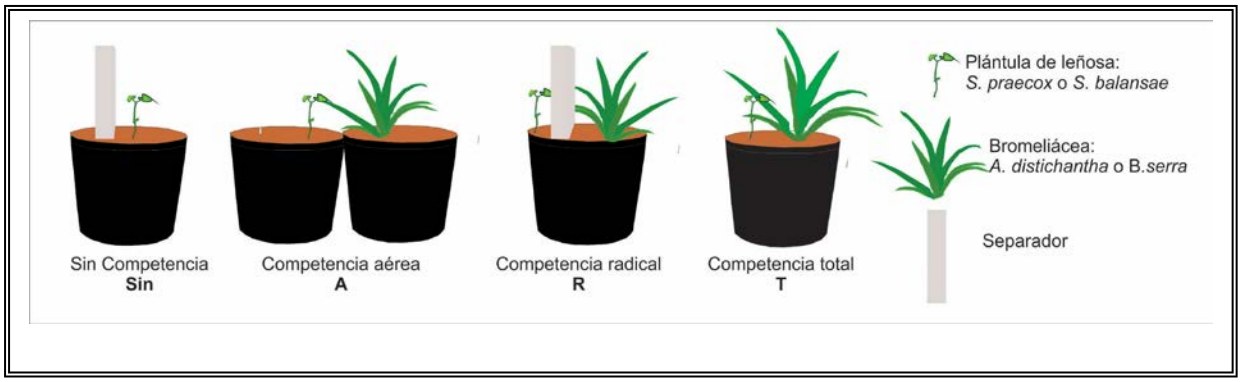


Figura 3.1. Esquema de los diferentes tratamientos.

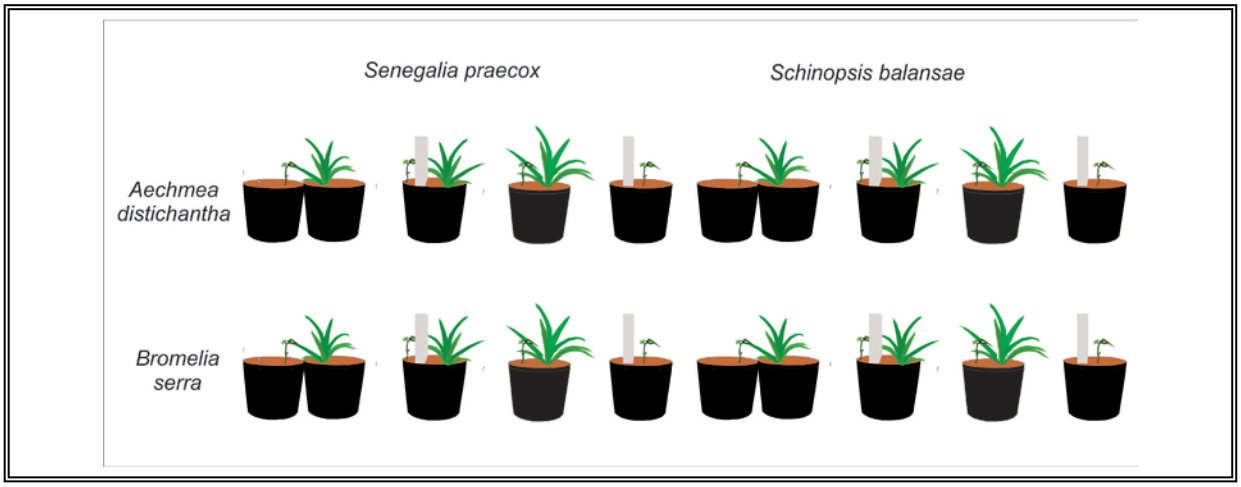


Figura 3.2. Esquema completo de cada bloque experimental con los distintos tratamientos.

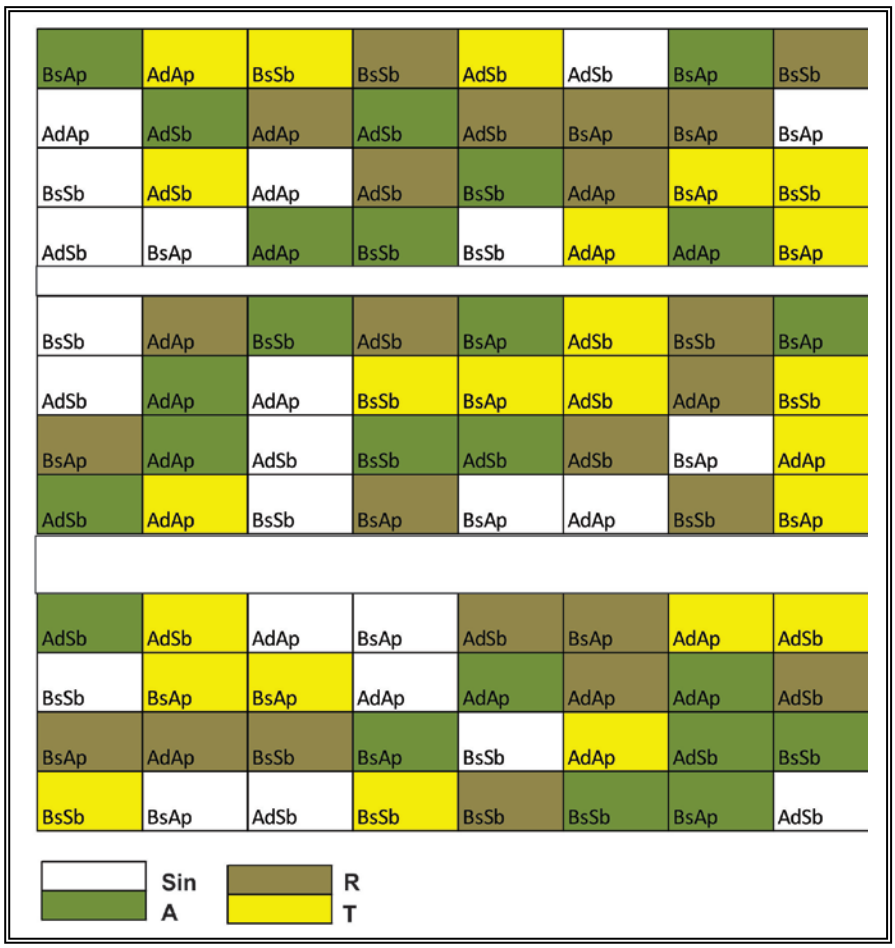


Figura 3.3. Distribución de los tratamientos en cada uno de los bloques experimentales. Sin: sin competencia, A: competencia aérea, R: competencia radical, y T: competencia total. Ad: Aechmea distichantha, Bs: Bromelia serra, Sa: Senegalia praecox, Sb: Schinopsis balansae.



Figura 3.4. Fotografía del experimento donde se observan los tratamientos realizados.

Tanto las plántulas de leñosas como las bromeliáceas fueron asignadas a cada bloque y a cada tratamiento al azar. A cada plántula de leñosa se le midió la altura, y a cada planta de bromeliácea se le midió la altura y los diámetros y se le contó el número de hojas. De esta manera se evaluó que no hubieran diferencias entre bloques o entre tratamientos al inicio de la experiencia. Esta evaluación se llevó a cabo mediante modelos lineales generales mixtos (Underwood, 1997).

Con las variables medidas sobre el lote inicial, y al inicio y final del experimento (Tabla 3.1) se calculó: **a)** la fracción de biomasa radical (RMF: g raíz/g planta), **b)** la fracción de biomasa foliar (LMF: g hoja/g planta), **c)** la fracción de biomasa de tallo (SMF: g tallo/g planta), **d)** el área foliar específica (SLA: cm^2 hoja/g hoja), **e)** la relación de área foliar (LAR: cm^2 hoja/g planta), **f)** la tasa de crecimiento relativo en altura (RGRh), mediante la ecuación $(lnH_1 - lnH_0)/(t_1 - t_0)$ (H_0 y H_1: altura inicial y final respectivamente, $t_1 - t_0$ el tiempo (en días) entre las mediciones), **g)** la tasa de crecimiento relativo en biomasa (RGRb), mediante la ecuación $(lnb_1 - lnb_0)/(t_1 - t_0)$ (b_0 y b_1: biomasa inicial y final respectivamente, $t_1 - t_0$ el tiempo (en días) entre las mediciones), y **h)** la tasa de crecimiento relativo en área foliar (RGRaf) mediante la ecuación $(lnA_1 - lnA_0)/(t_1 - t_0)$ (A_0 y A_1: área foliar inicial y final respectivamente, $t_1 - t_0$ el tiempo (en días) entre las mediciones).

Tabla 3.2. Variables medidas en el experimento, sus unidades y momentos de medición (m) o cálculo (c).

	Variables	Unidad de medición	Lote inicial	Inicio del experimento	Final del Experimento
Tamaño	Supervivencia	Si/no		m	m
	Altura de la plántula	cm	m	m	m
	Área Foliar	cm^2	m	**c**	m
	Biomasa	g	m	c	m
Asignación	Asignación de Biomasa (RMF, LMF, SMF)	g/g	m	c	c
	Área foliar específica (SLA)	cm^2/g			c
	Relación de área foliar (LAR)	cm^2/g			c
Crecimiento	Tasa de crecimiento relativo en altura (RGR_h)	cm/cm/día			c
	Tasa de crecimiento relativo en biomasa (RGRb)	g/g/día			c
	Tasa de crecimiento relativo en área foliar (RGR_a)	$cm^{2/}cm^2$/día			c

3.3.2 Análisis estadístico

Todos los datos en primer lugar fueron evaluados según el protocolo para la exploración de los datos propuesto por Zuur et al. (2010). La normalidad y homogeneidad de la varianza se evaluaron mediante un análisis de residuales (función *resid* del paquete *stats*) (R Core Team, 2019), y luego se graficaron con la función *qqPlot* del paquete *car* (Fox y Weisberg, 2011). Además, se comparó la distribución de los residuales y de los valores encontrados (función *plot* del paquete *graphics*) (R Core Team, 2019). La distribución de cada una de las variables medidas se evaluó con las funciones *descdist*, *plotdist* y *fitdist* del paquete *fitdistrplus* (Delignette-Muller y Dutang, 2015) y la función *plot* del paquete *graphics* (R Core Team, 2019).

Las variables medidas (altura final, biomasa final y área foliar final) y calculadas, (RGRh, RGRb, RGRaf, RMF, LMF, SMF, LAR y SLA) de las plántulas de leñosas en función del tipo de competencia, especie de leñosa y bromeliácea acompañante se evaluaron con modelos lineales generales mixtos mediante la función *lmer*, del paquete *lme4* (con distribución del error normal) (R Core Team, 2019). En el caso del área foliar final, los datos se transformaron (log(x)) para alcanzar normalidad. Para decidir si los modelos fueron adecuados se evaluaron los residuos normalizados del modelo estimado a partir de REML (Cayuela, 2010). Los contrastes se obtuvieron con la función *lsmeans* y *cld* de los paquetes *lsmeans* y *multcompview* respectivamente (R Core Team, 2019).

3.4 RESULTADOS

No hubo diferencias en altura al inicio entre las plántulas de cada especie de leñosa (*S. balansae* y *S. praecox*), así como tampoco difirieron entre sí las plantas de *A. distichantha* ni *B. serra* en altura y diámetro (Tabla 3.3).

Todas las plántulas de las dos especies de leñosas sobrevivieron al final del experimento, en todas las situaciones experimentales generadas. Dado que los resultados de los análisis de los modelos lineales mostraron interacción entre los factores competencia y especie para numerosas variables, los análisis se hicieron discriminados según la especie de leñosa (Tabla 3.4).

Tabla 3.3 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para la altura y diámetro promedio de las bromeliáceas y altura de las leñosas al inicio del experimento de competencia, g.l.: grados de libertad del numerador y el denominador. Ningún valor de P fue significativo.

		Competencia			**Leñosa**		
Especie	**Variable**	**g.l.**	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**
A. distichantha	Altura	2,30	0,22	0,80	1,30	0,87	0,36
	Diámetro promedio	2,30	1,94	0,17	1,30	0,01	0,93
B. serra	Altura	2,30	0,28	0,76	1,30	0,99	0,33
	Diámetro promedio	2,30	0,93	0,40	1,30	8,73	0,06
		Competencia			**Bromeliácea**		
	Variable	**g.l.**	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**
S. balansae	Altura	3,43	0,29	0,83	1,43	0,12	0,73
S. praecox	Altura	3,43	1,11	0,35	1,43	0,37	0,55

Tabla 3.4. Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para las variables analizadas correspondientes a plántulas de *S. praecox* y *S. balansae*. Las variables fueron analizadas en función del tipo de competencia (Sin competencia, Aérea, Radical y Total), y bromeliácea acompañante (*A. distichantha* o *B. serra*). g.l.: grados de libertad del numerador y el denominador. Los valores de probabilidad que indican efectos significativos (p<0,05) se muestran en negrita. RMF: asignación de biomasa a raíz; SMF: asignación de biomasa a tallo; LMF: asignación de biomasa a hojas; SLA: área foliar específica; LAR: relación de área foliar, RGRh: tasa de crecimiento relativo en altura; RGRb: tasa de crecimiento relativo en biomasa; RGRaf: tasa de crecimiento relativo en área foliar.

	S. praecox									***S. balansae***								
	Competencia			**Bromeliácea**			**Compet × Bromeliácea**			**Competencia**			**Bromeliácea**			**Compet × Bromeliácea**		
	g.l.	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**	**g.l.**	**F**	**P**
Tamaño																		
Altura	3,38	1,76	0,17	1,38	0,26	0,61	3,38	1,52	0,22	3,38	0,56	0,64	1,38	0,03	0,85	3,38	0,62	0,6
Biomasa	3,38	47,67	**<0,0001**	1,38	7,95	**0,007**	3,38	1,54	0,22	3,4	10,43	**<0,0001**	1,4	2,36	0,13	3,4	1,93	0,14
Área foliar	3,38	10,62	**<0,0001**	1,38	0,67	0,42	3,38	0,4	0,75	3,38	2,45	0,07	1,38	1,2	0,28	3,38	0,68	0,57
Asignación																		
RMF	3,38	23,79	**<0,0001**	1,38	6,85	**0,01**	3,38	22,74	**<0,0001**	3,38	26,43	**<0,0001**	1,38	0,05	0,81	3,38	9,28	**<0,0001**
SMF	3,4	13,82	**<0,0001**	1,4	1,31	0,26	3,4	2,62	0,06	3,38	2,1	0,11	1,38	2,06	0,16	3,38	0,57	0,64
LMF	3,38	5,92	**0,002**	1,38	8,33	**0,006**	3,38	22,32	**<0,0001**	3,38	57,48	**<0,0001**	1,38	4,41	**0,04**	3,38	23,98	**<0,0001**
SLA	3,40	10,02	**<0,0001**	1,40	8,17	**0,007**	3,40	14,51	**<0,0001**	3,40	14,72	**<0,0001**	1,40	11,87	**0,001**	3,40	12,59	**<0,0001**
LAR	3,38	2,38	0,08	1,38	0,18	0,67	3,38	0,39	0,76	3,38	0,33	0,80	1,38	4,35	**0,04**	3,38	0,17	0,91
Crecimiento																		
RGRh	3,38	0,81	0,49	1,38	4,97	**0,03**	3,38	0,39	0,76	3,38	0,52	0,67	1,38	4,56	**0,04**	3,38	0,1	0,95
RGRb	3,38	1,52	0,22	1,38	2,39	0,13	3,38	1,45	0,24	3,38	0,12	0,95	1,38	0,19	0,67	3,38	1,6	0,2
RGRaf	3,38	1,07	0,37	1,38	2,31	0,14	3,38	1,03	0,39	3,4	0,57	0,64	1,4	2,93	0,09	3,4	0,59	0,62

Ni las plántulas de *Senegalia praecox*, ni las de *Schinopsis balansae* difirieron en altura en las diferentes situaciones de competencia analizadas ni con las distintas bromeliáceas acompañantes (Tabla 3.4; Fig. 3.5). Las plántulas de *S. praecox* que crecieron sin competencia tuvieron una mayor biomasa final que las que crecieron en competencia, y el efecto de la competencia fue mayor cuando las plántulas estuvieron en compañía de *B. serra* que en compañía de *A. distichantha*. En el caso de las plántulas de *S. balansae*, aquellas que crecieron sin competencia, crecieron más que las que lo hicieron en presencia de competencia (Tabla 3.4; Fig. 3.5).

Las plántulas de *S. praecox* en compañía de las dos especies de bromeliácea tuvieron mayor área foliar cuando crecieron sin competencia respecto de la competencia total. En ningún caso hubo diferencias entre el mismo tipo de competencia y las dos especies de bromeliáceas. En el caso de las plántulas de *S. balansae*, no hubo diferencias entre tratamientos (Fig. 3.5).

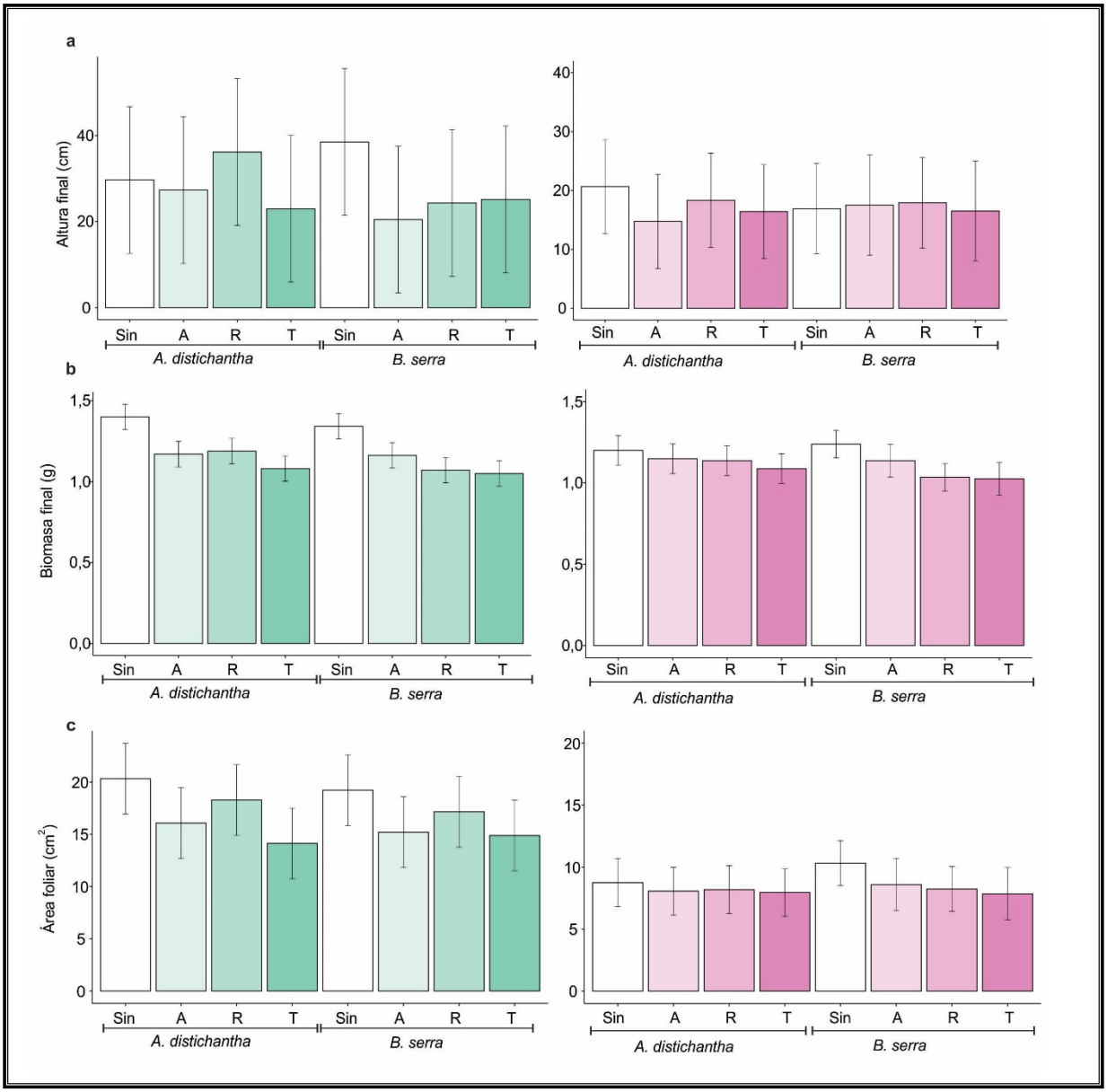


Figura 3.5. a) Altura final, b) biomasa final y c) área foliar de plántulas de *S. praecox* (verde) y *S. balansae* (rosa) en distintas situaciones de competencia (Sin: Sin competencia, A: competencia aérea, R: competencia radical, T: competencia total) y con distintas bromeliáceas acompañantes (*A. distichantha* y *B. serra*). Se muestran los valores promedios y los intervalos de confianza.

Las plántulas de *S. praecox* asignaron una mayor cantidad de biomasa a raíz cuando estuvieron en presencia de competencia radical y en compañía de *B. serra*, seguida por las plántulas que tuvieron competencia aérea y total en compañía de las dos bromeliáceas y radical en compañía de *A. distichantha*. La menor asignación se dio en las plántulas que no tuvieron competencia. En el caso de *S. balansae*, cuando la bromeliácea acompañante fue *B. serra*, las plántulas asignaron más biomasa a raíz en situación de competencia radical, mientras que

cuando la bromeliácea acompañante fue *A. distichantha*, lo hicieron en situación de competencia total (Fig. 3.6).

En plántulas de *S. praecox*, hubo diferencias en la asignación a tallo en plántulas que crecieron sin competencia en compañía de *B. serra*, que tuvieron la mayor asignación y plántulas que crecieron en competencia aérea en compañía de *B. serra* y radical en compañía de *A. distichantha* que tuvieron la menor asignación. En el caso de las plántulas de *S. balansae* no hubo diferencias entre tratamientos (Tabla 3.4, Fig. 3.6).

Las plántulas de *S. praecox* asignaron la menor cantidad de biomasa a hojas cuando crecieron en compañía de *B. serra* y en competencia radical. Cuando la competencia fue aérea no hubo diferencias según la bromeliácea acompañante, y tampoco las hubo entre las plántulas creciendo sin competencia. Para el caso de plántulas creciendo en competencia total, la mayor asignación a hojas se dio en las plántulas que crecieron en compañía de *B. serra*. Las plántulas de *S. balansae* también asignaron la menor cantidad de biomasa a hojas cuando crecieron en compañía de *B. serra* y en competencia radical. Cuando las plántulas fueron sometidas a competencia aérea, asignaron más biomasa a hojas en compañía de *B. serra* que en compañía de *A. distichantha*, mientras que en competencia total y sin competencia no hubo diferencias entre especies de bromeliáceas (Tabla 3.4, Fig. 3.6).

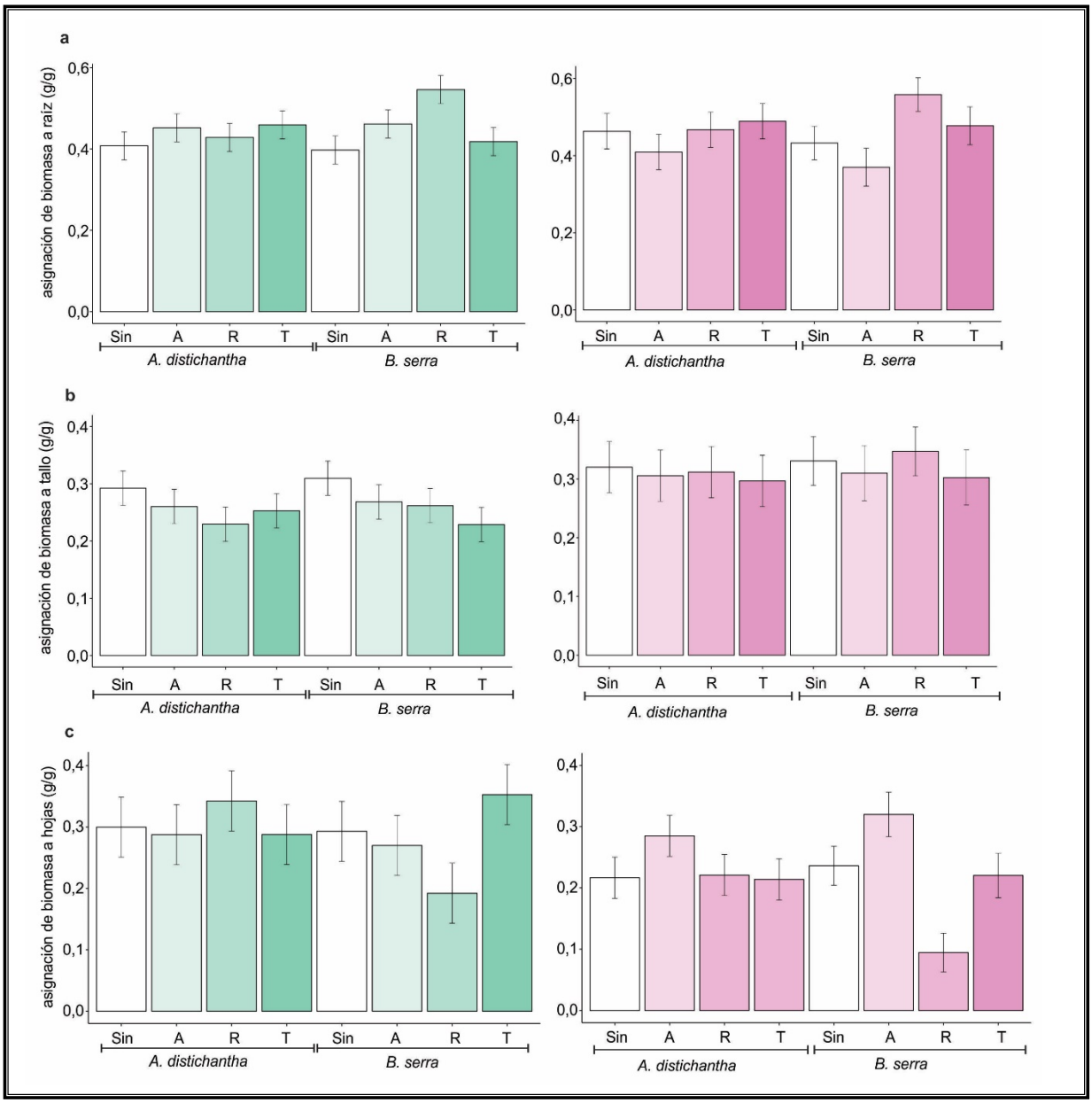


Figura 3.6. a) Asignación de biomasa a raíz, b) a tallo y c) a hojas de plántulas de *S. praecox* (verde) y *S. balansae* (rosa) en distintas situaciones de competencia (Sin: Sin competencia, A: competencia aérea, R: competencia radical, T: competencia total) y con distintas bromeliáceas acompañantes (*A. distichantha* y *B. serra*). Se muestran los valores promedios y los intervalos de confianza.

Las plántulas de *S. praecox* tuvieron menor SLA cuando crecieron en compañía de *B. serra* y en competencia radical respecto de todas las otras situaciones (Tabla 3.4; Fig. 3.7). Cuando las plántulas de *S. balansae* crecieron en compañía de *B. serra* y en competencia aérea tuvieron más SLA que en todas las situaciones de competencia en compañía de la misma bromeliácea y que en competencia radical, total y sin competencia en compañía de *A.*

distichantha, sin diferenciarse de la situación de competencia aérea cuando estuvieron acompañadas de *A. distichantha* (Tabla 3.4; Fig. 3.7).

Las plántulas de *S. praecox* no tuvieron diferencias en LAR entre tratamientos de competencia y bromeliácea acompañante, mientras que en las plántulas de *S. balansae* el LAR fue levemente mayor en plántulas que crecían en compañía de *A. distichantha* respecto de las que crecían junto a *B. serra* (Tabla 3.4; Fig. 3.7).

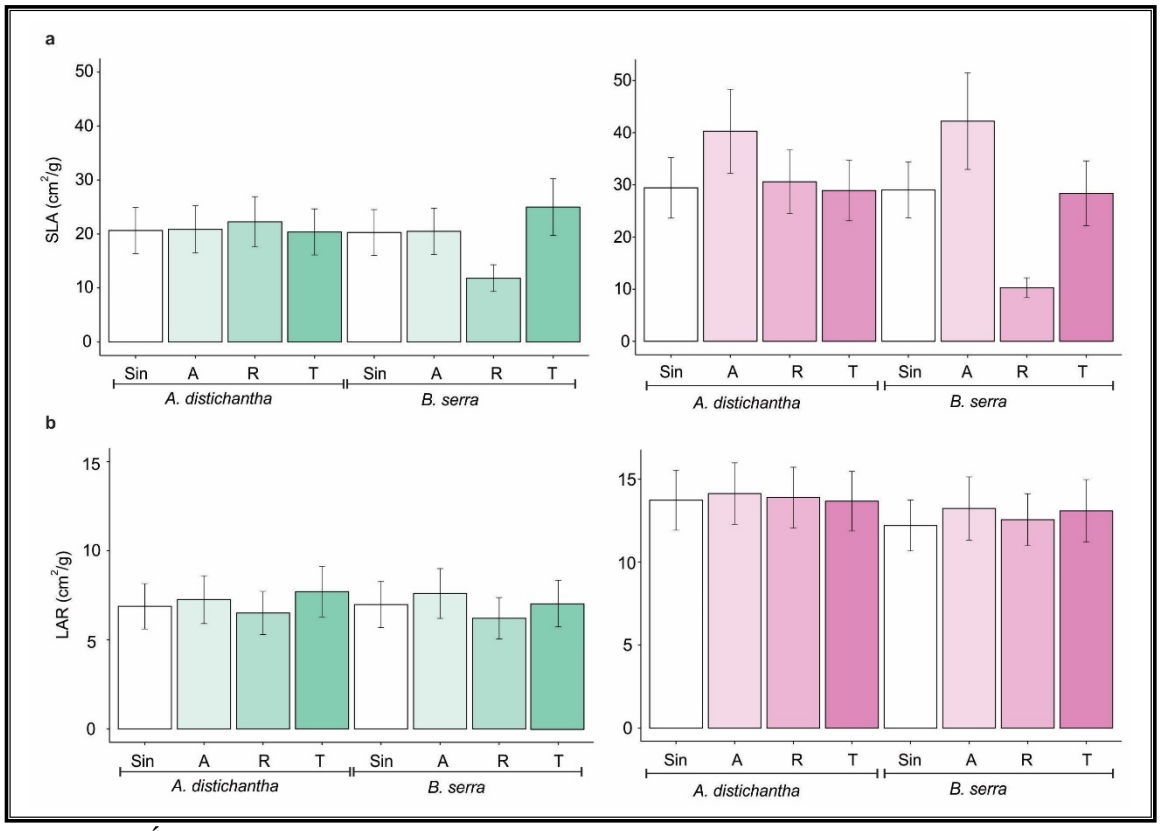


Figura 3.7. a) Área foliar específica (SLA) y b) Relación de área foliar (LAR) de plántulas de *S. praecox* (verde) y *S. balansae* (rosa) en los distintos tipos de competencia (Sin: Sin competencia, A: competencia aérea, R: competencia radical, T: competencia total) y con distintas bromeliáceas acompañantes (*A. distichantha* y *B. serra*). Se muestran los valores promedios y los intervalos de confianza.

En cuanto al crecimiento relativo en altura (RGRh), las plántulas difirieron en función de la bromeliácea acompañante (Fig. 3.8, Tabla 3.5). Las plántulas de ambas especies de leñosas crecieron más en altura cuando estuvieron acompañadas por *A. distichantha* que por *B. serra*. Por el contrario, el crecimiento relativo en biomasa (RGRb) y el crecimiento relativo en área foliar (RGRaf) no variaron entre tratamientos para ninguna de las especies de leñosa (Fig. 3.8, Tabla 3.5).

