

BOSQUE

CONTENIDO

ARTÍCULOS

- García X, MC Gamboa, Krauskopf E. **Expresión molecular del gen *NHX1* en respuesta al estrés hídrico y salino en plantas jóvenes de *Eucalyptus grandis*.** 249
- Sender MB, VY Mogni, IM Barberis, DE Prado. **Tolerancia a diferentes condiciones controladas de irrigación en plántulas de especies leñosas, en relación con su distribución en el Chaco Oriental, Argentina.** 257
- Hernández-Ramos J, JC Tamarit-Urías, X García-Cuevas, A Hernández-Ramos, R Reynoso-Santos, V Reyes-Hernández. **Modelos alométricos altura-diámetro para *Bucida buceras* (pukté) en Quintana Roo, México.** 267
- Avrella ED, L Pinto Paim, EA Rodríguez Rivera, M Mazurana, G Schafer, C Sidnei Fior. **Desarrollo inicial de plantas de *Mimosa scabrella* bajo diferentes regímenes hídricos.** 277
- Bustos-Salazar A, A Zuñiga-Feest. **Efecto de mallas raschel de colores en el crecimiento de plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* en condiciones de vivero.** 287
- Arozena ME, JM Panareda, A Figueiredo. **La huella de la actividad humana en el paisaje de la laurisilva macaronésica: un factor subestimado en las áreas protegidas.** 299
- Quinto-Mosquera H, L Córdoba-Moreno, M Minotta-Moreno. **Efectos de la fertilización del suelo sobre la producción de hojarasca en bosques pluviales tropicales del Chocó biogeográfico, Colombia.** 315
- Olguin FY, AP Moretti, MA Pinazo, C Graciano. **Aclimatación morfo-fisiológica durante el establecimiento de *Araucaria angustifolia* bajo cobertura de canopeo en el Bosque Atlántico, Argentina.** 323
- de Oliveira Pereira M, A Camargo Ângelo, MC Navroski, MF Nicoletti, B Nascimento, AC Schatz Sá, LM de Oliveira, QC Lovatel. **Enraizamiento de miniestaquilla de *Sequoia sempervirens* utilizando diferentes clones y ambientes culturales.** 335
- Ivasko Júnior S, D Biondi, E Ximenes, AR Nunho dos Reis, BF Heck Bomm. **Análisis de riesgo de los árboles protegidos por la ley en las plazas de Curitiba, Paraná, Brasil.** 347
- Oyarzún A, PJ Donoso, ÁG Gutiérrez. **Patrones de distribución de alturas de bosques antiguos siempreverde del centro-sur de Chile.** 355
- Cueva E, D Lozano, C Yaguana. **Efecto de la gradiente altitudinal sobre la composición florística, estructura y biomasa arbórea del bosque seco andino, Loja, Ecuador.** 365
- NOTAS
- Alves Rodrigues C, M Silva Araújo, EC Rocha, D Alves Silva, NM Martinelli, JH Charles Delabie. **Estratificación vertical de ensamble de hormigas en fitofisionomías de sabana brasileña.** 379

BOSQUE es publicada por la Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales de la Universidad Austral de Chile. Fundada en 1975 con una periodicidad anual, a partir de 1985 aumentó su periodicidad a semestral. A partir de 2003 tres números al año (abril, agosto y diciembre).

BOSQUE is published by the Faculty of Forest Sciences and Natural Resources, Austral University of Chile. It was first published as a yearly journal in 1975. Since 1985 it has been issued twice a year and since 2003 it is issued three times a year (April, August and December).

Los artículos publicados en BOSQUE son indizados por:

Bibliografía Latinoamericana	WoS Web of Science (ISI)	SCOPUS
Cabi Publishing	Plant Growth Regulator Abstracts	Seed Abstracts
Forestry Abstracts	Review of Agricultural Entomology	Journal Citation Report (JCR)
Forest Products Abstracts	Scientific Electronic Library Online (SciELO)	

COMITÉ CIENTÍFICO/SCIENTIFIC COMMITTEE

Miren Alberdi Universidad de La Frontera, Chile; **Luis Apiolaza** University of Canterbury, Nueva Zelandia; **Claudia Bonomelli** Pontificia Universidad Católica de Chile, Chile; **Roberto Carrillo** Universidad Austral de Chile, Chile; **Miguel Castillo** Universidad de Chile, Chile; **Luis Chauchard** Universidad Nacional del Comahue, Argentina; **Jordi Cortina** Universidad de Alicante, España; **Fred Cabbage** North Carolina State University, USA; **Guilherme de Castro Andrade** Centro Nacional de Pesquisa de Florestas EMBRAPA, Brasil; **Ignacio Díaz-Maroto** Universidad de Santiago de Compostela, España; **Claudio Donoso** Universidad Austral de Chile, Chile; **Jorge Etchevers** Colegio de Postgraduados, México; **Thomas Fox** Virginia Tech, USA; **Jorge Gayoso** Universidad Austral de Chile, Chile; **Roberto Godoy** Universidad Austral de Chile, Chile; **Anton Huber** Universidad Austral de Chile, Chile; **Andrés Iroumé** Universidad Austral de Chile, Chile; **Dougllass Jacobs** Purdue University, USA; **Antonio Jurado Bellote** Centro Nacional de Pesquisa de Florestas EMBRAPA, Brasil; **Thomas Knoke** Technische Universität München, Alemania; **Ludmila La Manna** Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico CIEFAP, Argentina; **Antonio Lara** Universidad Austral de Chile, Chile; **María V. Lencinas** CADIC-CONICET, Argentina; **Rafael Navarro** Universidad de Córdoba, España; **Peter Niemz** Eidgenössische Technische Hochschule, Zürich; **Mario Niklitschek** Universidad Austral de Chile, Chile; **Leif Nutto** Universidad de Freiburg, Alemania; **Ralph Nyland** SUNY College of Environmental Science and Forestry, USA; **Pablo L. Peri** Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Argentina; **Benno Pokorny**, Albert-Ludwigs Universität Freiburg, Alemania; **Albert Reif** Universidad de Freiburg, Alemania; **Christian Salas** Universidad de La Frontera, Chile; **Luis Silveira** Universidad de La República, Uruguay; **Tom Veblen** University of Colorado, USA; **Alejandra Zúñiga** Universidad Austral de Chile, Chile.

Editor:

Víctor Gerding S., Universidad Austral de Chile

Coeditores:

Cristian Echeverría L., Universidad de Concepción, Chile

Pablo Donoso H., Universidad Austral de Chile

Aníbal Pauchard C., Universidad de Concepción, Chile

Leonardo Gallo, INTA - Bariloche, Argentina

José María Rey Benayas, Universidad de Alcalá, España

Asistente del Comité Editor: **Isabel Vives G.**, Universidad Austral de Chile

Revisora de Redacción: **Cecilia Ilharreborde**

Revisora de Inglés: **Amapola López**

Oficina de la Revista: **Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Valdivia, Chile.**

Fono: 56 (63) 2221743. Correo electrónico: revistabosque@uach.cl

Página web: <http://www.revistabosque.cl>

Toda correspondencia respecto a publicaciones debe ser remitida al editor (revistabosque@uach.cl), Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Valdivia, Chile.

Office of publication: **Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.**

Phone: 56 (63) 2221743, email: revistabosque@uach.cl

Web: <http://www.revistabosque.cl>

Correspondence dealing with publications must be sent to editor (revistabosque@uach.cl), Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Valdivia, Chile.

BOSQUE es financiada por la Universidad Austral de Chile.

BOSQUE

CONTENTS

ARTICLES

- García X, MC Gamboa, Krauskopf E. **Molecular expression of the *NHX1* gene in response to hydric and saline stress in young plants of *Eucalyptus grandis*.** 249
- Sender MB, VY Moggi, IM Barberis, DE Prado. **Tolerance to different controlled irrigation conditions in woody species seedlings, in relation to their distribution in the eastern Chaco, Argentina.** 257
- Hernández-Ramos J, JC Tamarit-Urías, X García-Cuevas, A Hernández-Ramos, R Reynoso-Santos, V Reyes-Hernández. **Height-diameter mixed-effect allometric models for *Bucida buceras* (pukté) in Quintana Roo, Mexico.** 267
- Avrella ED, L Pinto Paim, EA Rodriguez Rivera, M Mazurana, G Schafer, C Sidney Fior. **Initial development of *Mimosa scabrella* seedlings under different water regimes.** 277
- Bustos-Salazar A, A Zuñiga-Feest. **Colored mesh raschel effect on growth of *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* and *Pinus radiata* seedlings under nursery conditions.** 287
- Arozena ME, JM Panareda, A Figueiredo. **The footprint of land use on the Macaronesian laurel forest landscape: an underestimated driving factor in protected areas.** 299
- Quinto-Mosquera H, L Córdoba-Moreno, M Minotta-Moreno. **Effects of soil fertilization on litter production in tropical rainforests of biogeographic Chocó, Colombia.** 315
- Olguín FY, AP Moretti, MA Pinazo, C Graciano. **Morpho-physiological acclimation to canopy coverage of *Araucaria angustifolia* during the establishment in the Atlantic Forest, Argentina.** 323
- de Oliveira Pereira M, A Camargo Ângelo, MC Navroski, MF Nicoletti, B Nascimento, AC Schatz Sá, LM de Oliveira, QC Lovatel. **Rooting of mini-cuttings of *Sequoia sempervirens* using different clones and cultural environments.** 335
- Ivasko Júnior S, D Biondi, E Ximenes, AR Nunho dos Reis, BF Heck Bomm. **Risk assessment of trees protected by law in Curitiba squares, Paraná, Brazil.** 347
- Oyarzún A, PJ Donoso, ÁG Gutiérrez. **Tree height distributions in the canopy of old-growth temperate rainforests of south-central Chile.** 355
- Cueva E, D Lozano, C Yaguana. **Effect of the altitudinal gradient in the floristic composition, structure and arboreal biomass of the Andean dry forest, Loja, Ecuador.** 365
- NOTES
- Alves Rodrigues C, M Silva Araújo, EC Rocha, D Alves Silva, NM Martinelli, JH Charles Delabie. **Vertical stratification of ant assemblage in Brazilian Savanna phytophysiognomies.** 379

ARTÍCULOS

Expresión molecular del gen *NHX1* en respuesta al estrés hídrico y salino en plantas jóvenes de *Eucalyptus grandis*

Molecular expression of the *NHX1* gene in response to hydric and saline stress in young plants of *Eucalyptus grandis*

Ximena García ^a, María Cecilia Gamboa ^a, Erwin Krauskopf ^{a,b*}

^aUniversidad Andrés Bello, Facultad Ciencias de la Vida, Centro de Biotecnología Vegetal, Santiago, Chile.

*Autor de Correspondencia: ^b Fundación Ciencia y Vida, Santiago, Chile, erwin.krauskopf@unab.cl

SUMMARY

Plants are exposed to several types of abiotic stress that affect their development. Among these, salinity and drought affect large areas of land worldwide. Chile does not escape this reality, estimating that 49.1 % of the territory have these characteristics. Due to the boom of forestry in Chile, the development of strategies aimed at using these low-quality soils becomes imperative. In this context, understanding the mechanisms involved in salt and drought stress in tree species such as *Eucalyptus grandis* has become essential. Thus, the permeability of the cell membrane was established by electrolyte leakage, recognizing that the plants exhibit damage after 12 hours of salt stress and after 10 hours of drought stress. Furthermore, the expression of a specific gene (*NHX1*) was determined on *Eucalyptus grandis* plants subjected to salt and water stress, establishing a rise in its expression in foliar and root tissue. From a physiological perspective, the observed response to abiotic stress is similar to that described for other plant species that have a shorter life cycle. Additionally, the increased expression of a specific gene (*NHX1*) under conditions of abiotic stress confirms it as a potential candidate for genetic improvement programs in woody species for the selection of individuals tolerant to these types of stress.

Key words: abiotic stress, *NHX1*, gene expression, membrane permeability.

RESUMEN

Las plantas se encuentran expuestas a diferentes condiciones de estrés abiótico que perjudican su desarrollo. Entre estos destacan la salinidad y la sequía, dado que afectan grandes extensiones de terrenos alrededor del mundo. Chile no escapa a esta realidad, estimándose que el 49,1 % del territorio posee estas características. Con el auge de la industria forestal del país, se torna necesario desarrollar estrategias para aprovechar suelos de menor calidad. En este sentido, es fundamental la comprensión de los mecanismos que participan en la tolerancia a salinidad y sequía en especies forestales como *Eucalyptus grandis*. Con este propósito se determinó la permeabilidad de la membrana celular a través de ensayos de fuga electrolítica, estableciéndose que las plantas exhiben daño después de 12 horas de exposición a estrés salino y después de 10 horas de exposición a estrés osmótico. Asimismo, se cuantificó la expresión génica de un gen específico (*NHX1*) bajo condiciones de estrés salino e hídrico en plantas jóvenes de *E. grandis*, registrándose un incremento de su expresión tanto en tejido radicular como en tejido foliar. Desde una perspectiva fisiológica, la respuesta a estrés abiótico observada es similar a la descrita para otras especies vegetales que poseen un ciclo de vida más corto. Adicionalmente, el aumento de la expresión del gen *NHX1* bajo condiciones de estrés abiótico lo confirma como un potencial candidato para programas de mejoramiento genético para seleccionar especies leñosas tolerantes a estos tipos de estrés.

Palabras clave: estrés abiótico, *NHX1*, expresión génica, permeabilidad de membrana.