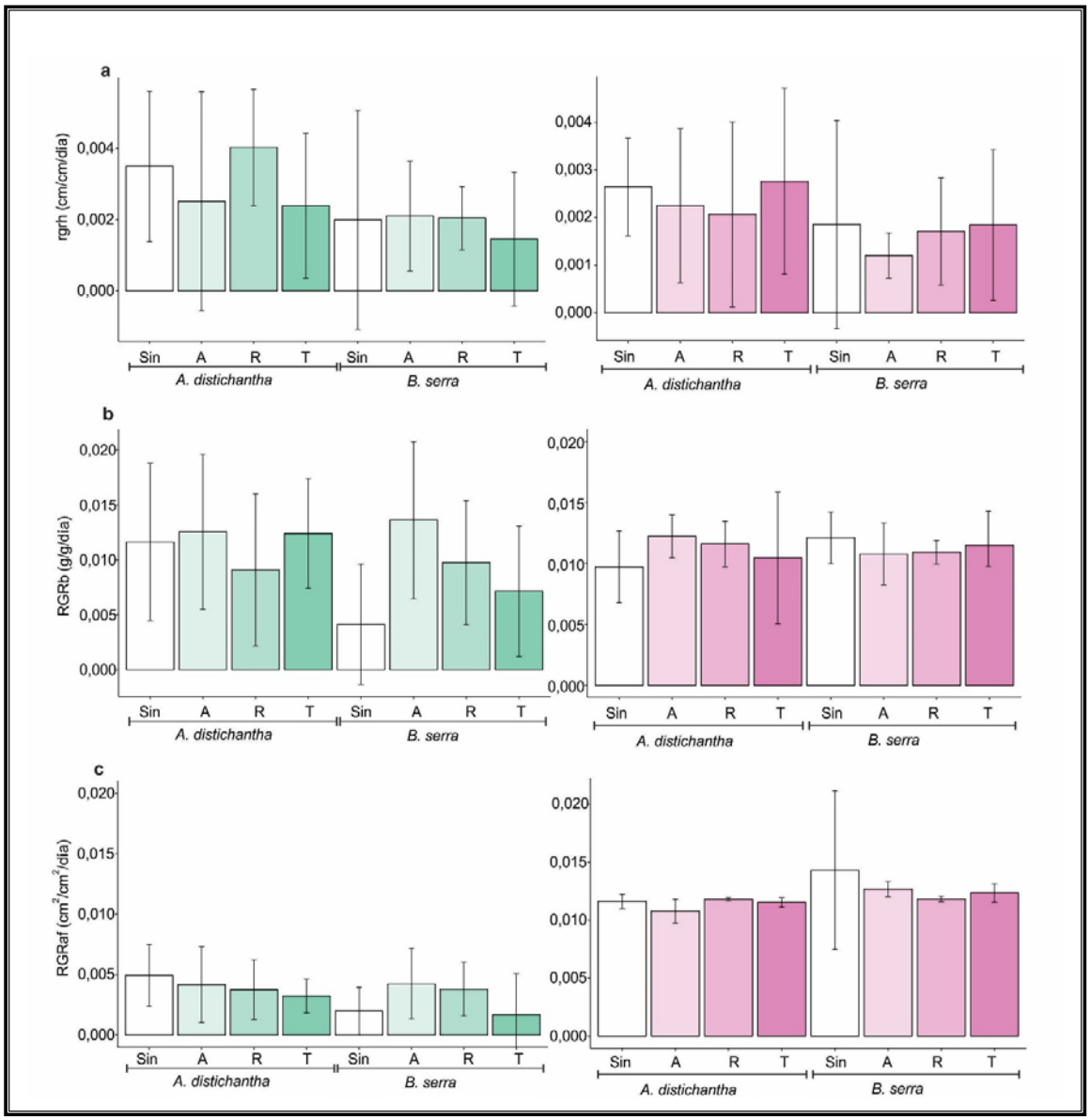


Figura 3.8. a) Crecimiento relativo en altura (RGRh), b) en biomasa (RGRb) y c) en área foliar (RGRaf) de plántulas de *S. praecox* y *S. balansae* en los distintos tipos de competencia (Sin: Sin competencia, A: competencia aérea, R: competencia radical, T: competencia total) y con distintas bromeliáceas acompañantes (*A. distichantha* y *B. serra*). Se muestran los valores promedios y los intervalos de confianza.

3.5 DISCUSIÓN

3.5.1 Competencia por recursos

Las plantas del sotobosque que crecen formando estratos densos pueden actuar como un filtro que impida la emergencia y el crecimiento de las plántulas de especies leñosas (George y Bazzaz, 1999). Uno de los mecanismos de acción de estos filtros es la competencia, que puede ser por luz, agua y nutrientes (George y Bazzaz, 1999; Thrippleton et al., 2017; Weng et al., 2017). Diversos autores plantean que estos filtros actúan de manera diferente en función de la especie a la que pertenezca la plántula considerada y en función de cuáles sean las demás plantas que conforman el sotobosque (George y Bazzaz, 1999; Royo y Carson, 2006; Provendier y Balandier, 2008; Thrippleton et al., 2016, 2017), hecho que confirmamos en esta tesis en la que los efectos que ejercen las bromeliáceas al competir con las plántulas son diferentes en función de la especie de bromeliácea y de la especie de leñosa que se consideren.

Bromelia serra, al ser una bromeliácea de tipo II (Benzing, 2000) con raíces absorbentes, captura el agua y los nutrientes del suelo, mientras que *A. distichantha* pertenece a un grupo ecofisiológico diferente (tipo III *sensu* Benzing 2000a) y toma el agua y los nutrientes del fitotelma a través de sus tricomas absorbentes especializados en la base de sus hojas (Benzing, 2000; Barberis et al., 2002, 2014). La interacción con estas dos bromeliáceas generó patrones diferentes, tanto de biomasa, como de su asignación a distintas partes de la planta en las dos especies de leñosas. Cuando las plántulas de *S. praecox* y *S. balansae* compitieron por agua y nutrientes con *B. serra*, asignaron mayor cantidad de biomasa a raíz. Esa mayor asignación de biomasa a raíces se realizó en desmedro de la asignación a hojas, lo que podría ser parte de un mecanismo compensatorio que le permite a la planta hacer frente a la competencia, asignando mayor cantidad de biomasa a los órganos encargados de captar nutrientes y agua (Craine y Dybzinski, 2013). Por otro lado, las plántulas de *S. praecox* que crecieron en competencia tuvieron menor biomasa. En el caso de *S. balansae* las plántulas que crecieron sin competencia tuvieron mayor biomasa final que aquellas que tuvieron competencia radical y total. Estos resultados coinciden con nuestra tercera hipótesis de trabajo que plantea que el efecto de la competencia es mayor en presencia de *B. serra*. Las plántulas de leñosas parecen mostrar diferentes estrategias adaptativas que les permiten convivir con bromeliáceas de distintos grupos ecofisiológicos cuando comparten el nicho. Cuando la bromeliácea acompañante fue *A. distichantha*, las plántulas de *S. praecox* en la situación de competencia

total tuvieron menor biomasa total, mientras que las plántulas de *S. balansae* no mostraron diferencias entre tipos de competencia para la biomasa total.

Los quebrachales de donde fueron colectadas las plántulas de *S. praecox* y los propágulos de *S. balansae* que dieron origen a las plántulas utilizadas en este trabajo son bosques que presentan un periodo seco al año, concentrado en la época invernal (Barberis et al., 2002, 2014; Alzugaray et al., 2006). En estas condiciones, la mayor asignación de biomasa al sistema radical, le permitiría a las plantas extender el sistema radical y adquirir esos recursos limitados (Lin et al., 2014; Aschehoug et al., 2016). Algunas plantas también modifican la profundidad de sus raíces en respuesta a la competencia por agua en ambientes donde este recurso es limitante, y estos cambios permiten que las especies puedan continuar coexistiendo (Villagra et al., 2011; Aschehoug et al., 2016). En estos ambientes, la competencia por agua y nutrientes adquiere mayor relevancia y genera un efecto mayor que la competencia por luz sobre el crecimiento, supervivencia y asignación de biomasa de las plantas (Paine et al., 2008; Lin et al., 2014). La competencia por agua con el estrato herbáceo del sotobosque es particularmente fuerte para las plántulas en virtud de que aún no han desarrollado raíces profundas (Thrippleton et al., 2016).

El área foliar en *S. praecox* disminuyó cuando las plántulas estuvieron en competencia respecto de la situación sin competencia con las dos bromeliáceas acompañantes. En el caso de *S. balansae* en cambio, ningún tipo de competencia o bromeliácea acompañante hizo que las plántulas disminuyeran su área foliar. El área foliar específica mostró diferencias en *S. balansae*. Las plántulas que crecieron en competencia radical con *B. serra* tuvieron menor área foliar específica que en todas las demás situaciones de competencia. En el caso de *S. praecox*, vemos que la competencia radical disminuyó el área foliar específica respecto de los demás tipos de competencia y la situación sin competencia cuando la bromeliácea acompañante fue *B. serra*. Esto nos muestra que la competencia por luz, contrario a lo esperado por sí sola no es suficiente para disminuir el área foliar de las plántulas. Los resultados encontrados en *S. balansae* en particular son diferentes a los esperados para la especie ya que al ser una especie heliófila (Barberis et al., 2012) se esperaba que la competencia aérea tuviera efectos negativos sobre la especie.

Además, al analizar los resultados para la competencia por luz sobre variables relacionadas a la arquitectura foliar en las dos especies, tampoco encontramos los resultados que esperábamos en nuestra tercera hipótesis. Es necesario considerar, sin embargo, dos

factores que podrían explicar esta falta de efectos. Por un lado, es difícil generar condiciones experimentales donde realmente la luz limite el crecimiento de las plantas, ya que la falta de luz a nivel de toda la planta solo será limitante si la cantidad de luz que reciben las hojas es menor que su capacidad fotosintética, en función de si la demanda de carbono excede la disponibilidad de carbono que puede proveer el canopeo (Ellsworth y Reich, 1993; Craine y Dybzinski, 2013). Por otro lado, pueden existir diferencias en capacidad fotosintética entre hojas de diferentes especies, individuos o aún dentro de un individuo. Esto hace que a un nivel dado de luz, algunas plantas puedan verse limitadas por el factor y otras no (Craine y Dybzinski, 2013). Podría ocurrir entonces, que la falta de efectos esperados debidos a la competencia sea en realidad el resultado de mecanismos que permiten la coexistencia, ya que las bromeliáceas que estamos considerando son altamente plásticas (Cavallero et al., 2009, 2011) y se ha demostrado que las plantas pueden, mediante la plasticidad fenotípica, modificar el efecto y la intensidad de la competencia, a partir de modificaciones en su arquitectura (Ellsworth y Reich, 1993; Chesson, 2000; Craine y Dybzinski, 2013; Bittebiere et al., 2014).

La competencia por luz provocó que las plántulas de *S. balansae* asignaran mayor proporción de su biomasa a la producción de nuevas hojas, tal como sucede en otros bosques del mundo (Ding et al., 2016), hecho que no se dio en las plántulas de *S. praecox.* Probablemente las diferencias entre especies se expliquen por las diferentes historias de vida y distribución en los bosques de las especies (Ding et al., 2016), ya que, si bien ambas son especies heliófilas, *S. balansae* está en el estrato alto mientras que *S. praecox* ocupa tanto el estrato alto, como los estratos medios del bosque (Lewis et al., 1997), por lo cual el efecto de la competencia por luz podría ser mayor en *S. balansae.*

Aun cuando no hubo diferencias significativas, las tendencias muestran mayor crecimiento en altura de las plántulas de *S. praecox* en ausencia de competencia o cuando la competencia fue radical, esto es en las condiciones que suponían mayor cantidad de luz disponible para las plántulas. En sotobosques con diferentes condiciones lumínicas, ya sea impuestas por el ambiente o por otras plantas, algunas plántulas pueden crecer rápidamente en altura cuando la luz disponible es mayor, lo que sería coincidente con las tendencias que observamos en los resultados de *S. praecox* (Kitajima y Fenner, 2000; Ding et al., 2016). Probablemente, estas diferencias podrían magnificarse si se extendiera el plazo de duración del experimento, ya que en *S. balansae* por ejemplo, no se evidenciaron diferencias en el

crecimiento de plántulas durante los primeros 6 meses de vida, en condiciones de diferentes sustratos (Alzugaray et al., 2008).

3.5.2 La competencia como proceso y la regeneración en los quebrachales

En cuanto a los componentes de la habilidad competitiva (*i.e.* efecto y respuesta competitivas), la competencia tuvo efecto en características relacionadas a la arquitectura foliar en las dos especies. En el caso de *S. praecox* con las dos bromeliáceas como acompañantes, las plántulas tuvieron menor área foliar en competencia que sin ella, y en el caso de *S. balansae*, la competencia radical con *B. serra* significó una menor área foliar específica (Goldberg, 1990; Chesson, 2000).

Es interesante analizar esto a escala de comunidad de regeneración, ya que se plantea que cuando muchos individuos compiten en el mismo momento, el gran número de interacciones que están ocurriendo entre todos los competidores favorece la tolerancia por sobre la supresión debido a que cuando una planta tolera la competencia, el beneficio de la respuesta competitiva se da a nivel individual. Sin embargo, los beneficios del efecto de la competencia cuando una planta suprime a un vecino son compartidos entre todos los individuos que están compitiendo en las cercanías (Aschehoug et al., 2016). En nuestro caso, como el efecto prevalece por sobre la respuesta, el resultado neto podría ser la supresión de una especie en particular, lo que podría generar nichos disponibles para ser ocupados por individuos de otras especies.

Se mencionó antes que hay autores que consideran que la competencia tiene efectos despreciables sobre la regeneración en las comunidades de leñosas y que las limitaciones al reclutamiento podrían darse por otros factores (Paine et al., 2008; Svenning et al., 2008; Vargas y Stevenson, 2013). El hecho de que no se haya registrado mortalidad de plántulas en nuestro experimento y la falta de efectos marcados sobre el crecimiento de las plántulas de ambas especies en presencia de competencia, podrían apoyar esta afirmación.

3.6 CONCLUSIONES

1) Los resultados obtenidos permiten confirmar, si bien no taxativamente, la hipótesis de que las plantas de *Aechmea distichantha* y *Bromelia serra* en apariencia compiten por luz, agua y nutrientes con las plántulas de leñosas.

2) El efecto de la competencia de las bromeliáceas, si bien escaso, es mayor sobre plántulas de *Senegalia praecox* que sobre plántulas de *Schinopsis balansae.*

3) Cuando está presente, el efecto de la competencia es mayor en presencia de *Bromelia serra* que de *Aechmea distichantha*.



Capítulo 4 - Efecto de las bromeliáceas terrestres y otros filtros ambientales sobre la distribución de plántulas y juveniles de leñosas

4.1 INTRODUCCIÓN

4.1.1 Distribución de plántulas y juveniles de leñosas en el sotobosque

Las semillas luego de dispersarse desde la planta madre, alcanzan una heterogeneidad de micrositios disponibles, creados por la heterogeneidad a pequeña escala del ambiente biótico y abiótico. Como resultado, las plántulas recién emergidas deben enfrentar diferentes filtros ecológicos al establecimiento, lo que condiciona la estructura de la comunidad (Caccia et al., 2009).

La composición de las comunidades de plántulas y juveniles de especies leñosas en el sotobosque puede estar determinada por diferentes factores. Uno de los conceptos interesantes para comprender cómo se lleva a cabo el ensamble de especies en las comunidades es el de sitios seguros (Harper, 1977), que plantea que existen una diversidad de potenciales sitios seguros para las plántulas, que pueden estar distribuidos diferencialmente en el tiempo y el espacio, y a los que por otro lado, los propágulos llegan por diferentes mecanismos. Esos mecanismos pueden agruparse en tres categorías: dispersión, dormición de semillas y retraso en el crecimiento (Keeley y van Mantgem, 2008). Las diferentes estrategias de dispersión de las especies les permiten alcanzar sitios seguros que están dispersos en el espacio, mientras que la dormición de semillas y los bancos de plántulas permiten a las especies utilizar diferencialmente en el tiempo los sitios seguros (Keeley y van Mantgem, 2008).

La luz es uno de los filtros ambientales que es necesario considerar por su influencia sobre la distribución de especies en el sotobosque. El ambiente lumínico del sotobosque está determinado principalmente por la estructura del canopeo de los árboles adultos y los claros (*gaps*) que se formen. Las variaciones en ese ambiente lumínico afectan la estructura y la composición de especies del sotobosque, debido a que la luz tiene un fuerte efecto en los procesos fisiológicos de las plantas y es a menudo el factor limitante más importante del sotobosque (Burton et al., 2011; Carlucci et al., 2012; Lopes et al., 2017), segregando diferencialmente a las especies del sotobosque (Barberis et al., 2014).

Otros factores de importancia a considerar son aquellos relacionados al suelo. En este sentido, la composición de especies del sotobosque puede verse afectada por la topografía (Harms et al., 2001; Smith et al., 2008; Burton et al., 2011; Brown et al., 2013), el contenido de materia orgánica y la concentración de nutrientes (Carnevale y Lewis, 2001; Craine y Dybzinski, 2013; Kraft et al., 2015).

También la presencia de árboles adultos puede cambiar la composición de especies del sotobosque. Así, la hipótesis de Janzen-Connell (Janzen, 1970; Connell, 1971) plantea que la mortalidad de plántulas es mayor en cercanías de adultos conespecíficos o relacionados cercanamente (Liu et al., 2012), ya que las plántulas en esos lugares sufren debido a la presencia de enemigos naturales especializados que son compartidos con los individuos adultos conespecíficos. En tanto, si se establecen allí plántulas heteroespecíficas respecto de los árboles adultos, no se verán afectadas por los enemigos especializados de aquellas, logrando sobrevivir y generándose por tanto, un incremento en la diversidad de especies de las comunidades (Keeley y van Mantgem, 2008; Deniau et al., 2017). Sin embargo, este patrón observado podría deberse a otros procesos como por ejemplo al efecto positivo de adultos heteroespecíficos sobre plántulas o al hecho de que los adultos conespecíficos afecten a las plántulas al causar un deterioro del microambiente, afectando por ejemplo la descomposición de hojarasca, las condiciones físicas o microclimáticas del microhábitat, y la composición del estrato herbáceo (Deniau et al., 2017).

Por otro lado, y según la teoría neutral (Hubbell, 2001), podrían ser los procesos estocásticos los que lleven a cambios en las abundancias relativas de las especies, independientemente de las condiciones ambientales, conformando de ese modo el ensamble de especies que encontramos en un lugar (Alberti et al., 2018). Muchos autores plantean que hoy en día es ampliamente aceptado que en la naturaleza coexisten ambos procesos, y es necesario por lo tanto, determinar la importancia relativa de cada uno (Alberti et al., 2018).

4.1.2 Bromeliáceas y distribución de plántulas y juveniles de leñosas en el sotobosque

La distribución espacial de las bromeliáceas puede estar influenciada por características del ambiente local como la luz, temperatura, humedad, sustrato, contenido de materia orgánica y presencia de individuos conespecíficos (Cogliatti-Carvalho y Rocha, 2001; Scrok y Varassin, 2011; Barberis et al., 2014; de Souza Silva y Varassin, 2016).

A su vez, el sotobosque de bromeliáceas puede influir en la distribución espacial de plántulas y juveniles en el sotobosque, y así, tener un efecto negativo o positivo sobre la regeneración de especies leñosas. En ambientes donde las restricciones de agua disponible son importantes, tales como las restingas, las bromeliáceas, sobre todo aquellas con fitotelma, tienen una marcada importancia en la dinámica de agua y nutrientes, y actúan como plantas nodrizas facilitando la regeneración de otras especies (de Souza et al., 2016).

En el caso de comunidades vegetales que colonizan suelos bajos en fertilidad, la mayor parte de las raíces absorbentes de las plantas está concentrada en las capas superiores del suelo, donde la mineralización de la materia orgánica ocurre lentamente, generando pulsos de nutrientes en el suelo que pueden ser aprovechados por las plantas, reduciendo las pérdidas. En las restingas, por ejemplo, las bromeliáceas son las encargadas de proveer estos pulsos de nutrientes, ya que se ha visto que las raíces de las plántulas y arbustos están cercanos a la superficie del suelo en cercanías de las bromeliáceas, donde también se registran mayores concentraciones de P, K, Ca y Mg. En estos ecosistemas por tanto, las bromeliáceas cumplen un rol importante en la dinámica de la vegetación (Souza de et al., 2016).

4.1.3 Distribución espacial de plántulas y juveniles de especies leñosas en los quebrachales

Distintos factores ambientales, los regímenes de incendios y pastoreo, así como la explotación forestal, afectan a los procesos de regeneración y supervivencia de árboles de modo heterogéneo en el espacio, generando diferentes estructuras en los bosques chaqueños (Barberis y Lewis, 2005). Particularmente, en el caso de los quebrachales de *S. balansae* existe una gran heterogeneidad ambiental que provee sitios seguros (*sensu* Harper, 1977) para las plántulas de especies leñosas. Esos sitios seguros o nichos regeneracionales poseen diversas dimensiones, como ser el tipo de suelo, el tamaño de los *gaps*, las características microtopográficas debidas a procesos pseudokársticos o a la presencia de nidos de hormigas del género *Atta*, la presencia de bromeliáceas terrestres (*Aechmea distichantha* y *Bromelia serra*) y los diferentes mecanismos de dispersión de las especies (Lewis, 1991). El patrón de distribución de plántulas y juveniles en estos bosques no siempre es tan evidente como el patrón que exhiben los individuos adultos, pudiendo reflejar además, diferencias en la dispersión de semillas y en su crecimiento y supervivencia (Barberis et al., 2002; Sender, 2012).

El canopeo de los quebrachales presenta una marcada heterogeneidad espacial asociada al microrrelieve, donde los parches elevados tienen mayores densidades de árboles y arbustos que los parches cóncavos (Barberis et al., 2002, 2014). Esta heterogeneidad produce diferencias también en el sotobosque, ya que se espera que el sotobosque de parches elevados tenga menor incidencia lumínica y más aporte de hojarasca, lo cual sumado a la estrategia reproductiva de las bromeliáceas que dominan el sotobosque, hace que el ambiente sea marcadamente heterogéneo (Barberis et al., 2014). En el sotobosque de los quebrachales, la distribución de las

bromeliáceas es diferente, ya que la distribución de *A. distichantha* aumenta en los parches elevados con mayor área basal de árboles y arbustos, mientras que la cobertura de *B. serra* exhibe un comportamiento opuesto, y a su vez los sectores donde crece *A. distichantha* tienen mayor contenido de materia orgánica que aquellos donde crece *B. serra* (Barberis et al., 2014).

Por otro lado, el hecho de que *A. distichantha* y *B. serra* coexistan en el sotobosque, podría implicar que los patrones de distribución de plántulas y juveniles sean heterogéneos. Las dos especies son de distintos grupos ecofisiológicos (*i.e. A. distichantha* es una bromeliácea de tipo III *sensu* Benzing 2000, con fitotelma bien desarrollado, mientras que *B. serra* pertenece al tipo II con fitotelma poco desarrollado). Esto hace que algunos autores propongan que la presencia de *A. distichantha* podría afectar a la regeneración de manera negativa mediante la captura de agua y hojarasca que modifica la dinámica del agua y los nutrientes del bosque y mediante la captura de propágulos, mientras que *B. serra* podría hacerlo mediante la competencia con plántulas y juveniles (Martinez-Crovetto, 1980; Wenzel y Hampel, 1998; Barberis et al., 2011), aunque también podría tener un efecto positivo sobre la regeneración al evitar el pisoteo de plántulas y juveniles por el ganado. Barberis et al. (2011) no encontraron diferencias en la cantidad de propágulos de especies leñosas capturados por ambas bromeliáceas, aunque si encontraron más propágulos en el interior de las plantas que en el suelo del bosque, lo que podría dar muestras de un efecto negativo sobre la regeneración de leñosas, aunque los autores indican que son necesarios más estudios para confirmarlo. En esta tesis, por otro lado, se vio que *A. distichantha* captura más propágulos que *B. serra,* pero que ambas especies interfieren negativamente con la regeneración (capítulo 2).

En el año 2005 se realizó un relevamiento de las siguientes variables: topografía, la vegetación leñosa (adultos, juveniles y plántulas) y sotobosque (cobertura de bromeliáceas terrestres) en 15 parcelas instaladas en un quebrachal de la Cuña Boscosa santafesina. Se seleccionaron estas variables, ya que pueden actuar como filtros ambientales impidiendo o favoreciendo la regeneración en estos bosques. En 2008, hubo una marcada sequía (565 mm anuales, la menor precipitación en los últimos 28 años), que produjo una gran mortandad de árboles adultos y posiblemente también afectó al sotobosque y a la comunidad de juveniles. En 2013, se repitió este relevamiento con el fin de evaluar el efecto de esas mismas variables ambientales sobre la regeneración antes y después del evento de sequía.

En este capítulo se aborda el estudio de la distribución espacial de plántulas y juveniles de especies leñosas en el sotobosque de los quebrachales de la Cuña Boscosa santafesina y su

relación con distintas variables que podrían operar como filtros ambientales (*i.e.* sequía, topografía, área basal, canopeo y cobertura de bromeliáceas).

4.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Se plantea como objetivo de este capítulo: “Evaluar los efectos directos e indirectos de factores bióticos y abióticos sobre la distribución de diferentes estadios de regeneración de leñosas del Chaco Húmedo.”

A su vez, se plantean los siguientes objetivos específicos:

1) Evaluar características del ambiente del bosque y el sotobosque en dos momentos históricos diferentes.
2) Evaluar si la distribución espacial de diferentes estadios de la regeneración de leñosas (plántulas y juveniles) es afectada de forma diferencial por la cobertura de bromeliáceas terrestres (*A. distichantha* y *B. serra*) y otros filtros ambientales, y a su vez si existe variación interanual en ese efecto.

Como hipótesis de trabajo se plantea:

1) La distribución de bromeliáceas, la topografía, el área basal de adultos y la cobertura de canopeo, afectan a la regeneración de modo diferencial, presentando efectos positivos y negativos sobre diferentes estadios regeneracionales y diferentes atributos de las especies.

4.3 MATERIALES Y MÉTODOS

4.3.1 Toma de datos

En el año 2005, se establecieron 15 parcelas experimentales en un área de 64 ha de bosque de *Schinopsis balansae* en el Centro Operativo Gobernador Aldo Emilio Tessio (Ministerio de la Producción, Santa Fe), Las Gamas, depto. Vera, prov. de Santa Fe (29º28'S, 60º28'W, 58 m sobre el nivel del mar). Cada parcela midió 20 × 20 m (400 m^2) y fue dividida en 100 subparcelas de 2 × 2 m (4 m^2).

Entre el mes de enero de 2013 y septiembre de 2014, se llevó a cabo un censo en las 15 parcelas. En cada subparcela se registró el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada individuo adulto (> 1 cm DAP) para calcular el área basal y se estimó un índice de canopeo, con una escala de 1 (canopeo abierto), 2 (*gaps* grandes), 3 (*gaps* pequeños), 4 (completamente cubierto por árboles) y 5 (completamente cubierto por árboles y arbustos). Visualmente, se estimó el porcentaje de cobertura de bromeliáceas total y por especie (i.e. *A. distichantha* y *B. serra*) dentro de cada subparcela. Se contó además con datos de topografía medidos con un nivel óptico de compensación (NI 050, Carl Zeiss, Jena, Alemania). Se registró también en cada subparcela, la presencia y riqueza de especies de plántulas (< 30 cm altura) y la abundancia de juveniles (> 30 cm altura; < 1 cm DAP). Estos datos se habían tomado previamente del mismo modo en el año 2005, y uno de los observadores fue la misma persona en los dos censos, por lo cual se disminuye la probabilidad de error por la subjetividad de las estimaciones en el caso de las variables estimadas (*i.e.* índice de canopeo y cobertura de bromeliáceas).

4.3.2 Análisis estadístico

Todos los datos en primer lugar fueron evaluados según el protocolo para la exploración de los datos propuesto por Zuur et al. (2010). Para las variables que constituyen filtros ambientales para la regeneración se comparó si existían diferencias entre años (2005 vs 2013) mediante un test *t* de comparación de medias apareado (función *t.test* del paquete *stats*) (R Core Team, 2019). Este análisis se realizó para cada parcela por separado (100 subparcelas/parcela) y para todas las parcelas juntas (1500 subparcelas).

Para evaluar el efecto de la interacción del año con los distintos factores ambientales (*i.e.* cobertura de canopeo, topografía, área basal y cobertura de la otra especie de bromeliácea) sobre la cobertura de *A. distichantha* y la cobertura de *B. serra* se usaron modelos lineales

generales mixtos mediante la función *lmer*, del paquete *lmer4* (con distribución del error normal) (R Core Team, 2019). Las parcelas y las subparcelas fueron consideradas factores aleatorios (*i.e*. las réplicas de los años se anidaron a nivel de subparcelas y éstas a nivel de parcelas). En el caso del área basal, los datos se transformaron mediante log(x+1) para alcanzar la normalidad de los datos. Para decidir si los modelos fueron adecuados se evaluaron los residuos normalizados del modelo estimado a partir de REML (Cayuela, 2010).

Para evaluar el efecto de la interacción del año con los distintos factores ambientales (cobertura de *A. distichantha*, cobertura de *B. serra*, cobertura de canopeo, topografía y área basal) sobre la riqueza de plántulas y la abundancia de juveniles se usaron modelos lineales generalizados mixtos mediante la función *glmmPQL*, del paquete *MASS* (con distribución del error quasipoisson) (R Core Team, 2019). Las parcelas y las subparcelas fueron consideradas factores aleatorios (*i.e*. las réplicas de los años se anidaron a nivel de subparcelas y éstas a nivel de parcelas). En el caso del área basal, los datos se transformaron mediante log(x+1) para reducir la variabilidad de los datos.

4.4 RESULTADOS

4.4.1 Caracterización del ambiente en el sotobosque del quebrachal

La topografía fue variable entre parcelas, con algunas notoriamente más bajas (12, 14 y 15), luego algunas de posiciones intermedias (3,6,11 y 13) y las demás ubicadas en sectores más altos del bosque. Algunas parcelas presentaron bastante variación en las subparcelas (1, 11 y 12), mientras que otras fueron muy homogéneas (7, 8, 9 y 10) (Fig. 4.1). Por otro lado, no se detectó que las diferencias en altura en las subparcelas siguieran algún patrón (por ejemplo, en algún eje cardinal) si no que hubo subparcelas altas y bajas distribuidas azarosamente dentro de las parcelas (Ver Anexo I).

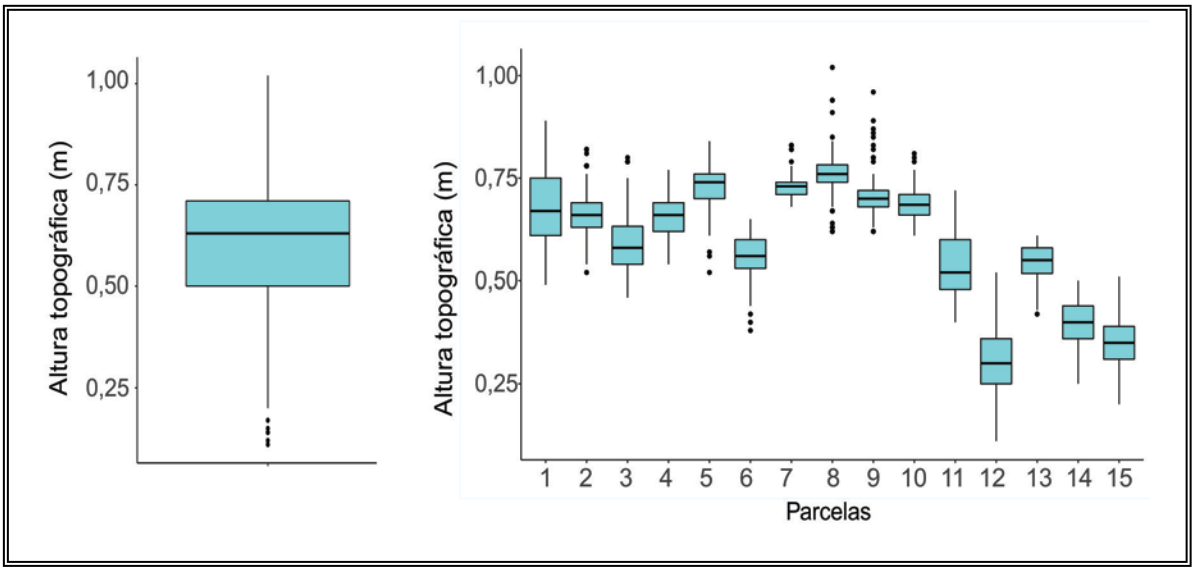


Figura 4.1. Diagramas de caja que muestran la altura topográfica en las parcelas y subparcelas en estudio, medida en el año 2005. Se muestran dos gráficos: Izquierda: diagrama de caja compuesto por los datos de todas las subparcelas, derecha: diagrama de caja de la topografía en cada parcela. Las líneas verticales representan los percentiles, los límites inferior y superior de la caja indican el 25 y 75 % de los datos respectivamente, la medida de tendencia central es la mediana.

En el caso del canopeo, solo dos parcelas (1 y 2) pasaron a tener mayor cobertura en el segundo censo, mientras que en las demás aumentó la luminosidad o permanecieron igual, sin que se evidencien cambios en la cobertura de canopeo entre años cuando se analizan las parcelas en conjunto (Fig. 4.2). De manera similar a lo que ocurrió con la topografía, la cobertura de canopeo no siguió un patrón de variación, sino que fue altamente heterogénea en las distintas parcelas (Ver Anexo I).