INTRODUCCIÓN

Las plantas están expuestas durante el transcurso de su vida a diferentes condiciones de estrés abiótico lo que influye, junto a otros factores, su desarrollo. A modo de ejemplo, la salinidad afecta al 20 % del área cultivable a nivel mundial (Jamil *et al.* 2011), estimándose que a mediados del siglo XXI se perderá aproximadamente el 50 %

de las tierras que actualmente son de uso agrícola y forestal (Jamil *et al.* 2011). Por otro lado, el estrés abiótico provocado por periodos de sequía prolongados genera una disminución del potencial hídrico de la tierra, lo que consecuentemente incrementa la concentración de sales en el suelo. Chile no escapa a esta realidad estimándose que el 49,1 % de su territorio está afectado por estas características (Wesphal *et al.* 2015). Este fenómeno está presente en el

país en las zonas áridas y semiáridas, es decir, desde la frontera chileno-peruana hasta la ciudad de Santiago (Torres y Acevedo 2008, Casanova 2013). Adicionalmente, el cambio climático está produciendo ciclos climáticos cada vez más impredecibles. Un estudio publicado por Fuenzalida *et al.* (2006) señalo que las proyecciones del cambio climático en la zona centro-sur de Chile generarían un déficit de lluvias que alcanzaría un 40 %, además de un incremento en la temperatura de 4 °C hacia el final este siglo. Como consecuencia, estas regiones presentan un alto grado de desertificación que podría moderarse mediante la introducción de especies vegetales tolerantes a la salinidad y la sequía.

Por otra parte, el auge en las exportaciones de productos madereros en Chile ha propiciado un incremento en la cantidad de plantaciones forestales, lo cual ha provocado una escasez de suelos para la expansión de estos bosques, ya que los terrenos forestales en la zona centro sur están utilizados a su máxima capacidad, concentrándose en estas regiones el 77 % de las plantaciones forestales del país (INFOR 2016).

Una alternativa que surge frente a la problemática generada por la falta de suelos para plantaciones forestales consiste en el uso de terrenos del norte del país, que sin embargo presentan sequías recurrentes y alta salinidad de sus suelos. Por lo tanto, la comprensión de los mecanismos que subyacen a la tolerancia a salinidad en especies forestales se torna fundamental para enfrentar esta situación.

Para comprender los mecanismos que participan en la tolerancia a salinidad y sequía en especies del género *Eucalyptus*, se emplea como planta modelo *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. Esta especie se encuentra totalmente secuenciada, por lo que su genoma está disponible según Goodstein *et al.* (2012). Además, *E. grandis* presenta solo un 1,5 % de divergencia génica con *Eucalyptus globulus* Labill. (Lu *et al.* 2008), la especie del género *Eucalyptus* más plantada en Chile (INFOR 2016).

El estrés abiótico causado por sequía y salinidad es el más severo que una planta puede enfrentar, al desencadenar una disminución en la capacidad de absorción de nutrientes, reduciendo las actividades metabólicas y la expansión celular. Esto genera una disminución en el crecimiento del organismo causando mermas considerables en la productividad de los suelos y pérdidas millonarias a las industrias. La alta concentración de sales en el suelo inhibe el crecimiento de la planta debido a la reducción en su capacidad para captar agua, efecto conocido como estrés osmótico. Asimismo, el ingreso de altas concentraciones de iones de sodio y cloro provocan un daño celular, lo que constituye un estrés iónico (Hasegawa 2013).

Para contrarrestar el aumento de la concentración de sodio citoplasmático, la célula posee dos mecanismos de detoxificación. El primero consiste en el eflujo de sodio citosólico hacia el apoplasto, mediado por anti transportadores sodio/protones de membrana plasmática (Li *et al.* 2008, Munns 2010). El segundo proceso se basa en el almacenamiento de sodio en la vacuola, mecanismo que

también está mediado por anti transportadores sodio/protones (denominados proteínas NHX) los cuales secuestran sodio en la vacuola (Tuteja 2007).

Los genes *NHX* vacuolares han sido caracterizados en diferentes especies vegetales de interés agrícola, tales como trigo, arroz, tomate y tabaco, confirmando su participación en respuesta a estrés hídrico y salino. Por lo tanto, el estudio y caracterización de *NHX* se torna fundamental en las estrategias de manipulación genética con el objetivo de conferir un aumento de la tolerancia a la salinidad y sequía en muchas especies vegetales de relevancia económica. Sin embargo, son muy escasos los estudios realizados en especies forestales, destacándose entre estos la caracterización molecular de *NHX* en *Populus euphratica* Olivier (Ye *et al.* 2009), la sobreexpresión del gen *NHX* de *E. globulus* en la planta modelo *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Baltierra *et al.* 2013) y un estudio sobre la evolución divergente de los diferentes miembros de la familia de genes *NHX* en *Populus euphratica* (Meng y Wu 2018).

La hipótesis de este estudio propone que la respuesta a estrés abiótico en *E. grandis*, a través de la expresión del gen *NHX1*, es similar a lo descrito en especies herbáceas. Concomitantemente, los objetivos principales de este estudio consisten en aislar el primer anti transportador sodio/protones vacuolar descrito en esta especie (*EgrNHX1*), para posteriormente establecer su perfil de expresión tanto en tejido aéreo y en raíz bajo condiciones de estrés salino e hídrico, como también bajo el efecto de la fitohormona ácido abscísico. Para esto se determinan en este estudio las condiciones de salinidad y osmolaridad que inducen estrés abiótico en plantas jóvenes de *E. grandis*.

MÉTODOS

Análisis de la secuencia. La secuencia del gen codificante de la proteína vacuolar anti transportadora sodio /protones (*EgrNHX1*), se obtuvo utilizando como molde la secuencia, anotada en GeneBank, codificante para el gen *NHX1* de *E. globulus* (Baltierra *et al.* 2013), en la base de datos de EU-CAGEN. ORG, la cual contiene el genoma de *E. grandis*.

El análisis de la secuencia se realizó utilizando las herramientas bioinformáticas que están disponibles en la base de datos NCBI (Altschul *et al.* 1997) y el árbol filogenético de la proteína se construyó con el programa MEGA 5.0 (Tamura *et al.* 2007) con 5.000 réplicas usando el algoritmo de Neighbor-Joining. Para este estudio se utilizaron solo secuencias de proteínas *NHX* que hayan sido publicadas anteriormente: PeNHX5 (ACU01856), InNHX2 (BAD91200), OsNHX1 (BAA83337), GhNHX1(AAM54141), RhNHX (BAD93487), AgNHX1(BAB11940), HvNHX1(BAC56698), PeNHX2 (ACU01853), PeNHX3 (ACU01854), ZmNHX2 (ACG43655), HvNHX2 (AAO91943), ZmNHX4 (NP001105943), GmNHX1 (AAY43006), MdNHX1 (ADB92598), AthNHX6 (AAM08407), AthNHX5 (AAM08406), AthNHX4 (AAM08405), AthNHX2 (AAM08403), AthNHX1

(Q68KI4), AthNHX3 (Q84WG1), AthNHX7 (Q9LKW9), AthNHX8 (AAZ76246) KcNHX2 (DQ3490).

Material vegetal y condiciones de crecimiento. Las semillas de *E. grandis* se germinaron en tierra, transfiriéndose posteriormente plantas jóvenes de cuatro meses de vida a un sistema de crecimiento en medio hidropónico con 0,4 g L⁻¹ de sustrato Phostrogen (Home & garden Ltd). Todas las plantas en sus diferentes etapas de crecimiento se mantuvieron en condiciones de invernadero con un fotoperiodo de 16 horas luz/ 8 horas oscuridad a una temperatura promedio de 21 °C.

Para evaluar la fuga electrolítica, las plantas en cultivo hidropónico se sometieron a condiciones de estrés salino (75, 100 y 150 mM de cloruro de sodio durante 0, 12 y 24 horas) y a condiciones de estrés hídrico, el cual fue provocado utilizando dos estrategias: Polietilenglicol 6.000 al 10 % durante 0, 10, 20 y 30 horas o 300 mM Manitol durante los mismos intervalos de tiempo.

La expresión del gen *EgrNHX1* se cuantificó a través de PCR en tiempo real, a partir de ARN extraído de plántulas de *E. grandis* en cultivo hidropónico, las cuales se sometieron a diferentes tratamientos con 100 µM de ácido abscísico (ABA), 100 mM de cloruro de sodio y 300 mM de manitol durante 0, 0,5, 1,0, 1,5, 2, 3, 4, 6, 8, 12, 16, 20 y 24 horas.

Medición de fuga electrolítica o permeabilidad de membrana. Con el fin de determinar las condiciones de salinidad y el mejor modelo de estrés osmótico para inducir estrés salino e hídrico respectivamente, se realizó un ensayo de fuga electrolítica. La fuga se midió en hojas provenientes de *E. grandis* de cuatro meses de vida utilizando el protocolo descrito por Rizhsky *et al.* (2002). Se realizaron dos réplicas independientes con discos de hojas provenientes de 10 plantas distintas en cada medición.

Extracción de RNA y PCR en tiempo real. La extracción de ARN total se realizó a partir de hojas o raíces de plantas de *E. grandis* de cuatro meses de vida utilizando como agente reductor polivinilpirrolidona y β-mercaptoetanol, con una extracción final con cloroformo para remover restos de proteínas y en la re-suspensión final NaCl para remover restos de polisacáridos, según el protocolo descrito por Chang *et al.* (1993). Se realizaron tres extracciones independientes para cada población sometida a estrés salino, hídrico y al tratamiento con ABA, respectivamente.

Para la síntesis de ADNc se utilizó 250 ng de ARN tratado previamente con DNasa I. La retrotranscripción se realizó utilizando el sistema Super Script II First-Strand Synthesis (Invitrogen) siguiendo las instrucciones del fabricante. El PCR se realizó utilizando Eva Green QPCR Master Mix con 40 ciclos de amplificación (95 °C por 10 s, seguido por 64 °C por 15 s y 72 °C por 20 s). Para el análisis de expresión por PCR tiempo real se utilizó el método de expresión corregido por eficiencia descrito por Pfaffl (Pfaffl 2001), el cual se basa en la cuantificación de tran-

scritos en comparación con una curva de calibración de un gen de referencia con una eficiencia de expresión máxima y conocida. Se utilizaron partidores específicos para el gen *EgrNHX1* (qEgrNHX1 F 5'-TGTTGGGATTGGGCTCAGGA-3' y qEgrNHX1 R 5'-TGACAGTGCCAAA-CACTCCA-3') y como gen constitutivo de la expresión se utilizó histona H4 (qEgrH4 F 5'-GAAGCGGCACAGAAAGGTC-3' y qEgrH4 R 5'-GCGTCGCGGATCACGTT-3'). Para cada ADNc de *E. grandis* se realizaron tres reacciones de PCR en tiempo real, analizándose estadísticamente los datos con el programa Graph Pad Prism 5.

Análisis estadístico. Todos los experimentos se realizaron con tres replicas para cada tratamiento. Los datos fueron analizados estadísticamente utilizando Microsoft Excel 2013 para estimar promedio y error standard error, y el programa SPSS19.0 para realizar ANDEVA y la prueba de Tukey con una probabilidad de 0,05.

RESULTADOS

Aislamiento y análisis bioinformático de la secuencia. Como resultado del análisis BLAST se obtuvo una secuencia genómica formada por 4.723 pares de bases y 14 exones, los cuales conforman un putativo ADNc de 1.626 pares de bases. Esta secuencia presenta un 99 % de identidad nucleotídica con la secuencia de *NHX1* de *E. globulus* (*EgNHX1*).

La traducción *in silico* del ADNc de *EgrNHX1* reveló una proteína putativa de 541 aminoácidos, definida como un intercambiador sodio protones mediante un análisis de semejanza en InterPro Scan, presentando los cuatro dominios característicos para las familias de intercambiadores sodio/protones. Además, se determinó la relación filogenética de esta proteína con respecto a otras proteínas *NHX* reportadas en la literatura (figura 1), observándose que *EgrNHX1* agrupa junto con *EgNHX1* (*E. globulus*) y *PeNHX5* (*P. euphratica*), ambas proteínas transportadoras *NHX* vacuolares provenientes de especies leñosas.

Fuga electrolítica. En primer lugar, se trataron las plantas con concentraciones crecientes de cloruro de sodio (desde 0 hasta 150 mM), determinándose los porcentajes de fuga electrolítica a las 0, 12 y 24 horas. En los tratamientos con las concentraciones de 75 y 100 mM de cloruro de sodio, el porcentaje de fuga obtenido no mostró diferencias significativas con respecto al control sin tratamiento. Sin embargo, las plantas sometidas a 150 mM exhibieron un alto porcentaje de fuga electrolítica desde las 12 horas, sugiriendo que esta concentración de sal produce un estrés significativo en las plantas de *E. grandis* ocasionando un daño celular que es posible de medir (figura 2A).