En cuanto a la cobertura de bromeliáceas, se vio mayor cobertura en el año 2013, y esto fue coincidente con un aumento en el segundo año de la cobertura de *A. distichantha* (Fig. 4.2). En el caso de *B. serra*, cuando se consideran todas las parcelas en conjunto, no se ven diferencias entre años, pero si se ven diferencias dentro de las parcelas. En este sentido, las parcelas 1 y 2 tuvieron mucho menor cobertura de *B. serra* en el segundo censo, y si bien en siete parcelas se registró un incremento de cobertura de bromeliáceas (3, 4, 5, 7, 9,11 y 13), aquella disminución compensó estos incrementos. Las parcelas restantes no mostraron cambios en la cobertura de *B. serra*. *A. distichantha* mostró mayor variabilidad dentro de las parcelas que *B. serra*, sobre todo en el segundo año. En el caso de las dos bromeliáceas por separado y para la cobertura general, cuando se analiza la distribución de los porcentajes de cobertura dentro de cada parcela, se ve que los mayores porcentajes de cobertura aparecen en parches de subparcelas contiguas (Ver Anexo I).

El área basal de árboles adultos no mostró mayores variaciones entre años ni entre parcelas, excepto para el caso de las parcelas 6 y 7 que tuvieron una disminución notable de área basal en el segundo censo. Hubo mayor riqueza de plántulas en el segundo censo en 10 parcelas, sólo las parcelas 3 y 4 no mostraron cambios en esta variable (Fig. 4.2). Los juveniles mostraron mayor abundancia y alta variabilidad en todas las parcelas en el segundo censo (Fig. 4.2).

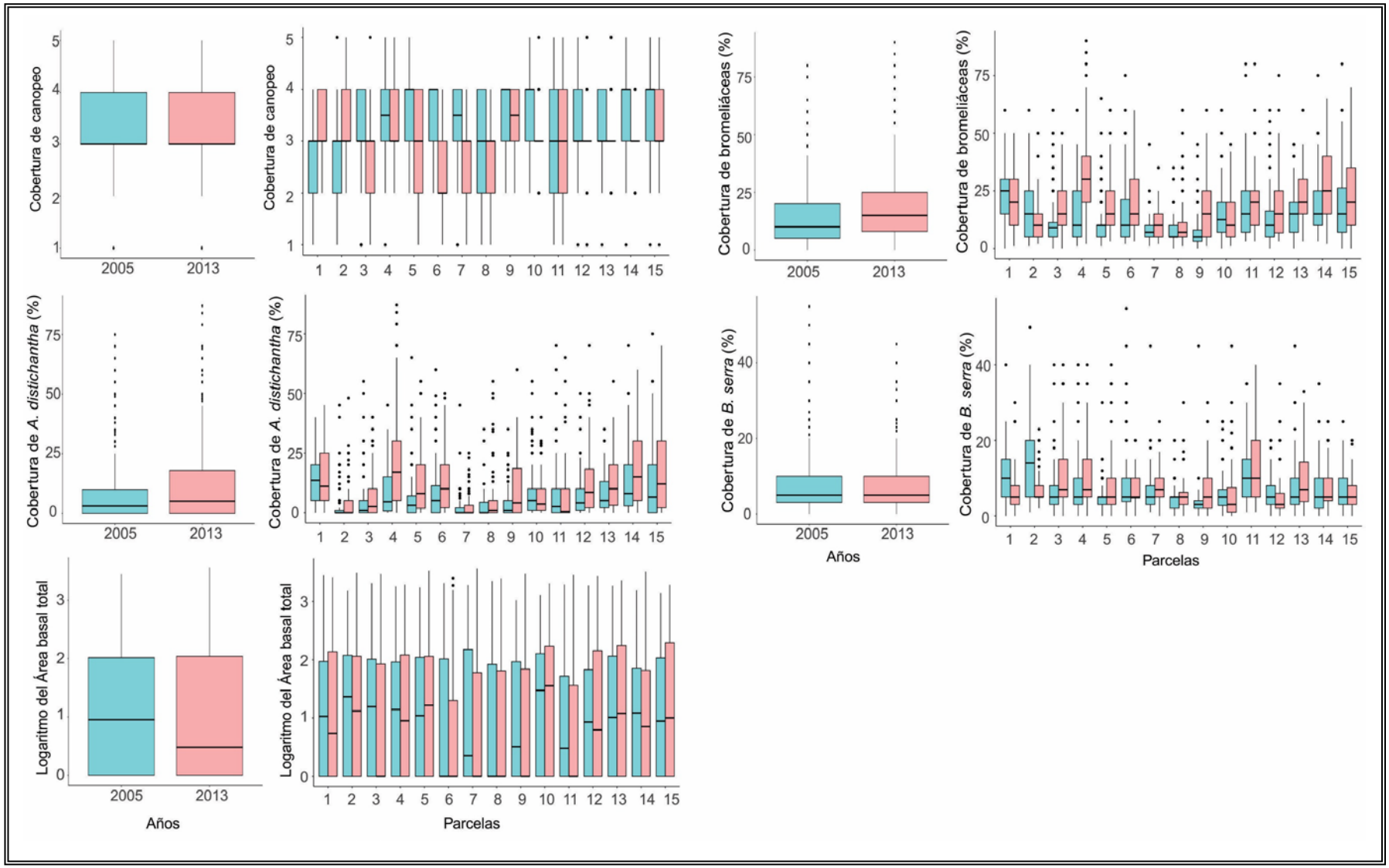


Fig. 4.2 (ver pie de figura en pág. 95)

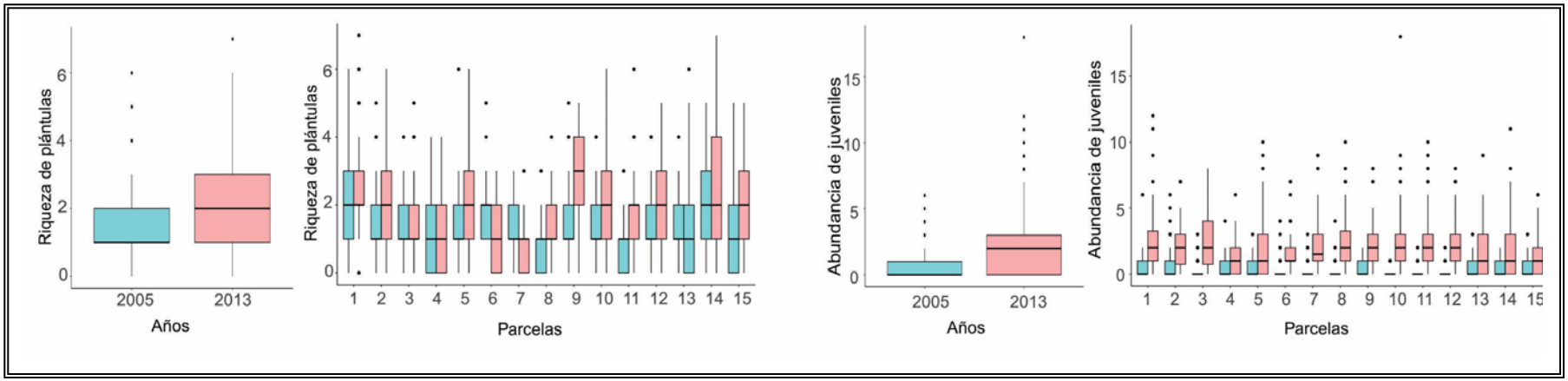


Figura 4.1. Diagramas de caja que muestran la heterogeneidad ambiental en las parcelas y subparcelas en estudio. Se muestran dos gráficos por variable ambiental. Izquierda: diagrama de caja compuesto por los datos de la variable ambiental de todas las subparcelas en los dos años estudiados (celeste: 2005, rosa: 2013), derecha: diagrama de caja de la variable ambiental en cada parcela en los dos años estudiados (celeste: 2005, rosa: 2013). Las líneas verticales representan los percentiles, los límites inferior y superior de la caja indican el 25 y 75 % de los datos respectivamente, la medida de tendencia central es la mediana.

El análisis apareado mostró también que la cobertura general de bromeliáceas difirió entre años registrándose un aumento de cobertura de bromeliáceas en general y por especie (Tabla 4.1, Fig. 4.3). Por otro lado, la cobertura de canopeo también mostró diferencias entre años, tornándose más sombrías las parcelas 1 y 2 en el segundo año (Tabla 4.1, Fig. 4.3). En cuanto al área basal de adultos, fue la variable ambiental que menos diferencias mostró entre años, registrándose diferencias en tres de las 15 parcelas (Tabla 4.1, Fig. 4.3). Las variables ambientales que más difirieron entre años en el análisis apareado fueron la riqueza de plántulas y la abundancia de juveniles, que mostraron incrementos estadísticamente significativos en 10 y 15 parcelas respectivamente (Tabla 4.1, Fig. 4.3).

Tabla 4.1. Resultados de los test *t* apareados entre años para cada variable ambiental en estudio. Valores positivos de t indican que el año 2005 tiene un valor mayor que el 2013. gl: grados de libertad. Ad: *A. distichantha*, Bs: *B. serra*, Los valores estadísticamente significativos se indican en negrita

Parcelas	**Cobertura de Bromeliáceas**			**Cobertura de Ad**			**Cobertura de Bs**			**Cobertura de canopeo**		
	gl	**t**	**P**	**gl**	**t**	**P**	**gl**	**t**	**P**	**gl**	**t**	**P**
1	99	3,08	**0,002**	99	-1,29	0,19	99	5,93	**<0,0001**	99	-4,31	**<0,0001**
2	99	5,50	**<0,0001**	99	-1,48	0,14	99	7,11	**<0,0001**	99	-5,01	**<0,0001**
3	99	-4,70	**<0,0001**	99	-2,20	**0,03**	99	-4,34	**<0,0001**	99	1,23	0,22
4	99	-10,17	**<0,0001**	99	-7,97	**<0,0001**	99	-2,84	**0,005**	99	1,69	0,09
5	99	-7,29	**<0,0001**	99	-5,80	**<0,0001**	99	-3,02	**0,003**	99	6,91	**<0,0001**
6	99	-2,21	**0,02**	99	-4,61	**<0,0001**	99	2,03	**0,04**	99	11,35	**0,04**
7	99	-4,07	**0,01**	99	-1,19	0,24	99	-2,22	**0,03**	99	4,70	**<0,0001**
8	99	-3,33	**0,001**	99	-3,09	**0,002**	99	-1,44	0,15	99	1,77	0,08
9	99	-8,12	**<0,0001**	99	-5,83	**<0,0001**	99	-4,15	**<0,0001**	99	0,95	0,34
10	99	2,31	**0,02**	99	2,69	**0,008**	99	0,43	0,66	99	4,38	**<0,0001**
11	99	1,46	0,15	99	-0,30	0,76	99	-1,64	0,10	99	-0,64	0,52
12	99	-3,49	**0,0007**	99	-4,78	**<0,0001**	99	0,65	0,51	99	0,61	0,54
13	99	-5,02	**<0,0001**	99	-4,77	**<0,0001**	99	-2,36	**0,02**	99	1,24	0,22
14	99	-5,32	**<0,0001**	99	-4,48	**<0,0001**	99	-1,17	0,24	99	7,19	**<0,0001**
15	99	-3,76	**0,0002**	99	-4,09	**<0,0001**	99	0,19	**0,85**	99	4,24	**<0,0001**

(cont.)

(cont.)

Variable	Abundancia de juveniles			Área basal			Riqueza de plántulas		
	gl	t	P	gl	t	P	gl	t	P
1	99	-9,36	**<0,0001**	99	-1,00	0,32	99	-11,99	**<0,0001**
2	99	-6,09	**<0,0001**	99	-1,48	0,15	99	-11,5	**<0,0001**
3	99	-9,46	**<0,0001**	99	-0,92	0,36	99	-6,32	**<0,0001**
4	99	-6,02	**<0,0001**	99	-0,60	0,55	99	-4,43	**<0,0001**
5	99	-6,93	**<0,0001**	99	-0,90	0,38	99	-7,21	**<0,0001**
6	99	-8,8	**<0,0001**	99	0,16	0,87	99	-1,37	0,17
7	99	-7,57	**<0,0001**	99	-0,39	0,69	99	-1,13	0,26
8	99	-10,31	**<0,0001**	99	-0,54	0,59	99	-7,25	**<0,0001**
9	99	-9,52	**<0,0001**	99	1,39	0,17	99	-13,07	**<0,0001**
10	99	-10,88	**<0,0001**	99	-1,16	0,25	99	-9,52	**<0,0001**
11	99	-8,98	**<0,0001**	99	-0,88	0,38	99	-10,62	**<0,0001**
12	99	-10,67	**<0,0001**	99	-2,36	**0,02**	99	-9,60	**<0,0001**
13	99	-7,01	**<0,0001**	99	-1,95	**0,05**	99	-4,74	**<0,0001**
14	99	-7,75	**<0,0001**	99	-1,08	0,28	99	-9,88	**<0,0001**
15	99	-6,04	**<0,0001**	99	-1,97	**0,05**	99	-8,70	**<0,0001**

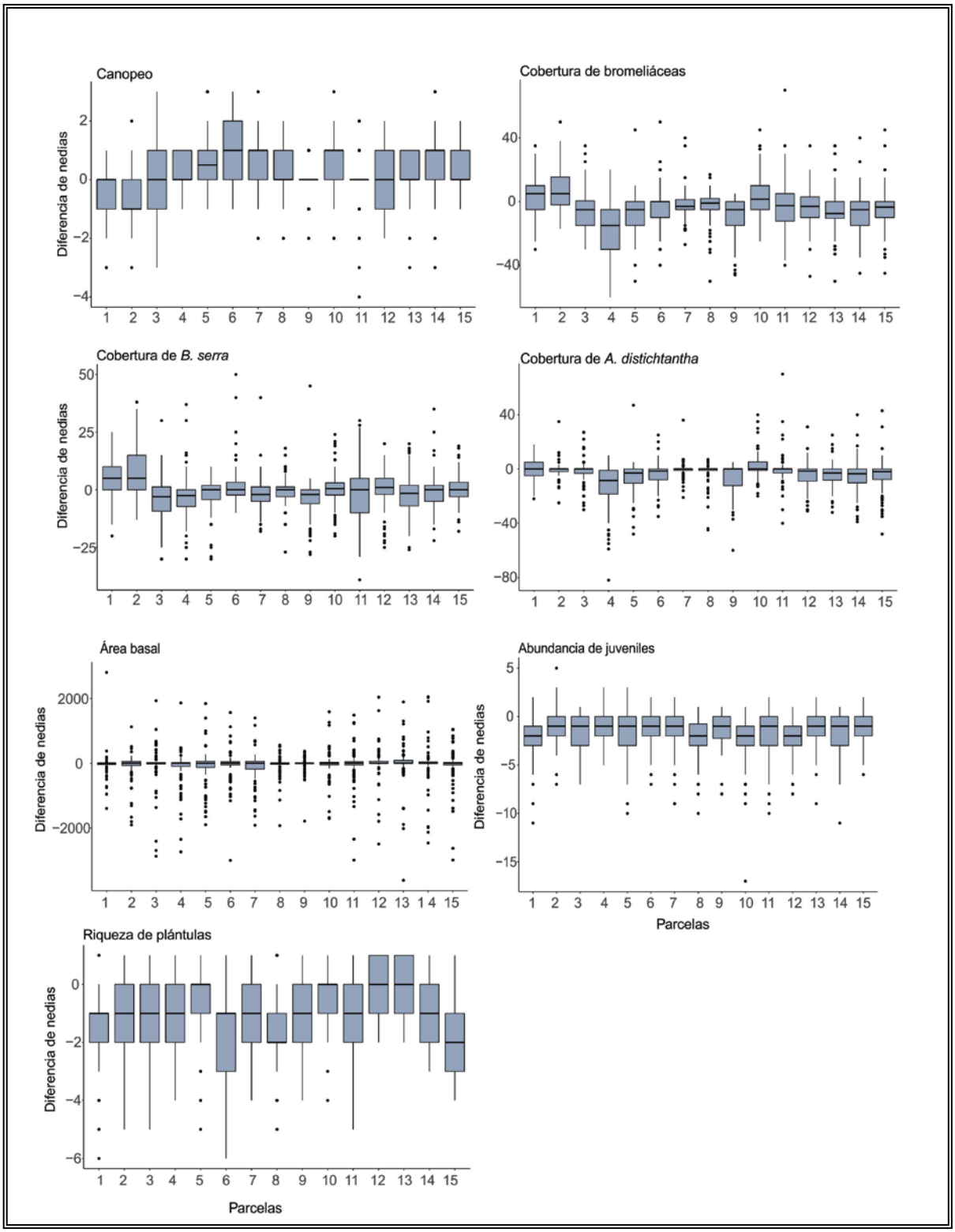


Figura 4.2 Diferencias de medias entre los años 2005 y 2013 en las 15 parcelas, obtenidas mediante un análisis apareado para todas las variables ambientales medidas. Valores positivos indican que el año 2005 tiene un valor mayor que el 2013.

4.4.2 Filtros ambientales y regeneración

En los dos años censados se registró la presencia de plántulas de 24 especies de leñosas pertenecientes a 17 familias. La mayoría de las especies estuvo presente en los dos años, a excepción de *Holmbergia twedii* que sólo estuvo en el 2005, y *Schinus bumelioides* y *Ruprechtia laxiflora* que sólo estuvieron en 2013 (Tabla 4.2).

Por otro lado, se encontraron juveniles de 25 especies de leñosas pertenecientes a 18 familias. Además de las especies registradas en el estadio de plántulas, se encontraron juveniles de *Tabebuia nodosa*. De igual modo que en el caso de las plántulas, solo en el año 2005 se encontraron juveniles de *H. twedii*. En tanto sólo en el año 2013 se encontraron juveniles de *Schinopsis balansae* y *R. laxiflora* (Tabla 4.3).

Las especies con mayor presencia de plántulas y mayor abundancia de juveniles en los dos años fueron *Myrcianthes cisplatensis*, *Senegalia praecox* y *Aspidosperma quebracho-blanco*, cuya presencia y abundancia fue bastante homogénea en todas las parcelas. En el caso de las plántulas, destaca además *Sideroxylon obtusifolium*, que tuvo una alta frecuencia de presencia en todas las parcelas en los dos años. En el caso de los juveniles, al grupo ya mencionado se agregan *Geoffroea decorticans, Celtis pallida, Coccoloba argentinensis, Erythroxylon mcrophyllum, S. obtusifolium, Banara umbraticola* y *Cynophalla retusa*, con presencia en prácticamente todas las parcelas y los mayores valores de abundancia. Esta situación es así sobre todo en el segundo año. Todas las demás especies de plántulas y juveniles tuvieron presencia y abundancia en algunas, pero no en todas las parcelas en estudio en los dos años (Tablas 4.2 y 4.3).

Tabla 4.2. Presencia de plántulas en las parcelas en estudio en los dos años censados (2005 y 2013). Se indica para cada especie la familia botánica, la cantidad de parcelas en las que estuvo presente y el rango de subparcelas con presencias.

Especie	Familia	2005		2013	
		Cantidad de parcelas	Rango	Cantidad de parcelas	Rango
Myrcianthes cisplatensis (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	15	29-97	15	14-91
Senegalia praecox (Griseb.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	15	14-62	15	19-76
Aspidosperma quebracho-blanco Schltdl.	Apocynaceae	15	1-30	15	4-33
Sideroxylon obtusifolium (Roem. & Schult.) T.D. Penn.	Sapotaceae	15	3-32	15	2-38
Cynophalla retusa (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis	Capparaceae	13	1-15	11	1-35
Celtis ehrenbegiana (Klotzsch) Liebm.	Celtidaceae	14	1-9	15	5-42
Cocoloba argentinensis Speg.	Polygonaceae	13	0-5	11	1-8
Schinus fasciculatus (Griseb.) I.M. Johnst.	Anacardiaceae	12	1-9	15	1-31
Erythroxylum microphyllum A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	7	1-12	11	1-16
Schinopsis balansae Griseb.	Anacardiaceae	4	1-34	7	1-5
Achatocarpus praecox Griseb.	Achatocarpaceae	8	1-6	12	2-12
Banara umbraticola Arechav.	Salicaceae	5	1-6	6	1-6
Acanthosyris falcata Griseb.	Cervantesiaceae	1	1	3	1-2
Aloysia gratissima (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.	Verbenaceae	3	1-2	3	1-3
Gleditsia amorphoides (Griseb.) Taub.	Fabaceae	1	1	7	1-3
Geoffroea decorticans (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart	Fabaceae	5	1-7	8	1-9
Libidibia paraguariensis (D. Parodi) G.P. Lewis	Fabaceae	6	1-5	11	1-7
Maytenus vitis-idaea Griseb.	Celastraceae	8	1-3	6	1-4
Prosopis sp.	Fabaceae	1	1	1	1
Sarcomphalus mistol (Griseb.) Hauenschild	Rhamnaceae	4	1-2	3	1
Lycium cuneatum Dammer	Solanaceae	0	0	4	1-2
Holmbergia tweedii (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae	3	2	0	0
Schinus bumelioides I.M. Johnst.	Anacardiaceae	0	0	2	2-3
Ruprechtia laxiflora Meisn.	Polygonaceae	0	0	1	1

Tabla 4.3 Abundancia de juveniles de especies leñosas en las parcelas en estudio en los dos años censados (2005 y 2013). Se indica para cada especie la familia botánica, la cantidad de parcelas donde estuvo presente y el rango de abundancias en las parcelas.

Especie	Familia	2005		2013	
		Cantidad de parcelas	Rango	Cantidad de parcelas	Rango
Myrcianthes cisplatensis (Cambess.) O. Berg	Myrtaceae	15	1-73	15	3-173
Senegalia praecox (Griseb.) Seigler & Ebinger	Fabaceae	15	6-58	15	1-157
Aspidosperma quebracho-blanco Schltdl.	Apocynaceae	15	1-23	15	6-97
Geoffroea decorticans (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart	Fabacaeae	8	1-4	14	5-116
Celtis ehrenbegiana (Klotzsch) Liebm.	Celtidaceae	13	1-81	15	1-67
Coccoloba argentinensis Speg.	Polygonaceae	15	4-25	15	5-25
Erythroxylum microphyllum A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	12	1-31	15	3-39
Syderoxylon obtusifolium (Roem. & Schult.) T.D. Penn.	Sapotaceae	15	3-27	15	1-22
Banara umbraticola Arechav.	Salicaceae	9	1-8	15	2-30
Cynophalla retusa (Griseb.) X. Cornejo & H.H. Iltis	Capparaceae	15	2-21	15	1-16
Achatocarpus praecox Griseb.	Achatocarpaceae	9	1-9	12	1-30
Aloysia gratissima (Gillies & Hook. ex Hook.) Tronc.	Verbenaceae	10	1-63	11	1-27
Sarcomphalus mistol (Griseb.) Hauenschild	Rhamnaceae	10	1-5	3	1-48
Schinus bumelioides I.M. Johnst.	Anacardiaceae	10	1-8	7	1-14
Prosopis sp.	Fabaceae	6	1-8	9	1-7
Libidibia paraguariensis (D. Parodi) G.P. Lewis	Fabaceae	6	1-4	9	1-13
Acanthosyris falcata Griseb	Cervantesiaceae	8	1-5	9	1-10
Lycium boerhaviaefolium L. f.	Solanaceae	2	1-4	13	1-7
Maytenus vitis-idaea Griseb.	Celastraceae	10	1-7	6	1-3
Lycium cuneatum Dammer	Solanaceae	3	1-7	4	1-1
Schinus fasciculatus (Griseb.) I.M. Johnst.	Anacardiaceae	9	1-6	4	1-2
Holmbergia tweedii (Moq.) Speg.	Chenopodiaceae	6	1-4	0	0
Tabebuia nodosa (Griseb.) Griseb.	Bignniaceae	0	0	13	1-8
Schinopsis balansae Griseb.	Anacardiaceae	0	0	2	1-14
Ruprechtia laxiflora Meisn.	Polygonaceae	0	0	2	1-1

La cobertura de *A. distichantha* aumentó con la altura topográfica en los dos años y hubo mayor cobertura en el año 2013. En el caso de *B. serra,* por otro lado, la cobertura disminuyó con la topografía en los dos años, aunque no hubo diferencias entre años (Tabla 4.4, Fig. 4.4). La cobertura de canopeo no cambió con la cobertura de *A. distichantha,* pero sí con la cobertura de *B. serra*, que también mostró efecto del año (*i.e.* interacción entre factores). Hubo mayor cobertura de *B. serra* en sitios más abiertos en 2005, mientras que en 2013 hubo menor cobertura de *B. serra* en sitios más cerrados (Tabla 4.4, Fig. 4.4). El área basal se correlacionó negativamente con la cobertura de *B. serra,* pero no hubo diferencias entre años (Tabla 4.4 Fig. 4.4). En el caso de *A. distichantha* en tanto, la cobertura aumentó con el área basal en los dos años estudiados (Tabla 4.4, Fig. 4.4). El área basal fue mayor en ´lugares más elevados en los dos años (Tabla 4.5, Fig. 4.5). La cobertura de canopeo aumentó con el área basal pero no varió con la topografía (Tabla 4.5, Fig. 4.5).

La riqueza de plántulas y la abundancia de juveniles difirieron en función del año considerado para todas las variables ambientales (Tabla 4.6, Fig. 4.6). Tanto la riqueza de plántulas como la abundancia de juveniles fueron mayores en 2013 (Tabla 4.6, Fig. 4.6). A medida que aumentó la altura del terreno, aumentó la abundancia de juveniles, sin que se registraran cambios en la riqueza de plántulas (Tabla 4.6, Fig. 4.6). La riqueza de plántulas fue mayor en canopeos más cerrados en los dos años (Tabla 4.6, Fig. 4.6), mientras que no hubo un efecto del canopeo sobre la abundancia de juveniles (Tabla 4.6, Fig. 4.6). Se encontraron más juveniles y mayor riqueza en sitios con mayor cobertura de *B. serra* en los dos años (Tabla 4.6, Fig. 4.6). En el año 2005, a medida que aumentó la cobertura de *A. distichantha* aumentó la abundancia de juveniles, pero en 2013, prácticamente no varió la abundancia de juveniles (Tabla 4.6, Fig. 4.6). La riqueza, en tanto, disminuyó al aumentar la cobertura de *A.* distichantha en los dos años (Tabla 4.6, Fig. 4.6). El área basal no tuvo efectos sobre la riqueza de plántulas ni la abundancia de juveniles en ninguno de los dos años (Tabla 4.6, Fig. 4.6).

Tabla 4.4 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para las variables analizadas correspondientes a cobertura de *A. distichantha* y cobertura de *B. serra*, en función de la topografía, la cobertura de canopeo, el área basal, la otra especie de bromeliácea, y el año. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita.

	A. distichantha					*B. serra*			
	g.l. Num	g.l. Den	F	P		g.l. Num	g.l. Den	F	P
Año	1	1498,00	6,37	**0,0117**	Año	1	1498,00	1,80	0,1798
Topografía	1	1428,90	275,02	**< 0,0001**	Topografía	1	242,51	4,22	**0,0410**
Año:Topogr	1	1498,00	0,53	0,4682	Año:Topogr	1	1498,00	1,07	0,3022
Año	1	1847,20	1,08	0,2979	Año	1	2418,80	30,67	**< 0,0001**
Canopeo	1	2546,40	0,00	0,9840	Canopeo	1	2972,70	12,99	**< 0,0001**
Año:Canopeo	1	1866,40	2,93	0,0871	Año:Canopeo	1	2473,90	34,51	**< 0,0001**
Año	1	1550,90	78,68	**< 0,0001**	Año	1	1629,20	2,91	0,0885
Área basal	1	2624,30	10,37	**0,0013**	Área basal	1	1959,10	20,28	**< 0,0001**
Año:Abasal	1	1596,00	0,31	0,5796	Año:Abasal	1	1770,10	1,33	0,2482
Año	1	1758,60	140,51	**< 0,0001**	Año	1	1646,30	19,54	**< 0,0001**
B. serra	1	2446,90	35,26	**< 0,0001**	*A. distichantha*	1	2381,60	42,50	**< 0,0001**
Año:*B. serra*	1	1947,60	22,25	**< 0,0001**	Año:*A. distichantha*	1	1976,50	15,02	**< 0,0001**

Tabla 4.5 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: normal) para las variables analizadas correspondientes a Área basal y Canopeo en función de la topografía, el año y el área basal o canopeo. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita.

	Área basal					*Canopeo*			
	g.l. Num	g.l. Den	F	P		g.l. Num	g.l. Den	F	P
Año	**1**	1498,00	2,86	0,0910	Año	1	558,7	60,06	< **0,0001**
Topografía	1	20,97	7,89	**0,0105**	Topografía	1	1498,0	2,43	0,1192
Año:Topografía	1	1498,00	6,06	**0,0139**	Año:Topografía	1	1498,0	0,38	0,5376
					Año	1	1610,9	35,11	< **0,0001**
					Área Abasal	1	2048,3	41,77	< **0,0001**
					Año:Abasal	1	1727,0	0,07	0,7933

Tabla 4.6 Resultados de los modelos lineales mixtos (distribución del error: quasipoisson) para las variables analizadas correspondientes a riqueza de plántulas y abundancia de juveniles, en función de la topografía, la cobertura de canopeo, el área basal, cobertura de *A. distichantha*, la cobertura de *B. serra*, y el año. Los valores de probabilidad significativos (p<0,05) se indican en negrita.

	Riqueza Plántulas			**Juveniles**		
	Chi cuadrado	g.l.	P	Chi cuadrado	g.l.	P
Año	6,67	1	**0,0098**	102,12	1	**< 0,0001**
Topografía	1,58	1	0,2090	4,69	1	**0,0304**
Año:Topogr	0,21	1	0,6435	3,31	1	0,0687
Año	6,03	1	**0,0140**	105,24	1	**< 0,0001**
Canopeo	9,52	1	**0,0020**	1,53	1	0,2167
Año:Canopeo	0,05	1	0,8271	2,07	1	0,1499
Año	85,27	1	**< 0,0001**	677,97	1	**< 0,0001**
Área basal	3,37	1	0,0666	0,01	1	0,9171
Año:Abasal	1,88	1	0,1708	0,45	1	0,5010
Año	151,00	1	**< 0,0001**	1068,68	1	**< 0,0001**
A. distichantha	27,00	1	**< 0,0001**	6,00	1	**0,0143**
Año:*A. distichantha*	5,33	1	**0,0209**	25,41	1	**< 0,0001**
Año	54,66	1	**< 0,0001**	680,03	1	**< 0,0001**
B. serra	1,03	1	0,3107	19,18	1	**< 0,0001**
Año:*B. serra*	0,09	1	0,7640	6,06	1	**0,0139**

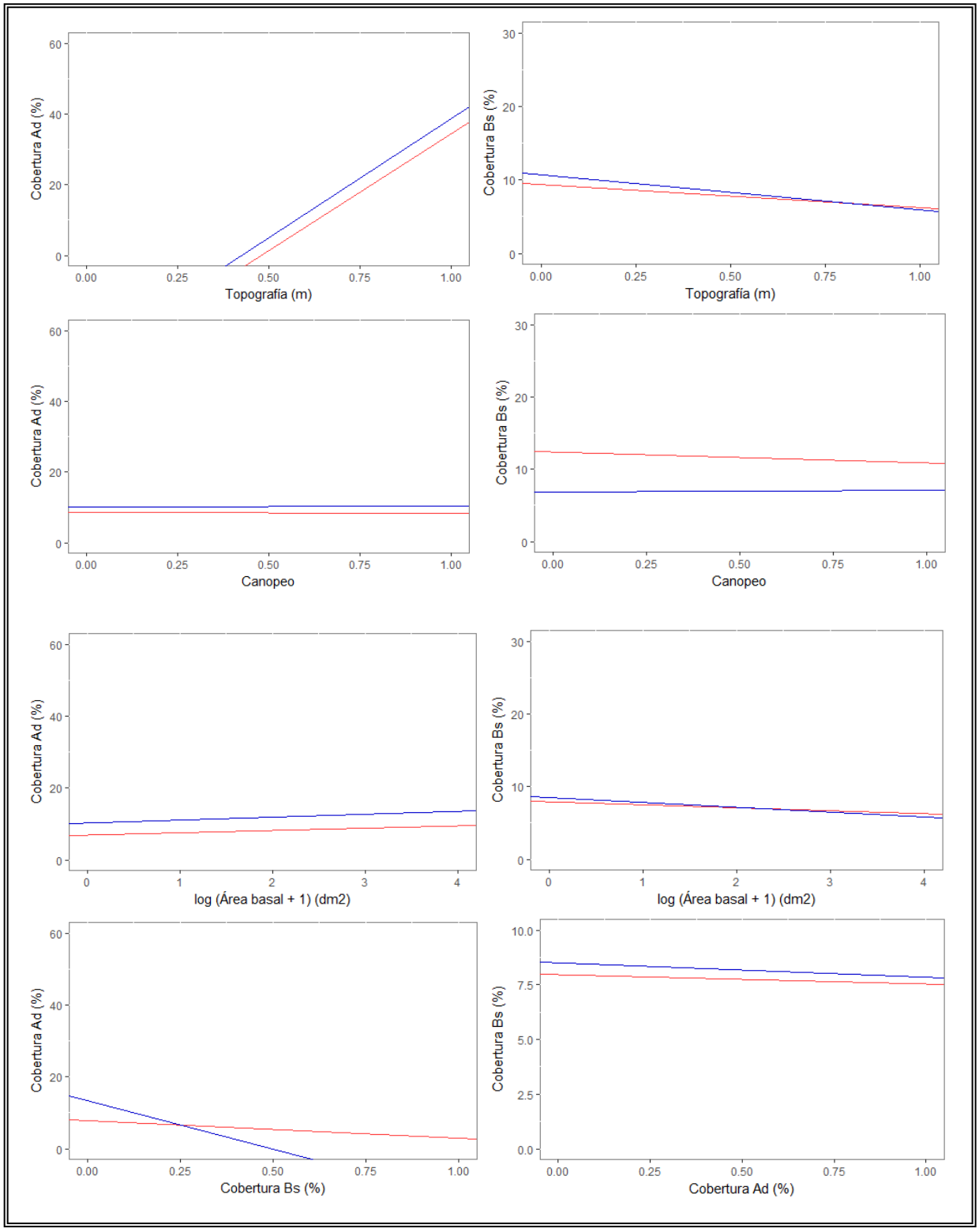


Figura 4.3. Valores estimados de acuerdo con los modelos lineales generalizados mixtos para cada una de las variables ambientales en relación con la cobertura de *A. distichantha* y *B. serra* en los años 2005 (rojo) y 2013 (azul).