Por otro lado, la aplicación de polietilenglicol no provocó una variación significativa en relación al control sin tratamiento, mientras que la aplicación de manitol genera un alto nivel de fuga electrolítica desde las primeras horas

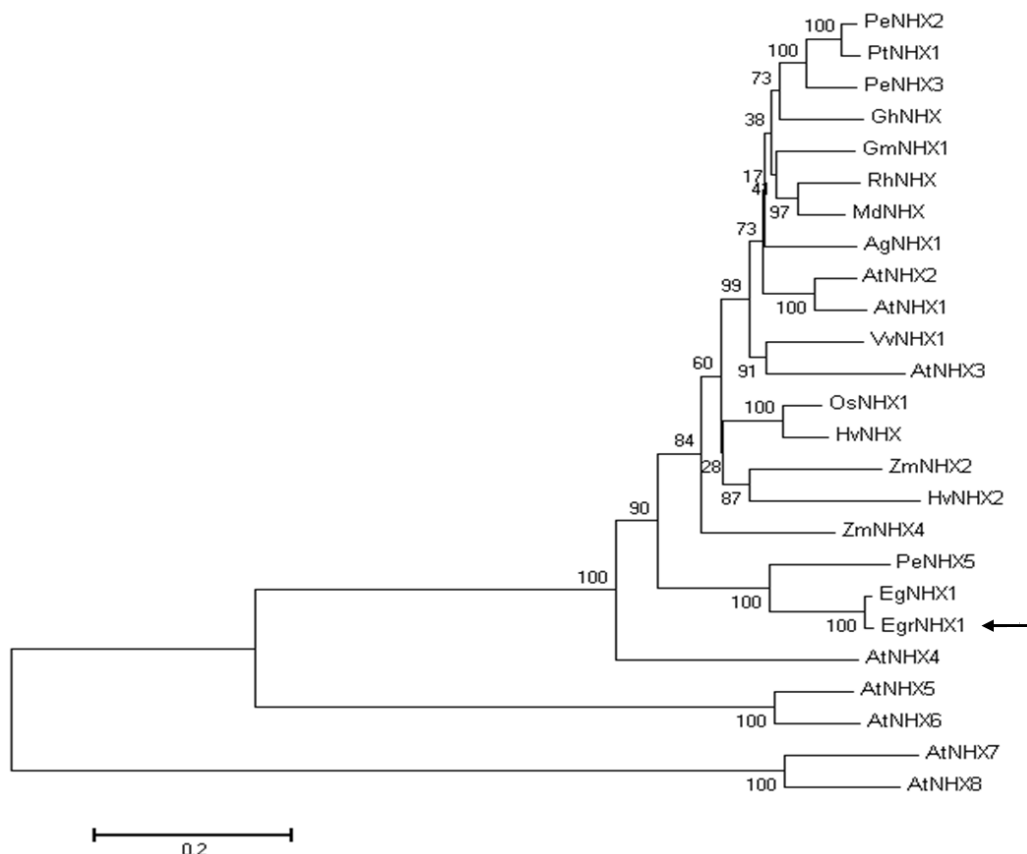


Figura 1. Árbol filogenético de proteínas NHX. Los valores de confianza están indicados en cada rama de divergencia, la secuencia correspondiente a *E. grandis* está indicada con una flecha negra. Eg: *E. globulus*; Egr: *E. grandis*; At: *A. thaliana*. Pe: *P. euphratica*; Pt: *Populus tormentosa*; Os: *Oryza sativa*; Gh: *Gossypium hirsutum*; Rh: *Rosa hybrid*; Gm: *Glycine max*; Md: *Malus domestica*; Ag: *Atriplex gmelinii*; Vv: *Vitis vinifera*; Zm: *Zea mays*; Hv: *Hordeum vulgare*.

Phylogenetic tree of NHX proteins. The confidence values are indicated in each branch of divergence, the sequence corresponding to *E. grandis* is indicated with a black arrow.

de tratamiento ocasionando un daño cuantificable en las membranas de *E. grandis* (figura 2B).

Al comparar la respuesta a la exposición a manitol (estrés osmótico) con la respuesta a la exposición a NaCl (condición salina), se observó que ambas curvas presentaron el mismo comportamiento aumentando significativamente durante las primeras horas de tratamiento y un incremento menor en los tiempos finales.

Estudio de expresión del gen EgrNHX1. A partir de los resultados obtenidos en los ensayos de fuga electrolítica, se definió como condición de estrés la aplicación de 150 mM de cloruro de sodio para estrés salino y 300 mM de manitol para estrés osmótico. Además, se estudió la expresión de *EgrNHX1* bajo la acción de la fitohormona de respuesta a estrés ácido abscísico 100 μ M.

Al aplicar cloruro de sodio 150 mM se observó un leve aumento de la expresión en hojas a partir de las 4 horas de tratamiento, aumentando significativamente después de las 16 horas, y alcanzando un máximo en la acumulación

de transcrito a las 24 horas de tratamiento (figura 3). De la misma forma la acumulación de transcrito de *EgrNHX1* en raíz comienza después de las 8 horas de tratamiento, con un máximo de expresión a las 20 horas (figura 3).

Al analizar el perfil de expresión de las plantas tratadas con manitol, se observó un aumento leve de la expresión en hojas a partir de las cuatro horas de tratamiento, alcanzando un máximo de expresión a las 16 horas. En los tiempos posteriores se visualizó una disminución en la expresión de *EgrNHX1*, aun cuando esta fue significativamente mayor a la establecida para el tiempo cero (figura 4). En las raíces de plantas tratadas con manitol se observó un aumento de la expresión en los primeros 30 minutos, fluctuando posteriormente la expresión hasta las primeras seis horas de tratamiento. Transcurridas 8 horas de tratamiento ocurre un aumento significativo de la expresión de *EgrNHX1*, promediando 6,5 veces de cambio entre las 8 y 24 horas (figura 4).

Dado que el ácido abscísico actúa como molécula señalizadora que activa la expresión de genes de respuesta a estrés salino y osmótico (Tuteja 2007), se estudió el nivel

de expresión de *EgrNHX1* en plantas de *E. grandis* tratadas con 100 μM de ABA exógeno por distintos periodos de tiempo.

Se observó que en los tratamientos con ABA exógeno ocurre un aumento de la expresión de *EgrNHX1* en dos periodos de tiempo en el tejido aéreo. El primer aumen-

to detectado es leve y estadísticamente no significativo, transcurriendo desde la primera hora de exposición hasta las seis horas (figura 5). Luego ocurre un segundo aumento de la acumulación de transcrito de *EgrNHX1*, el cual es significativo desde las 16 horas de tratamiento, alcanzando un máximo a las 24 horas.

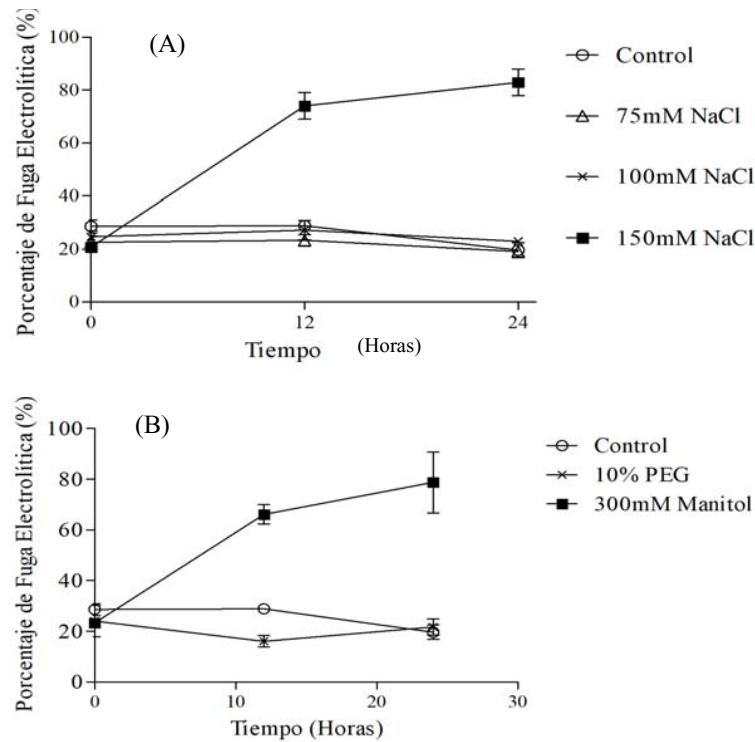


Figura 2. Porcentaje de fuga electrolítica en plantas de *E. grandis* sometidas a estrés: A) salino, B) osmótico.

Electrolyte leakage measurements of *E. grandis* subjected to: A) salt stress and B) drought stress.

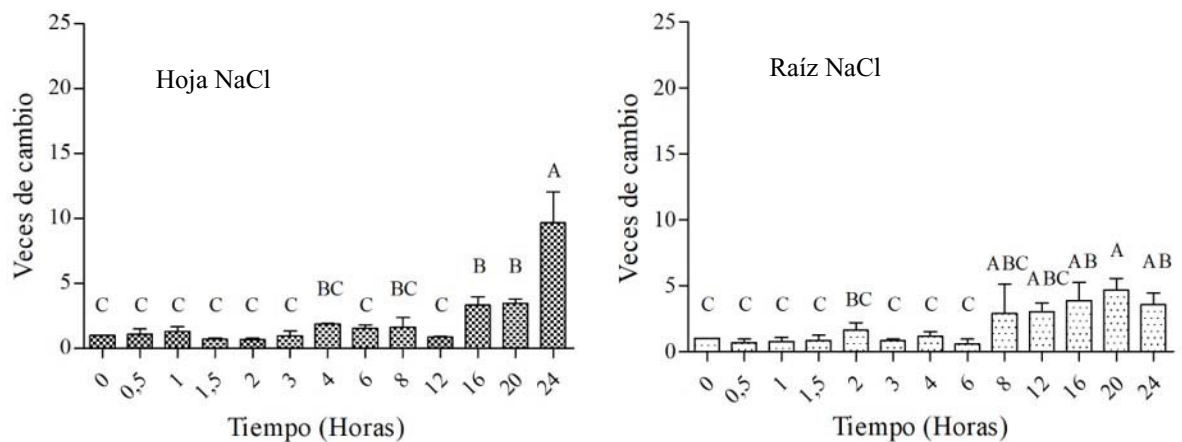


Figura 3. Análisis de expresión de transcritos de *EgrNHX1* en respuesta a estrés salino (150 mM de cloruro de sodio), mediante PCR en tiempo real. En cada gráfico las columnas no conectadas por la misma letra son significativamente distintas entre sí ($P < 0,05$).

Analysis of transcript expression of *EgrNHX1* in response to salt stress (150 mM de sodium chloride) through real time PCR. In each graph the columns not connected by the same letter are significantly different from each other ($P < 0.05$).

Por el contrario, en raíces de plantas de *E. grandis* tratadas con ABA exógeno durante las cuatro primeras horas de tratamiento los niveles de transcrito no se vieron modificados en relación con el tiempo 0 (figura 5). A partir de seis horas de exposición se observó un fuerte aumento de la expresión de *EgrNHX1*, alcanzando un máximo de 34 veces de cambio luego de 20 horas de tratamiento, para posteriormente disminuir nuevamente a las 24 horas de tratamiento.

DISCUSIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos a partir del análisis filogenético, se puede decir que la secuencia aislada desde *E. grandis* correspondería al gen ortólogo del

intercambiador vacuolar NHX1 descrito por Baltierra *et al.* (2013) en *E. globulus*. Asimismo, del análisis comparativo de los niveles de expresión en tejido aéreo de *EgrNHX1* en condiciones de estrés salino y osmótico se desprende que los perfiles de expresión son muy similares sin presentar cambios significativos durante las tres primeras horas obteniéndose los mayores valores de expresión a partir de las 16 horas de tratamiento. Esto sugiere que bajo estas condiciones de evaluación el componente osmótico del estrés salino es el que tendría mayor relevancia, no siendo capaces de visualizar la fase iónica del estrés salino, la cual se presentaría posteriormente cuando el nivel de sodio citoplasmático alcance niveles tóxicos para la célula lo que puede tardar varias horas incluso días en aparecer (Munns

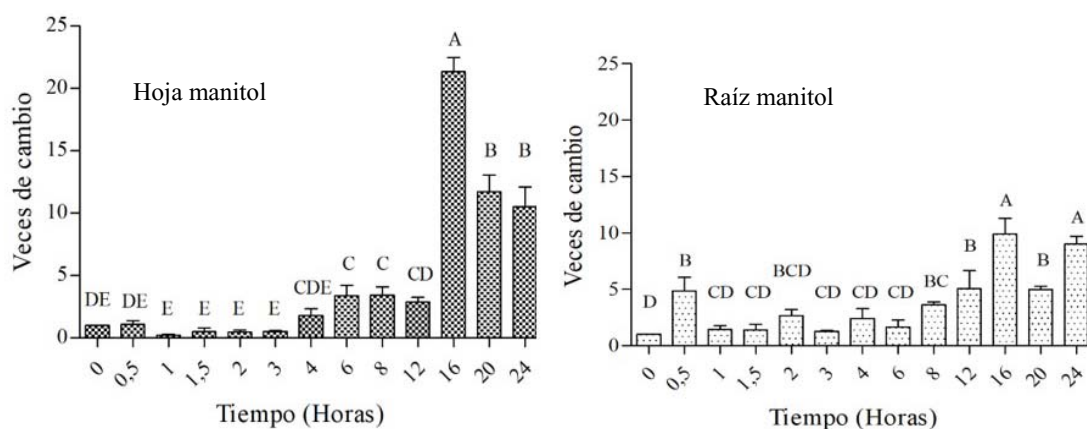


Figura 4. Análisis de expresión de transcritos de *EgrNHX1* en respuesta a estrés osmótico manitol 300 mM, mediante PCR en tiempo real. En cada gráfico las columnas no conectadas por la misma letra son significativamente distintas entre sí ($P < 0,05$).

Analysis of transcript expression of *EgrNHX1* in response to osmotic stress (manitol 300 mM) through real time PCR. In each graph the columns not connected by the same letter are significantly different from each other ($P < 0.05$).

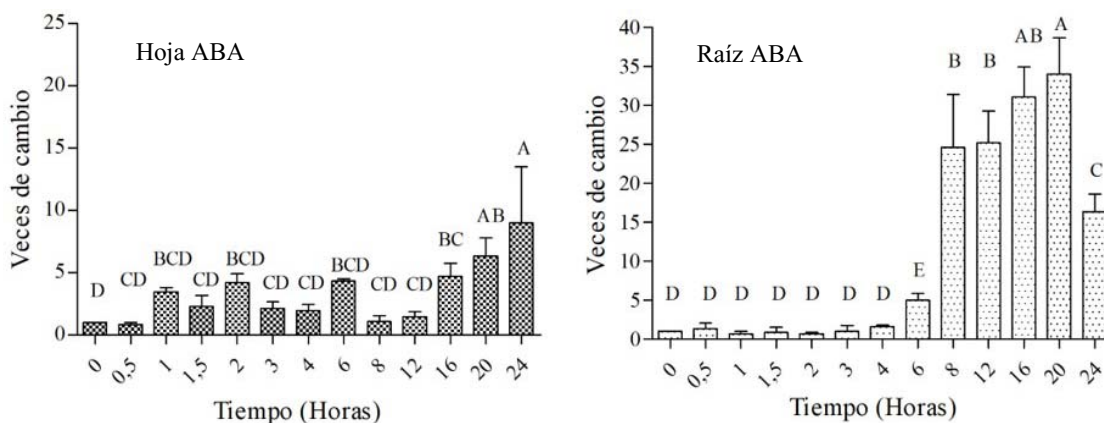


Figura 5. Análisis de expresión de transcritos de *EgrNHX1* en respuesta fitohormona ácido abscísico (100 μ M), mediante PCR en tiempo real. En cada gráfico las columnas no conectadas por la misma letra son significativamente distintas entre sí ($P < 0,05$).