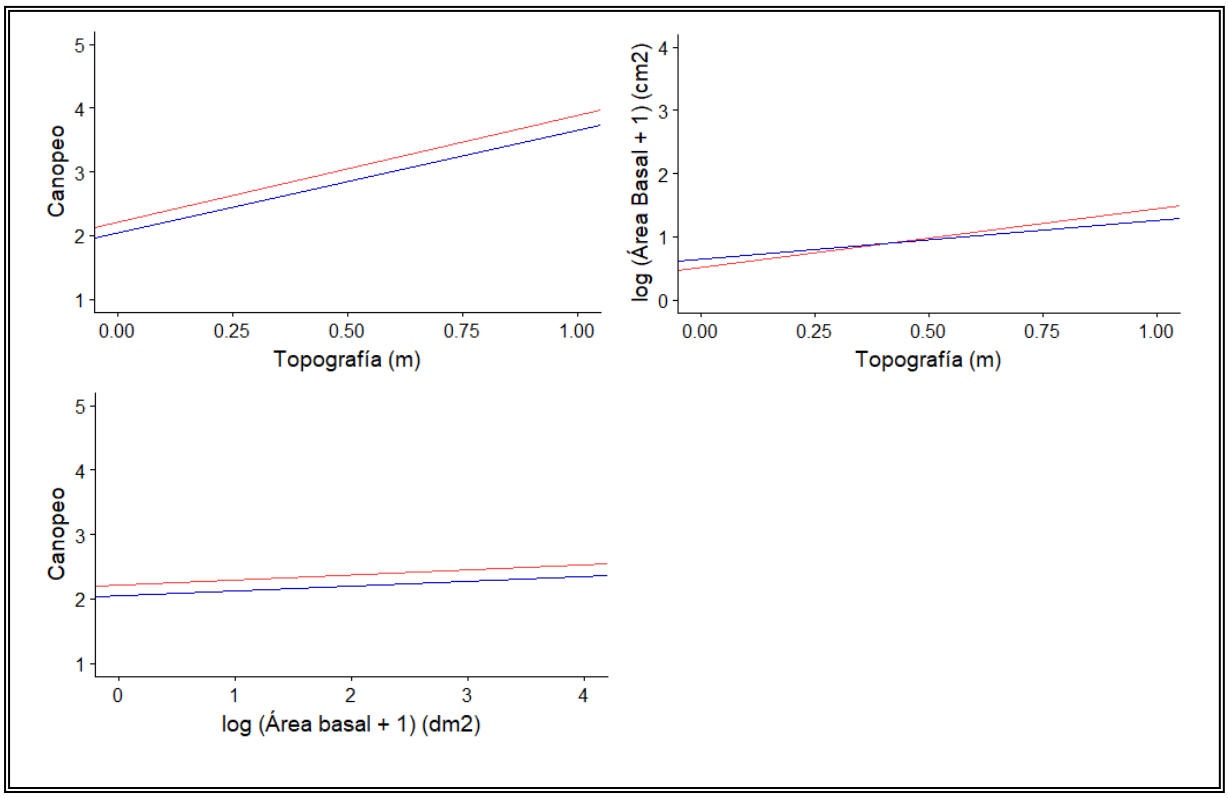


Figura 4.4 Valores estimados de acuerdo con los modelos lineales generalizados mixtos para la cobertura de canopeo y el área basal en relación con la topografía en los años 2005 (rojo) y 2013 (azul).

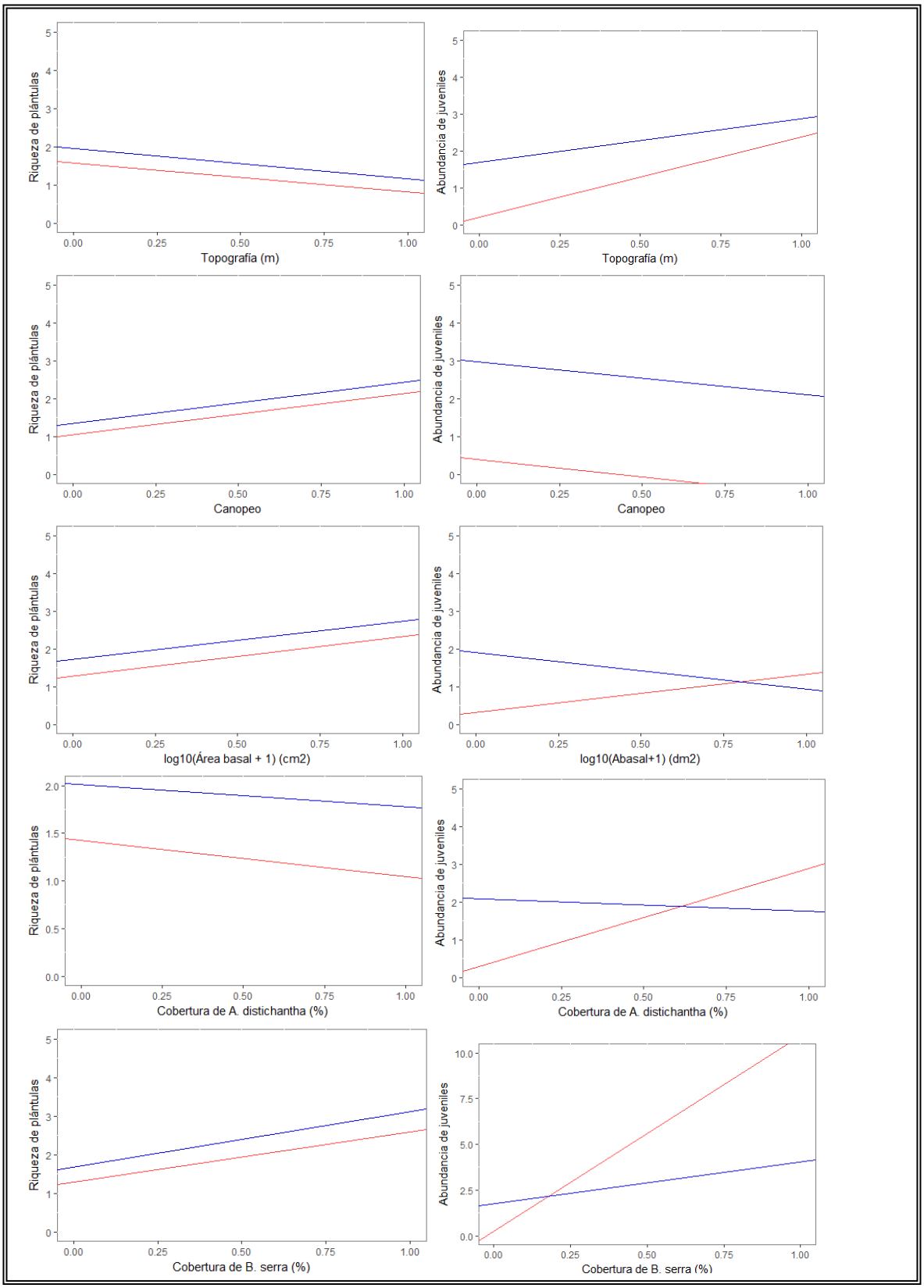


Figura 4.5 Valores estimados de acuerdo con los modelos lineales generalizados mixtos para cada una de las variables ambientales en relación con la riqueza de plántulas y la abundancia de juveniles en el año 2005 (rojo) y 2013 (azul).

4.5. DISCUSIÓN

4.5.1 Ambiente

Dado que los micrositios o sitios seguros son pequeños *gaps* en la vegetación donde están presentes las condiciones para un reclutamiento exitoso, y dado que esos *gaps* son espacios libres de competidores, en numerosas ocasiones se ha considerado a las interacciones planta-planta como las principales responsables del reclutamiento. Sin embargo, existe una gran variedad de factores que hacen a la calidad de un micrositio, como ser la luz, la herbivoría, el contenido de agua y nutrientes en el suelo, los patógenos y la hojarasca, entre otros (Eriksson y Ehrlén, 2008; Schupp et al., 2010). En este trabajo, se encontró que el sotobosque de los quebrachales es marcadamente heterogéneo en lo que hace a la cantidad de luz, el área basal que ocupan los individuos adultos y la cobertura de bromeliáceas. A su vez, algunos de estos factores pueden ser diferentes entre años, con lo cual es posible encontrar diferentes micrositios que sean más o menos favorables a la regeneración, coincidiendo con lo planteado antes a nivel global (Schupp, 1995; Caccia et al., 2009) y a nivel particular para estos bosques (Barberis et al., 2002). En el año 2013, se registró una mayor abundancia de juveniles en general, y a esto puede sumarse que las parcelas 7, 8, 9, 10, 11 y 12 (Fig. 4.3) son además parcelas tienen mayor apertura de canopeo que las demás (Fig. 4.3). Estos resultados coinciden parcialmente con lo que sucede con las comunidades de plántulas en bosques tropicales dominados por bambúceas, donde se encontró mayor abundancia de plántulas, principalmente de la especie *Euterpe edulis*, en sitios luminosos con bambú versus sitios sin bambú, aunque la situación parece cambiar en el estadio de juveniles (Rother et al., 2018). Por otro lado, las parcelas 7 a 10 se encuentran en sitios elevados, la 11 en una posición intermedia y la parcela 12 es la parcela del grupo que se encuentra en un sitio más bajo (Fig. 4.1), con lo cual no se puede establecer un patrón microtopográfico preferencial para la comunidad de juveniles, a diferencia de lo encontrado por Barberis et al., (2002) que encontró diferencias en la comunidad de juveniles entre áreas planas y convexas. Esto puede ser resultado de lo que ya se mencionara en la introducción, la microtopografía es muy variable en los quebrachales, producto de diversos factores (*i.e.* procesos pseudokársticos y posteriores deflaciones, colapso de hormigueros de *Atta vollenweideri*), y estos factores resultan en una alta heterogeneidad ambiental que provee diferentes sitios seguros para diferentes especies, resultando en una alta heterogeneidad florística interna (Lewis et al., 1997).

En el sotobosque, la radiación fotosintéticamente activa (PAR) afecta el crecimiento y supervivencia de la regeneración de los árboles. Los regímenes de luz en el sotobosque están determinados en gran parte por variaciones estacionales y diurnas en la posición del sol, el clima, la topografía, y la estructura del canopeo (Beaudet y Messier, 2002; Beaudet et al., 2004; Mansur, 2017). En nuestro trabajo, encontramos que la apertura de canopeo fue diferente entre años (Fig. 4.3), y estos resultados son coincidentes con los expresados por Beaudet y Messier (2002). La densidad del follaje del sotobosque influye fuertemente en la disponibilidad de luz del sotobosque, creando gradientes verticales de disponibilidad lumínica que difieren entre sitios y pueden influir sobre la estructura y composición de los bancos de juveniles en estos sitios (Montgomery, 2004).

4.5.2 Filtros a la regeneración

Las fluctuaciones naturales y la dinámica interna de las comunidades afectan notoriamente el establecimiento y el ensamble en los ecosistemas naturales. Los filtros ambientales bióticos y abióticos deben considerarse como dinámicos, debido a que las comunidades son dinámicas en sí mismas. Además, diferentes filtros dependen unos de otros y se retroalimentan (Keeley y van Mantgem, 2008; Török et al., 2018).

Distintas especies y estadios de desarrollo responden de modo diferente a la disponibilidad de recursos y a factores ambientales (Eriksson y Ehrlén, 2008; Keeley y van Mantgem, 2008; Török et al., 2018). En nuestro trabajo, encontramos que un mismo factor ambiental tiene correlaciones diferentes sobre distintos estadios regeneracionales. Así, es notorio que mientras que la comunidad de plántulas está mejor representada en los sectores con mayor cobertura de canopeo del bosque, los juveniles concentran las mayores abundancias en sectores más claros. La distribución de plántulas en sitios sombríos preferentemente podría estar relacionada al tipo de dispersión de la especie, que cuando es frugívora resulta en que las aves que dispersan los frutos utilizan a los árboles como percha y los propágulos se concentran así, cercanos a los núcleos de dispersión (Lewis, 1991). Podría suceder también para el caso de los juveniles que presenten una mortalidad diferencial y sobrevivan en la luz (Aschehoug et al., 2016),

El estadio de plántula, por otro lado, es muy susceptible al *stress* hídrico, de hecho este aparece como el segundo factor en importancia entre los causantes de mortalidad de plántulas, sólo precedido por la herbivoría (Eriksson y Ehrlén, 2008; Moles y Leishman, 2008). La luz

interactúa con el agua y genera fuertes influencias en la comunidad de plántulas. En este sentido, la sombra podría ser beneficiosa porque muchos árboles y arbustos realizan una elevación pasiva del agua por las raíces (*hydraulic lift*), aumentando la disponibilidad de agua en las capas más superficiales del suelo y favoreciendo a las especies o individuos de raíces someras, como lo son las plántulas en el sotobosque en zonas áridas (Caldwell y Richards, 1989; Valladares y Aranda et al., 2004). Por otro lado, este mismo efecto podría ser negativo, ya que paralelamente se da la competencia de las raíces de los árboles por la recaptura de esta agua, lo que podría explicar que el estadio de juveniles tenga menor abundancia en lugares más sombríos (Valladares et al., 2004). Podrían estar operando aquí eventos estocásticos que determinan la conformación del ensamble de especies de la comunidad (Alberti et al., 2018).

Nuestros resultados coinciden con la evidencia que plantea que durante el reclutamiento, las especies responden diferencialmente a combinaciones de sombra y sequía, luz y agua, y combinaciones de luz y disponibilidad de nitrógeno, lo que permite una multiplicidad de diferenciación de nichos entre especies y por otra parte, durante el desarrollo de plántulas a juveniles, cambian las respuestas a combinaciones de recursos (Eriksson y Ehrlén, 2008; de la Peña-Domene et al., 2017). Esto tiene importantes implicancias en el manejo para la conservación y restauración, ya que un factor que en un momento pueda no ser óptimo, dependiendo de los patrones de disturbio y de las variaciones interanuales, puede transformarse más adelante en un factor positivo para la regeneración (Beaudet y Messier, 2002). No menos importante es destacar que la comunidad regeneracional de los quebrachales podría variar en distintas escalas temporales. Así mientras la aclimatación a nivel de hoja es un proceso relativamente rápido que puede ocurrir en días o semanas, la aclimatación a nivel de planta entera, puede llevar años, dado que implica cambios en la asignación de biomasa y la arquitectura de la planta (Beaudet y Messier, 2002; Beaudet et al., 2004; Martin et al., 2014; Mansur, 2017).

En este trabajo, los dos censos corresponden a dos periodos de tiempo entre los cuales se produjo una sequía extraordinaria (año 2008). Sería interesante repetir los censos en una mayor cantidad de años que muestren variaciones climáticas, puesto que en bosques templados por ejemplo, se ve que la variabilidad de eventos climáticos como los ciclos de El Niño y La Niña, crean diferentes cohortes multiespecíficas de plántulas, generando cambios en la composición de la comunidad (de la Peña-Domene et al., 2017). Si bien nuestros resultados

hasta el momento apoyarían esta idea, repetir los censos en el tiempo generaría un cuerpo de información más sólido.

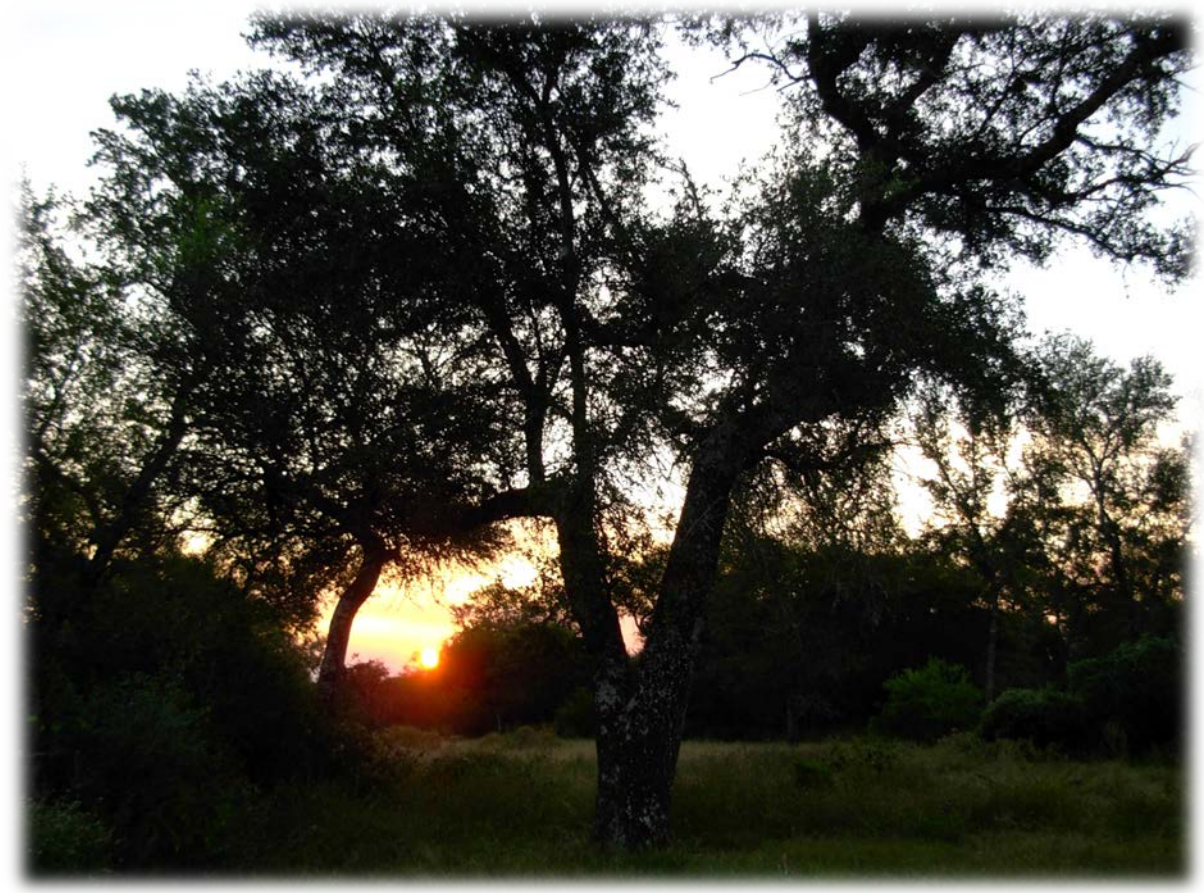
Lopes et al. (2017) encontraron que las bromeliáceas tienen un efecto estructurador muy fuerte sobre la vegetación del sotobosque, efecto que es aún más fuerte que la apertura del canopeo. Ellos encontraron que las bromeliáceas excluían a las plántulas de especies leñosas (Lopes et al., 2017). Otros autores han encontrado que las bromeliáceas actúan como plantas nodriza favoreciendo la regeneración (Scarano, 2006; Zamith y Scarano, 2010), o que pueden actuar como "trampas" reteniendo propágulos en su interior, de modo que el efecto sobre la regeneración es negativo (Brancalion et al., 2009). En nuestro caso, vemos que la riqueza de plántulas es afectada de modo negativo por *A. distichantha*, ya que encontramos menos riqueza de plántulas en sitios con mayor cobertura de *A. distichantha.* La otra bromeliácea estudiada, *B. serra,* solo tuvo efectos sobre la abundancia de juveniles, que estuvieron mejor representados en sitios con mayor cobertura de la bromeliácea, y estos resultados coinciden con otros autores que estudiaron otra especie del género *Bromelia*, y encontraron que las especies pioneras estuvieron asociadas positivamente a *Bromelia balansae*, que podría estar facilitando la colonización de nuevas áreas por parte de las especies leñosas (Rocha et al., 2014).

4.6 CONCLUSIONES

1) Las características que hacen al ambiente del sotobosque de los quebrachales son heterogéneas en el espacio, y presentan cambios temporales.

2) Se comprobó que diferentes estadios de la regeneración son afectados de forma diferencial por los filtros ambientales y que el efecto de esos filtros varía en diferentes años, por ejemplo, la luz y la cobertura de bromeliáceas podrían tener efectos negativos sobre las plántulas y positivos sobre los juveniles.

3) Los filtros ambientales actúan combinados entre sí para contribuir a la estructura de la comunidad.



Capítulo 5 - Discusión final

La regeneración implica cuatros procesos básicos: la dispersión de propágulos, su germinación, la supervivencia de las plántulas y luego su crecimiento. Las plántulas y juveniles representan la parte más sensible del ciclo de vida de una planta (Fenner y Thompson, 2005; Eriksson, 2008). Usualmente las plántulas y juveniles son pequeños y vulnerables a agentes bióticos y abióticos (Eriksson, 2008). En esta tesis, se evaluó el efecto del sotobosque de bromeliáceas terrestres sobre la regeneración de leñosas en un quebrachal de la Cuña Boscosa santafesina. Se discutirán en este capítulo algunos patrones encontrados a lo largo del trabajo que podrían ayudarnos a comprender el proceso de regeneración en estos bosques, para finalizar con la presentación de un esquema conceptual de la regeneración.

En primer lugar, los resultados revelaron que las bromeliáceas interceptan hojarasca y propágulos impidiendo que alcancen el suelo. Estas son limitaciones directas al reclutamiento de nuevas plántulas (Cerrudo, 2009; Barberis et al., 2011). Si bien los porcentajes de intercepción detectados fueron bajos, dado que se analizaron plantas de bromeliáceas aisladas unas de otras, en el caso de *Aechmea distichantha*, la distribución agrupada de las plantas en colonias podría significar un porcentaje de intercepción grande en algunos sectores del bosque en relación con el total de propágulos y hojarasca que caen (Fig. 5.1). Por otro lado, la heterogeneidad ambiental ejerce un marcado efecto sobre la regeneración de especies leñosas. En este sentido, en los parches convexos de los quebrachales, la alta densidad de árboles adultos resulta en una abundante dispersión primaria (Barberis, 1998; Barberis et al., 2002). El canopeo cerrado y el sotobosque denso de bromeliáceas limitarían la dispersión secundaria, mientras que en los parches bajos, más abiertos, la dispersión secundaria alejaría los propágulos de su fuente primaria de dispersión, por lo que la regeneración se concentraría en su mayoría en los parches elevados (Barberis et al., 2002). Esta información es coincidente con los resultados encontrados en esta tesis para juveniles, ya que la mayor abundancia en los dos años censados se concentró en las zonas más elevadas del terreno (Fig. 5.1). En algunos casos sin embargo, la estructura espacial de la comunidad biótica del sotobosque describe mejor el nicho regeneracional que los factores abióticos que han sido estudiados más exhaustivamente en general (Weng et al., 2017). Estos mismos autores encontraron que, a pesar de que usualmente se asigna un rol negativo a las hierbas altas del sotobosque sobre las plántulas, en algunos casos el efecto puede ser positivo, sobre todo cuando las plántulas pertenecen a especies tolerantes a la sombra y las hierbas altas actúan como plantas nodriza protegiéndolas de la radiación intensa y de ser consumidas por herbívoros de gran tamaño.

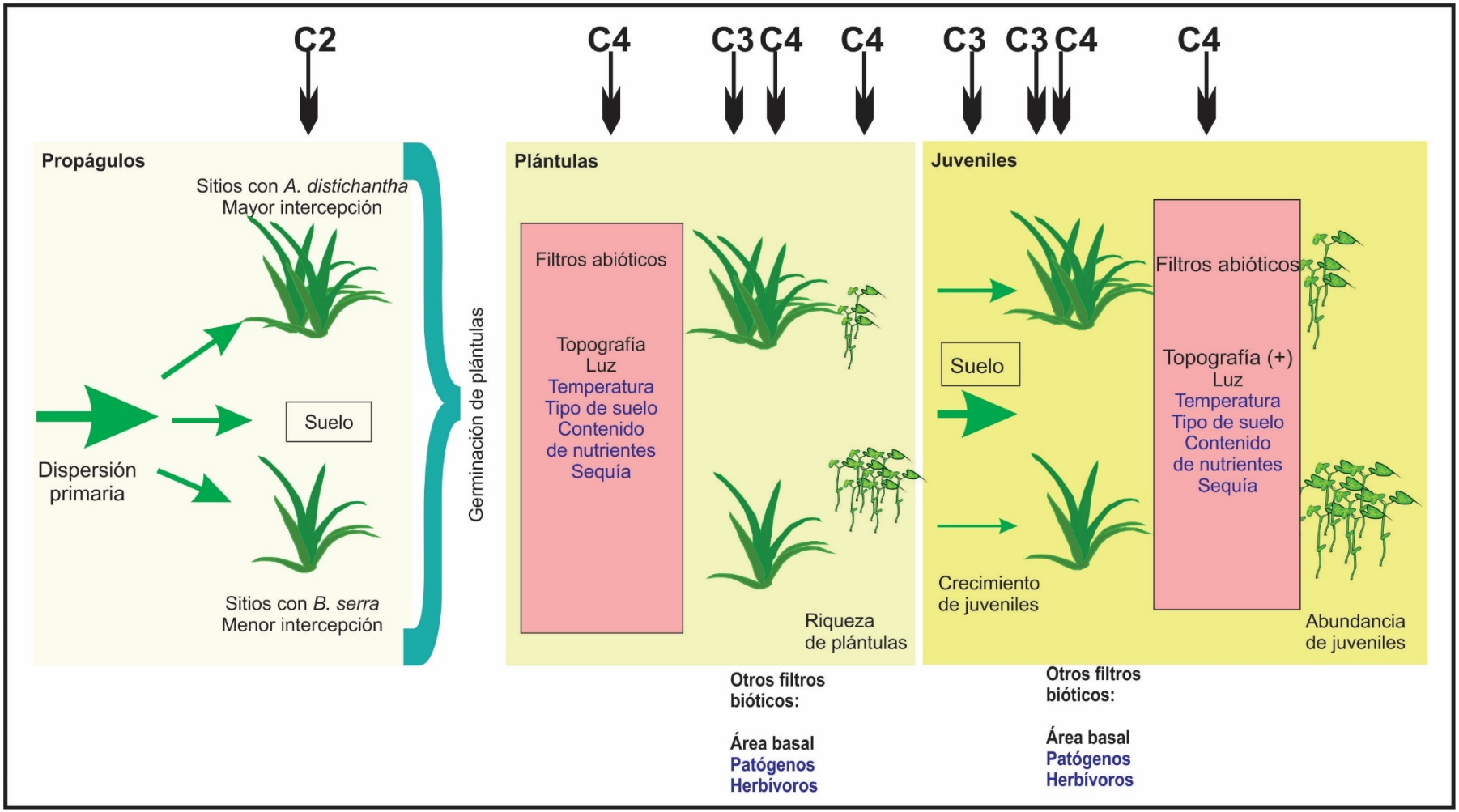


Figura 5.1. Modelo del funcionamiento de la comunidad de regeneración en los quebrachales de la Cuña Boscosa. Se indican con flechas los capítulos que explican los patrones y procesos. Los filtros bióticos y abióticos que pueden afectar a plántulas y juveniles se indican en negro si se evaluaron en esta tesis y en azul si no se evaluaron. Cuando se evaluaron, si hubo efecto se indica con un signo (+ ó -)

Por otro lado, analizamos la competencia entre las bromeliáceas y plántulas de dos especies leñosas de los quebrachales. En este sentido, de modo general es posible señalar que tanto las plántulas de *Schinopsis balansae* como las de *Senegalia praecox* evidenciaron efectos de la competencia que fueron diferentes en función del tipo de competencia (radical, aérea o total) y de la bromeliácea con la que estaba compitiendo (*A. distichantha* o *B. serra)* (Fig. 5.1).

Cuando se analizaron por separado los tipos de competencia, se encontró que la competencia aérea por luz se dio con las dos bromeliáceas, mientras que el efecto de la competencia radical por agua y nutrientes de *B. serra* fue mayor al de *A. distichantha*. Es importante distinguir entre los diferentes modos en los que operan la competencia aérea y radical y como se combinan para comprender en profundidad sus efectos. La importancia relativa de uno y otro tipo de competencia cambia de manera dinámica ante la heterogeneidad de los recursos. Además, la plasticidad de la asignación de biomasa lleva a cambios cualitativos en la relación masa-densidad en los compartimentos por encima y por debajo del suelo. Si solo consideramos la competencia aérea o la radical, se pierde la capacidad de distinguir si los patrones de cambio se deben a la plasticidad en la asignación de biomasa, a diferentes tipos de competencia o a su efecto combinado (Lin et al., 2014). Una de las principales dificultades a la hora de tratar de explicar el comportamiento poblacional o la estructura de la comunidad a partir de los resultados a nivel individual de la competencia es la fuerte condicionalidad que existe entre estos resultados. El contexto biótico y abiótico en este sentido afecta la intensidad y dirección de la competencia, y comprender esa condicionalidad es crucial para predecir cómo, dónde y cuándo la competencia afectará la distribución y abundancia de especies y la organización de las comunidades (Brooker et al., 2005; Aschehoug et al., 2016).

Por otro lado, la disponibilidad lumínica en el sotobosque puede combinarse con otros factores ambientales que varían con las lluvias anuales y esa combinación puede afectar el desempeño de las plántulas. Por ejemplo, la baja disponibilidad de agua en sitios secos puede resultar en una alta desecación en micrositios con alta intensidad lumínica (Brenes-Arguedas et al., 2011). Bajo un escenario de cambio climático, la competencia por agua en el sotobosque aumenta los efectos que ejerce la sequía sobre las plántulas en elevaciones bajas o medias, y en proyecciones de distintos escenarios de cambio climático, se encontró que con escenarios de alto impacto este efecto sería aún mayor (Thrippleton et al., 2017). El cambio climático, y particularmente la sequía como parte de ese proceso, induce profundos cambios en la estructura de los bosques. Estos cambios en la composición de especies, se continúan con mortalidad de

adultos del canopeo relacionada a la sequía, y generan efectos en cascada sobre distintos componentes que hacen al funcionamiento de los ecosistemas y a la provisión de servicios ecosistémicos (Thrippleton et al., 2017). En este trabajo se encontró mayor abundancia de juveniles y riqueza de plántulas en el año 2013 (Fig. 5.1) (*i.e.* censo post-sequía), y la abundancia de juveniles estuvo correlacionada positivamente con la cobertura de *B. serra.* Este hecho podría deberse al mecanismo de *hydraulic lift* (*i.e.* elevación del agua a niveles superficiales del suelo) que dejaría agua disponible que podrían tomar los juveniles. Esto anularía el efecto de la competencia radical que genera esta especie de bromeliácea. Es necesario, de cualquier modo, realizar un nuevo censo que confirme o descarte la existencia del patrón y si se mantiene en el tiempo.

La variación en los factores ambientales, por otra parte, hace que se modifiquen las interacciones bióticas, en cuanto a la intensidad de la interacción, y en cuanto a que en algunos casos incluso cambian de positivas a negativas lo que resulta en cambios en la composición de especies de la comunidad de regeneración (Montgomery et al., 2010).

Por último, la teoría contemporánea de ensamble de especies hace énfasis en que la coexistencia en las comunidades naturales depende de las diferencias en el nicho que ocupan las especies y en su fitness. Estas diferencias por otro lado, están influenciadas por factores bióticos y abióticos (Chesson, 2000; Leibold et al., 2004a; Hillerislambers et al., 2012; Mittelbach y Schemske, 2015).

BIBLIOGRAFÍA

Aiba M, Takafumi H, Hiura T. 2012. Interspecific differences in determinants of plant species distribution and the relationships with functional traits. J. Ecol. 100:950-957.

Alberti J, Daleo P, Iribarne O. 2018. ¿Blanco, negro o escala de grises ? Determinación de la contribución relativa del nicho ecológico y la teoría neutral en los ensambles de especies. Ecol. austral 28:104-112.

Alzugaray C, Barberis IM, Carnevale NJ, Di Leo N, Lewis JP, López D. 2006. Estado actual de las comunidades vegetales de la Cuña Boscosa de Santa Fe. En: Brown A, Martínez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J, editores. La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre.

Alzugaray C, Carnevale N élida J, Salinas AR. 2008. Growth in saplings of *Schinopsis balansae* Engl. Ecotropica 14:27-35.

Aschehoug ET, Brooker R, Atwater DZ, Maron JL, Callaway RM. 2016. The Mechanisms and Consequences of Interspecific Competition Among Plants. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 47(1): 263-281.

Barberis IM. 1998. Regeneración del quebrachal de *Schinopsis balansae* en la Cuña Boscosa santafesina.

Barberis IM, Batista WB, Pire EF, Lewis JP, León RJC. 2002. Woody population distribution and environmental heterogeneity in a Chaco forest, Argentina. J. Veg. Sci. 13:607-614.

Barberis IM, Boccanelli SI, Alzugaray C. 2011. Terrestrial bromeliads as seed accumulation microsites in a xerophytic forest of Southern Chaco, Argentina. Bosque 32:57-63.

Barberis IM, Lewis JP. 2005. Heterogeneity of terrestrial bromeliad colonies and regeneration of *Acacia praecox* (Fabaceae) in a humid-subtropical-Chaco forest, Argentina. Rev. Biol. Trop. 53:377-385.

Barberis IM, Lewis JP, Batista WB. 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. En: La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León. First. Buenos Aires: Editorial de la Facultad de Agronomía, UBA. p 47-62.

Barberis IM, Mogni V, Oakley L, Vesprini JL, Prado DE, Engl S, Rhoeae T, Anacardiaceae F, Sapindales O. 2012. Biología de especies australes : *Schinopsis balansae* Engl . (Anacardiaceae)*. Kurtziana 37:59-86.

Barberis IM, Pire EF, Lewis JP. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in

a S*chinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. Rev. Biol. Trop. 46:515-524.

Barberis IM, Torres PS, Batista WB, Magra G, Galetti L, Lewis JP. 2014. Two bromeliad species with contrasting functional traits partition the understory space in a South American xerophytic forest: Correlative evidence of environmental control and limited dispersal. Plant Ecol. 215:143-153.

Barchuk AH, Iglesias MDR, Boetto MN. 2008. Spatial association of Aspidosperma quebracho-blanco juveniles with shrubs and conspecific adults in the Arid Chaco, Argentina. Austral Ecol. 33:775-783.

Barrancos EPF, Reid JL, Aronson J. 2016. Tank bromeliad transplants as an enrichment strategy in southern Costa Rica. Restor. Ecol.:1-8.

Bazzaz FA. 1996. Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology. Cambridge: Cambridge University Press.

Beaudet M, Messier C. 2002. Variation in canopy openness and light transmission following selection cutting in northern hardwood stands: An assessment based on hemispherical photographs. Agric. For. Meteorol. 110:217-228.

Beaudet M, Messier C, Leduc A. 2004. Understorey light profiles in temperate deciduous forests: Recovery process following selection cutting. J. Ecol. 92:328-338.

Beduschi T, Castellani TT. 2008. Estrutura populacional de Clusia criuva Cambess. (Clusiaceae)e relação espacial com espécies de bromélias no Parque Municipal das Dunas da Lagoa da Conceição, Florianópolis, SC. Biotemas 21:41-50.

Beduschi T, Castellani TT. 2013. Friends or Foes? Interplay of facilitation and competition depends on the interaction between abiotic stress and ontogenetic stage. Plant Ecol. 214:1485-1492.

Begon M, Harper JL, Townsend CR. 2006. Ecology: Individuals, Populations and Communities. Fourth. Blackwell publishing.

Benzing DH. 2000. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. Edinburgh Journal of Botany.

Biani N, Vesprini J, Prado D. 2005. Conocimiento sobre el Gran Chaco Argentino en el siglo XX. Ecol. y manejo los bosques Argentina

Bittebiere AK, Garbey M, Smaoui-Feki M, Clément B, Mony C. 2014. Structural blueprint and ontogeny determine the adaptive value of the plastic response to competition in clonal

plants: A modelling approach. Evol. Ecol. 28:573-590.

Bonser SP. 2013. High reproductive efficiency as an adaptive strategy in competitive environments. Funct. Ecol. 27:876-885.

Bordón A. 1978. Las bromeliáceas terrestres. Rep. INTA Pres. Roque Saenz Peña, Argentina.

Brancalion PHS, Gabriel VDA, Gómez JM. 2009. Do terrestrial tank bromeliads in Brazil create safe sites for palm establishment or act as natural traps for its dispersed seeds? Biotropica 41:3-6.

Brenes-Arguedas T, Roddy AB, Coley PD, Kursar TA. 2011. Do differences in understory light contribute to species distributions along a tropical rainfall gradient? Oecologia 166:443-456.

Brokaw NVL. 1983. Groundlayer dominance and apparent inhibition of tree regeneration by *Aechmea magdalenae* (Bromeliaceae) in a tropical forest. Trop. Ecol. 24:194-200.

Brooker R, Kikvidze Z, Pugnaire FI, Callaway RM, Choler P, Lortie CJ, Michalet R. 2005. The importance of importance. Oikos109: 63-70.

Brooker RW, Callaway RM. 2009. Facilitation in the conceptual melting pot. J. Ecol. 97:1117-1120.

Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis JMJ, et al. 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. J. Ecol. 96:18-34.

Brown A, Martinez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera JF. 2006. La situación ambiental argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina.

Brown C, Burslem DFRP, Illian JB, Bao L, Brockelman W, Cao M, Chang LW, Dattaraja HS, Davies S, et al. 2013. Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. Proc. Biol. Sci. 280:20130502.

Burgos JJ. 1970. El clima de la región noreste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 11 (Suplemento): 37-101.

Burton JI, Mladenoff DJ, Clayton MK, Forrester JA. 2011. The roles of environmental filtering and colonization in the fine-scale spatial patterning of ground-layer plant communities in north temperate deciduous forests. J. Ecol. 99:764-776.

Cabrera A, Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la

organización de los Estados Americanos. Serie de Biología.

Caccia FD, Chaneton EJ. 2009. Direct and indirect eVects of understorey bamboo shape tree regeneration niches in a mixed temperate forest. Ecology.

Caccia FD, Chaneton EJ, Kitzberger T. 2006. Trophic and non-trophic pathways mediate apparent competition through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest. Oikos 113:469–480.

Caccia FD, Chaneton EJ, Kitzberger T. 2009. Direct and indirect effects of understorey bamboo shape tree regeneration niches in a mixed temperate forest. Oecologia 161:771-780.

Cahill JF, Casper BB. 2000. Investigating the relationship between neighbor root biomass and belowground competition : field evidence for symmetric competition belowground. Oikos:311-320.

Caldwell MM, Richards JH. 1989. Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. Oecologia 79:1-5.

Campanello PI, Genoveva Gatti M, Ares A, Montti L, Goldstein G. 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. For. Ecol. Manage. 252:108-117.

Carlucci MB, Streit H, Duarte LDS, Pillar VD. 2012. Individual-based trait analyses reveal assembly patterns in tree sapling communities. J. Veg. Sci. 23:176-186.

Carnevale NJ, Alzugaray C, Di LEo N. 2007. Estudio de la deforestación en la Cuña Boscosa santafesina mediante teledetección espacial. Quebracho. Rev. Ciencias For. 014:47-56.

Carnevale NJ, Lewis JP. 2001. Litterfall and organic matter decomposition in a seasonal forest of the eastern Chaco (Argentina). Rev. Biol. Trop. 49:203-212.

Castanho CT, Oliveira AA, Prado PIKL. 2015. Does extreme environmental severity promote plant facilitation? An experimental field test in a subtropical coastal dune. Oecologia 855-866.

Cavallero L, Galetti L, López D, McCargo J, Barberis IM. 2011. Morphological variation of the leaves of *Aechmea distichantha* Lem. plants from contrasting habitats of a Chaco forest: a trade-off between leaf area and mechanical support. Rev. Bras. Biociências 9 (4):455-464.

Cavallero L, López D, Barberis IM. 2009. Morphological variation of *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) in a Chaco forest: Habitat and size-related effects. Plant Biol. 11:379-391.

Cerrudo A. 2009. Importancia de *Bromelia serra* y *Aechmea distichantha* como captadoras de

semillas especies leñosas quebrachal de la Cuña Boscosa de Santa Fe. Tesis de grado, Licenciatura en Biodiversidad. UNL.

Chazdon RL. 2014. Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. London: University of Chicago Press.

Chesson P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 31:343-366.

Cogliatti-Carvalho L, Rocha CFD. 2001. Spatial distribution and preferential substrate of Neoregelia johannis (Carriére) L.B. Smith (Bromeliaceae) in a disturbed area of Atlantic Rainforest at Ilha Grande, RJ, Brazil. Rev. Bras. Botânica 24:389-394.

Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.). Dynamics of numbers in populations. Proceedings of the Advanced Study Institute. 298-312.

Coomes DA, Duncan RP, Allen RB, Truscott J. 2003. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships. Ecol. Lett. 6:980-989.

Craine JM, Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. Funct. Ecol. 27:833-840.

Damgaard C. 2011. Measuring competition in plant communities where it is difficult to distinguish individual plants. Comput. Ecol. Softw. 1:125-137.

Dearden FM, Wardle DA. 2008. The potential for forest canopy litterfall interception by a dense fern understorey, and the consequences for litter decomposition. Oikos 117:83-92.

Deniau M, Jung V, Le Lann C, Morra T, Murray PJ, Prinzing A. 2017. Janzen-Connell patterns are not the result of Janzen-Connell process: Oak recruitment in temperate forests. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 24:72-79.

Denslow JS, Newell E, Ellison AM. 1991. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of Inga seedlings. Biotropica:225-234.

Derroire G, Tigabu M, Odén PC, Healey JR. 2016. The Effects of Established Trees on Woody Regeneration during Secondary Succession in Tropical Dry Forests. Biotropica 48: 290-300.

Ding Y, Zang R, Letcher SG, Liu W, Lu X. 2016. Aboveground and belowground competition affect seedling performance and allometry in a tropical monsoon forest. New For. 47:529-540.

Duclos V, Boudreau S, Chapman CA. 2013. Shrub Cover Influence on Seedling Growth and Survival Following Logging of a Tropical Forest. Biotropica 45:419-426.

Ellsworth DS, Reich PB. 1993. Canopy structure and vertical patterns of photosynyhesis and related leaf traits in a deciduos forest. Oecologia 96:169-178.

Eriksson J. O and E. 2008. Seedling recruitment and population ecology. En: Seedling Ecology and Evolution. Cambridge University Press. p 239-254.

Eriksson O, Ehrlén J. 2008. Seedling recruitment and population ecology. En: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editores. Seedling ecology and evolution. Cambridge University Press. p 239-254.

Espino LM, Seveso MA, Sabatier MA. 1983. Mapa de suelos de la provincia de Santa Fe. Tomo II. St. Fe, Argentina. MAG St. Fe e INTA EERA Rafaela.

Felix Michela J, Juárez de Galíndez M. 2016. Caracterización de un bosque del centro oeste de la provincia de Chaco, Argentina. For. Veracruzana 18:33-44.

Fenner M, Thompson K. 2005a. The ecology of seeds. Cambridge: Cambridge University Press.

Fenner M, Thompson K. 2005b. The ecology of seeds. Cambridge: Cambridge University Press.

Fialho RF, Furtado ALS. 1993. Germination of *Erythroxylum ovalifolium* (Erythroxylaceae) Seeds within the Terrestrial Bromeliad Neoregelia cruenta. Biotropica 25:359-362.

Fleury M, Galetti M. 2006. Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation. Biol. Conserv. 131:1-13.

Foguelman D, González Urda E. 2009. Qué es la Ecología. Capital Intelectual. Buenos Aires, Argentina. 208 p.

Franklin KA, Sommers PN, Aslan CE, López BR, Bronstein JL, Bustamante E, Búrquez A, Medellín RA, Marazzi B. 2016. Plant Biotic Interactions in the Sonoran Desert: Current Knowledge and Future Research Perspectives. Int. J. Plant Sci. 177(3):217–234

Franzese J, Ghermandi L, Bran D. 2009. Post-fire shrub recruitment in a semi-arid grassland: The role of microsites. J. Veg. Sci. 20:251-259.

Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.

Fredericksen TS, Mostacedo B. 2000. Regeneration of timber species following selection

logging in a Bolivian tropical dry forest. For. Ecol. Manage. 131:47-55.

Fricke EC, Tewksbury JJ, Rogers HS. 2014. Multiple natural enemies cause distance-dependent mortality at the seed-to-seedling transition. Ecol. Lett. 17:593-598.

García-Franco JG, Rico-Gray V, Rico-Gray V. 1995. Population structure and clonal growth in *Bromelia pinguin* L.(Bromeliaceae) in dry forests of coastal Veracruz, México. Tulane Stud. Zool. Bot. 30:27-37.

Gargaglione V, Peri PL, Rubio G. 2014. Tree-grass interactions for N in Nothofagus antarctica silvopastoral systems: evidence of facilitation from trees to underneath grasses. Agrofor. Syst.:779-790.

George LO, Bazzaz FA. 1999. The Fern Understory as an Ecological Filter : Emergence and Establishment of Canopy-Tree Seedlings. Ecology 80:833-845.

Gillman LN. 2015. Seedling mortality from litterfall increases with decreasing latitude. Ecology 97(2):530-5.

Ginzburg R, Adámoli J. 2006. Situación ambiental en el Chaco Húmedo. En: Brown AD, Martínez Ortíz U, Acerbi M, Corcuera J, editores. La Situación Ambiental Argentina 2005. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre. p 103-112.

Goldberg DE. 1990. Components of resource competition in plant communities. En: Grace JB, Tilman D, editores. Perspectives on plant competition. Academic Press San Diego, California. p 27-49.

Gonçalves-souza T, Almeida-neto M, Romero GQ. 2011. Bromeliad architectural complexity and vertical distribution predict spider abundance and richness. Austral Ecology (36):476-484.

Gouhier TC, Menge BA, Hacker SD. 2011. Recruitment facilitation can promote coexistence and buffer population growth in metacommunities. Ecol. Lett. 14:1201-1210.

Grace J. 1990. Perspectives on Plant Competition. Elsevier.

Grace JB. 1991. A Clarification of the Debate Between Grime and Tilman. Funct. Ecol. 5:583-587.

Gratani L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. Adv. Bot. 2014:17.

Gross K. 2008. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. Ecol. Lett. 11:929-936.

Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in

a 50-ha neotropical forest plot. J. Ecol. 89:947-959.

Harper JL. 1977. Population Biology of plants. London: Academic Press.

Herrera P, Torrella S, Adámoli J. 2003. Los incendios forestales como modeladores del paisaje en la región chaqueña. En: Kunst C, Bravo S, Panigatti JL, editores. Fuego en los ecosistemas argentinos. Santiago del Estero. p 145-155.

Hillerislambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst 43:227-48.

Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press.

James CS, Capon SJ, Quinn GP. 2015. Nurse plant effects of a dominant shrub (*Duma florulenta*) on understorey vegetation in a large, semi-arid wetland in relation to flood frequency and drying. J. Veg. Sci. 26:985-994.

Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 104:501-528.

Keeley JE, van Mantgem PJ. 2008a. Seedling communities. En: Leck MA, Arker VT, Simpson RL, editores. Seedling Ecology and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. p 252-270.

Keeley JE, van Mantgem PJ. 2008b. Seedling communities. En: Seedling ecology and evolution. Cambridge University Press. p 255-273.

Kellner JR, Asner GP. 2014. Winners and losers in the competition for space in tropical forest canopies. Ecol. Lett. 17:556-562.

Kitajima K, Fenner M. 2000. Ecology of seedling regeneration. Seeds Ecol. Regen. Plant Communities:331-359.

Kollmann J. 2008. Spatial Variation in Seedling Emergence and Establishment-Functional Groups among and within Habitats. En: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editores. Seedling Ecology and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press. p 274-292.

Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Funct. Ecol. 29:592-599.

Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman, Robert M, Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, et al. 2015. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. Nature 529:1-15.

de la Peña-Domene M, Howe HF, Cruz-León E, Jiménez-Rolland R, Lozano-Huerta C, Martínez-Garza C. 2017. Seed to seedling transitions in successional habitats across a tropical landscape. Oikos 126:410-419.

Leck MA, Parker VT, Simpson RL. 2008a. Seedling ecology and evolution. Cambridge University Press.

Leck MA, Simpson RL, Parker VT. 2008b. Why seedlings. En: Leck MA, Parker VT, Simpson RL, editores. Seedling ecology and evolution. Cambridge: Cambridge Univ. Press Cambridge, UK. p 3-13.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, et al. 2004a. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. Ecol. Lett. 7:601-613.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, et al. 2004b. The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. Ecol. Lett. 7:601-613.

Lewis J. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. J. Veg. Sci. 2:125-130.

Lewis JP, Pire EF, Barberis IM. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. Rev. Biol. Trop. 45:1013-1018.

Lewis JP, Pire EF, Prado DE, Stofella SL, Franceschi EA, Carnevale NJ. 1990. Plant communities and phytogeographical position of a large depression in the Great Chaco, Argentina. Vegetatio 86:25-38.

Lin Y, Huth F, Berger U, Grimm V. 2014. The role of belowground competition and plastic biomass allocation in altering plant mass-density relationships. Oikos 123:248-256.

Liu X, Liang M, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C, Yu S. 2012. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. Ecol. Lett. 15:111-118.

Lobos-Catalán P, Jiménez-Castillo M. 2014. Different patterns of biomass allocation of mature and sapling host tree in response to liana competition in the southern temperate rainforest. Austral Ecol. 39:677-685.

Lopes CM, Misaki F, Santos K, Evangelista CAP, Carrijo TT, Garbin ML. 2017. The role of terrestrial bromeliads in determining the spatial organization of plant life forms in a tropical coastal forest. Acta Bot. Brasilica 31(1), 84-92.

Lundholm JT. 2009. Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. J. Veg. Sci. 20:377-391.

MacArthur RH, Wilson EO. 1967. Theory of Island Biogeography. Princeton University Press.

Maire V, Gross N, Börger L, Proulx R, Wirth C, Pontes L da S, Soussana JF, Louault F. 2012. Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. New Phytol. 196:497-509.

Mansur AL. 2017. The role of the deciduousness gaps in the dynamics of tree communities in seasonal semideciduous forests.

Martin AR, Caspersen JP, Fuller MM, Jones TA, Thomas SC. 2014. Temporal dynamics and causes of postharvest mortality in a selection- managed tolerant hardwood forest. For. Ecol. Manage. 314:183-192.

Martinez-Crovetto R. 1980. Estudios fitosociológicos en el sotobosque de los quebrachales del noroeste de Corrientes (República Argentina). Bol. Soc. Argent. Bot 19:315-329.

Martorell C, Freckleton RP. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. J. Ecol. 102:74-85.

Mata J. 2017. Influencia de factores bióticos y abióticos sobre la presencia y distribución de plántulas y juveniles de especies leñosas en la Cuña Boscosa Santafesina. Tesina de grado. Licenciatura en Recursos Naturales.FCA.UNR 74 p.

Milchunas DG, Noy-Meir I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. Oikos 99:113-130.

Mittelbach GG, Schemske DW. 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. Trends Ecol. Evol. 30:241-247.

Moles AT, Leishman MR. 2008. The seedling as part of a plant's life history strategy. En: Leck MA, Parker VT, Simp, editores. Seedling ecology and evolution. Cambridge: Cambridge University Press. p 217-238.

Montero G, Feruglio C, Bar-Beris IM. 2010a. The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. Insect Conserv. Divers. 3:92-102.

Montero G, Feruglio C, Barberis IM. 2010b. The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. Insect Conserv. Divers.

Montgomery R a. 2004. Effects of Understory Foliage on Patterns of Light Attenuation near the Forest Floor. Biotropica 36:33-39.

Montgomery RA, Reich PB, Palik BJ. 2010. Untangling positive and negative biotic interactions: Views from above and below ground in a forest ecosystem. Ecology 91:3641-3655.

Montti L, Villagra M, Campanello PI, Gatti MG, Goldstein G. 2014. Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. Acta Oecologica 54:36-44.

Morello J, Matteucci SD, Rodriguez AF, Silva ME. 2012. Ecorregiones y complejos Ecosistémicos de Argentina. Primera. Buenos Aires: Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.

Morello JH, Adámoli J. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco.

Nathan J, Osem Y, Shachak M, Meron E. 2016. Linking functional diversity to resource availability and disturbance: a mechanistic approach for water-limited plant communities. J. Ecol. 104:419-429.

Nathan R, Muller-landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends Ecol. Evol. 15:278-285.

Nilsson MC, Wardle DA. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. Front. Ecol. Environ. 3:421-428.

Oesterheld M, Oyarzábal M. 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. Oikos 107:576-582.

Olsen SL, Töpper JP, Skarpaas O, Vandvik V, Klanderud K. 2016. From facilitation to competition: temperature-driven shift in dominant plant interactions affects population dynamics in semi-natural grasslands. Glob. Chang. Biol. 22(5):1915-26

Ospina-Bautista F, Estévez Varón J V. 2016. Plant structure predicts leaf litter capture in the tropical montane bromeliad *Tillandsia turneri*. Braz J Biol 76:686-691.

Paez S. 2000. Seedling habitat structure in dry Chaco forest (Argentina). J. Arid Environ. 46:57-68.

Paine CET, Harms KE, Schnitzer SA, Carson WP, Paine CET, Harms KE, Schnitzer SA, Carson WR. 2008. Weak Competition among Tropical Tree Seedlings : Implications for Species Coexistence. Biotropica 40:432-440.

Pakeman RJ, Le Duc MG, Marrs RH. 2000. Bracken distribution in Great Britain: strategies for its control and the sustainable management of marginal land. Ann. Bot. 85:37-46.

Pigot AL, Etienne RS. 2015. A new dynamic null model for phylogenetic community structure. Ecol. Lett. 18:153-163.

Pire EF, Prado DE. 2001. Pautas empíricas para un manejo sustentable de los bosques de la Cuña Boscosa Santafesina. En: Bertonatti C, Corcuera J, editores. La Situación Ambiental Argentina 2000. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre. p 257-260.

Prado DE. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. Candollea 48:615-629.

Provendier D, Balandier P. 2008. Compared effects of competition by grasses (Graminoids) and broom (*Cytisus scoparius*) on growth and functional traits of beech saplings (*Fagus sylvatica*). Ann. For. Sci. 65:510-510.

Rocha FS, Duarte LDS, Waechter JL. 2014. Positive association between *Bromelia balansae* (Bromeliaceae) and tree seedlings on rocky outcrops of Atlantic forest. J. Trop. Ecol. 31:195-198.

Rother DC, Gorgens E, Guerin N, Rodrigues RR, Pizo MA. 2018. Seedling Community in a Patchy Tropical Vegetation Under the Influence of Bamboos. Trop. Conserv. Sci. 11:1-10.

Roxburgh J, Kelly D. 1995. Uses and limitations of hemispherical photography for estimating forest light environments. N. Z. J. Ecol. 19:213-217.

Royo A a, Carson WP. 2006. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. Can. J. For. Res. 36:1345-1362.

Sampaio MC, Pico FX, Scarano FR. 2005. Ramet demography of a nurse bromeliad in b razilian restingas. Am. J. Bot. 92:674-681.

Scarano FR. 2006. Plant Community Structure and Function in a Swamp Forest Within the Atlantic Rain Forest Complex: a Synthesis. Rodriguésia 57:491-502.

Schiffers K, Tielbörger K, Tietjen B, Jeltsch F. 2011. Root plasticity buffers competition among plants: Theory meets experimental data. Ecology 92:610-620.

Schlaepfer DR, Lauenroth WK, Bradford JB. 2014. Modeling regeneration responses of big sagebrush (*Artemisia tridentata*) to abiotic conditions. Ecol. Modell. 286:66-77.

Schnitzer SA, Carson WP. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. Ecol. Lett. 13:849-857.

Schnitzer SA, Dalling JW, Carson WP. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. J. Ecol. 88:655-666.

Schupp EW. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. Am. J. Bot. 82:399-409.

Schupp EW, Jordano P, Gómez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. New Phytol. 188:333-353.

Schupp EW, Milleron T, Russo SE, Levey DJ, Silva WR, Galetti M. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Third International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal, São Pedro, Brazil, 6-11 August 2000. CABI Publishing. p 19-33.

Schwinning S, Kelly CK. 2013. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. Funct. Ecol. 27:886-897.

Scrok GJ, Varassin IG. 2011. Reproductive biology and pollination of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). Acta Bot. Brasilica 25:571-576.

Sender MB. 2012. Regeneración de especies leñosas en comunidades boscosas de diferentes posiciones topográficas del sudeste de Formosa.Tesis doctoral, Doctorado en Ciencias Agrarias. FCA-UNR

Sharpe JM, Shiels AB. 2014. Understory fern community structure, growth and spore production responses to a large-scale hurricane experiment in a Puerto Rico rainforest. For. Ecol. Manage. 332:75-86.

Shiponeni NN, Carrick PJ, Allsopp N, Hoffman MT. 2014. Effects of root competition and soils on seedling establishment at the ecotone between an arid grassland and succulent shrubland in South Africa. J. Veg. Sci. 25:402-410.

Smith KJ, Keeton WS, Twery MJ, Tobi DR. 2008. Understory plant responses to uneven-aged forestry alternatives in northern hardwood–conifer forests. Can. J. For. Res. 38:1303-1318.

Soliveres S, Eldridge DJ, Maestre FT, Bowker MA, Tighe M, Escudero A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation

across environmental gradients: Towards a unifying framework. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 13:247-258.

Soliveres S, Smit C, Maestre FT. 2014. Moving forward on facilitation research: Response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities. Biol. Rev. 90:297-313.

Song GZM, Yates DJ, Doley D. 2012. Rain forest understorey ferns facilitate tree seedling survival under animal non-trophic stress. J. Veg. Sci. 23:847-857.

Souza de RC, Pereira MG, Menezes Tavares De LF, Silveira Filho TB, Nogueira da Silva A. 2016. Role of Terrestrial Bromeliads in Nutrient Cycling, Restinga da Marambaia, Brazil. 23:161-169.

Souza FM, Gandolfi S, Rodrigues RR. 2014. Deciduousness influences the understory community in a semideciduous tropical forest. Biotropica 46:512-515.

Souza Rocha F, Duarte L da S, Waechter JL. 2015. Positive association between Bromelia balansae (Bromeliaceae) and tree seedlings on rocky outcrops of Atlantic forest. J. Trop. Ecol. 31:195-198.

de Souza Silva AM, Varassin IG. 2016. Effect of rosette size, clonality and spatial distribution on the reproduction of *Vriesea carinata* (Bromeliaceae) in the Atlantic Forest of Paraná, southern Brazil. Acta bot. bras. 30:401-406.

Sterck FJ, Duursma RA, Pearcy RW, Valladares F, Cieslak M, Weemstra M. 2013. Plasticity influencing the light compensation point offsets the specialization for light niches across shrub species in a tropical forest understorey. J. Ecol. 101:971-980.

Stutz RS, Banks PB, Dexter N, Mcarthur C. 2015. Associational refuge in practice: Can existing vegetation facilitate woodland restoration? Oikos 124:571-580.

Svenning JC, Fabbro T, Wright SJ. 2008. Seedling interactions in a tropical forest in Panama. Oecologia 155:143-150.

Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Kerkhoff AJ, Boyle B, Weiser MD, Elser JJ, Fagan WF, Forero-Montaña J, Fyllas N, Kraft NJB, Lake JK, Moles AT, Patiño Oliver S, Charles LP, Price A, Reich PB, Quesada CA, Stegen JC, Valencia R, Wright IJ, Wright SJ, Andelman S, Jørgensen PM, Lacher Jr TE, Monteagudo A, Núñez-Vargas MP, Vasquez-Martínez R, Nolting KM. 2012. The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. Glob. Ecol. Biogeogr. 21:798-808.

Tálamo A, Barchuk A, Cardozo S, Trucco C, MarÁs G, Trigo C. 2015a. Direct versus indirect

facilitation (herbivore mediated) among woody plants in a semiarid Chaco forest: A spatial association approach. Austral Ecol. 40: 573-580

Tálamo A, Barchuk A, Garibaldi L, Trucco C, Cardozo S, Mohr F. 2015b. Disentangling the effects of shrubs and herbivores on tree regeneration in a dry Chaco forest (Argentina). Oecologia 178 (3): 847-854.

Theunis L, Gilbert M, Roisin Y, Leponce M. 2005. Spatial structure of litter-dwelling ant distribution in a subtropical dry forest. Insectes Soc. 52:366-377.

Thrippleton T, Bugmann H, Folini M, Snell RS. 2017. Overstorey–Understorey Interactions Intensify After Drought-Induced Forest Die-Off: Long-Term Effects for Forest Structure and Composition. Ecosystems 21:1-17.

Thrippleton T, Bugmann H, Kramer-Priewasser K, Snell RS. 2016. Herbaceous Understorey: An Overlooked Player in Forest Landscape Dynamics? Ecosystems 19:1240-1254.

Török P, Helm A, Kiehl K, Buisson E, Valkó O. 2018. Beyond the species pool: Modification of species dispersal, establishment and assembly by habitat restoration. Restor. Ecol. 26:65-72.

Torrella S, Adámoli J. 2006. Situación ambiental de la ecorregión del Chaco seco. En: Brown AD, Martínez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J, editores. La Situación Ambiental Argentina 2005. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre. p 75-82.

Torres RC, Renison D. 2015. Effects of vegetation and herbivores on regeneration of two tree species in a seasonally dry forest. J. Arid Environ. 121:59-66.

Torres RC, Renison D. 2016. Indirect facilitation becomes stronger with seedling age in a degraded seasonally dry forest. Acta Oecologica70:138-143.

da Trindade DFV, Coelho GC. 2012. Woody species recruitment under monospecific plantations of pioneer trees ¿facilitation or inhibition? iForest 5(1): 465-468.

Trinder CJ, Brooker RW, Robinson D. 2013. Plant ecology's guilty little secret: Understanding the dynamics of plant competition. Funct. Ecol. 27:918-929.

Tsuda ÉT, Castellani TT. 2015. *Vriesea friburgensis* : A natural trap or a nurse plant in coastal sand dunes? Austral Ecol. 41: 273– 281

Tymen B, Réjou-Méchain M, Dalling JW, Fauset S, Feldpausch TR, Norden N, Phillips OL, Turner BL, Viers J, et al. 2016. Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. J. Ecol. 104:149-159.

Valladares F, Aranda, I, Sánchez D. 2004. La luz como factor ecológico y evolutivo para las

plantas y su interacción con el agua.

Valladares F, Laanisto L, Niinemets Ü, Zavala MA. 2016. Shedding light on shade: ecological perspectives of understorey plant life. Plant Ecol. Divers. 9:1-15.

Vargas IN, Stevenson PR. 2013. Seed limitation and establishment limitation : Effects on plant diversity in an Amazonian rainforest. Biotropica. 45: 737-746.

Vieira DLM, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. Restor. Ecol. 14:11-20.

Villagra PE, Giordano C, Avarez JA, Cavagnaro JB, Guevara A, Sartore C, Passera CB, Greco SA. 2011. Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estres hidrico en el monte central de Argentina. Ecol. Austral 21:29-42.

Wada N. 1993. Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. Oecologia 94:403-407.

Weng CY, Yang KC, Hsieh CF, Hsieh C hao, Su MH. 2017. Local neighborhood communities in the understory play a critical role by affecting regeneration niches and subsequent community assembly in a montane cloud forest. Ecol. Res. 32:821-833.

Wenzel M, Hampel H. 1998a. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco húmedo argentino. Quebracho 6:5-18.

Wenzel M, Hampel H. 1998b. Regeneración de las principales especies arbóreas del Chaco Húmedo Argentino. Quebracho 6:5-18.

Yelenik SG, Dimanno N, D'Antonio CM. 2015. Evaluating nurse plants for restoring native woody species to degraded subtropical woodlands. Ecol. Evol. 5:300-313.

Zaluar HLT, Scarano FR, Esteves FA, Lacerda LD. 2000. Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. En: Ecologia de restingas e lagoas costeiras. Rio de Janeiro, NUPEM/UFRJ. . p 3-23.

Zamith LR, Scarano FR. 2010. Restoration of a coastal swamp forest in southeast Brazil. Wetl. Ecol. Manag. 18:435-448.

Zotz G, Thomas V. 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. Ann. Bot. 83:183-192.