Analysis of transcript expression of *EgrNHX1* in response to abscisic acid phytohormone (100 μ M) through real time PCR. In each graph the columns not connected by the same letter are significantly different from each other ($P < 0.05$).

2010). Por otro lado, el análisis de la expresión bajo la acción de la fitohormona ABA demuestra un aumento de la expresión previo a lo observado en los tratamientos de estrés salino y osmótico, lo que sugiere que la respuesta al estrés del gen *NHX1* en *E. grandis* es dependiente de ABA, tal como fue reportado anteriormente para el gen *NHX1* de álamo (*Populus trichocarpa* Torr. et Gray.) (Tian et al. 2017). La expresión de transcritos en la raíz bajo estrés salino y exposición a ABA, presentan cinéticas de acumulación de transcrito similares, mientras que el perfil de expresión bajo condiciones de estrés osmótico difiere presentando una acumulación más temprana en los primeros 30 minutos de tratamiento. Estos resultados sugieren que en las primeras horas del estrés osmótico ocurre una regulación del gen *EgrNHX1* independiente de ABA, lo que daría cuenta de una regulación conjunta de este gen a través de vías dependientes e independientes de esta hormona (Zhang et al. 2016).

A base de los patrones de expresión de *EgrNHX1* y los antecedentes anteriormente publicados (Baltierra et al. 2013), se sugiere que la expresión de este gen está regulada frente a estrés salino como a estrés osmótico, siendo su función en la fase temprana del estrés salino secuestrar iones sodio en la vacuola permitiendo de esta forma el ajuste osmótico de la célula frente a estrés salino. ABA participaría en la regulación diferencialmente en hoja y en raíz, siendo tempranamente activada en hojas y más tardíamente, pero en niveles mayores en raíz.

La regulación temprana por ABA en hoja podría deberse a la liberación de ABA desde reservorios en las vacuolas de las hojas o a la síntesis *de novo* en este tejido, lo que induciría una respuesta rápida pero transitoria frente a estrés osmótico, activando factores de transcripción que dependen de ABA para ejercer su acción en los promotores de genes de respuesta a estrés (Agarwal y Jha 2010). Por el contrario, en raíz, la activación de genes de respuesta a estrés sería tardía pero fuerte y mantenida en el tiempo ya que en este tejido se sintetizaría ABA *de novo* redistribuyéndose en la planta y activando fuertemente los genes de respuesta a estrés, permitiendo la compartimentalización de sodio en la vacuola, tanto en la primera fase de ajuste osmótico como la fase más tardía de toxicidad iónica (Umezawa et al. 2010, Seo y Koshiha 2011).

CONCLUSIONES

En este estudio se determinó que la expresión de *NHX1* aumenta tanto en tejido aéreo como en raíz en una respuesta dependiente de la hormona ácido abscísico, confirmando la hipótesis que la respuesta a estrés abiótico en esta especie, a través de la expresión del gen *NHX1*, es similar a lo descrito en especies herbáceas.

Con todo lo anterior, este gen se confirma como un potencial candidato para programas de mejoramiento genético en especies leñosas con el fin de seleccionar individuos capaces de combatir la desertificación.

AGRADECIMIENTOS

Proyecto Financiamiento Basal (AFB170004).

REFERENCIAS

- Agarwal PK, B Jha. 2010. Transcription factors in plants and ABA dependent and independent abiotic stress signaling. *Biologia Plantarum* 54(2): 201-212. DOI: [10.1007/s10535-010-0038-7](https://doi.org/10.1007/s10535-010-0038-7).
- Altschul S, T Madden, A Schaffer, J Zhang, Z Zhang, W Miller, D Lipman. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research* 25: 3389-3402. DOI: [10.1093/nar/25.17.3389](https://doi.org/10.1093/nar/25.17.3389).
- Baltierra F, M Castillo, MC Gamboa, M Rothhammer, E Krauskopf. 2013. Molecular characterization of a novel Na⁺/H⁺ antiporter cDNA from *Eucalyptus globulus*. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 430(2):535-540. DOI: [10.1016/j.bbrc.2012.11.118](https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2012.11.118)
- Casanova M, O Salazar, O Seguel, W Luzio. 2013. The soils of Chile. Dordrecht, The Netherlands. Springer. p. 99-119.
- Chang S, J Puryear, J Cairney. 1993. A simple and efficient method for isolating RNA from pines trees. *Plant Molecular Biology* 11: 113-116. DOI: [10.1007/BF02670468](https://doi.org/10.1007/BF02670468).
- Fuenzalida H, P Aceituno, M Falvey, R Garreaud, M Rojas, R Sanchez. 2006. Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Informe final. Santiago, Chile. CONAMA, Ministerio del Medio Ambiente. 63 p. http://dgf.uchile.cl/PRECIS/articles-39442_pdf_Estudio_texto.pdf
- Goodstein DM, S Shu, R Howson, R Neupane, RD Hayes, J Fazo, T Mitros, W Dirks, U Hellsten, N Putnam, DS Rokhsar. 2012. Phytozome: A comparative platform for green plant genomics. *Nucleic Acids Research* 40(D1): D1178-D1186. DOI: [10.1093/nar/gkr944](https://doi.org/10.1093/nar/gkr944).
- Hasegawa PM. 2013. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants. *Environmental and Experimental Botany* 92(0):19-31. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2013.03.001](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.03.001).
- INFOR (Instituto Forestal, CL). 2016. Anuario Forestal 2016. Santiago, Chile. INFOR. 171 p. <https://wef.infor.cl/publicaciones/anuario/2016/Anuario2016.pdf>
- Jamil A, S Riaz, M Ashraf, MR Foolad. 2011. Gene expression profiling of plants under salt stress. *Critical Reviews in Plant Sciences* 30(5): 435-458. DOI: [10.1080/07352689.2011.605739](https://doi.org/10.1080/07352689.2011.605739).
- Li JY, XW He, L Xu, J Zhou, P Wu, HX Shou, FC Zhang. 2008. Molecular and functional comparisons of the vacuolar Na⁺/H⁺ exchangers originated from glycophytic and halophytic species. *Journal of Zhejiang University SCIENCE B* 9(2):132-140. DOI: [10.1631/jzus.B0710445](https://doi.org/10.1631/jzus.B0710445).
- Lu S, L Li, X Yi, CP Joshi, VL Chiang. 2008. Differential expression of three eucalyptus secondary cell wall-related cellulose synthase genes in response to tension stress. *Journal of Experimental Botany* 59(3): 681-695. DOI: [10.1093/jxb/erm350](https://doi.org/10.1093/jxb/erm350).
- Meng K, Y Wu. 2018. Footprints of divergent evolution in two Na⁺/H⁺ type antiporter gene families (NHX and SOS1) in the genus *Populus*. *Tree Physiology* 38(6): 813-824. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx173>
- Munns R. 2010. Approaches to identifying genes for salinity tolerance and the importance of timescale. *Plant Stress Tolerance* 639: 25-38. DOI: [10.1007/978-1-60761-702-0_2](https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0_2).

- Pfaffl MW. 2001. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT PCR. *Nucleic Acids Research* 29(9): e45. DOI: [10.1093/nar/29.9.e45](https://doi.org/10.1093/nar/29.9.e45)
- Rizhsky L, Liang H, Mittler R. 2002. The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiology* (130): 1143-1151. DOI: [10.1104/pp.006858](https://doi.org/10.1104/pp.006858).
- Seo M, T Koshiba. 2011. Transport of ABA from the site of biosynthesis to the site of action. *Journal of Plant Research* 124(4): 501-507. DOI: [10.1007/s10265-011-0411-4](https://doi.org/10.1007/s10265-011-0411-4).
- Tamura K, J Dudley, M Nei, S Kumar. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24(8):1596-9. DOI: [10.1093/molbev/msm092](https://doi.org/10.1093/molbev/msm092).
- Tian F, Chang E, Li Y, Sun P, Hu J, Zhang J. 2017. Expression and integrated network analyses revealed functional divergence of NHX-type Na⁺/H⁺ exchanger genes in poplar. *Scientific Reports* 7: 2607. DOI: [10.1038/s41598-017-02894-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-02894-8).
- Torres A, E Acevedo. 2008. El problema de salinidad en los recursos suelo y agua que afectan el riego y cultivos en los valles de Lluta y Azapa en el norte de Chile. *Idesia (Arica)* 26(3): 31-44. DOI: [10.4067/S0718-34292008000300004](https://doi.org/10.4067/S0718-34292008000300004).
- Tuteja N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Methods in Enzymology* 428: 419-438. DOI: [10.1016/S0076-6879\(07\)28024-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(07)28024-3).
- Umezawa T, K Nakashima, T Miyakawa, T Kuromori, M Tanokura, K Shinozaki, K Yamaguchi-Shinozaki. 2010. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant and Cell Physiology* 51(11):1821-1839. DOI: [10.1093/pcp/pcq156](https://doi.org/10.1093/pcp/pcq156).
- Westphal C, P Gachon, J Bravo, C Navarrete, C Salas, C Ibanez. The Potential of Algarrobo (*Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz) for Regeneration of Desertified Soils: Assessing Seed Germination Under Saline Conditions. 2015. *Environmental Management* 56(1): 209-220. DOI: [10.1007/s00267-015-0490-4](https://doi.org/10.1007/s00267-015-0490-4).
- Ye CY, HC Zhang, JH Chen, XL Xia, WL Yin. 2009. Molecular characterization of putative vacuolar NHX-type Na⁽⁺⁾/H⁽⁺⁾ exchanger genes from the salt-resistant tree *Populus euphratica*. *Physiologia Plantarum* 137(2):166-174. DOI: [10.1111/j.1399-3054.2009.01269.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01269.x).
- Zhang J, Y Haiyue, Y Zhang, Y Wang, M Li, J Zhang, L Duan, M Zhang, Z Li. 2016. Increased abscisic acid levels in transgenic maize overexpressing AtLOS5 mediated root ion fluxes and leaf water status under salt stress. *Journal of Experimental Botany* 67(5): 1339-1355. DOI: [10.1093/jxb/erv528](https://doi.org/10.1093/jxb/erv528)

Recibido: 03/10/18

Aceptado: 14/05/19

Tolerancia a diferentes condiciones controladas de irrigación en plántulas de especies leñosas, en relación con su distribución en el Chaco Oriental, Argentina

Tolerance to different controlled irrigation conditions in woody species seedlings, in relation to their distribution in the eastern Chaco, Argentina

María Belén Sender ^{a*}, Virginia Y Mogni ^{a,b}, Ignacio M Barberis ^{a,b}, Darién E Prado ^{a,b}

*Autor de correspondencia: ^a Universidad Nacional de Rosario, Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Biología, Campo Experimental José Villarino, CC 14, 2125, Zavalla, Santa Fe, Argentina, tel.: +54-0341-4970080, msender@unr.edu.ar.com

^b IICAR CONICET-UNR, CC 14, 2125, Zavalla, Santa Fe, Argentina, dprado@unr.edu.ar, virginia.mogni@unr.edu.ar, ibarberi@unr.edu.ar

SUMMARY

The eastern Formosa forests of Argentina, belonging to Eastern Chaco District, are distributed following a gradient from the watercourse levee where the 'Bosque Ribereño' is placed, through an intermediate zone where the so-called 'Bosque Transicional' develops, up to the topographically lower zone where the 'Monte Fuerte' forest is located. It has been postulated that the distribution of woody species amongst these three types of forests could be explained by their ability to survive to different stress conditions of water availability. In such context, it is proposed that, to the seedling status, that capacity could differ between species belonging to these forests, related to the topographic height of them. The tolerance to 'restricted watering' and 'flooding' controlled conditions in seedlings of eight selected woody species, (*Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* and *Schinopsis balansae*) belonging to the three forest types, was experimentally evaluated in this contribution. The results showed that the seedlings of all species were less tolerant to flooding prolonged conditions than to the 'drought' (restricted watering) level applied. None of them was affected in terms of growth under the 'restricted watering' treatment. In this way, the hypothesis could not be validated, nevertheless it is considered that such answer could be related to the fact these woody species usually thrive in the Seasonally Dry Tropical Forests domain.

Key words: forest, eastern Chaco, flood, restricted watering, tolerance.

RESUMEN

Los bosques ubicados en el sector este de la provincia de Formosa (Argentina), pertenecientes al Distrito del Chaco Oriental, se distribuyen desde el borde del albardón del curso de agua, donde se encuentra el llamado 'Bosque Ribereño', atravesando zonas intermedias en que se desarrolla el 'Bosque Transicional', hasta la parte topográficamente más baja donde se encuentra el denominado 'Monte Fuerte'. Se considera que la distribución de especies en los tres tipos de bosques podría estar explicada por la capacidad de las plantas para sobrevivir a diferentes condiciones de disponibilidad hídrica; y, en tal contexto, se propone que, al estado de plántula, dicha capacidad podría diferir entre especies pertenecientes a esos bosques, y estar en relación a la altura topográfica de los mismos. En este trabajo se evaluó experimentalmente la tolerancia de plántulas de ocho especies leñosas pertenecientes a dichos bosques (*Peltophorum dubium*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Gleditsia amorphoides*, *Microlobius foetidus*, *Diplokeleba floribunda*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Prosopis nigra* y *Schinopsis balansae*) a condiciones controladas de irrigación (anoxia y restricción hídrica) durante 110 días. Se encontró que las plántulas de todas las especies resultaron menos tolerantes a las condiciones de anoxia prolongada que al nivel de restricción hídrica implementado. Ninguna de ellas vio afectado su crecimiento en el tratamiento 'restricción hídrica'. De esta manera no pudo validarse la hipótesis planteada, pero se considera que tal respuesta podría relacionarse con la pertenencia de varias de las especies estudiadas a bosques que, por su composición florística y distribución geográfica, corresponden al dominio de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales.

Palabras clave: bosques, Chaco Oriental, inundación, restricción hídrica, tolerancia.

INTRODUCCIÓN

Los ambientes naturales presentan heterogeneidad a diferentes escalas, tanto espaciales como temporales, y los organismos que viven en ellos deben desarrollar estrate-

gias para sobrellevar tales condiciones. Para hacer frente a las condiciones de estrés, las plantas emplean estrategias a nivel morfológico y fisiológico que le otorgan plasticidad, y desarrollan caracteres que permanecerán en ellas como pre-adaptaciones a potenciales condiciones de estrés (Slot

y Poorter 2007, Maseda y Fernández 2016). La tolerancia a diferentes tipos de estrés abiótico y la plasticidad fenotípica, entendida como la capacidad de un genotipo dado de transformar su fenotipo bajo diferentes condiciones ambientales, son particularmente importantes para entender los patrones de distribución de los organismos sésiles (Laanisto y Niinemets 2015). La amplitud ecológica de las especies puede ser parcialmente explicada por su capacidad de expresar plasticidad como respuesta al ambiente, y se ha demostrado que la plasticidad de las plantas ante condiciones ambientales adversas puede ser analizada por medio de diferentes parámetros de crecimiento, adaptaciones morfológicas y cambios en el funcionamiento fisiológico (Sack 2004).

Existen numerosas evidencias de que la disponibilidad hídrica juega un rol fundamental en las características morfológicas de las plantas (Slot y Poorter 2007, Engelbrecht *et al.* 2007, Maseda y Fernández 2016, Pineda-García *et al.* 2016), de manera que la respuesta de las mismas ante cambios en las condiciones hídricas puede ser evaluada a partir de modificaciones en los parámetros de crecimiento. Se han realizado numerosos experimentos en los cuales las plántulas son expuestas a tratamientos de bajos o altos niveles de disponibilidad de agua (Sack 2004, Parolin 2010, Pineda-García *et al.* 2016), para evaluar de qué modo las especies se distribuyen en micrositios que difieren marcadamente en la disponibilidad hídrica. Las especies leñosas son usualmente clasificadas como pertenecientes a bosques secos o a húmedos, pero en realidad sus capacidades para tolerar déficits hídricos varían a lo largo de un gradiente ambiental, por lo cual la distribución de estas especies también varía a lo largo de dichos gradientes (Engelbrecht *et al.* 2007, Balvanera *et al.* 2011, Pineda-García *et al.* 2016).

En el sector este de la provincia fitogeográfica del Chaco (Prado 1993), en Argentina, las condiciones climáticas y las características edáficas de las zonas topográficamente más bajas determinan la existencia de ambientes sometidos a situaciones hídricas contrastantes en diferentes épocas del año. Los bosques pertenecientes al Distrito del Chaco Oriental (*sensu* Cabrera 1971), también llamado Chaco Húmedo, se ven afectados por un gradiente climático, hídrico, edáfico y geomorfológico (Morello y Adámoli 1974) que determina una alta heterogeneidad florística y fisonómica y a la vez establece un ordenamiento de las comunidades a lo largo de dicho gradiente (Placci 1995). Por su parte, Lewis (1991) estableció que las comunidades leñosas del Chaco Oriental se distribuyen en función de condiciones de humedad y salinidad del suelo, correlacionadas con la posición topográfica. De esta manera, la comunidad denominada ‘algarrobal’ (*sensu* Lewis 1991, dominada por especies del género *Prosopis* L.) se ubica en la parte más baja del gradiente, contigua al pastizal (que a su vez suele rodear un cuerpo de agua somero), y es un bosque muy abierto y homogéneo, mientras que el ‘quebrachal’ de *Schinopsis balansae* Engl. se ubica en zo-

nas intermedias, pero más elevadas que el anterior (Prado 1993, Maturo 2009). Finalmente, el llamado ‘bosque transicional’ está situado en la parte topográficamente más alta (Maturo 2009), presentando los dos últimos una mayor heterogeneidad interna. Sumado a esto, Prado (1993) postula que los ‘quebrachales’ prosperan sobre suelos bajos anegables y alcalinos, mientras que los Bosques Transicionales Austro-Brasileños (Prado 1993, Placci 1995; similar al ‘bosque transicional’ antes mencionado) se sitúan en posiciones más elevadas y suelos más evolucionados (figura 1). Por lo tanto, la distribución de las especies en los diferentes tipos de ambientes del Chaco Oriental podría estar explicada por la capacidad diferencial de las plantas para sobrellevar tales condiciones ambientales. La existencia de comunidades vegetales particulares que soportan condiciones extremas de inundación o sequía se asemeja a la situación de los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos (o “Bosques Secos Estacionales”), que se distribuyen de manera fragmentada desde México hasta Argentina (Pennington *et al.* 2000), en los cuales las precipitaciones anuales pueden llegar hasta 1500 mm, pero que incluyen un período de 3 a 6 meses de escasos a nulos aportes hídricos (Pennington *et al.* 2000, Dryflor 2016).

Debido a que estos ambientes se encuentran espacialmente muy cerca unos de otros, se piensa que la distribución de propágulos no sería un factor limitante en el desarrollo de las comunidades vegetales, por lo que debería existir otro factor ambiental influyendo en el establecimiento y desarrollo de las especies. La influencia de los filtros ambientales sobre la selección de las especies en cada ambiente podría estar presente en distintas etapas del ciclo de vida de la planta, pero posiblemente los primeros estadios (plántula), serían los más sensibles a las condiciones hídricas limitantes (Poorter y Markesteijn 2008).

En tal contexto, el presente estudio se propone evaluar la supervivencia, crecimiento y asignación de biomasa, para plántulas de ocho especies leñosas del Chaco Oriental, bajo condiciones controladas de ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’. Se propone como hipótesis, que la tolerancia de las plántulas de dichas especies a condiciones hídricas contrastantes se relaciona con su pertenencia a los diferentes ambientes del Chaco Oriental, y se predice que tal tolerancia será mayor en las plántulas de las especies pertenecientes a bosques de posiciones topográficas más bajas, debido a que se encuentran naturalmente sometidos a condiciones estacionales de restricción hídrica y anegamiento.

MÉTODOS

Al sudeste de la provincia de Formosa, dentro de la unidad biogeográfica del Chaco argentino (Cabrera 1971, Prado 1993; ver además ‘Unidad 15’ de Oyarzabal *et al.* 2018), se encuentra la Reserva Natural El Bagual (REB, 26°10’53”S y 58°56’39”W, 68 m s.n.m.), en la cual se llevó a cabo el estudio. Está compuesta por un mosaico

de ambientes, entre los que se encuentran bosques, arbustales, pastizales, sabanas y humedales, que se distinguen en 11 unidades fisonómicas o unidades ambientales, que representan en parte la heterogeneidad de la subregión del Chaco Oriental (Maturó *et al.* 2005).

Las comunidades boscosas presentes en la Reserva son diferenciables por su fisonomía y composición florística, y se distribuyen en forma continua desde el borde del albardón del curso de agua, donde se encuentra el llamado ‘Bosque Ribereño’ (BR), desarrollándose en la zona intermedia un ‘Bosque Transicional’ (BT), hasta la parte topográficamente más baja con el denominado ‘Quebrachal’, también llamado ‘Monte Fuerte’ (MF) (Maturó *et al.* 2005; figura 1). Las dos primeras comunidades pueden agruparse dentro del linaje Transicional-Austro-Brasileño (Prado 1993), mientras que las especies del ‘Monte Fuerte’ corresponden al linaje chaqueño en sentido estricto (Prado 1993), aunque todos son considerados Bosques Subtropicales, debido a las condiciones climáticas bajo las cuales se encuentran. El Bosque Ribereño y el Bosque Transicional tienen mayor número de especies leñosas que el Monte Fuerte (Placci 1995, Maturó *et al.* 2005, Maturó 2009). Este último desarrolla en áreas más bajas, susceptibles a inundación en la estación lluviosa y con baja capacidad de drenaje, lo que genera condiciones temporales de anoxia por anegamiento, y posterior sequía por impermeabilidad del suelo (Placci 1995).

Para este estudio se seleccionaron ocho especies leñosas pertenecientes a los tres tipos de bosques mencionados previamente. En la REB se colectaron semillas de las mismas en la época de fructificación correspondiente (Sender 2012), en los años 2007 y 2008. Se trata de los árboles *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub., *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong, *Gleditsia amorphoides* Taub.,

Microlobius foetidus (Jacq.) M. Sousa *et G.* Andrade, *Diplokeleba floribunda* N.E.Br., *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart, *Prosopis nigra* Hieron. y *Schinopsis balansae* Engl. (cuadro 1).

En abril de 2008, las semillas se sembraron en contenedores ‘plugs’ (*i.e.* planchas multimacetas de pequeño volumen) con una mezcla de tierra, perlita y turba (sustrato comercial profesional de siembra y repique Bertinat®). Cuando las plántulas tuvieron entre dos y cinco hojas verdaderas desarrolladas (aproximadamente al mes desde su siembra) se trasplantaron a macetas plásticas de tres litros de capacidad con una mezcla de tierra negra preparada (60 % tierra negra, 20 % abono animal estacionado, 10 % material orgánico vegetal, 10 % perlita), según fórmula comercial Bertinat® ‘Tierra negra mejorada’. En los siguientes tres meses las plántulas fueron controladas diariamente y regadas cuando fuera necesario. Las plantas se desarrollaron dentro de un invernáculo vidriado y calefaccionado a temperatura superior a 10 °C, ubicado en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Rosario (Zavalla, Argentina).

En noviembre de 2008, se seleccionaron 32 plántulas de tamaño similar, correspondientes a cada especie en estudio. Para cada individuo se registró su altura y el número de hojas, y se midió el ancho y largo de cada una de ellas, o de cada uno de sus folíolos o foliolulos en caso de ser hojas compuestas. Se cosecharon ocho plántulas de cada especie, seleccionadas al azar; se les registró el área foliar (LI-3100 Area Meter, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) y el peso seco de sus hojas, tallos y raíces (balanza electrónica, Scaltec Instruments, Heilingen Stadt, SBA 52, Alemania). Esta información se utilizó como base para estimar el área foliar de las otras 24 plántulas de cada especie que fueron sometidas a experimentación.

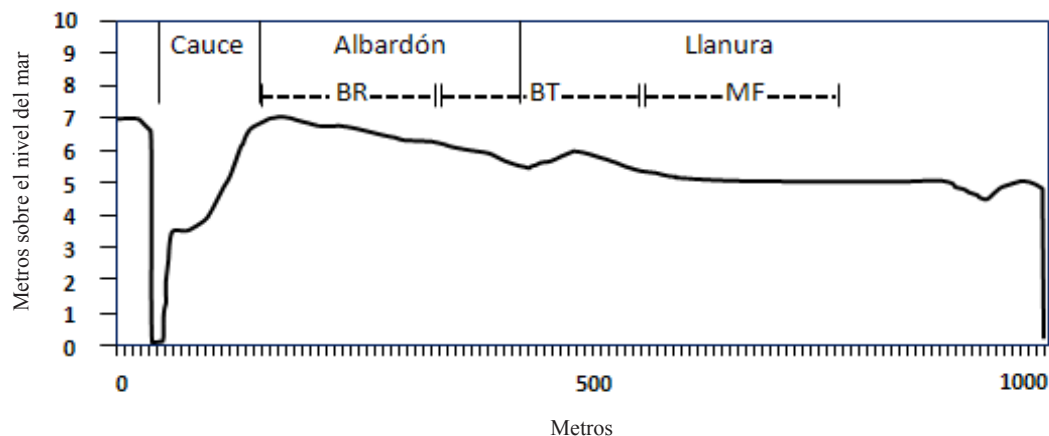


Figura 1. Vista transversal de la topografía típica en el Chaco Húmedo. Esquema de ubicación de cada tipo de bosque (BR: Bosque Ribereño, BT: Bosque Transicional, MF: Monte Fuerte) dentro de la microtopografía del Chaco Húmedo formoseño (modificado de Placci 1995).

Scheme location of each forest type (BR: Bosque Ribereño, BT: Bosque Transicional, MF: Monte Fuerte) in relation to the microtopography of the Formosa Humid Chaco (modified Placci 1995).

Cuadro 1. Lista de las especies del Chaco Oriental empleadas en el experimento, y características de las semillas.

List of Chaco Oriental species used in the experiment and seed characteristics.

Especie	Familia	Peso de 100 semillas (g)		Largo de semilla (cm)		Ancho de semilla (cm)	
		promedio	desvío	promedio	desvío	promedio	desvío
<i>Peltophorum dubium</i>	<i>Fabaceae</i>	3,95	0,14	0,85	0,07	0,42	0,04
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	<i>Fabaceae</i>	21,75	0,57	1,19	0,10	0,61	0,07
<i>Gleditsia amorphoides</i>	<i>Fabaceae</i>	23,10	1,01	0,97	0,05	0,58	0,06
<i>Microlobius foetidus</i>	<i>Fabaceae</i>	4,70	0,08	0,61	0,07	0,55	0,07
<i>Diplokeleba floribunda</i>	<i>Sapindaceae</i>	3,20	0,28	2,57	0,13	0,79	0,08
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	<i>Fabaceae</i>	7,27	0,14	0,63	0,05	0,48	0,06
<i>Prosopis nigra</i>	<i>Fabaceae</i>	2,76	0,06	0,56	0,05	0,37	0,05
<i>Schinopsis balansae</i>	<i>Anacardiaceae</i>	5,70	0,14	0,99	0,10	0,73	0,10

Las semillas fueron caracterizadas morfológicamente (ancho y largo de 10 semillas) y pesadas cada 100 unidades (10 repeticiones).
 Seeds were morphologically characterized (width and length of 10 seeds) and weighed every 100 units (10 replicates).