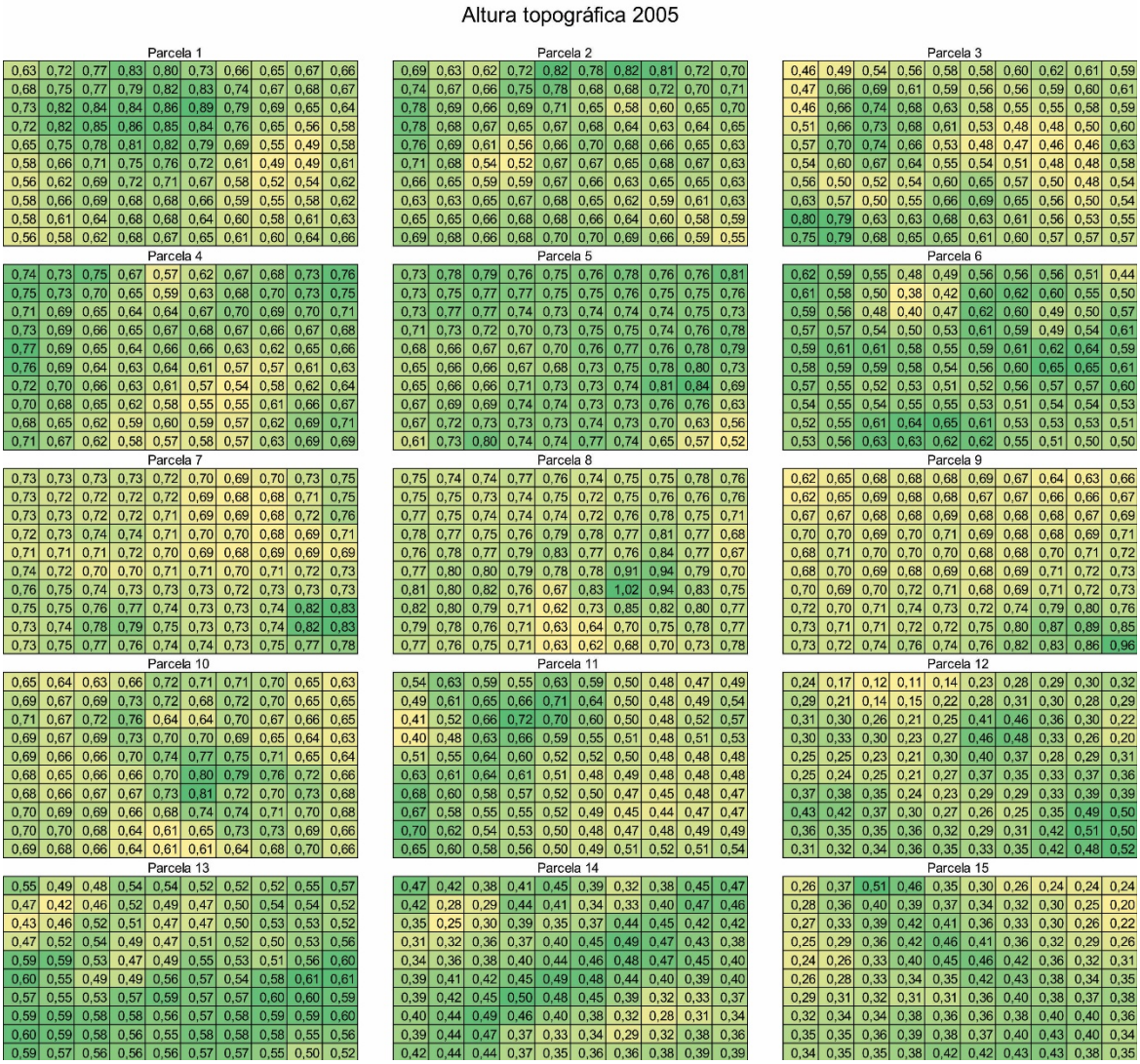
Zuloaga F, Morrone O. 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. II.



Capítulo 6 - Anexo I. Heterogeneidad de filtros ambientales

HETEROGENEIDAD DE FILTROS AMBIENTALES ESTUDIADOS EN EL SOTOBOSQUE DE UN QUEBRACHAL DE LA CUÑA BOSCOSA SANTAFESINA

En los siguientes gráficos, se puede observar la variación interna de cada variable ambiental analizada en el capítulo 4 para cada una de las 15 parcelas censadas, durante los dos años de estudio. En cada parcela, los valores de cada variable medida en las subparcelas se corresponden con una graduación de colores que va desde el amarillo para los valores más bajos al verde oscuro para los valores más altos. Las unidades para cada variable son: altura topográfica: metros; cobertura de bromeliáceas, *A. distichantha* y *B. serra:* %; canopeo: escala 1-5; área basal: cm^2; riqueza de plántulas: número de especies; y abundancia de juveniles: número de individuos.



Cobertura Bromeliáceas 2005

Parcela 1

40	30	45	25	10	10	25	15	45	40
25	45	45	20	15	10	15	50	60	50
30	45	25	15	15	21	30	25	40	30
15	25	15	30	35	30	20	40	10	15
41	25	25	15	25	45	40	15	5	25
20	30	30	20	10	25	30	1	0	21
21	15	45	50	30	5	21	10	5	45
40	40	40	21	10	5	21	5	25	30
5	15	25	16	25	20	25	25	25	15
10	18	30	15	30	20	15	25	21	25

Parcela 2

30	40	30	35	25	30	25	35	15	15
50	30	25	25	15	30	40	15	10	20
40	15	25	15	25	60	25	10	20	25
40	20	30	25	20	50	20	35	25	30
35	25	20	20	25	25	20	35	20	30
25	35	10	1	25	15	10	20	20	35
5	2	5	7	15	10	7	5	3	3
2	4	1	7	15	3	5	5	7	10
10	5	7	4	3	5	5	5	3	5
5	7	5	5	4	3	25	8	8	8

Parcela 3

10	5	15	5	5	5	5	50	10	5
5	25	60	15	1	5	10	15	10	1
1	30	30	10	10	5	15	5	10	15
5	5	20	10	10	5	20	10	7	2
35	20	40	10	5	5	5	1	0	1
10	5	20	50	10	25	1	0	5	3
1	5	5	5	10	5	1	5	10	10
5	10	5	15	5	5	10	5	15	5
35	60	10	10	10	5	5	5	7	8
10	45	10	20	40	10	5	10	1	5

Parcela 4

35	20	5	15	15	10	5	25	40	40
25	30	15	5	20	10	5	10	20	10
20	40	10	5	20	40	20	25	60	40
5	30	10	5	10	40	15	10	20	30
45	5	10	10	5	15	10	10	10	10
40	20	10	5	30	3	10	30	5	5
20	5	5	15	40	10	10	5	20	5
30	30	15	10	10	60	5	3	20	35
5	10	5	10	10	5	10	20	5	1
10	20	10	10	5	10	25	40	25	5

Parcela 5

1	65	35	5	15	10	5	10	20	10
5	10	10	5	10	10	5	20	30	15
5	30	5	5	5	10	15	5	5	5
5	5	5	10	5	25	10	15	25	30
5	10	5	5	5	10	10	10	20	10
10	10	5	5	5	5	10	5	15	10
10	10	5	5	5	5	5	15	40	5
5	5	5	10	5	10	10	10	20	5
15	10	5	5	5	20	5	5	5	15
10	5	10	15	50	5	10	5	5	1

Parcela 6

15	10	40	35	40	50	25	20	45	5
15	20	20	30	35	75	25	5	40	50
5	10	5	15	5	40	20	10	30	30
10	50	5	10	15	10	15	5	15	50
5	20	5	10	10	10	10	15	60	25
5	5	5	5	5	5	15	10	45	5
25	20	5	5	5	5	5	10	15	10
5	5	5	10	10	5	10	10	10	5
5	45	45	20	15	2	30	15	5	15
5	15	20	10	35	5	5	5	5	10

Parcela 7

10	7	7	5	7	7	5	1	10	5
15	5	45	20	5	10	7	3	7	3
15	5	10	10	8	10	5	20	5	5
45	5	5	5	3	5	15	15	3	1
15	5	5	15	5	15	5	7	5	3
10	10	5	2	5	5	15	8	10	2
5	7	3	5	10	10	10	7	7	3
8	10	5	20	8	8	5	2	7	8
15	5	5	8	5	5	5	5	25	7
5	10	15	5	8	5	7	5	10	3

Parcela 8

1	3	7	10	5	5	5	8	7	10
1	10	15	20	3	20	5	5	5	3
2	3	5	10	8	5	1	5	8	20
2	5	8	10	10	15	1	5	5	0
5	5	10	15	30	35	3	7	20	10
3	5	5	5	5	20	7	5	5	8
5	7	2	5	2	5	10	8	5	7
10	5	10	5	1	8	8	15	15	5
7	7	3	7	5	5	7	7	10	3
5	5	15	8	5	8	10	10	3	3

Parcela 9

1	3	5	1	2	3	2	3	2	2
2	5	4	3	2	3	1	3	0	3
3	3	1	20	2	3	3	5	5	2
5	5	3	3	5	2	5	3	2	5
5	7	7	7	4	1	2	2	1	1
5	20	7	10	15	2	3	4	2	5
3	5	20	45	25	20	7	10	10	7
10	8	30	8	25	10	40	20	5	10
5	5	8	10	15	8	8	5	7	10
5	3	8	5	8	8	8	5	10	7

Parcela 10

10	5	10	3	10	10	40	15	8	3
15	15	10	10	7	8	15	15	15	15
5	10	15	35	15	15	5	30	10	15
25	5	5	35	35	35	40	7	10	10
20	25	5	30	20	60	50	7	7	30
15	25	15	5	3	60	20	10	15	5
5	25	10	5	15	35	25	7	20	5
40	25	10	8	5	35	5	35	25	15
15	10	7	15	1	5	7	15	20	7
3	1	5	5	0	15	25	5	8	15

Parcela 11

10	35	20	80	30	25	10	10	3	25
15	50	30	20	10	10	30	15	3	35
35	20	25	15	30	5	10	35	20	75
15	20	20	10	7	5	5	7	10	15
30	25	25	20	15	5	30	25	5	35
25	30	35	20	20	10	10	10	15	7
30	5	7	20	10	15	30	5	5	3
10	15	30	3	20	5	3	10	15	15
25	3	7	5	35	10	5	10	10	5
50	30	20	20	10	15	7	25	5	5

Parcela 12

25	3	0	1	15	7	20	10	5	8
45	5	1	3	10	25	35	8	15	8
25	30	3	5	5	30	25	15	10	5
25	60	15	8	7	25	20	7	7	15
10	10	20	5	7	55	25	8	25	3
5	3	15	8	15	50	10	25	40	15
8	40	15	8	8	5	8	10	8	7
10	30	10	5	7	20	10	7	15	15
5	20	3	5	3	5	7	10	25	8
10	5	3	1	15	3	15	15	5	5

Parcela 13

10	20	10	3	3	15	10	15	20	5
20	35	40	10	20	3	5	5	25	10
7	15	25	20	7	10	10	15	25	10
20	25	15	15	15	35	10	20	7	5
45	35	30	5	5	5	7	20	20	7
30	25	20	10	10	7	15	40	25	15
10	1	3	5	45	15	40	25	15	15
1	15	5	10	7	15	15	25	15	10
0	1	3	20	15	25	7	30	10	7
5	5	7	20	45	20	25	20	5	10

Parcela 14

3	10	15	35	20	7	7	15	45	15
5	20	15	40	20	3	20	7	25	20
10	20	10	30	20	3	10	7	10	15
5	7	7	15	50	50	45	75	15	5
25	3	25	15	25	50	50	40	25	10
3	3	10	8	10	25	35	7	35	20
7	5	25	20	20	15	40	5	25	20
5	25	20	25	30	35	40	20	20	20
3	35	5	10	15	15	30	35	10	20
7	10	15	30	15	15	35	10	15	10

Parcela 15

10	50	50	60	30	25	10	5	0	0
45	40	35	25	20	7	5	1	0	0
10	40	50	25	40	25	10	5	1	0
7	7	10	40	25	40	1	10	3	1
7	7	10	15	10	15	15	15	5	25
20	10	7	25	7	40	25	25	7	10
20	5	5	15	10	5	7	3	10	40
15	25	7	60	55	5	20	7	20	5
15	10	5	35	80	35	50	20	8	10
35	20	35	7	40	15	30	30	25	5

Cobertura Bromeliáceas 2013

Parcela 1

30	30	10	15	35	40	35	25	35	30
20	50	15	15	10	10	20	40	30	30
25	25	35	35	5	25	15	20	25	25
15	35	25	35	30	30	35	25	15	5
35	35	25	5	20	40	30	10	5	15
15	20	40	25	15	30	25	10	1	10
3	10	30	30	40	10	10	8	15	30
20	40	20	15	10	10	5	5	15	7
5	10	40	35	15	10	25	15	15	10
10	20	50	20	15	10	15	10	15	10

Parcela 2

8	2	3	10	30	25	20	25	25	5
40	5	10	5	10	20	30	15	10	5
15	15	5	20	30	10	20	25	8	20
10	20	10	5	15	50	10	15	5	5
5	8	15	10	10	5	10	15	5	5
3	12	10	2	7	10	15	5	2	4
3	5	5	5	8	10	15	5	2	5
3	5	3	10	20	5	10	5	5	5
15	4	7	15	20	5	20	5	5	7
10	10	17	10	4	5	15	3	15	10

Parcela 3

40	10	25	10	15	15	15	15	10	35
10	10	40	15	25	20	5	35	5	10
10	20	50	5	25	15	45	25	40	35
15	15	20	10	25	25	35	35	20	10
30	45	25	15	30	20	7	5	1	15
10	5	25	40	7	15	7	0	5	15
25	35	10	20	7	15	10	5	8	7
35	20	10	40	15	20	5	5	8	10
30	30	4	15	25	15	10	7	20	3
15	20	5	20	30	25	15	5	10	10

Parcela 4

80	60	40	40	25	10	10	20	35	50
45	70	50	25	60	30	40	30	35	20
80	70	10	35	30	30	20	30	55	35
30	75	35	35	35	85	65	20	20	65
90	60	30	40	30	35	35	20	25	30
70	15	15	25	50	5	25	30	25	20
60	15	10	15	40	20	15	15	25	35
70	40	15	10	20	40	15	5	35	35
40	45	35	20	35	15	10	30	15	2
60	35	25	10	20	10	10	50	40	15

Parcela 5

3	20	40	5	10	20	25	15	20	10
5	10	10	5	5	40	15	10	30	25
15	35	10	3	5	15	15	25	7	8
15	20	20	20	10	25	35	25	45	60
6	35	35	15	5	60	35	10	20	30
10	20	15	10	8	15	35	15	20	10
10	5	15	20	35	10	30	20	40	10
10	5	5	15	10	5	25	50	50	30
45	25	15	8	10	40	15	25	5	25
5	5	15	20	60	25	40	20	20	25

Parcela 6

20	20	40	25	25	30	10	20	35	8
25	30	10	10	10	25	25	5	35	50
10	10	5	10	10	40	20	7	15	35
20	40	5	10	25	25	10	5	30	40
7	60	25	15	15	30	10	15	45	30
5	25	15	10	5	5	25	15	50	15
30	30	3	5	3	5	10	35	15	20
15	8	15	40	10	10	10	15	15	5
15	25	40	50	15	8	30	15	5	30
10	25	25	50	50	15	5	15	5	10

Parcela 7

10	25	20	15	10	10	10	15	5	2
10	10	5	10	10	15	5	20	10	5
25	10	5	15	10	15	10	5	10	5
10	5	5	10	10	20	5	5	8	5
8	10	10	5	15	15	2	5	5	5
5	15	8	5	10	10	5	7	5	2
10	10	4	15	15	15	5	8	10	20
5	20	10	10	20	15	15	5	10	3
15	15	10	35	10	8	8	10	20	25
15	7	20	15	15	15	5	10	10	5

Parcela 8

7	10	10	7	15	20	2	15	5	3
2	15	20	25	5	5	5	7	5	5
10	7	10	10	5	10	5	7	3	10
5	5	10	10	5	15	3	20	5	3
10	7	5	15	35	40	10	15	3	8
3	5	5	5	5	50	25	30	4	1
30	15	8	5	10	15	60	40	5	3
60	7	5	3	2	7	30	35	10	5
15	2	3	3	20	5	8	10	5	1
5	5	7	2	3	5	3	10	5	7

Parcela 9

5	10	5	2	1	1	1	5	5	3
3	7	1	5	2	2	5	1	1	5
3	8	15	20	8	3	2	1	5	3
8	15	10	15	4	5	3	5	4	20
3	20	20	7	5	3	3	5	5	2
5	20	20	20	15	30	20	50	20	25
15	10	35	60	40	25	20	10	50	20
25	20	30	40	20	30	40	35	40	25
35	25	20	15	15	40	40	25	50	35
40	10	15	20	15	35	30	50	30	35

Parcela 10

15	5	15	2	15	10	20	20	7	10
2	7	8	30	10	10	20	25	5	20
2	20	5	5	5	8	5	20	25	5
1	3	10	40	10	25	30	5	7	7
5	20	6	35	7	15	15	25	5	10
5	10	5	15	2	30	8	35	10	2
1	5	5	7	7	20	4	7	10	20
7	2	12	15	5	42	3	20	35	25
5	10	15	5	10	25	25	20	10	5
1	2	5	5	5	25	45	15	10	20

Parcela 11

30	50	20	10	15	15	15	30	5	20
25	20	20	60	15	10	20	10	15	20
40	10	20	25	50	7	25	25	30	40
15	5	20	20	30	7	25	15	30	30
10	40	30	20	20	20	15	15	20	5
40	20	50	40	10	10	7	20	15	10
25	10	5	20	15	10	3	7	10	10
25	15	25	7	10	7	3	3	20	15
40	40	10	15	10	10	25	35	20	15
80	20	25	15	10	25	20	15	20	25

Parcela 12

20	25	10	20	10	5	15	8	8	5
60	7	15	20	35	15	15	15	12	4
50	30	50	5	20	20	20	15	4	25
50	75	15	3	10	35	25	5	10	5
25	20	15	3	10	35	30	5	10	5
10	10	20	5	5	40	10	15	5	20
25	40	40	5	3	3	6	25	20	20
20	40	15	10	3	5	10	7	25	25
15	28	15	15	3	5	30	15	15	30
5	20	6	10	15	10	40	20	5	35

Parcela 13

15	20	10	5	15	15	30	45	30	15
20	5	5	60	35	10	25	15	35	25
15	10	15	20	30	5	5	15	15	20
25	25	25	25	25	25	5	20	40	20
30	35	25	15	10	10	25	20	20	25
15	20	40	30	6	15	25	60	30	25
15	3	5	15	25	15	35	35	20	30
10	25	20	20	15	40	45	40	25	20
3	10	15	25	40	15	35	35	10	20
15	10	6	20	35	10	35	30	25	15

Parcela 14

4	20	15	30	15	15	20	20	35	25
10	15	35	45	40	20	35	40	25	15
5	10	25	55	20	10	30	40	25	15
15	15	7	20	25	40	40	35	20	15
25	25	20	25	60	50	40	40	15	15
5	5	20	15	20	20	25	20	20	25
2	10	35	40	50	35	45	15	40	40
6	40	30	40	35	40	40	10	25	40
8	20	25	25	35	45	30	65	30	50
5	15	20	30	60	40	40	20	20	10

Parcela 15

35	50	55	40	60	30	20	5	0	0
40	50	60	40	20	40	10	5	1	0
10	60	50	70	50	30	5	15	15	1
10	10	25	50	60	40	20	5	8	3
7	10	30	25	10	25	25	25	15	20
15	15	10	40	25	45	10	10	4	15
30	10	10	15	15	10	10	5	5	35
15	25	20	70	50	5	10	10	20	5
50	25	8	35	35	15	15	35	20	8
60	35	50	10	45	20	25	25	15	15

Cobertura *Aechmea distichantha* 2005

Parcela 1

30	20	20	10	5	3	15	0	25	15
20	25	20	10	5	1	5	20	40	30
25	20	15	5	12	10	15	10	20	20
10	15	10	20	25	15	10	20	3	5
35	20	15	0	0	20	25	10	0	15
10	20	25	10	2	15	15	1	0	15
6	10	25	25	20	0	1	0	1	35
38	35	30	6	5	3	0	0	10	20
0	10	20	1	5	5	0	0	15	10
10	15	25	10	20	15	0	10	15	20

Parcela 2

0	0	0	0	12	20	15	17	0	0
0	0	0	0	0	0	20	1	0	0
20	0	0	0	0	40	0	0	0	10
20	0	0	0	1	45	5	20	0	0
5	0	0	0	0	0	5	25	0	0
0	0	0	0	5	0	5	0	0	0
0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
0	0	0	1	5	0	0	0	0	0
5	1	0	2	1	0	1	0	0	0
1	4	0	0	0	0	20	4	0	0

Parcela 3

0	2	1	0	0	0	0	10	0	0
1	20	50	3	0	0	0	0	0	0
0	25	25	6	4	0	5	0	5	10
4	3	2	4	0	0	0	3	7	1
30	10	20	7	0	0	0	0	0	1
2	2	15	15	1	0	0	0	2	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	6
3	5	0	5	0	0	3	4	0	1
30	55	7	3	7	4	4	2	0	0
5	40	8	15	25	5	3	0	0	0

Parcela 4

30	18	2	10	0	0	0	20	35	35
25	25	10	2	15	7	3	7	20	7
20	35	3	0	0	35	20	10	45	20
4	25	3	0	5	35	5	7	10	15
5	3	1	0	0	10	3	3	5	3
35	5	2	0	25	0	0	0	1	0
18	3	0	0	5	0	0	0	15	4
15	15	0	0	0	20	0	2	18	35
1	3	2	5	7	2	0	15	3	1
7	10	5	3	2	0	0	5	20	3

Parcela 5

0	65	35	2	0	5	1	0	10	10
0	8	5	0	0	0	0	5	25	10
0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
1	1	1	0	0	20	5	10	25	20
0	0	0	5	1	7	10	5	15	7
3	5	0	0	2	0	5	2	10	5
0	2	0	0	5	1	3	10	40	5
2	0	1	7	3	5	7	7	20	1
10	7	5	3	3	5	5	3	1	5
0	0	5	3	45	4	10	1	0	0

Parcela 6

0	1	25	20	15	5	0	15	15	0
5	10	0	0	0	20	5	5	35	49
1	5	0	0	1	20	5	0	20	15
7	35	0	0	0	1	1	3	10	35
0	15	3	0	0	0	1	10	60	20
0	4	3	0	0	0	5	8	25	5
20	20	0	0	0	0	0	5	10	10
4	5	1	8	3	0	5	5	8	3
4	40	45	20	5	0	25	10	0	10
3	10	20	10	30	0	0	2	0	5

Parcela 7

7	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	2	0	0	3	0	0	0	0	0
45	2	2	3	2	0	0	0	0	0
5	0	2	10	3	0	0	0	0	0
3	8	4	1	1	0	0	0	0	0
1	3	1	2	5	2	0	0	1	0
3	1	3	2	1	0	0	0	4	6
5	0	1	4	1	0	0	0	25	5
0	1	5	0	0	0	0	0	0	0

Parcela 8

1	1	1	7	0	0	0	0	2	0
0	5	8	10	0	0	0	0	0	0
1	1	0	5	0	2	0	0	0	0
0	0	0	5	5	10	0	3	1	0
0	0	0	10	30	35	3	7	0	0
0	0	0	0	5	20	6	4	0	0
0	4	0	0	1	4	10	7	3	0
6	1	0	0	0	5	8	12	10	0
5	0	0	0	0	0	3	5	7	2
0	0	0	0	0	0	4	4	1	2

Parcela 9

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
0	0	0	18	0	0	0	0	0	0
0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
0	4	3	3	1	0	0	0	0	0
0	10	1	4	13	1	1	2	0	4
0	0	15	0	24	20	3	7	8	5
8	4	25	8	20	7	35	15	4	8
2	3	4	10	12	5	5	1	4	7
5	3	7	5	5	8	4	3	10	7

Parcela 10

9	2	6	2	2	7	35	13	5	1
8	10	9	9	5	4	10	12	10	10
0	8	14	34	10	5	4	28	9	3
1	1	3	30	25	30	40	2	5	3
0	20	4	25	10	55	50	3	5	5
0	20	10	0	3	55	15	7	10	0
4	0	5	0	10	33	2	2	15	1
35	10	0	0	0	30	2	25	10	0
15	0	0	0	0	2	4	5	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	3	5

Parcela 11

5	10	5	70	5	10	0	0	1	5
10	35	15	15	8	7	15	3	3	25
35	10	15	5	25	0	0	0	15	60
0	5	10	2	1	1	3	5	3	5
5	10	10	15	0	2	10	0	0	0
0	10	30	15	0	2	0	0	0	3
10	0	0	0	0	3	0	0	0	0
3	8	0	0	0	0	0	0	0	0
15	3	0	0	5	3	0	0	0	0
50	3	5	0	0	0	0	0	0	2

Parcela 12

15	0	0	0	0	0	5	5	1	2
40	1	0	0	0	5	20	2	10	3
20	20	1	0	1	15	20	10	0	0
20	40	5	0	2	15	10	2	0	0
5	5	10	0	4	50	10	0	5	1
2	2	5	0	0	40	0	15	35	14
6	20	13	0	0	1	6	6	5	4
10	25	8	0	2	2	8	4	14	10
5	15	1	1	0	1	4	5	23	3
7	3	1	1	10	1	14	10	2	4

Parcela 13

0	5	5	0	0	12	8	12	15	0
15	25	20	8	15	3	0	1	5	7
6	13	20	20	3	6	10	2	2	4
15	20	10	10	13	20	2	15	4	0
30	20	25	3	2	1	1	10	5	4
15	5	10	0	5	7	10	35	20	7
3	1	0	0	15	10	35	20	8	10
1	15	5	5	2	15	15	15	8	5
0	0	3	5	5	5	3	0	5	3
0	0	4	10	0	0	5	0	3	10

Parcela 14

0	5	10	25	10	3	3	8	40	1
2	5	5	40	15	3	15	5	20	5
1	10	8	25	15	1	8	7	1	0
0	6	0	15	50	50	40	70	1	0
22	1	13	15	25	50	45	35	1	0
0	0	4	4	6	10	30	2	1	3
0	3	1	20	20	5	25	1	5	10
4	20	20	25	30	1	30	10	5	15
1	35	3	7	10	10	25	30	10	15
4	8	1	25	13	13	30	8	5	1

Parcela 15

4	45	50	55	20	10	5	0	0	0
35	35	35	24	20	4	0	0	0	0
1	35	45	22	35	15	0	0	0	0
0	0	7	30	15	20	0	0	0	0
6	3	7	10	5	10	8	10	0	0
10	7	4	15	0	20	5	5	0	0
5	0	0	7	5	0	0	0	0	35
13	23	5	55	50	0	10	4	5	0
13	8	0	30	75	15	45	20	3	0
25	15	15	0	35	15	20	30	20	0

Cobertura *Aechmea distichantha* 2013

Parcela 1

25	20	5	10	10	25	20	0	25	28
15	35	10	12	5	2	15	25	25	25
21	10	30	10	2	10	7	10	15	20
12	32	20	30	25	15	30	23	5	2
35	30	20	2	15	30	25	3	0	10
10	15	35	23	7	25	20	2	0	5
1	8	25	25	35	5	5	0	5	28
20	40	15	10	3	8	0	0	13	6
2	5	25	5	12	8	0	0	10	5
8	19	45	18	13	8	2	2	10	8

Parcela 2

0	0	0	5	25	22	15	20	5	0
25	0	0	0	1	3	28	10	4	0
13	0	0	0	25	5	5	2	0	15
8	0	0	0	10	48	5	10	2	0
0	0	0	0	0	2	7	13	0	0
0	0	0	0	2	4	2	0	0	0
0	0	0	0	3	2	0	0	0	0
0	0	0	3	15	2	0	0	0	0
10	1	0	10	15	0	10	0	0	0
0	2	2	5	0	1	10	1	0	0

Parcela 3

0	3	5	0	0	0	0	5	0	0
2	4	35	3	1	0	0	0	1	0
1	15	40	4	10	0	25	5	25	35
10	13	15	7	5	0	0	10	15	6
25	40	15	10	0	0	0	0	0	13
5	1	10	10	2	2	0	0	1	15
0	0	1	1	1	2	0	0	0	3
30	10	1	5	1	0	2	1	0	4
25	28	2	5	20	8	3	3	0	0
10	18	4	18	30	20	10	0	0	0

Parcela 4

70	55	30	10	0	0	0	15	30	45
40	70	30	15	30	15	20	25	25	15
79	65	7	5	5	25	10	20	50	30
25	70	5	0	20	84	60	17	17	60
87	55	5	0	15	25	20	17	20	25
65	12	3	3	42	1	0	0	10	2
55	10	0	0	20	0	0	1	20	30
70	20	0	0	0	10	5	2	30	35
30	35	30	5	20	10	2	25	9	0
55	30	15	7	15	4	1	45	37	13

Parcela 5

0	18	38	3	0	15	10	12	10	5
0	7	5	0	0	0	0	5	25	20
0	0	0	0	0	12	0	23	5	3
8	5	13	0	2	20	30	20	40	55
3	0	0	0	3	55	35	10	17	15
3	10	14	0	5	10	34	10	18	5
0	0	5	15	5	8	25	15	39	7
5	1	2	14	8	4	22	50	50	20
40	24	10	5	8	30	12	25	2	24
1	0	5	15	50	20	30	5	0	0

Parcela 6

18	15	30	20	5	25	0	15	20	0
20	20	0	0	0	20	5	4	30	45
5	5	0	0	5	25	5	0	12	33
15	20	0	0	23	15	0	0	25	35
0	50	15	0	0	15	7	10	35	20
1	20	5	0	0	0	20	5	30	11
28	25	0	2	0	0	0	20	10	18
10	5	10	35	2	0	5	8	10	2
10	20	38	48	10	5	25	10	2	25
7	20	25	45	45	12	4	10	4	7

Parcela 7

5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	2	0	0	0	0	0	0	0	0
23	4	0	8	4	0	0	0	0	0
9	2	2	8	8	0	0	0	0	0
6	1	3	3	5	0	0	0	0	0
1	13	7	5	2	1	0	0	0	0
2	4	1	0	10	3	0	0	2	16
0	3	2	0	0	0	0	0	8	0
0	0	8	25	0	0	0	0	18	15
2	1	7	3	0	0	0	0	8	1

Parcela 8

1	3	1	3	0	0	0	0	1	0
0	10	3	10	0	0	0	0	1	1
6	1	0	3	0	0	0	0	0	0
0	0	0	6	3	10	1	17	0	0
0	0	0	10	34	37	6	15	1	0
0	0	0	0	4	48	24	25	1	0
15	8	0	0	2	13	55	35	1	0
50	1	0	0	1	5	25	5	5	0
10	0	0	0	0	1	8	9	1	0
0	0	0	0	0	0	2	5	3	3

Parcela 9

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	8	15	1	0	0	0	0	0
0	2	2	13	1	0	0	0	0	0
0	5	10	2	3	0	0	0	0	0
0	10	5	18	10	15	2	20	1	5
0	0	35	60	40	20	20	5	30	18
20	15	25	40	18	25	35	10	20	22
5	25	15	15	13	35	20	15	25	25
39	8	12	10	5	35	20	40	25	30

Parcela 10

12	4	14	2	14	8	18	15	4	0
1	7	7	29	4	7	19	25	4	2
1	19	4	4	2	6	3	15	13	1
0	2	8	30	8	20	29	3	2	2
4	19	3	10	5	15	15	15	3	1
0	8	4	3	1	28	6	25	8	0
0	0	1	2	4	18	2	4	7	2
0	0	2	0	2	40	1	10	5	0
0	0	0	0	0	3	10	10	3	1
0	0	0	0	0	0	0	0	3	5

Parcela 11

20	40	0	0	5	12	0	0	1	15
20	10	5	55	10	9	10	1	3	18
0	0	15	5	45	2	5	10	20	38
0	0	15	15	10	2	10	3	10	20
0	20	20	15	0	5	5	3	0	0
10	0	25	20	0	6	2	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	10	0	0	8	5	0	0	0	0
65	0	0	0	0	0	0	0	0	5

Parcela 12

15	0	0	0	0	1	5	4	2	1
45	2	0	0	0	10	13	12	6	1
50	25	25	0	0	10	10	10	2	0
47	70	12	0	4	33	23	2	0	0
20	10	13	0	5	35	20	2	3	2
2	7	18	1	1	30	7	12	4	18
22	40	35	3	1	2	3	15	19	19
18	37	13	1	1	0	5	4	23	25
13	25	10	9	0	2	28	12	11	27
2	17	3	9	12	8	38	17	4	35

Parcela 13

0	0	8	0	5	13	15	40	25	2
0	0	2	40	30	8	10	3	15	20
13	10	13	18	27	4	5	10	8	15
15	20	22	22	22	20	2	10	20	5
29	25	20	10	5	3	5	15	10	10
13	15	30	0	3	7	22	55	20	10
5	2	1	3	2	5	33	33	5	15
3	23	10	10	2	15	40	30	15	10
0	5	7	20	20	1	5	2	5	15
0	0	3	10	10	3	15	0	10	10