Asignación de las plántulas a los tratamientos. Se asignaron al azar ocho individuos de cada especie a los siguientes tratamientos: a) ‘restricción hídrica’, b) capacidad de campo (utilizada como ‘control’) y c) ‘inundación’. Para *S. balansae*, solo se pudieron obtener cinco ejemplares por tratamiento (Sender 2012). El experimento se llevó a cabo en invernáculo, al que se le colocó una media sombra en el techo vidriado durante los meses de experimentación (noviembre, diciembre, enero y febrero) a fin de simular las condiciones del sotobosque natural en cuanto a la condición lumínica. Al inicio del experimento se constató mediante ANDEVA (InfoStat 2004) que no existieran diferencias significativas en altura y área foliar de las plántulas asignadas a los distintos tratamientos (Sender 2012).

En el tratamiento ‘restricción hídrica’ las plántulas fueron mantenidas por debajo del 50 % de la capacidad de campo (método adaptado de Sack 2004), definida dicha condición como el contenido de agua que es capaz de retener el suelo luego de haber sido saturado de agua y dejado drenar libremente, evitando pérdida por evapotranspiración, hasta que el potencial hídrico del suelo se estabilice. Para ello, una maceta de cada especie fue pesada cada dos días y se calculó la cantidad de agua que cada especie necesitaba para alcanzar el 50 % de la capacidad de campo. A tales fines, antes del comienzo del experimento, tres macetas con tierra fueron llevadas a condición de capacidad de campo, se registró su peso (balanza electrónica Kretz, peso máximo = 15 kg, precisión = 5 g), y luego fueron secadas en estufa a 80 °C durante 72 h, para poder registrar su peso seco. Por diferencia de pesos, se obtuvo un valor promedio de la cantidad de agua contenida en dichas macetas a capacidad de campo y, luego por estimación, al 50 % de dicha condición. Al comienzo del experimento, todas las macetas de los tratamientos ‘restricción hídrica’ y ‘control’ fueron pesadas en condiciones de capacidad de cam-

po. Con dichos pesos se confeccionaron ecuaciones que, a partir del peso de la maceta en tratamiento y de la cantidad promedio de agua que contiene una maceta en condiciones de capacidad de campo, permitieron obtener la cantidad de agua necesaria para llevar a cada maceta a la condición del tratamiento ‘restricción hídrica’, lo que representó el 85 % del peso de una maceta a capacidad de campo. Este procedimiento se realizó cada dos días, donde una maceta por especie, en los tratamientos ‘restricción hídrica’ y ‘control’, fue pesada y se calculó el agua faltante. Teniendo en cuenta el peso inicial de todas las macetas a capacidad de campo, se realizaron los cálculos correspondientes y se le administró proporcionalmente el agua necesaria al resto de las plántulas de la misma especie en tratamiento, registrando su peso nuevamente luego del riego. En el tratamiento ‘control’, las plantas se colocaron en macetas perforadas de modo tal que el agua de riego ocupara los poros vacíos y el sobrante escurriera fuera de la maceta. Para mantener la condición de capacidad de campo, las plantas fueron regadas y pesadas cada dos días, con la cantidad de agua suficiente hasta que el sobrante escurriera por el fondo de la maceta. En el tratamiento ‘inundación’ las macetas fueron mantenidas en condiciones de anoxia permanente, para lo cual las plantas se colocaron en macetas selladas y se regaron diariamente para mantener una película de agua sobre la superficie de la tierra.

Evaluación de la respuesta a los tratamientos. Durante los 110 días que duró el experimento, se midió mensualmente la altura, y quincenalmente se registró la supervivencia de las plántulas (una plántula fue considerada ‘muerta’ cuando no se observó actividad en sus yemas, o cuando los tejidos aéreos presentes perdieron la coloración verde). Al finalizar el experimento, en febrero de 2009, las plántulas fueron cosechadas y separadas en hojas, tallo y raíz, se

midió el área foliar de cada plántula y la longitud del eje principal y ramificaciones. El material vegetal cosechado se secó en estufa a 60 °C durante 48-72 h y luego se registró el peso seco de cada parte de la plántula.

Cálculo del 'índice topográfico' para cada especie. Con el objeto de presentar a las especies de forma tal que coincidiera con el gradiente topográfico de su distribución en el campo, para cada especie se calculó un valor de "índice topográfico" (IT). Este se utiliza para calcular el grado de pertenencia de una especie a un tipo de bosque, y como resultado se obtiene un valor porcentual, donde el valor 100 indica una total exclusividad de la especie en el bosque considerado, y el valor 0 la ausencia absoluta (Sender 2012). El cálculo (modificado de: 'índice de sequía', Poorter y Markesteijn 2008) se realizó a partir de la densidad de árboles por hectárea de cada especie en cada tipo de bosque (disponible en Maturó 2009). A partir de la aplicación del índice topográfico se obtuvo la distribución de las especies, desde mayor a menor altura topográfica (*P. dubium*, *E. contortisiliquum*, *G. amorphoides*, *M. foetidus*, *D. floribunda*, *C. paraguariensis*, *P. nigra* y *S. balansae*, cuadro 2).

Análisis de datos. Para cada especie en cada tratamiento se estimó el porcentaje de supervivencia. Para establecer si existía asociación entre el nivel de tolerancia de cada especie a la 'restricción hídrica' e 'inundación' y su ubicación

en el gradiente topográfico, se realizó un análisis de correlación de Spearman (InfoStat 2004) con los valores de índices topográficos obtenidos y los valores de tolerancia promedio a los tratamientos, por especie y para cada variable.

Para evaluar la respuesta de cada especie a los tratamientos aplicados, se consideraron las siguientes variables: a) altura (cm); b) área foliar (cm²); c) biomasa total (g); d) asignación de biomasa en hojas (LMF= g lámina/g total), en tallo (SMF= g tallo/g total) y en raíces (RMF=g raíz/g total); e) tasa de crecimiento relativo en altura {TCRA = (ln de la altura final – ln de la altura inicial) / tiempo, [TCRA = cm. cm⁻¹. día⁻¹]}; f) área foliar específica (SLA= cm² lámina/g lámina); g) relación de área foliar (LAR = cm² lámina/g planta) (Poorter y Nagel 2000).

Algunas variables, como la tasa de crecimiento relativo (TCRA), el área foliar total y la biomasa, aportan información directamente relacionada con el crecimiento de la planta. Otras variables, como las asignaciones de biomasa (LMF, SMF, RMF), el área foliar específica (SLA) y la relación de área foliar (LAR) aportan información sobre la partición de biomasa entre distintos componentes (raíz, tallo y hojas) cuando las plantas están expuestas a condiciones desfavorables. Por ejemplo, en ambientes con baja disponibilidad hídrica, los valores de SLA y LAR tenderán a ser bajos, y podrán ser menores que en ambientes con amplia disponibilidad. Por otra parte, estas variables están estrechamente relacionadas con la presencia de las

Cuadro 2. Valores del índice topográfico (IT) en % para cada especie.

Values of the Topographic Index (TI), in % for each species.

Especie	Individuos/ha			Valor de IT (%)			
	BR	BT	MF	BR	BT	MF	Final
<i>Peltophorum dubium</i>	23	0	0	100	0	0	100
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	33	0	0	100	0	0	100
<i>Gleditsia amorphoides</i>	100	40	0	71,4	28,6	0	71,4
<i>Microlobius foetidus</i>	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	45
<i>Diplokeleba floribunda</i>	0	460	160	0	74,2	25,8	37,1
<i>Caesalpinia paraguariensis</i>	0	100	40	0	71,4	28,6	35,7
<i>Prosopis nigra</i>	0	60	180	0	25	75	12,5
<i>Schinopsis balansae</i>	0	0	280	0	0	100	0

IT= $(D / D_{BR} + D_{BT} + D_{MF}) \times 100$ (modificada de Poorter y Markesteijn 2008), donde D = densidad de árboles/ha en el bosque en que cada especie es más abundante, D_{BR} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Ribereño (BR), D_{BT} = densidad de árboles/ha de la especie en el Bosque Transicional (BT), y D_{MF} = densidad de árboles/ha de la especie en el Monte Fuerte (MF). El valor 'final' corresponde al IT de cada especie con respecto al BR (posición topográfica más alta), para lo cual, para todas aquellas especies que estuvieran presentes en el BT y no en el BR, el valor de IT fue multiplicado por 0,5. Para la especie *Microlobius foetidus* no se encontraron datos de densidad en el área de estudio, por lo que su valor de IT fue estimado a partir de observaciones a campo.

TI= $(D / D_{BR} + D_{BT} + D_{MF}) \times 100$ (modified from Poorter and Markesteijn 2008), where D = density of trees/ha in the forest in which each species is more abundant, D_{BR} = density of trees/ha of the species in the Bosque Ribereño (BR), D_{BT} = density of trees/ha of the species in the Bosque Transicional (BT), and D_{MF} = density of trees/ha of the species in the Monte Fuerte (MF). The 'final' value corresponds to the TI of each species respective to the BR (higher topographic position). For all species present in the BT and not in the BR, the TI value was multiplied by 0.5. For *Microlobius foetidus* no density data were found in the study area, therefore its TI value was estimated from field observations.

hojas en la planta, y se verán directamente afectadas en su valor si las hojas caen. Por ejemplo, si una planta pierde sus hojas, los valores de SMF y RMF serán mayores en el resultado final.

Se calculó la tolerancia al nivel de ‘restricción hídrica’ implementado y a la ‘inundación’ de cada especie para todas las variables. La tolerancia a un tratamiento fue calculada como el cociente entre cada valor en el tratamiento y el promedio de los valores en el ‘control’ (modificado de Sack 2004). Un valor significativamente menor a uno indicaría un efecto negativo del tratamiento, mientras que un valor igual o mayor a uno indicaría tolerancia al tratamiento.

RESULTADOS

Para todas las especies bajo estudio, todas las plántulas del tratamiento ‘restricción hídrica’ sobrevivieron durante el período de experimentación. En el tratamiento ‘control’ solo se produjeron dos muertes, en una misma especie (*P. dubium*), que representaron el 5 % de la mortalidad total. En el tratamiento ‘inundación’, la mortalidad fue del 57 % (35 individuos), y se produjo en el último mes de experimentación, lo que representa el 95 % de la mortalidad total. Las especies más afectadas por el tratamiento ‘inundación’ fueron *P. dubium* y *S. balansae* ya que todos sus individuos murieron, *D. floribunda*, *C. paraguariensis* y *G. amorphoides* presentaron una tasa de mortalidad intermedia, mientras que *M. foetidus*, *P. nigra* y *E. contortisiliquum* registraron muy baja mortalidad (figura 2).

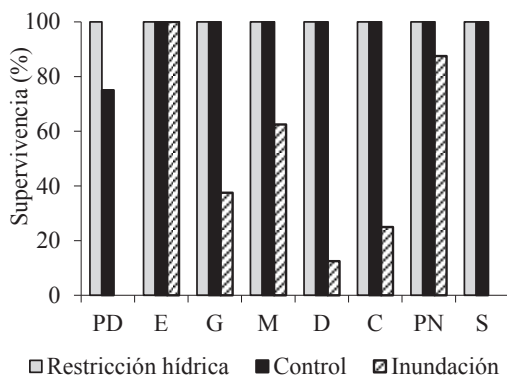


Figura 2. Supervivencia de plántulas en los tres tratamientos, para las especies ‘PD’ (*Peltophorum dubium*), ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*), ‘PN’ (*Prosopis nigra*), ‘S’ (*Schinopsis balansae*). Las especies se presentan ordenadas según su índice topográfico (IT) desde las zonas más elevadas a las más bajas (Sender 2012).

Seedling survival in the three treatments, for the species ‘PD’ (*Peltophorum dubium*), ‘E’ (*Enterolobium contortisiliquum*), ‘G’ (*Gleditsia amorphoides*), ‘M’ (*Microlobius foetidus*), ‘D’ (*Diplokeleba floribunda*), ‘C’ (*Caesalpinia paraguariensis*), ‘PN’ (*Prosopis nigra*), ‘S’ (*Schinopsis balansae*). The species are presented according to their Topographic Index (TI) from the highest to the lowest area (Sender 2012).

A base del área foliar, LAR y LMF, todas las especies mostraron mayor tolerancia al tratamiento ‘restricción hídrica’ que al de ‘inundación’ (cabe aclarar que *P. dubium* y *S. balansae* no se incluyen en la comparación, por resultar el tratamiento ‘inundación’ letal para ambas especies; figura 3). En función de la biomasa y la altura, la tolerancia al tratamiento ‘restricción hídrica’ fue mayor a la de ‘inundación’ para *G. amorphoides*, *M. foetidus*, *D. floribunda* y *C. paraguariensis*, mientras que en *E. contortisiliquum* y *P. nigra* se obtuvieron valores de tolerancia similares en ambos tratamientos (figura 3). Para SLA, *M. foetidus* y *C. paraguariensis* mostraron valores de tolerancia superiores en inundación que en ‘restricción hídrica’, y para el resto de las especies ocurrió lo contrario (figura 3). Para TCR en altura, la tolerancia a la ‘restricción hídrica’ fue mayor que la tolerancia a la ‘inundación’ en *G. amorphoides*, *D. floribunda*, *C. paraguariensis*, *M. foetidus* y *P. nigra*. Solo en el caso de *E. contortisiliquum* se observó respuesta más favorable a la ‘inundación’ para esta variable (figura 3). En el caso de la variable SMF, en todas las especies se obtuvieron valores de tolerancia a la ‘inundación’ mayores que en ‘restricción hídrica’. Para RMF, en la mayoría de las especies los valores de tolerancia en ‘restricción hídrica’ fueron superiores que en ‘inundación’, excepto nuevamente en *E. contortisiliquum* (figura 3).

La relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor de índice topográfico de las especies, en ningún caso resultó significativa. Sin embargo, la mayoría de las variables en ‘restricción hídrica’, excepto tres (supervivencia, SLA y RMF), se correlacionaron negativamente con el índice topográfico, mientras que en ‘inundación’ todas las variables, excepto SMF, se correlacionaron de manera positiva con el índice topográfico (cuadro 3).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A base de los resultados obtenidos, no se pudo validar la hipótesis de que la respuesta de las especies sometidas a tratamiento dependiera de la unidad de bosque a la cual pertenecen. No obstante, sí se observaron diferencias en la respuesta de todas las especies a ambos tratamientos. Esto se evidenció en los resultados de tolerancia a los tratamientos ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’, donde se obtuvo que para la mayoría de las variables la tolerancia a la ‘restricción hídrica’ fue superior a la de ‘inundación’ (figura 3). En ese caso, todas las especies podrían ser descritas como relativamente tolerantes a la condición de ‘restricción hídrica’ implementada, pero a su vez, las especies podrían ser agrupadas en cuanto a su respuesta en las diferentes variables. Así, se considera que *P. dubium*, *M. foetidus*, *D. floribunda*, *C. paraguariensis*, *G. amorphoides* y *S. balansae* podrían ser descritas como “tolerantes a la ‘restricción hídrica’ e intolerantes a la ‘inundación’”, mientras que *E. contortisiliquum* y *P. nigra* podrían ser llamadas “moderadamente tolerantes a la ‘restricción hídrica’ y a la ‘inundación’”. Es probable que estas últi-

mas sean especies con adaptaciones que le permiten hacer frente tanto al estrés por sequía como por inundación, ya que algunos mecanismos de tolerancia son efectivos para ambas condiciones hídricas (Parolin 2010). Esto coincide con lo observado por Pineda-García *et al.* (2016) en algunas especies de leguminosas de bosques secos tropicales, quienes postulan que la eficiencia en el uso del agua de

dichas especies estaría relacionada a su característica de “fijadoras de nitrógeno”.

Si bien el déficit hídrico ha sido considerado como una causa de mortalidad en plantas sometidas a condiciones de sequía (Colangelo *et al.* 2017), la baja mortalidad y la alta tolerancia a dicha condición suelen ser resultados recurrentes en experimentos similares (Slot y Poorter 2007,

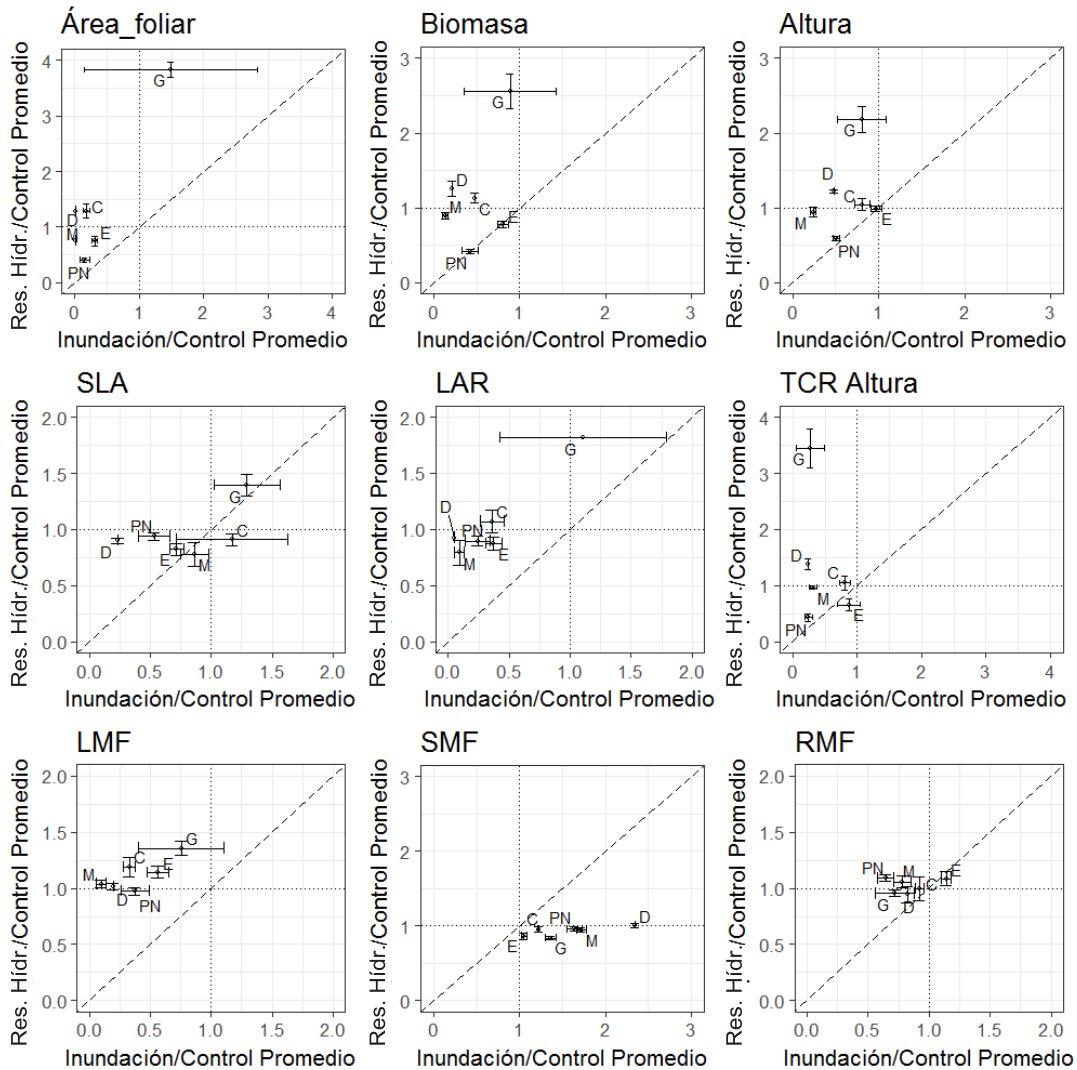


Figura 3. Gráficos de dispersión de las especies, para cada variable, en función de un índice de ‘restricción hídrica’ (‘Res. Hídr.’) e ‘inundación’. La línea diagonal discontinua representa igual nivel de tolerancia a los tratamientos ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’. Las barras de error indican el desvío de los datos promedio en la comparación de cada tratamiento (vertical: ‘restricción hídrica’, horizontal: ‘inundación’) y el control. Variables: SLA= área foliar específica, LAR= relación de área foliar, TCR Altura= tasa de crecimiento relativo en altura, LMF= asignación de biomasa en hojas, SMF= asignación de biomasa en tallo, RMF= asignación de biomasa en raíces. Especies: ‘E’= *Enterolobium contortisiliquum*, ‘G’= *Gleditsia amorphoides*, ‘M’= *Microlobius foetidus*, ‘D’= *Diplokeleba floribunda*, ‘C’= *Caesalpinia paraguariensis*, ‘PN’= *Prosopis nigra*.

Species dispersion graphs, for each variable, based on a ‘restricted watering’ and ‘flood’ index. The discontinuous diagonal line represents the same tolerance level to ‘restricted watering’ and ‘flood’ treatments. The error bars indicate the deviation of the average data in the comparison of each treatment and control (vertical: ‘restricted watering’, horizontal: ‘flood’). Variables: SLA= specific leaf area, LAR= leaf area ratio, TCR = height relative growth rate, LMF= leaf mass fraction, SMF= stem mass fraction, RMF= root mass fraction. Species: ‘PD’: *Peltophorum dubium*, ‘E’: *Enterolobium contortisiliquum*, ‘G’: *Gleditsia amorphoides*, ‘M’: *Microlobius foetidus*, ‘D’: *Diplokeleba floribunda*, ‘C’: *Caesalpinia paraguariensis*, ‘PN’: *Prosopis nigra*, ‘S’: *Schinopsis balansae*.

Cuadro 3. Relación (r_s) tolerancia - índice topográfico.
 Tolerance - Topographic Index relation (r_s).

Tolerancia	Restricción hídrica		Inundación	
	r_s	<i>P</i>	r_s	<i>P</i>
Supervivencia	0,51	0,18	0,22	0,56
Altura	-0,26	0,50	0,26	0,49
Área foliar	-0,34	0,37	0,27	0,47
Biomasa total	-0,38	0,32	0,26	0,50
TCR altura	-0,20	0,60	0,32	0,40
SLA	0,03	0,94	0,18	0,63
LAR	-0,11	0,76	0,28	0,46
LMF	-0,30	0,42	0,23	0,54
SMF	-0,17	0,65	-0,13	0,74
RMF	0,56	0,14	0,27	0,48

Se presentan los valores de la asociación entre el valor de IT (índice topográfico) de las especies y el valor de tolerancia promedio (valor promedio tratamiento/valor promedio control) a los tratamientos ‘restricción hídrica’ e ‘inundación’, para todas las variables consideradas (SLA= área foliar específica, LAR= relación de área foliar, TCR Altura= tasa de crecimiento relativo en altura, LMF= asignación de biomasa en hojas, SMF= asignación de biomasa en tallo, RMF= asignación de biomasa en raíces). “ r_s ”: valor de correlación de Spearman, “*P*”: significancia estadística.

The values of the association between the TI value (Topographic Index) of the species and the average tolerance value (average treatment value/average control value) are presented related to the treatments “restricted watering” and “flood”, for all the variables considered (SLA= specific leaf area, LAR= leaf area ratio, TCR = height relative growth rate, LMF= leaf mass fraction, SMF= stem mass fraction, RMF= root mass fraction). “ r_s ”: Spearman correlation value, “*P*”: statistical significance.

Parolin 2010, Pineda-García *et al.* 2016). En el presente estudio, para todas las especies y a base de la mayoría de las variables medidas, el crecimiento bajo condiciones de ‘restricción hídrica’ no se vio marcadamente afectado, en relación con el crecimiento del ‘control’, y siempre la respuesta en ‘restricción hídrica’ fue superior a la de ‘inundación’. Esto puede deberse a que el nivel de ‘restricción hídrica’ implementado fue insuficiente para producir efectos negativos para el crecimiento de las especies en estudio, o que estas presentan mecanismos de plasticidad o resistencia para adaptarse a condiciones de déficits hídricos (Slot y Poorter 2007, Maseda y Fernández 2016, Pineda-García *et al.* 2016).

En cuanto al efecto del tratamiento ‘inundación’, cabe aclarar que el experimento duró un tiempo algo superior a un trabajo citado por Parolin (2010), para un estudio llevado a cabo con plántulas de bosques del valle de inundación del río Amazonas, en Manaus, Brasil, donde se observó que luego de 12 semanas de experimentación, las consecuencias en la supervivencia y el crecimiento de plántulas sometidas a los tratamientos sequía y sumersión, fueron

similarmen te negati vas, mien tras que las plántulas en los tratamien tos inunda ción y control respon die ron me jor, proba blemente por ha ber se trata do de espe cies de linaje ama zónico (Parolin 2001). En el pre sen te caso, sin em bargo, es proba ble que, si el trata mien to hu bie ra sido más corto, o consis ti do en inunda ciones pul sá tiles, las plántulas hu bie ran po di do re cu pe rar se y ha ber ge ne ra do nue va bio masa fo liar en los pe rí o dos de no-a ne ga mien to, tal como lo evi den cian otros es tu dios re la cio na dos (An der son y Pe ze sh ki 1999). No ob stan te, en otros ca sos en que cer tas plán tu las fue ron so me ti das a inun da ción in ter miten te (An der son y Pe ze sh ki 1999) tam bién se ob ser vó un cre ci mien to in fe rior com pa ra do con el con trol, prin ci pal men te a ni vel de cre ci mien to en al tu ra, área fo liar y bio masa to tal.

Aun que es co mún men te acep ta do que las plan tas de ben en fre ntar cer ta can ti dad de fac to res eco ló gi cos co-ocur ren tes en con di cio nes na tu ra les, la ma yo ría de los es tu dios de plas ticidad fe no tí pi ca han si do de sar rol la dos con si de ran do res pue stas fe no tí pi cas a un ú ni co fac tor so la men te, a me nu do abi ó ti co. Sin em bargo, la plas ticidad po ten cial a un fac tor da do puede ser in flu en cia da por al gún otro fac tor bi ó ti co y abi ó ti co co-ocur ri en do en am bie ntes com ple jos y mul ti va ri a dos (La anis to y Ni in e mets 2015). Por ejem plo, Ló pez y Kursar (1999) com pro ba ron que al gunas espe cies de ár bo les que se de sar rol lan en am bie ntes no inun da bles, son al ta men te to le ran tes a con di cio nes de ane ga mien to pro lon ga do (90 días), por lo que con clu yen que no se ría este fac tor el que im pide que di chas espe cies se de sar rol len en los am bie ntes es ta cio nal men te inun da dos.

Relación entre los valores de tolerancia a los tratamientos y el valor del índice topográfico de las especies. Si bien para ninguno de los tratamientos se obtuvo un resultado estadísticamente significativo en este análisis, cuando se evaluó la correlación entre los valores de cada variable por especie en el tratamiento ‘restricción hídrica’ con el índice topográfico (IT) se encontró que, en general, los resultados dieron valores negativos. Esto indica que las especies ubicadas en la sección más baja del gradiente topográfico (las que se encuentran sometidas a condiciones de inundación y sequías pulsátiles, con acumulación de agua en las épocas de precipitaciones sobre un suelo de baja permeabilidad, seguida de períodos de extensas sequías) tuvieron una mejor respuesta a la ‘restricción hídrica’ en relación a su crecimiento. De esta forma, estos resultados se corresponderían con lo que ocurre naturalmente en las áreas donde estas especies prosperan, y apoyarían la hipótesis de una relación inversamente proporcional entre la posición topográfica y la tolerancia a las condiciones hídricas extremas. Según el estudio realizado por Placci (1995) en bosques formoseños cercanos a los aquí estudiados, en las zonas más bajas del gradiente topográfico, pero alejadas de los cursos de agua, se desarrollan suelos relativamente pobres en materia orgánica, arcillosos y con baja capacidad de almacenar agua útil para las plantas, lo que confiere condiciones de estrés hídrico tanto en las épocas

de sequía como de precipitaciones, por limitaciones en la infiltración y almacenamiento del agua. Debido a la posición topográfica, y a las características del suelo, en las épocas de precipitaciones se generan condiciones de anegamiento; las mismas, de todas formas, son temporales y breves, sometiendo a las plantas a condiciones de sequía y anegamiento pulsátiles¹. Por lo tanto, las especies que allí se desarrollan serían las más adaptadas a las condiciones de estrés hídrico. Por otro lado, en las áreas más altas del gradiente topográfico, y cercanas a los cursos de agua, los suelos poseen elevado contenido de materia orgánica (Maturó 2009) y mayor capacidad de albergar agua útil para las plantas (Placci 1995), lo que confiere una condición más favorable; por esto, las especies que allí se desarrollan podrían no estar adaptadas a condiciones de sequía. Coincidentemente, Engelbrecht *et al.* (2007) observaron en un estudio de distribución de especies tropicales de Panamá en función de su sensibilidad a la sequía, que las especies que exhibieron alta sensibilidad a la sequía se presentaban en el extremo húmedo del gradiente climático.