Parcela 14

2	15	7	20	10	10	10	15	30	5
7	8	30	43	35	2	30	35	22	5
1	5	22	55	19	3	25	35	5	0
0	0	2	18	25	35	40	30	0	0
20	0	15	20	60	50	37	20	5	0
1	0	15	5	18	15	15	5	2	5
0	8	25	35	45	30	40	7	15	20
3	25	15	40	35	40	35	5	10	20
4	18	20	15	30	40	27	55	20	45
3	3	10	25	50	35	35	10	0	5

Parcela 15

25	45	55	40	55	15	10	0	0	0
35	45	60	35	15	35	3	0	0	0
8	55	50	70	45	20	0	0	0	0
2	2	20	40	50	30	1	0	0	0
2	8	25	20	8	10	10	15	0	0
12	12	4	20	5	43	4	2	1	0
27	2	2	7	8	4	0	0	0	30
13	17	12	69	49	1	5	5	15	1
40	20	5	30	32	14	14	25	15	0
58	33	45	4	40	18	23	23	10	3

Cobertura *Bromelia serra* 2005

Parcela 1

10	10	25	15	5	7	10	15	20	25
5	20	25	10	10	9	10	40	20	20
5	25	10	10	3	11	15	15	20	10
5	10	5	10	10	15	10	20	7	10
16	5	10	15	25	25	15	5	5	10
10	10	5	10	8	10	15	0	0	5
15	5	20	25	10	5	20	10	4	10
2	5	10	15	5	2	21	5	15	10
5	5	5	15	20	15	25	25	10	5
0	3	5	5	10	5	15	15	6	5

Parcela 2

30	40	30	35	12	10	10	17	15	15
50	30	25	25	15	30	20	15	10	20
20	15	25	15	25	20	25	10	20	15
20	20	30	25	19	5	15	15	25	30
30	25	20	20	25	25	15	10	20	30
25	35	10	1	20	15	5	20	20	35
5	2	5	7	13	10	7	5	3	3
2	4	1	6	10	3	5	5	7	10
5	4	7	2	2	5	4	5	3	5
4	3	5	5	4	3	5	4	8	8

Parcela 3

10	3	15	5	5	5	5	40	10	5
4	5	10	12	1	5	10	15	10	1
1	5	5	4	6	5	10	5	5	5
1	2	18	6	10	5	20	7	0	1
5	10	20	3	5	5	5	1	0	0
8	3	5	35	9	25	1	0	3	3
1	5	5	5	10	4	1	5	10	4
2	5	5	10	5	5	7	1	15	4
5	5	3	7	3	1	1	3	7	8
5	5	2	5	15	5	2	10	1	5

Parcela 4

5	2	3	5	5	10	5	5	5	5
1	5	5	3	5	3	2	3	5	3
1	5	7	5	20	5	1	15	15	20
1	5	7	5	5	5	10	3	10	15
40	2	10	10	5	5	7	7	5	7
5	15	8	5	5	3	10	30	4	5
2	2	5	5	35	10	10	5	5	1
15	15	15	10	10	40	5	1	2	0
4	7	3	5	3	3	10	5	1	0
3	10	5	7	3	10	25	35	5	2

Parcela 5

1	1	1	3	15	5	4	10	10	2
5	2	5	5	10	10	5	15	5	5
0	30	5	5	5	5	5	5	4	5
5	5	4	10	5	5	5	5	1	10
5	10	5	0	5	3	1	5	5	3
7	5	5	5	3	5	5	3	5	10
10	8	5	5	1	4	2	5	1	0
3	5	4	3	2	5	3	3	0	5
5	3	0	2	2	15	1	2	4	10
10	5	5	12	5	1	0	5	5	1

Parcela 6

15	10	15	15	25	45	25	5	30	5
10	10	20	30	35	55	20	1	5	1
4	5	5	15	5	20	15	10	10	15
3	15	5	10	15	10	15	2	5	15
5	5	2	10	10	10	10	5	1	5
5	1	2	5	5	5	10	2	20	1
5	1	5	5	5	5	5	5	5	1
1	1	5	2	7	5	5	5	2	2
1	5	1	0	10	2	5	5	5	5
2	5	0	1	5	5	5	3	5	5

Parcela 7

3	7	7	5	7	7	5	1	10	5
5	5	45	20	5	10	7	3	7	3
5	3	10	10	5	10	5	20	5	5
1	3	3	2	1	5	15	15	3	1
10	5	3	5	2	15	5	7	5	3
7	2	1	1	4	5	15	8	10	2
4	4	2	3	5	8	10	7	6	3
5	9	2	18	8	8	5	2	3	2
10	5	5	4	4	5	5	5	1	2
5	9	10	5	8	5	7	5	10	3

Parcela 8

1	2	7	3	5	5	5	8	5	10
1	5	7	10	3	20	5	5	5	3
1	2	5	5	8	3	1	5	8	20
2	5	8	7	5	5	1	2	5	0
5	5	10	5	0	1	0	2	20	10
3	5	5	5	1	0	1	1	5	8
5	3	2	5	1	1	0	1	2	7
4	4	10	5	1	3	0	3	5	5
2	7	3	7	5	5	4	2	3	1
5	5	15	8	5	8	10	6	2	1

Parcela 9

1	3	5	1	2	3	2	3	2	2
2	5	4	1	2	3	1	3	0	3
3	3	1	2	2	3	3	5	5	2
5	4	2	2	5	2	5	3	2	5
5	3	4	4	3	1	2	2	1	1
5	10	7	7	2	2	3	2	2	1
3	5	5	45	1	1	4	3	2	2
2	4	5	1	5	3	5	5	1	2
3	2	4	1	3	3	3	4	3	3
1	1	1	0	3	1	4	2	0	0

Parcela 10

1	3	4	1	8	3	5	2	3	2
7	5	1	1	2	4	5	3	5	5
5	2	1	1	5	10	1	2	1	12
25	4	2	5	10	5	0	5	5	7
20	5	1	5	10	5	1	4	2	25
15	5	5	5	2	5	5	3	5	5
1	25	5	5	5	2	23	5	5	4
5	15	10	8	5	5	3	10	15	15
0	10	7	15	1	3	3	10	20	7
3	1	5	5	0	15	25	5	5	10

Parcela 11

5	25	15	10	25	15	10	10	3	20
5	15	15	5	2	3	15	12	1	5
1	10	10	10	5	5	10	35	5	15
15	15	10	8	7	5	4	2	7	10
25	15	15	5	15	3	20	25	5	35
25	20	5	5	20	8	10	10	15	4
20	5	7	20	10	12	30	5	5	3
7	7	30	3	20	5	3	10	15	15
10	1	7	5	30	7	5	10	10	5
1	27	15	20	10	15	7	25	5	3

Parcela 12

10	3	0	1	15	7	15	5	4	6
5	4	1	3	10	20	15	6	5	5
5	10	2	5	4	15	5	5	10	5
5	20	10	8	5	10	10	5	7	15
5	5	10	5	3	5	15	8	20	2
3	1	10	8	15	10	10	10	5	1
2	20	2	8	8	4	2	4	3	3
0	5	2	5	5	18	2	3	1	5
0	5	2	4	3	4	3	5	2	5
3	2	2	0	5	2	1	5	3	1

Parcela 13

10	15	5	3	3	3	2	3	5	5
5	10	20	2	5	1	5	5	20	3
1	2	5	1	4	4	1	13	23	6
5	5	5	5	2	15	8	5	3	5
15	15	5	2	3	5	7	10	15	3
20	20	10	10	5	0	5	5	5	8
7	1	3	5	30	5	5	5	7	5
0	0	1	5	5	0	0	10	7	5
0	1	0	15	10	20	4	30	5	4
5	5	3	10	45	20	20	20	2	0

Parcela 14

3	5	5	10	10	4	4	7	5	15
3	15	10	1	5	1	5	2	5	15
10	10	2	5	5	2	2	1	9	15
5	1	7	1	0	1	5	5	15	5
3	3	12	1	0	0	5	5	25	10
3	3	6	4	4	15	5	5	35	17
7	2	25	5	2	10	15	4	20	10
1	5	1	1	1	35	10	10	15	5
2	0	2	3	5	5	5	5	5	5
3	2	15	5	2	2	5	2	10	10

Parcela 15

6	5	0	5	10	15	5	5	0	0
10	5	1	1	0	3	5	1	0	0
10	5	5	3	5	10	10	5	1	0
7	7	3	10	10	20	1	10	3	1
1	4	3	5	5	5	7	5	5	25
10	3	3	10	7	20	20	20	7	10
15	5	5	8	5	5	7	3	10	5
2	2	2	5	5	5	10	3	15	5
2	2	5	5	5	20	5	0	5	10
10	5	20	7	5	0	10	0	5	5

Cobertura *Bromelia serra* 2013

Parcela 1

5	10	5	5	25	15	15	25	10	2
5	15	5	3	5	8	5	15	5	5
4	15	5	25	3	15	8	10	10	5
3	3	5	5	5	15	5	2	10	3
0	5	5	3	5	10	5	7	5	5
5	5	5	2	8	5	5	8	1	5
2	2	5	5	5	5	5	8	10	2
0	0	5	5	7	2	5	5	2	1
3	5	15	30	3	2	25	15	5	5
2	1	5	2	2	2	13	8	5	2

Parcela 2

8	2	3	5	5	3	5	5	20	5
15	5	10	5	9	17	2	5	6	5
2	15	5	20	5	5	15	23	8	5
2	20	10	5	5	2	5	5	3	5
5	8	15	10	10	3	3	2	5	5
3	12	10	2	5	6	13	5	2	4
3	5	5	5	5	8	15	5	2	5
3	5	3	7	5	3	10	5	5	5
5	3	7	5	5	5	10	5	5	7
10	8	15	5	4	4	5	2	15	10

Parcela 3

40	7	20	10	15	15	15	10	10	35
8	6	5	12	24	20	5	35	4	10
9	5	10	1	15	15	20	20	15	0
5	2	5	3	20	25	35	25	5	4
5	5	10	5	30	20	7	5	1	2
5	4	15	30	5	13	7	0	4	0
25	35	9	19	6	13	10	5	8	4
5	10	9	35	14	20	3	4	8	6
5	2	2	10	5	7	7	4	20	3
5	2	1	2	0	5	5	5	10	10

Parcela 4

10	5	10	30	25	10	10	5	5	5
5	0	20	10	30	15	20	5	10	5
1	5	3	30	25	5	10	10	5	5
5	5	30	35	15	1	5	3	3	5
3	5	25	40	15	10	15	3	5	5
5	3	12	22	8	4	25	30	15	18
5	5	10	15	20	20	15	14	5	5
0	20	15	10	20	30	10	3	5	0
10	10	5	15	15	5	8	5	6	2
5	5	10	3	5	6	9	5	3	2

Parcela 5

3	2	2	2	10	5	15	3	10	5
5	3	5	5	5	40	15	5	5	5
15	35	10	3	5	3	15	2	2	5
7	15	7	20	8	5	5	5	5	5
3	35	35	15	2	5	0	0	3	15
7	10	1	10	3	5	1	5	2	5
10	5	10	5	30	2	5	5	1	3
5	4	3	1	2	1	3	0	0	10
5	1	5	3	2	10	3	0	3	1
4	5	10	5	10	5	10	15	20	25

Parcela 6

2	5	10	5	20	5	10	5	15	8
5	10	10	10	10	5	20	1	5	5
5	5	5	10	5	15	15	7	3	2
5	20	5	10	2	10	10	5	5	5
7	10	10	15	15	15	3	5	10	10
4	5	10	10	5	5	5	10	20	4
2	5	3	3	3	5	10	15	5	2
5	3	5	5	8	10	5	7	5	3
5	5	2	2	5	3	5	5	3	5
3	5	0	5	5	3	1	5	1	3

Parcela 7

5	25	20	15	10	10	10	15	5	2
3	8	5	10	10	15	5	20	10	5
2	6	5	7	6	15	10	5	10	5
1	3	3	2	2	20	5	5	8	5
2	9	7	2	10	15	2	5	5	5
4	2	1	0	8	9	5	7	5	2
8	6	3	15	5	12	5	8	8	4
5	17	8	10	20	15	15	5	2	3
15	15	2	10	10	8	8	10	2	10
13	6	13	12	15	15	5	10	2	4

Parcela 8

6	7	9	4	15	20	2	15	4	3
2	5	17	15	5	5	5	7	4	4
4	6	10	7	5	10	5	7	3	10
5	5	10	4	2	5	2	3	5	3
10	7	5	5	1	3	4	0	2	8
3	5	5	5	1	2	1	5	3	1
15	7	8	5	8	2	5	5	4	3
10	6	5	3	1	2	5	30	5	5
5	2	3	3	20	4	0	1	4	1
5	5	7	2	3	5	1	5	2	4

Parcela 9

5	10	5	2	1	1	1	5	5	3
3	7	1	4	2	2	5	1	1	5
3	8	7	5	7	3	2	1	5	3
8	13	8	2	3	5	3	5	4	20
3	15	10	5	2	3	3	5	5	2
5	10	15	2	5	15	18	30	19	20
15	10	0	0	0	5	0	5	20	2
5	5	5	0	2	5	5	25	20	3
30	0	5	0	2	5	20	10	25	10
1	2	3	10	10	0	10	10	5	5

Parcela 10

3	1	1	0	1	2	2	5	3	10
1	0	1	1	6	3	1	0	1	18
1	1	1	1	3	2	2	5	12	4
1	1	2	10	2	5	1	2	5	5
1	1	3	25	2	0	0	10	2	9
5	2	1	12	1	2	2	10	2	2
1	5	4	5	3	2	2	3	3	18
7	2	10	15	3	2	2	10	30	25
5	10	15	5	10	22	15	10	7	4
1	2	5	5	5	25	45	15	7	15

Parcela 11

10	10	20	10	10	3	15	30	4	5
5	10	15	5	5	1	10	9	12	2
40	10	5	20	5	5	20	15	10	2
15	5	5	5	20	5	15	12	20	10
10	20	10	5	20	15	10	12	20	5
30	20	25	20	10	4	5	20	15	10
15	10	5	20	15	10	3	7	10	10
25	15	25	7	10	7	3	3	20	15
30	30	10	15	2	5	25	35	20	15
15	20	25	15	10	25	20	15	20	20

Parcela 12

5	25	10	20	10	4	10	4	6	4
15	5	15	20	35	5	2	3	6	3
0	5	25	5	20	10	10	5	2	25
3	5	3	3	6	2	2	3	10	5
5	10	2	3	5	0	10	3	7	3
8	3	2	4	4	10	3	3	1	2
3	0	5	2	2	1	3	10	1	1
2	3	2	9	2	5	5	3	2	0
2	3	5	6	3	3	2	3	4	3
3	3	3	1	3	2	2	3	1	0

Parcela 13

15	20	2	5	10	2	15	5	5	13
20	5	3	20	5	2	15	12	20	5
2	0	2	2	3	1	0	5	7	5
10	5	3	3	3	5	3	10	20	15
1	10	5	5	5	7	20	5	10	15
2	5	10	30	3	8	3	5	10	15
10	1	4	12	23	10	2	2	15	15
7	2	10	10	8	25	5	10	10	10
3	5	8	5	20	14	30	33	5	5
15	10	3	10	25	7	20	30	15	5

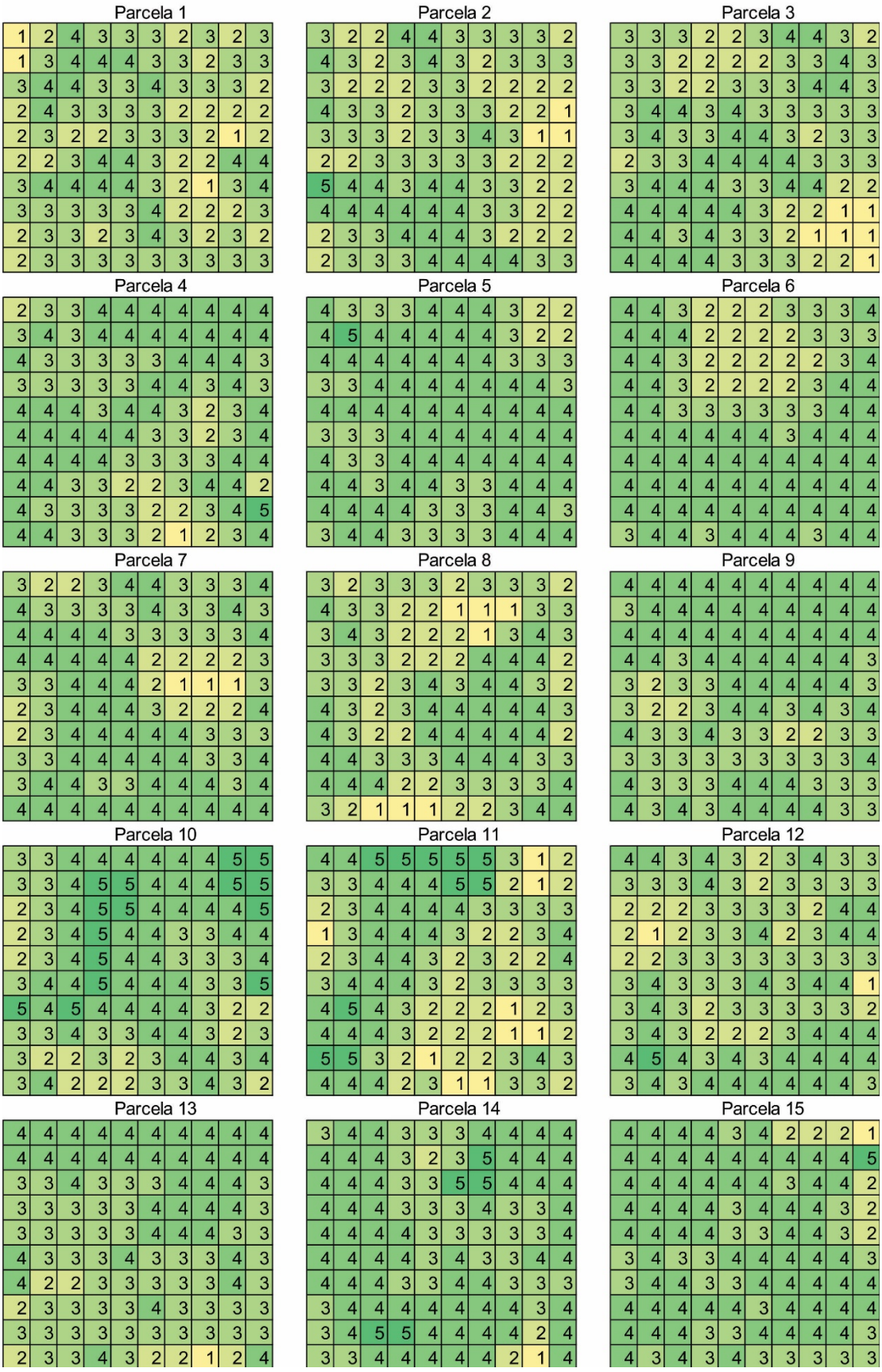
Parcela 14

2	5	8	10	5	5	10	5	5	20
3	7	5	2	5	18	5	5	3	10
4	5	3	0	1	7	5	5	20	15
15	15	5	2	0	5	0	5	20	15
5	25	5	5	0	0	3	20	0	15
4	5	5	10	2	5	10	15	18	20
2	2	10	5	5	5	5	8	25	20
3	15	15	0	0	0	5	5	15	20
4	2	5	10	5	5	3	10	10	5
2	12	10	5	10	5	5	10	20	5

Parcela 15

10	5	0	0	5	15	10	5	0	0
5	5	0	5	5	5	7	5	1	0
2	5	0	0	5	10	5	15	15	1
8	8	5	10	10	10	19	5	8	3
5	2	5	5	2	15	15	10	15	20
3	3	6	20	20	2	6	8	3	15
3	8	8	8	7	6	10	5	5	5
2	8	8	1	1	4	5	5	5	4
10	5	3	5	3	1	1	10	5	8
2	2	5	6	5	2	2	2	5	12

Canopeo 2005



Canopeo 2013

Parcela 1

4	4	4	4	4	4	3	3	3	3
4	3	3	4	3	2	3	3	3	2
4	3	3	3	4	4	3	3	3	2
4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
3	4	3	3	3	3	3	3	3	3
4	4	4	4	3	3	3	2	3	4
4	4	3	4	3	2	2	2	3	3
4	4	3	3	4	4	3	2	2	3
3	3	4	3	3	4	3	3	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3

Parcela 2

4	5	4	2	3	4	5	4	4	3
3	4	3	2	3	3	3	3	3	3
3	2	2	3	4	3	3	3	3	3
5	3	2	3	3	4	3	3	3	3
4	4	3	3	3	3	3	3	3	2
3	3	3	4	4	3	3	3	3	2
3	4	3	3	3	3	3	3	3	2
5	5	4	3	3	4	5	5	3	3
4	4	4	3	4	4	5	4	4	3
3	4	4	4	3	3	4	5	4	3

Parcela 3

2	2	2	2	3	3	4	4	4	3
3	3	2	2	3	3	3	4	4	4
4	4	4	2	3	3	3	3	4	4
4	3	3	2	3	3	2	2	3	2
3	3	3	3	3	4	4	2	2	2
3	3	2	3	3	4	2	1	1	1
3	3	3	1	5	4	3	1	1	2
1	2	3	4	4	4	4	3	3	3
2	2	2	3	3	2	2	2	4	3
3	3	3	3	3	3	3	3	4	4

Parcela 4

3	3	3	3	4	4	3	3	4	4
4	3	3	3	4	4	4	3	4	3
4	4	3	3	3	4	4	3	3	3
3	3	3	3	4	4	4	3	4	4
3	3	3	3	4	4	3	3	3	4
3	3	3	3	4	3	3	3	3	3
3	3	3	4	3	3	3	3	3	3
3	4	3	4	3	3	3	4	4	3
3	3	3	3	3	3	2	3	4	5
3	3	3	3	3	2	2	3	4	3

Parcela 5

4	4	4	4	3	4	4	3	2	2
3	4	4	4	3	4	4	3	3	3
4	4	4	4	3	3	3	3	3	3
3	3	4	3	3	4	3	3	3	2
3	4	4	2	2	2	2	1	1	2
3	2	3	2	2	2	1	1	1	1
3	3	2	3	3	3	2	2	1	2
3	3	3	3	3	3	2	2	2	2
4	4	4	3	3	2	3	4	4	3
4	4	4	3	2	3	4	4	4	3

Parcela 6

1	2	2	2	1	1	2	2	3	4
1	1	2	2	1	1	3	3	3	3
2	2	3	2	1	1	3	3	3	3
3	2	3	3	3	2	2	2	2	3
3	3	3	3	3	3	2	2	2	2
2	3	2	3	3	3	2	2	2	2
3	2	2	3	4	3	2	2	3	2
3	2	2	3	4	2	2	2	2	2
3	2	2	3	2	2	2	3	3	3
3	3	3	3	2	3	3	3	3	3

Parcela 7

4	3	3	3	3	3	2	2	2	3
4	4	4	4	4	3	2	2	2	3
4	4	4	4	3	3	3	3	2	3
4	4	4	4	3	3	3	3	2	3
3	4	4	3	3	2	1	1	3	3
3	4	3	2	2	2	2	2	3	3
4	3	3	3	3	2	3	2	2	3
3	3	3	2	2	2	3	2	2	3
3	3	3	3	2	3	3	3	3	3
3	3	3	3	3	2	3	3	3	1

Parcela 8

4	3	3	3	3	2	2	3	4	4
4	3	3	3	2	1	1	3	3	4
4	4	2	2	2	2	1	3	4	3
4	4	2	2	3	3	4	3	3	3
4	3	2	2	3	4	3	3	2	2
4	3	2	2	4	4	3	3	2	2
4	4	3	2	3	2	3	3	2	2
4	4	3	2	2	3	3	3	2	3
4	4	3	3	1	1	3	3	3	3
4	3	2	1	1	1	2	2	3	3

Parcela 9

3	3	4	4	4	4	4	4	4	4
3	3	4	4	4	4	4	4	4	4
3	3	3	3	3	4	4	4	4	4
4	3	3	3	3	3	4	4	4	4
4	3	3	3	3	4	4	3	3	3
4	3	3	3	3	3	3	4	4	4
4	3	3	3	3	4	3	4	4	3
4	3	3	3	2	3	3	3	3	3
4	3	3	4	3	4	4	3	3	4
4	4	4	3	4	4	4	4	2	3

Parcela 10

3	3	3	3	3	3	2	3	3	3
3	3	3	3	2	3	3	3	3	3
3	3	3	3	3	2	3	3	2	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
5	3	3	3	3	3	3	3	4	4
4	3	3	3	3	3	3	4	4	3
4	4	3	3	3	4	4	4	3	3
4	4	4	2	3	4	4	3	3	2

Parcela 11

2	3	5	5	5	5	5	3	2	3
2	2	4	4	4	5	5	3	2	3
2	1	3	5	4	4	4	3	3	3
1	2	2	4	3	3	2	2	3	3
2	3	3	3	2	2	3	2	1	3
3	3	4	4	3	2	3	3	3	3
4	3	4	4	3	3	3	5	2	3
4	4	4	4	5	3	2	1	1	2
5	5	4	3	2	3	3	3	2	2
4	4	4	3	3	3	3	3	3	2

Parcela 12

4	3	3	5	5	4	3	2	1	1
3	3	3	4	4	3	3	3	2	1
3	3	3	3	3	4	3	3	3	3
3	3	3	3	3	4	4	3	3	3
3	3	4	4	3	4	4	3	3	4
3	3	3	3	3	4	3	3	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
3	4	4	3	3	3	3	2	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
2	2	3	3	3	4	3	3	3	3

Parcela 13

4	5	5	3	3	3	3	4	4	3
5	5	5	3	3	4	4	4	4	3
3	5	3	2	3	3	4	4	3	3
3	3	2	2	3	3	3	3	3	3
4	3	2	2	2	4	4	3	3	3
4	3	3	2	3	3	3	3	3	2
5	5	3	3	3	3	3	3	3	3
3	3	3	3	3	4	3	3	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
3	3	3	4	2	2	3	2	3	4

Parcela 14

2	2	2	2	2	3	3	3	3	3
3	3	3	3	2	2	2	3	3	3
3	3	3	3	2	2	3	3	3	3
3	3	3	2	3	3	3	3	3	3
2	3	3	4	3	3	3	3	2	2
3	3	2	3	3	2	3	3	3	3
3	3	3	3	4	3	3	3	3	3
3	4	4	4	4	3	3	3	3	4
3	4	4	3	4	4	4	3	3	4
3	3	4	3	3	4	4	4	4	4

Parcela 15

4	4	4	4	4	4	3	2	2	1
4	4	4	4	5	4	4	4	4	4
4	4	4	4	4	3	3	4	4	2
4	4	4	4	4	4	4	4	3	2
4	4	4	4	4	3	4	4	3	2
4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
4	4	3	3	3	3	3	3	3	4
4	4	3	3	3	2	3	2	3	3
3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
2	2	3	3	3	3	3	3	3	3

Área basal 2005

Parcela 1

1384	9	19	26	8	0	0	0	0	67
2827	0	0	75	25	0	6	0	186	226
140	0	4	1630	3	12	95	12	36	0
1	218	120	0	10	0	0	191	0	58
23	0	0	0	2	0	1185	0	0	46
103	147	26	95	92	14	0	0	0	36
23	103	10	236	0	0	0	0	0	54
108	597	436	70	10	29	0	0	15	852
20	1259	0	107	19	300	88	0	6	0
0	0	0	0	202	0	0	0	369	62

Parcela 2

0	19,3	0	467	13,5	25	1197	5,09	25,8	77,5
0	562	564	15,6	562	26,8	0	0	420	14,4
45	26,9	13,9	43,1	198	16,9	0	0	42,1	0
16,1	113	6,45	0	497	210	164	79,1	0	5,89
66,9	38,6	234	0	32,9	1539	67,9	398	0	2,86
63,9	0	71,2	136	36,7	0	415	64,1	9,95	0
0	234	222	176	149	9,63	0	28,7	401	0
65,3	51,1	220	764	0	19,6	3,9	0	0	0
0	58	0	53,9	189	493	101	1,99	0	0
0	42,3	0	1,99	313	4,13	8,04	0	0	0

Parcela 3

0	0	199	5,09	35,1	252	235	215	28,3	1,99
0	548	83,9	81,5	3,9	5,09	0	0	52	0
73,9	49,7	0	82,2	15,5	8,99	0	0	1186	19,4
118	0	13,5	176	81,5	1030	13,5	0	0	4,14
0	220	0	594	3,9	0	0	0	0	2037
488	96,2	0	0	0	206	68,9	0	0	0
181	17,9	78,4	0	484	0	38,7	47,4	0	0
0	1052	25,8	13,8	0	55,8	161	336	0	29,8
215	17,9	0	497	42,1	33,7	336	1,27	3,9	0
268	0	0	361	38,3	168	0	0	46,2	5,25

Parcela 4

0	86,7	16,8	0	1,27	236	549	0	0	0
35,8	0	0	240	196	405	0	362	0	0
12,9	528	9,23	0	51	15,4	529	0	127	0
0	81,5	0	0	129	0	58	333	13,5	1590
0	127	83,5	0	0	8,44	0	0	193	103
30,7	0	0	4,13	0	13,1	3,9	0	38,3	10,4
176	37,9	20,8	495	36,4	13,8	102	337	79,3	5,09
0	0	40,8	14,1	0	0	5,89	28,3	246	1800
510	13,5	6,45	131	5,09	1,27	0	1,27	241	0
9,63	23,6	0	1304	41,9	78,1	0	3,26	13,1	0

Parcela 5

9,63	5,09	0	45,7	7,08	46,4	2,86	293	0	0
157	47,8	1,99	364	4,85	326	30,7	9,63	6,45	0
11,5	86,6	1230	0	13,5	0	1,99	466	123	107
35,2	75,2	193	0	0	123	844	17,9	0	20,4
27,1	0	2,86	0	0	320	17,9	6,45	0	1,27
0	413	0	0	7,96	42,4	66,9	244	11,5	14,7
0	0	0	115	0	0	0	7,96	384	1726
215	0	326	237	1286	3,9	7,96	35,1	6,45	0
986	693	0	23	411	2,86	42,8	47,4	0	0
0	0	257	0	87,9	10,3	218	92	0	0

Parcela 6

3,9	376	716	0	12,9	427	2,86	98,5	66,9	35,1
0	255	81,5	0	0	0	0	0	0	2042
0	0	326	0	31,8	749	0	0	0	0
0	0	81,5	2,86	0	0	0	1,99	246	0
0	9,63	66,2	265	86,7	121	0	0	381	0
250	199	161	0	0	0	103	442	0	215
134	0	103	0	0	0	0	0	0	0
242	201	0	0	0	0	0	0	687	0
0	76,5	31,8	250	6,76	0	148	0	1,99	0
0	0	70,8	1627	0	0	102	0	0	29,7

Parcela 7

0	0	43,6	0	1,44	62,4	143	388	0	31,8
297	9,63	1,27	812	670	11,5	0	0	268	6,45
243	0	0	0	0	0	0	1304	302	712
368	0	0	0	0	29,4	110	19,9	0	152
0	0	740	0	0	0	0	6,45	0	0
1,27	0	0	109	0	0	31,8	0	0	124
0	215	147	0	0	0	0	154	0	86,8
191	1,27	234	0	0	0	176	199	127	32,2
336	176	1212	168	97,5	0	8,99	6,45	1894	0
0	170	25,8	0	0	259	0	0	49,7	0

Parcela 8

5,09	0	0	968	0	288	45	0	62,4	39,6
114	15,6	0	0	0	0	0	0	0	135
62,5	15,6	11,9	509	0	0	0	0	0	0
129	2037	0	45,8	5,09	53,8	84,2	127	0	0
0	690	0	115	2158	224	201	62,4	2,31	9,63
0	19,9	0	3,9	200	0	0	0	0	0
161	0	0	0	0	115	0	2219	322	0
0	0	172	49,7	0	81,5	785	0	0	0
24,9	0	147	326	0	0	31,8	0	53,8	0
0	0	0	140	0	0	0	0	198	2,86

Parcela 9

0	0	0	0	0	15,6	23	0	0	0
217	17,9	318	179	292	0	0	25,8	0	0
0	0	54,8	20,4	333	0	118	117	0	373
0	115	0	38,5	53,8	138	0	0	128	209
2,39	207	9,63	864	15,6	0	58	268	0	0
108	0	0	25,8	18,2	0	0	157	0	67,2
0	5,09	0	1034	0,32	1043	0	7,95	0	0
689	7,96	0	109	0	0	0	0	44,5	38,5
15,6	1,27	0	0	0	0	0	1,99	0	86,7
719	54,9	122	290	15,4	0	0	4,85	774	0,32

Parcela 10

132	92	0	0	233	1,27	617	121	121	38,3
1,99	2,86	252	81,6	0	0,72	0	294	109	28,7
0	307	143	0	15,6	514	0	442	186	0
66,9	125	28,7	0	5,81	6,13	177	21,6	3,9	254
134	98	0	0	0	62,4	5,09	0	74,9	0
0	0	194	255	62,5	197	142	151	25,8	40,3
0	23	102	125	111	179	38,5	7,72	73,4	5,09
0	252	87,4	51,3	6,45	378	1,99	0	0	0
1,27	0	0	0	0	86,7	140	0	86,7	165
202	0	1,99	0	0	0	109	1288	71,6	0

Parcela 11

7,96	231	0	0	0	0	0	0	0	137
696	642	23,3	0	112	26,9	0	3,9	0	0
0	0	17	31,8	573	116	0	0	0	1937
0	373	6,45	109	0	664	0	0,72	0	0
35,1	0	0	1,99	0	0	0	0	0	0
0	199	0	0	3,9	2,86	1059	1,99	0	0
50,1	147	127	7,96	9,94	8,99	0	1,99	13,1	145
54,8	13,5	0	574	184	557	0	0	11,9	0
0	13,5	11,5	401	575	0	0	0	13,5	6,76
85,6	286	424	0	0	0	32,2	0	2,86	0

Parcela 12

0	0	0	0	0	0	0	0	0	52,5
161	180	0	0	0	1,99	638	77,1	0	3,26
3,9	1863	5,57	43,7	41,1	0	212	466	0	50,3
0	24,4	416	7,96	0	17,9	0	0	121	0
137	0	109	0	25,9	50,1	0	247	0	358
2,71	0	46,2	0	0	228	17,6	0	0	0
1,99	15,6	6,45	63,2	357	220	443	27,8	0	50,7
17,9	286	187	0	0	0	17,9	31,8	122	59,5
0	9,62	36,1	7,08	0	88,2	86,7	80,5	0	18,5
22	14,5	52,8	0	477	3,9	435	0	0	0

Parcela 13

0	0	0	45	535	6,44	7,96	1844	8,99	282
141	9,31	0	12,2	0	28,7	9,23	27,8	200	0
68,2	5,09	997	0	0	38,5	20,7	602	116	0
114	23	0	0	0	0	0	746	158	0
0	920	0	101	4,85	13,5	58,9	0	0	0
124	3,9	25,2	11,5	0	0	6,45	165	1400	2,86
0	46,2	595	41,5	0	489	181	0	332	38,5
0	4,85	0	65,3	59,4	371	110	0	1,27	7,96
9,23	165	142	0	7,08	100	0	7,96	74,3	547
0	8,99	1146	131	0	3,9	61,6	0	5,09	1082

Parcela 14

166	49,7	1155	214	62,4	66,9	25,8	1565	19,9	7,96
0	11,5	321	0	0	0	127	44,6	0	0
58	19,4	86,7	49,7	0	0	98,2	0	55,8	17,9
0	38,6	1134	3,9	4,22	0	11,5	0	10,4	8,51
0	170	27,9	10,9	4,62	0	674	0	0	0
46,6	140	0	49,7	3,9	0	0	0	0	25,8
17,9	0	0	0	0	98,1	45,8	10,9	0	1,27
0	38,5	0	232	143	7,48	11,5	336	3,9	0
370	0	0	78,5	32,5	0	0	329	0	11,5
24,4	156	87,6	0	96,9	261	637	0	241	0

Parcela 15

368	51,9	19,2	13,5	0	0	41	62,4	0	0
118	0	568	1,27	1399	0	0	270	0	0
5,89	0	0	218	0	0	11,9	141	3,9	0
15,1	13,5	0	142	0	83,8	14,7	7,96	0	103
5,09	0	130	9,63	865	1134	286	164	0	0
48,8	257	0	3,9	54,4	0	0	0	0	52,9
97	277	0	0	0	0	0	0	0	0
320	70,8	31,8	35,1	16,2	0	0	889	87,1	687
2,86	3,9	5,72	277	248	0	0	180	0	224
20,7	1395	41,8	17,9	170	0	7,72	156	0	0

Área basal 2013

Parcela 1

1007	0	13	58	17	0	0	0	0	0
22	0	0	238	7	0	40	0	237	386
172	0	5	1605	11	2	134	93	28	0
1	970	616	0	12	0	0	0	0	76
442	0	0	0	4	0	2582	0	0	81
250	0	32	105	117	12	0	0	0	105
241	124	0	953	0	0	0	0	0	0
145	442	502	125	11	56	2	0	168	1065
33	1535	0	267	396	403	222	0	0	0
0	0	0	0	186	0	0	0	1324	58

Parcela 2

0	16	0	60	46	0	3125	3	0	29
0	0	45	20	0	84	0	0	680	10
125	39	0	61	626	72	0	0	62	0
4	1248	0	0	535	448	110	179	0	42
0	44	23	0	33	1538	378	423	0	17
161	0	557	23	78	0	25	648	32	0
0	149	193	0	530	11	0	5	430	0
0	13	1061	836	0	189	0	0	0	0
0	284	0	43	204	561	38	0	0	0
0	279	0	0	0	6	60	0	0	0

Parcela 3

0	0	0	10	0	39	548	6	46	2
0	286	351	0	13	3	0	0	147	0
0	0	0	3	9	46	0	0	2973	97
536	0	23	0	80	1080	10	0	0	20
0	37	0	626	6	0	0	0	0	1790
115	174	0	0	0	53	347	0	0	0
207	0	0	259	542	0	118	0	0	0
0	980	29	16	0	260	533	0	0	93
368	23	0	542	0	0	0	0	65	0
0	0	0	861	555	0	0	0	64	14

Parcela 4

0	159	0	0	0	203	209	0	0	0
179	0	0	16	121	477	0	724	0	0
13	5143	78	4	0	3	584	0	154	0
0	0	0	0	460	0	140	39	35	1719
0	0	191	0	0	20	0	0	1020	134
0	0	0	5	0	23	13	0	0	119
0	136	58	568	58	83	65	699	70	0
0	8	0	0	6	0	41	54	464	1926
536	0	10	655	23	16	0	2	385	0
62	23	0	1495	126	85	0	46	58	0

Parcela 5

0	23	13	42	4	103	18	19	0	0
436	97	2	2347	18	347	13	147	76	0
13	109	1425	0	29	0	10	523	214	191
43	54	422	0	0	273	898	72	0	32
36	0	8	0	3	230	26	11	0	0
0	0	0	0	0	56	67	29	0	24
0	0	0	134	0	8	0	0	0	3377
241	0	0	268	1263	32	0	81	0	0
1187	936	0	72	403	7	150	67	0	0
0	0	567	10	180	25	224	127	0	0

Parcela 6

20	154	121	0	0	336	35	646	18	39
0	0	0	46	0	0	0	0	0	2494
0	0	0	0	6	703	0	33	0	0
0	0	0	32	2	0	0	39	1127	0
0	10	140	0	199	259	0	1582	0	0
300	207	0	0	5	0	0	0	0	0
176	1	0	0	0	0	0	18	0	0
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	13	58	0	8	0	0	0	13	0
0	0	0	1863	0	0	0	0	0	35

Parcela 7

6	2	286	0	6	72	92	103	0	0
232	32	0	1389	0	62	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	1408	0	674
180	0	0	0	0	32	184	23	0	171
0	0	1887	0	0	0	0	58	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	299
0	215	134	0	0	0	0	0	0	35
191	0	13	0	0	0	241	0	140	23
368	364	2193	0	0	0	0	0	3622	0
0	249	42	0	0	268	0	0	0	0

Parcela 8

0	0	0	976	0	388	142	0	0	401
296	0	0	0	0	0	0	0	0	222
55	23	0	0	0	0	0	0	0	0
409	2088	0	62	6	0	207	97	0	0
0	1450	0	0	2249	241	0	54	0	13
62	67	0	0	168	23	0	0	0	0
176	0	3	0	0	259	0	2465	168	0
0	0	18	0	0	0	911	0	0	0
81	0	439	330	0	0	72	0	3	0
0	0	3	0	0	0	0	0	1987	4

Parcela 9

0	0	0	0	0	20	147	0	0	0
535	26	378	186	46	0	0	39	0	0
0	0	16	39	933	0	43	180	0	1388
0	175	0	46	72	187	0	0	379	215
0	232	13	2636	20	0	62	316	0	0
314	0	0	67	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1144	0	42	0	0
777	16	0	134	0	0	0	0	26	0
16	3	0	5	0	0	0	10	0	109
740	65	1538	352	259	0	0	20	2995	5

Parcela 10

169	189	0	0	229	4	766	167	108	1
3	0	57	46	0	9	0	473	221	35
0	370	245	0	50	0	0	542	267	0
168	135	40	0	17	12	208	1	0	1807
207	407	0	0	0	161	29	0	97	0
0	0	117	479	87	182	217	209	96	0
0	34	109	165	121	343	46	37	94	22
0	1666	117	134	0	779	25	0	0	0
7	0	0	0	0	99	154	0	326	1324
1475	0	5	0	0	0	0	2013	167	0

Parcela 11

5	928	0	0	0	4	0	8	0	270
1503	16	23	0	286	0	0	0	0	0
0	0	10	0	0	20	0	0	0	2693
6	28	52	0	0	2876	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	264	0	0	101	8	2409	16	0	0
105	168	147	10	161	39	0	0	27	368
0	35	0	860	4	1239	0	0	35	0
0	76	58	0	0	0	0	0	20	4
175	336	424	0	0	0	154	0	0	0

Parcela 12

0	0	0	0	0	0	0	0	0	97
396	161	0	0	0	23	2738	191	0	0
0	2355	0	76	95	0	500	902	0	0
0	113	1597	8	0	0	0	0	0	0
429	0	137	0	38	205	0	722	0	1005
5	0	228	0	0	240	59	0	26	144
0	142	6	382	1785	439	1009	37	0	59
33	463	976	0	0	97	24	22	1103	0
40	31	32	20	0	0	142	97	0	27
113	4	2	985	0	0	1130	0	1	0

Parcela 13

0	0	0	199	780	0	17	1904	0	172
0	11	0	26	0	2	11	18	308	0
199	50	1487	0	0	107	187	555	519	0
8	0	0	0	0	0	0	1653	674	0
0	1510	0	160	37	15	0	0	0	0
1007	0	49	13	0	0	8	361	72	5
0	0	1387	58	0	1043	250	0	1650	65
0	9	0	176	70	1106	151	0	3	10
3	60	336	0	2	17	0	17	109	597
0	16	1243	2276	0	20	126	0	22	1106

Parcela 14

1725	0	0	314	134	0	0	980	0	26
0	22	1040	0	0	0	0	33	0	0
87	12	154	158	0	0	0	0	49	0
0	42	485	10	484	0	65	0	2	65
0	0	35	0	0	0	804	4	0	0
10	144	0	50	13	0	1	0	0	26
62	0	0	0	58	50	85	18	0	9
0	39	0	561	637	0	6	37	6	0
72	12	73	54	0	0	0	527	0	13
40	374	100	0	1016	1251	3263	0	575	0

Parcela 15

764	117	13	868	0	0	350	0	0	0
109	472	737	0	1915	0	0	1634	0	0
16	0	0	205	0	0	14	465	50	0
55	11	0	250	0	185	0	13	0	183
5	0	187	13	1037	1255	472	1353	0	0
8	528	0	6	134	0	0	0	0	484
106	463	2	0	0	0	0	0	0	0
630	110	10	63	8	0	0	1473	190	1243
0	6	5	561	85	0	183	87	0	796
32	1457	220	23	489	0	8	118	0	0

Riqueza plántulas 2005

Parcela 1

1	1	1	2	0	3	2	2	3	2
2	1	4	1	2	2	3	2	3	1
1	1	1	0	1	1	2	2	4	2
2	1	1	1	2	1	5	2	1	2
3	3	2	3	2	1	1	1	0	6
2	2	1	3	1	4	2	0	0	2
3	4	1	1	1	3	1	0	4	1
3	2	2	2	3	2	1	0	1	3
3	2	2	4	5	2	4	1	2	2
2	2	3	3	2	3	3	3	3	2

Parcela 2

2	5	2	2	4	2	1	3	3	3
1	3	1	2	2	1	4	2	2	3
0	2	1	2	2	2	1	1	3	2
1	2	0	2	1	1	3	2	2	1
2	1	2	1	2	2	3	2	2	2
1	1	1	0	3	3	1	4	1	2
0	1	3	1	1	1	1	1	1	1
1	1	2	1	1	1	0	0	1	1
0	1	1	2	2	0	0	0	0	0
1	1	1	0	2	2	1	2	0	0

Parcela 3

1	2	2	3	2	1	1	1	0	2
1	0	1	2	2	1	2	1	2	2
0	2	1	0	1	2	2	2	2	3
0	1	0	1	2	2	0	0	0	2
0	1	1	2	1	1	1	1	1	0
1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
2	0	1	1	1	1	1	2	1	0
0	1	1	1	0	4	1	1	0	0
3	1	1	1	1	1	2	4	1	2

Parcela 4

1	2	1	3	2	2	3	2	1	1
0	1	0	1	1	2	1	0	0	0
0	0	1	1	0	2	4	1	1	0
0	0	0	2	1	1	3	2	1	0
1	2	1	1	2	0	2	1	0	0
0	2	1	1	0	2	2	1	1	0
0	0	1	0	3	2	3	2	1	0
1	1	0	2	1	1	2	2	3	1
2	2	0	1	0	2	1	2	1	0
1	1	1	0	2	2	1	1	2	0

Parcela 5

2	1	1	3	1	2	3	3	2	2
1	1	1	3	1	1	1	1	2	1
2	1	1	2	2	1	1	2	1	1
2	0	2	2	3	3	2	2	1	1
3	1	2	3	2	1	1	1	1	1
1	3	1	1	1	1	1	1	1	3
2	2	1	1	1	1	2	2	2	1
1	3	1	1	1	1	1	1	0	0
0	2	6	1	1	0	2	1	0	0
1	1	1	2	0	2	1	1	0	0

Parcela 6

2	1	1	2	2	3	2	2	3	3
1	1	1	2	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	2	1	2	1	1	2
2	2	2	1	3	2	1	3	1	1
2	2	2	1	3	2	1	2	2	2
1	2	1	2	1	2	1	1	1	2
2	2	2	1	2	1	3	1	3	1
2	5	4	2	2	1	2	2	3	1
3	1	2	2	2	1	1	1	3	1
5	2	2	1	2	2	3	1	3	2

Parcela 7

1	0	1	1	1	1	0	3	1	2
1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
1	0	1	1	1	1	1	0	0	2
1	1	1	1	2	2	2	1	1	0
1	0	0	1	1	0	1	1	1	2
0	0	1	2	1	0	1	0	2	1
1	2	2	0	0	1	2	2	2	1
1	1	0	2	0	1	2	2	1	1
0	2	1	2	1	1	1	3	1	2
1	1	1	2	2	2	1	2	2	2

Parcela 8

2	1	1	0	2	0	2	0	1	1
1	2	1	1	1	1	1	0	0	1
1	1	2	1	3	3	1	0	1	0
2	1	0	1	2	2	0	1	1	0
1	1	1	1	0	2	0	1	0	0
1	1	1	1	3	1	2	0	0	0
0	1	1	3	1	1	0	0	1	0
2	0	2	2	0	1	0	1	0	0
1	2	0	0	0	0	0	1	1	1
1	1	0	2	0	0	0	1	0	1

Parcela 9

2	1	1	3	2	2	3	1	1	2
1	1	2	2	2	2	1	5	2	3
2	2	1	3	2	2	2	2	2	2
1	4	2	3	3	1	1	1	2	1
1	1	3	3	1	1	1	2	3	4
1	1	1	3	1	2	1	1	1	2
1	2	1	0	0	0	1	0	1	1
1	1	1	1	0	0	2	1	1	1
1	2	1	2	1	2	1	2	1	1
1	1	1	1	0	0	2	1	1	0

Parcela 10

1	2	2	3	1	2	1	1	2	4
2	2	2	1	2	1	1	4	3	2
1	2	1	1	1	3	1	1	1	2
0	0	2	1	2	2	1	3	2	1
1	2	1	2	1	1	0	1	3	1
2	2	2	3	2	1	1	2	0	2
1	2	2	2	1	1	2	1	0	1
1	3	3	2	1	0	0	2	1	2
1	2	1	1	1	1	2	2	3	1
1	0	0	0	0	1	3	1	1	1

Parcela 11

1	1	0	1	3	1	1	0	1	1
0	0	1	1	2	1	1	1	0	1
1	1	1	0	1	2	1	1	1	0
2	2	1	0	1	1	0	0	1	2
1	1	1	0	0	2	0	0	2	1
1	1	2	0	0	0	2	1	1	1
0	2	3	1	0	0	0	1	3	2
1	2	1	2	1	0	0	0	2	1
0	1	1	0	0	0	0	1	1	1
0	1	1	1	0	0	1	1	2	2

Parcela 12

1	1	0	0	2	0	1	1	4	1
1	1	0	1	1	1	3	3	2	3
1	2	3	2	3	4	2	3	2	2
2	1	1	2	2	1	2	3	1	1
1	2	4	3	0	1	2	2	1	2
0	2	1	2	1	0	2	1	2	0
2	1	1	1	1	2	3	3	1	3
2	1	1	3	1	0	1	0	1	1
2	3	3	3	0	3	1	2	0	0
2	3	1	3	1	3	0	2	1	2

Parcela 13

2	2	0	1	1	3	1	1	3	3
0	1	1	1	1	1	2	1	3	1
4	1	0	1	0	0	0	1	2	2
0	1	0	2	1	1	1	1	1	3
0	0	0	1	1	1	2	1	1	0
0	0	0	1	1	2	2	2	0	1
1	1	2	2	0	0	1	1	2	1
0	0	2	1	2	2	1	1	2	1
0	0	2	2	2	3	1	1	2	1
1	0	2	1	1	3	2	0	3	1

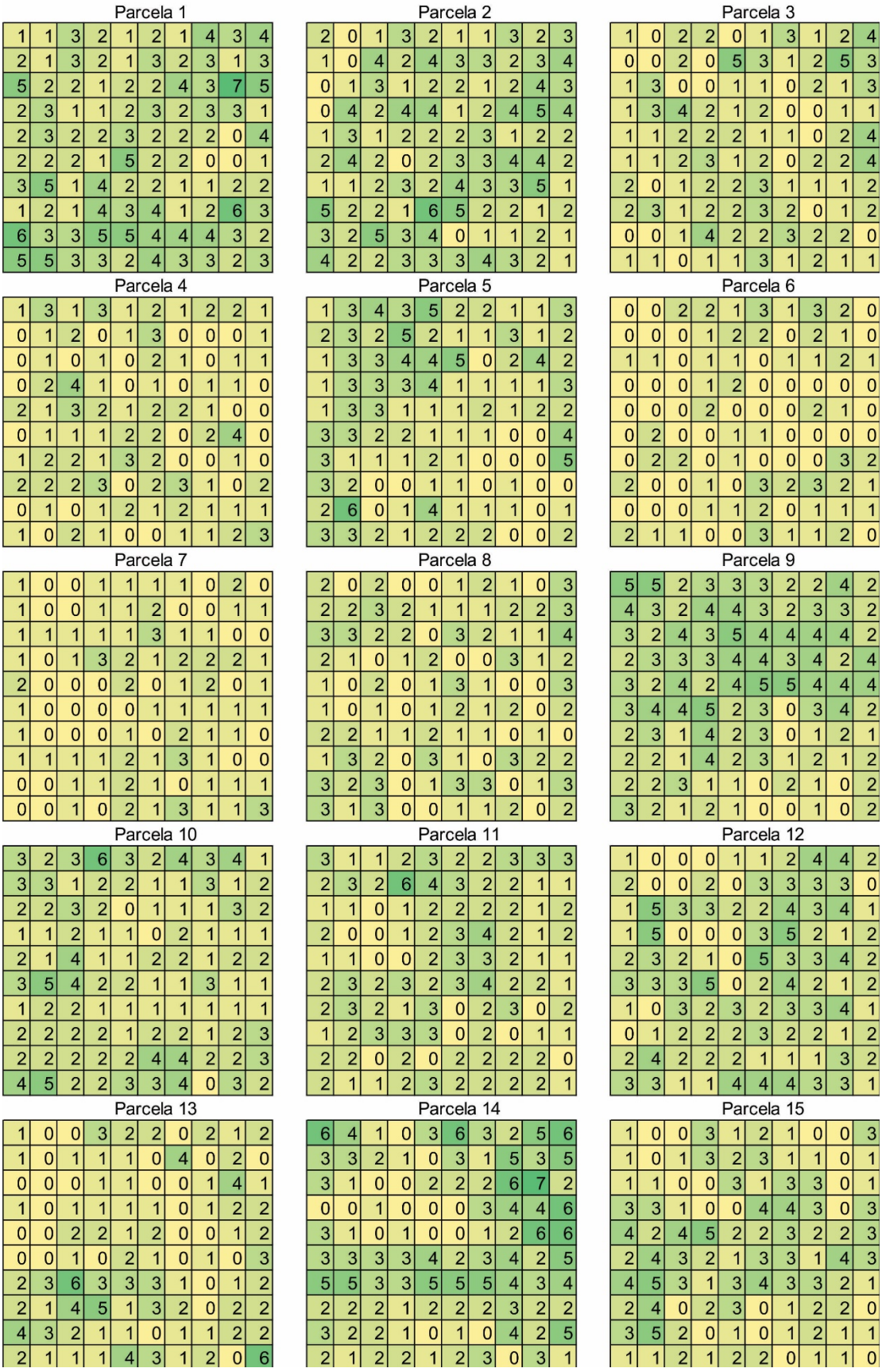
Parcela 14

2	3	3	2	1	3	3	1	1	3
3	2	4	1	2	3	3	2	2	3
4	1	2	0	0	1	3	1	5	2
3	3	0	0	0	1	0	1	4	3
4	4	1	2	1	0	2	2	3	3
4	3	1	2	2	3	2	1	3	2
2	3	2	3	1	5	4	4	4	3
0	1	1	1	2	2	1	2	2	1
2	4	4	1	2	2	0	1	2	1
4	3	0	1	1	0	1	2	1	1

Parcela 15

0	0	1	0	2	2	0	0	0	0
0	0	1	2	2	2	3	3	1	0
2	0	0	0	1	1	3	3	5	0
0	2	1	2	1	1	1	3	3	2
1	4	2	0	2	2	3	2	3	2
2	1	0	3	2	0	0	2	2	1
1	2	1	2	2	2	4	1	1	0
1	2	1	2	1	2	2	1	0	2
2	0	1	0	0	1	0	1	2	2
0	1	0	1	1	2	1	0	1	2

Riqueza de plántulas 2013



Abundancia Juveniles 2005

Parcela 1

2	0	0	1	0	0	0	0	0	2
2	0	0	0	0	0	2	0	1	1
1	1	0	2	2	0	0	2	1	0
1	0	0	0	1	1	6	2	0	0
2	0	1	0	1	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	2	1	0	0	0	0
0	0	1	2	0	1	1	0	0	0
1	0	0	2	1	0	0	0	0	0

Parcela 2

1	1	3	1	1	1	0	3	2	0
0	3	0	2	1	0	1	6	3	3
1	1	0	0	0	1	0	0	5	3
1	0	0	2	0	2	1	4	0	1
0	2	0	0	2	1	0	1	0	0
0	0	0	0	0	2	0	2	1	2
0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
1	1	0	1	0	2	2	0	0	0
0	0	0	1	0	1	0	2	0	0
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0

Parcela 3

0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	2
0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	2	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
1	0	0	0	0	1	0	1	0	1

Parcela 4

1	0	0	0	1	0	1	1	2	0
0	2	0	1	1	0	0	0	1	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
0	1	0	0	0	1	0	0	1	0
1	0	1	0	2	0	0	0	0	1
1	0	2	1	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
1	0	0	0	1	4	0	0	0	0
0	1	2	1	1	1	0	0	0	0

Parcela 5

1	1	0	1	1	0	0	1	0	0
0	1	1	0	1	0	0	0	0	0
2	0	0	1	0	1	0	0	1	1
0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	3	1	0	1	0
0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	1	0	0	2	1	0	0	0
0	1	0	1	0	1	2	0	0	0

Parcela 6

0	0	0	1	0	0	0	0	3	4
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	4	0	0
0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	1	0

Parcela 7

1	0	0	1	1	2	0	0	0	1
0	0	1	1	2	0	0	0	0	0
0	3	2	1	0	0	0	0	1	0
2	1	1	0	1	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	1	0	0	2	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Parcela 8

0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	1	0	0	1	0	0	0	0
1	0	4	0	0	1	0	0	1	2
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Parcela 9

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	1	2	0	0	0	0	2
0	0	2	1	0	0	0	0	0	0
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
0	1	2	2	0	1	0	1	2	1
1	0	0	1	1	1	2	0	0	0
0	0	1	2	0	0	1	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	1	0	0

Parcela 10

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

Parcela 11

0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	2	0	0	0	0	0	0	1	1
0	0	0	0	1	1	2	0	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	1	0	0	0	0	0	0

Parcela 12

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

Parcela 13

0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
0	0	0	0	0	0	1	0	2	0
2	0	0	1	0	0	0	0	1	1
0	1	0	1	0	0	0	0	1	0
2	0	3	1	2	3	0	0	1	0
0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
0	2	2	0	0	0	0	0	1	0
0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	1	0	1	0	1	0	0	0

Parcela 14

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	0	0	0	0	0	0	2
0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
0	1	0	0	0	0	1	2	1	0
0	0	0	0	1	2	1	1	0	1
0	0	0	0	0	0	1	0	2	1
0	1	1	0	0	0	1	1	1	1
0	1	0	0	0	2	0	0	0	2
0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
1	0	0	0	0	0	2	0	0	0

Parcela 15

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	0	2	0	0	0
1	0	1	1	1	3	0	1	1	0
0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
1	1	0	0	0	0	1	3	0	0
0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
0	0	1	1	0	0	0	1	1	0

Abundancia Juveniles 2013

Parcela 1

3	5	3	0	0	0	0	2	6	4
2	2	0	1	1	1	3	2	1	2
1	2	2	0	1	1	3	3	5	4
3	0	1	4	3	0	12	5	1	0
3	1	5	2	2	4	3	2	0	0
3	2	0	2	0	2	1	0	0	2
5	1	2	1	2	5	2	1	3	4
2	2	0	1	1	1	2	1	4	7
3	2	2	5	3	3	4	2	6	4
3	11	4	4	0	6	2	9	5	2

Parcela 2

2	2	3	5	0	0	0	4	4	3
0	1	2	5	1	1	1	1	0	0
0	5	0	0	2	3	0	2	4	4
1	2	2	4	1	0	3	7	7	3
2	1	2	3	2	3	3	5	4	1
1	0	0	0	2	5	2	0	4	1
0	0	2	0	5	0	3	0	7	1
0	0	0	2	1	5	4	1	2	4
1	2	3	3	3	2	1	0	1	2
2	2	4	2	2	3	1	1	1	0

Parcela 3

3	4	2	4	3	6	2	1	1	4
6	3	0	7	4	8	5	3	1	4
2	2	2	3	2	4	4	1	0	1
1	2	6	0	2	1	1	0	0	0
1	1	0	4	0	2	1	1	0	2
8	0	7	0	6	2	0	0	0	0
0	0	1	2	0	2	1	0	1	1
0	0	2	2	1	1	5	4	4	4
0	0	0	1	4	3	2	5	6	5
5	0	2	3	1	4	2	3	1	5

Parcela 4

0	0	1	0	1	1	2	0	1	0
0	0	3	0	0	3	1	0	0	1
0	1	0	1	3	2	2	0	1	2
1	0	1	2	0	0	0	2	1	0
1	3	0	2	2	0	1	0	1	1
0	1	0	0	2	3	4	0	1	3
0	1	1	3	2	3	4	1	4	2
3	1	1	0	2	0	2	3	2	0
1	4	0	0	4	1	3	3	0	1
1	2	1	1	0	6	3	4	1	3

Parcela 5

0	0	0	2	1	2	1	0	3	5
1	0	0	5	0	1	0	2	3	4
1	1	2	3	4	3	0	2	1	3
5	3	3	7	3	1	2	1	0	0
2	5	3	2	0	0	0	2	0	4
0	3	7	4	1	0	1	0	0	0
7	6	7	2	0	0	1	0	1	2
9	4	4	0	1	0	4	0	1	0
2	2	5	1	0	0	3	2	1	1
10	8	4	3	0	2	1	1	0	0

Parcela 6

7	2	0	1	2	0	1	1	2	3
1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
0	2	0	1	3	0	2	2	3	2
0	1	2	2	6	1	2	2	2	0
4	3	0	0	1	1	3	7	1	0
2	4	2	0	0	1	1	0	1	2
1	7	1	1	1	0	1	4	2	2
0	2	2	1	0	2	3	2	2	0
1	2	1	2	1	4	3	1	1	0
0	2	1	3	3	0	1	2	3	0

Parcela 7

1	1	3	1	0	0	0	4	1	8
1	0	2	1	1	0	2	2	4	2
1	1	0	1	1	2	0	2	2	2
0	3	1	1	2	2	3	2	0	6
0	1	0	1	0	1	2	2	3	5
0	0	1	0	0	0	3	0	1	4
2	1	4	0	0	0	1	4	9	4
0	3	3	2	1	3	2	6	2	5
0	1	2	3	2	1	2	3	5	9
0	1	1	2	2	2	1	3	3	2

Parcela 8

2	3	0	2	2	1	3	1	3	6
1	1	2	6	4	7	3	1	2	3
1	1	0	4	3	10	5	2	1	0
1	1	0	6	5	6	0	1	1	0
0	3	3	6	1	3	2	0	3	0
6	0	3	1	2	3	7	2	2	0
2	1	7	7	2	2	0	3	1	2
6	2	4	5	0	2	0	3	3	0
8	2	4	5	2	2	3	0	0	2
0	2	4	6	1	0	2	6	0	4

Parcela 9

1	8	2	1	4	2	0	0	2	2
2	3	2	3	4	3	4	2	1	5
3	2	3	2	2	0	2	2	2	5
1	3	2	0	1	0	0	0	2	3
3	1	0	1	0	1	0	1	0	4
1	1	3	2	1	4	3	0	0	4
3	1	3	2	1	5	1	0	2	2
3	2	2	2	1	3	2	0	1	0
7	0	4	5	1	3	0	2	1	2
0	0	1	1	1	0	2	1	1	1

Parcela 10

0	2	2	2	2	2	2	3	3	2
3	2	0	1	4	2	3	2	2	3
1	1	0	2	0	2	3	1	3	1
0	1	7	3	1	0	4	2	2	5
1	2	1	1	1	3	1	5	1	5
3	2	3	5	1	1	2	3	6	1
0	2	2	3	2	0	1	2	2	1
4	0	4	4	2	1	5	3	6	1
3	1	3	3	1	9	8	6	6	7
2	1	5	7	2	5	4	18	7	2

Parcela 11

0	2	0	1	1	0	1	2	2	1
0	1	1	2	1	1	1	1	3	0
2	0	3	0	0	2	0	1	1	0
7	1	0	0	0	1	1	5	2	2
10	2	3	0	3	5	3	0	3	2
2	0	2	0	3	3	7	4	5	2
1	2	1	1	3	3	2	1	3	0
0	1	0	4	5	1	0	1	5	6
0	1	2	2	1	3	3	4	3	3
0	0	5	3	6	2	5	9	8	2

Parcela 12

1	0	0	0	0	2	3	3	1	0
1	1	0	1	4	3	2	2	3	4
1	4	2	1	3	1	0	2	2	2
0	0	3	0	2	2	2	0	3	2
0	2	1	0	2	0	1	1	4	2
0	2	4	4	1	0	1	0	5	4
1	0	2	3	1	0	4	2	1	4
3	1	7	6	2	0	1	1	0	2
3	4	4	8	2	2	0	2	2	3
5	1	7	4	1	7	7	1	2	4

Parcela 13

0	0	1	0	3	0	0	0	1	9
1	0	0	3	0	0	1	2	2	0
0	0	0	2	2	0	0	1	2	0
0	0	0	3	1	1	1	0	0	3
0	0	4	0	5	3	0	1	2	2
0	0	2	0	3	0	1	1	2	0
1	3	3	3	2	1	0	0	1	0
1	2	4	4	3	2	6	5	2	2
3	1	2	2	4	3	5	3	4	1
3	5	3	3	3	1	3	2	2	2

Parcela 14

3	4	3	0	2	1	1	1	0	1
0	5	4	2	2	1	0	7	3	2
1	0	2	0	0	0	1	1	3	4
3	0	1	0	0	1	0	4	3	3
3	0	0	1	0	3	0	1	2	3
6	4	4	1	1	1	1	3	3	2
1	3	2	3	0	11	4	5	8	4
1	2	0	1	1	4	3	2	3	1
0	0	0	0	2	3	0	1	3	0
3	3	0	0	2	0	2	2	0	0

Parcela 15

0	2	1	1	2	1	2	0	0	0
4	0	0	1	0	0	3	4	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
1	3	2	0	0	0	0	1	0	0
1	3	2	1	0	2	1	1	0	2
2	3	1	3	0	4	5	3	0	4
2	0	1	2	1	6	6	2	3	5
3	0	0	0	0	2	2	2	4	2
2	0	1	4	2	5	5	1	1	4
1	0	0	0	0	4	0	3	1	4