Por otro lado, cuando el mismo análisis fue realizado para el tratamiento 'inundación', ocurrió lo contrario: en la mayoría de las variables se obtuvo una correlación positiva, lo que indica que los mayores valores de las variables fueron obtenidos en las especies de las posiciones más altas del gradiente topográfico (las que se encuentran sobre el albardón ribereño), y viceversa. Es posible que las especies que se ubican en la parte inferior del gradiente sean menos tolerantes a las condiciones de anoxia permanente, que las de posiciones superiores, pero ello no significa que estas últimas sean tolerantes o estén adaptadas a tales condiciones, ya que los valores de tolerancia obtenidos indican que, en general, estas especies no tienen un buen desarrollo bajo condiciones de anoxia permanente.

En conclusión, debido a que, por un lado, la 'restricción hídrica' implementada no resultó perjudicial para ninguna especie, y, por otro lado, la 'inundación' resultó limitante para todas ellas, es que a base de este estudio no puede asegurarse concluyentemente que la respuesta de las plántulas a las condiciones aquí probadas esté directamente relacionada con la distribución de las especies en el gradiente topográfico. Por lo tanto, no podría asegurarse que la diferenciación florística entre los bosques aquí considerados esté relacionada a la tolerancia de sus plántulas a las condiciones evaluadas experimentalmente. No obstante, sí es evidente que la anoxia prolongada es un factor fuertemente limitante para el establecimiento y crecimiento de las especies leñosas del Chaco Oriental, en tanto que simultáneamente estas pueden tolerar largos períodos de sequía con poco efecto sobre sus parámetros de crecimiento. Esta observación coincide con los resultados presentados por Pineda-García *et al.* (2016) para aquellas especies que, debido a sus adaptaciones fisiológicas, bajo condiciones de sequía presentaron alta tasa de crecimiento, pero al ser

sometidas a condiciones de buena disponibilidad hídrica, no respondieron con un mayor crecimiento.

Se considera que las conclusiones obtenidas aportan evidencias para proponer la pertenencia de dos de estas unidades de bosques (el 'Bosque Ribereño' (BR) y el 'Bosque Transicional' (BT); Maturó *et al.* 2005) al Dominio de los Bosques Secos Estacionales (Dryflor 2016), pues la respuesta a los tratamientos aquí implementados para algunas de sus especies concuerda con lo indicado para dichas unidades por Pennington *et al.* (2000), donde las especies prosperan durante la estación seca característica de estos bosques, y a la vez pueden tolerar -con ciertas limitaciones- algún grado de inundación durante la estación de lluvias.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad Nacional de Rosario y al CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina, PIP N° 112-200801-02772) la beca doctoral y la financiación de este trabajo que es parte de la tesis doctoral de MB Sender. Agradecemos a Y Aquilanti, L Galetti, JI Cárcamo, JM Cárcamo y E Binaghi por su valiosa colaboración en el trabajo de campo e invernáculo, y especialmente a la memoria de Juan Pablo Lewis por su experiencia y guía. A dos revisores anónimos que permitieron mejorar la calidad del manuscrito.

REFERENCIAS

- Anderson PH, SR Pezeshki. 1999. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species. *Photosynthetica* 37: 543-552. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1007163206642>
- Balvanera P, S Quijas, A Pérez-Jiménez. 2011. Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43: 414-422. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00712.x>
- Cabrera AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 5-18.
- Colangelo M, JJ Camarero, M Borghetti, A Gazol, T Gentilesca, F Ripullone. 2017. Size matters a lot: drought-affected Italian oaks are smaller and show lower growth prior to tree death. *Frontiers in Plant Science* 8: 135. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00135>
- Dryflor, K Banda-Rodríguez, A Delgado-Salinas, KG Dexter, R Linares-Palomino, A Oliveira-Filho, D Prado, M Pullan, C Quintana, R Riina, GM Rodríguez M, J Weintritt, P Acevedo-Rodríguez, J Adarve, E Álvarez, A Aranguren B, JC Arteaga, G Aymard, A Castaño, N Ceballos-Mago, A Cogollo, H Cuadros, F Delgado, W Devia, H Dueñas, L Fajardo, Á Fernández, MA Fernández, J Franklin, EH Freid, LA Galetti, R Gonto, R González-M, R Graveson, EH Helmer, A Idárraga, R López, H Marcano-Vega, OG Martínez, HM Maturó, M McDonald, K McLaren, O Melo, F Mijares, V Moggi, D Molina, NP Moreno, JM Nassar, DM Neves, LJ Oakley, M Oatham, AR Olvera-Luna, FF Pezzini, OJ Reyes Dominguez, ME Ríos, O Rivera, N Rodríguez, A Rojas, T

¹ MB Sender, observación personal.

- Särkinen, R Sánchez, M Smith, C Vargas, B Villanueva, RT Pennington. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383-1387. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaf5080>
- Engelbrecht B, L Comita, R Condit, T Kursar, M Tyree, B Turner, S Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447: 80-83. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature05747>
- InfoStat. 2004. InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. Editorial Brujas. 314 p.
- Laanisto L, U Niinemets. 2015. Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade-drought tolerance trade-off in woody species? *Global Ecology and Biogeography* 24: 571-580. DOI: <https://doi.org/10.1111/geb.12288>
- Lewis JP. 1991. Three levels of floristical variation in the forests of Chaco, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 2: 125-130. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235905>
- López O, T Kursar. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19: 925-932. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/19.14.925>
- Maseda PH, RJ Fernández. 2016. Growth potential limits drought morphological plasticity in seedlings from six *Eucalyptus* provenances. *Tree Physiology* 36: 243-251. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv137>
- Maturo H. 2009. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva "El Bagual". Formosa, Argentina. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Rosario, 113 p.
- Maturo H, L Oakley, D Prado. 2005. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva 'El Bagual'. In Di Giacomo AG, SF Krapovickas eds. Historia Natural y Paisaje de la Reserva 'El Bagual', Provincia de Formosa, Argentina. p: 59-73. Temas de Naturaleza y Conservación 4. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, Argentina. 592 p.
- Morello J, J Adámoli. 1974. Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco Argentino. Segunda parte: Vegetación y ambiente de la provincia del Chaco. Buenos Aires, Argentina. INTA. 130 p. (Serie Fitogeográfica N° 13).
- Oyarzabal M, J Clavijo, L Oakley, F Biganzoli, P Tognetti, I Barberis, HM Maturo, R Aragón, PI Campanello, D Prado, M Oesterheld, RJC León. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28: 040-063. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Parolin P. 2001. Morphological and physiological adjustments to waterlogging and drought in seedlings of Amazonian floodplain trees. *Oecologia* 128: 326-335. DOI: <https://doi.org/10.1007/s004420100660>
- Parolin P. 2010. Flood-tolerant trees of Amazonian floodplains also tolerate drought. São Leopoldo: Instituto Anchieta de Pesquisas, Pesquisas. *Botânica* 61: 7-38. Disponible en: <http://www.anchietano.unisinos.br/publicacoes/botanica/botanica61/01.pdf>
- Pennington RT, DE Prado, CA Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x>
- Pineda-García F, H Paz, FC Meinzer, G Angeles. 2016. Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology* 36: 208-217. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv124>
- Placci G. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del este de Formosa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 150 p. Disponible en: <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/4807>
- Poorter H, O Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607. DOI: <https://doi.org/10.1071/PP99173>
- Poorter L, L Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321-331. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00380.x>
- Prado D. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II. A redefinition. Contributions to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. *Candollea* 48: 615-629.
- Sack L. 2004. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? *Oikos* 107: 110-127. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13184.x>
- Saiter FZ, PV Eisenlohr, MRV Barbosa, WW Thomas, AT Oliveira-Filho. 2016. From evergreen to deciduous tropical forests: how energy-water balance, temperature, and space influence the tree species composition in a high diversity region. *Plant Ecology & Diversity* 9: 45-54. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/17550874.2015.1075623>
- Sender MB. 2012. Regeneración de especies leñosas en comunidades boscosas de diferentes posiciones topográficas del sureste de Formosa. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Rosario. 260 p.
- Slot M, L Poorter. 2007. Diversity of tropical seedling responses to drought. *Biotropica* 39: 683-690. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00328.x>

Recibido: 20/02/19

Aceptado: 19/07/19

Modelos alométricos altura-diámetro para *Bucida buceras* (pukté) en Quintana Roo, México

Height-diameter mixed-effect allometric models for *Bucida buceras* (pukté) in Quintana Roo, Mexico

Jonathan Hernández-Ramos ^{a, c}, Juan Carlos Tamarit-Urías ^b, Xavier García-Cuevas ^a, Adrián Hernández-Ramos ^{c*}, Roberto Reynoso-Santos ^d, Valentín Reyes-Hernández ^e

^a Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Campo Experimental Chetumal, km 25 Carretera Chetumal-Bacalar, Xul-Ha, Quintana Roo, México, forestjonathanhdez@gmail.com, xavier_garciacuevas@yahoo.com.mx

^b INIFAP-Campo Experimental San Martinito, km 56,5 Carretera Federal México-Puebla, Tlahuapan, Pue., México, tamarit.juan@inifap.gob.mx

*Autor de correspondencia: ^c INIFAP-Campo Experimental Saltillo, Km 342+119 Carretera Saltillo-Zacatecas, Coahuila, México, adrian.hernandezr90@gmail.com

^d INIFAP-Campo Experimental Centro de Chiapas, Carretera Internacional Ocozocoautla - Cintalapa km 3, Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas, México, rreynosantos@gmail.com

^e Colegio de Postgraduados (COLPOS), Campus Montecillo km 36,5 Carr. México-Texcoco, Montecillo, México, Vreyes@colpos.mx

SUMMARY

Knowing the allometric relationship between the total height and the diameter (*At-d*) is an important technical tool to reduce times and costs in the realization of timber forest inventories; in addition, it gives certainty to volume estimates in a management plan. Quintana Roo, Mexico, has timber species of commercial importance and it is necessary to represent this relationship, therefore, the objective was to fit *At-d* models for trees of *Bucida buceras* (pukté) under the mixed effects approach. A sample of 996 trees measured in the National Forestry and Soil Inventory 2004-2009 was processed and the Schumacher model was fitted under ordinary least squares (OLS) and mixed effects model (MEM), where the control of variability was performed by groupings using three classification criteria: cup diameter class, average cup diameter and by conglomerate. Each grouping criterion was considered as an independent level. When comparing the fit of the MCO model against that of MEM, it was determined that the best values in the Akaike and Bayesian Information Criteria were presented by the MEM approach. The fit was higher when grouped by conglomerate ($Pseudo-R^2 = 0.346$, approach classic, $Pseudo-R^2 = 0.815$, mixed effects) with a bias of -0.46 m. The proposed model is reliable to estimate the *At* as a function of *d* for this species in the tropical forests of Quintana Roo.

Key words: tropical forest, forest inventory, forest management, mixed models, allometric relationship.

RESUMEN

Conocer la relación alométrica entre la altura total y el diámetro normal (*At-d*) es una herramienta técnica importante para reducir tiempos y costos al medir la altura en árboles durante la realización de inventarios forestales maderables, además da certeza a las estimaciones de volumen en un plan de manejo forestal. Quintana Roo, México, posee especies maderables de importancia comercial y es necesario representar esta relación alométrica, por lo que, el objetivo fue ajustar modelos de *At-d* para árboles de *Bucida buceras* (pukté) bajo el enfoque de efectos mixtos. Se procesó una muestra de 996 árboles medidos en el Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004-2009, se ajustó el modelo de Schumacher con mínimos cuadrados ordinarios (MCO) y modelo de efectos mixtos (MEM) donde el control de la variabilidad se realizó por agrupaciones al emplear tres criterios de clasificación: diámetro promedio de copa, clase diamétrica de copa y por conglomerado. Cada criterio de agrupación fue considerado como un nivel independiente. Al comparar el ajuste del modelo bajo MCO contra el de MEM, se determinó que los mejores valores en los Criterios de Información Akaike y Bayesiano los presentó el enfoque de MEM, siendo superior el ajuste cuando se agrupó por conglomerado ($Pseudo-R^2 = 0,346$, MCO; $Pseudo-R^2 = 0,815$, MEM) con un sesgo de -0,46 m. El modelo propuesto es confiable para estimar la *At* en función del *d* para esta especie en los bosques tropicales de Quintana Roo, México.

Palabras clave: bosque tropical, inventario forestal, manejo forestal, modelos mixtos, relación alométrica.

INTRODUCCIÓN

Los modelos biométricos desarrollados para la ciencia forestal permiten entender la dinámica de crecimiento del bosque; sin embargo, este crecimiento está influenciado por diversos factores como densidad, índice de sitio, tipo de suelo o mezcla de vegetación, por mencionar algunos, los cuales afectan la productividad y las relaciones alométricas que presentan. Por lo anterior, árboles que crecen bajo condiciones similares, tienen una razón de proporción constante entre sus partes, solo diferenciándose por la historia particular de cada individuo, representada cuantitativamente a través de modelos alométricos lineales o no lineales.

La relación alométrica entre la altura total de un árbol (At) y su diámetro normal (d) es considerada una característica importante para el levantamiento de información en un inventario forestal maderable (Corral-Rivas *et al.* 2014) así como para la elaboración y ejecución de planes de manejo. Sin embargo, la obtención de expresiones matemáticas con un coeficiente de determinación cercano a la unidad, que es lo deseable, ha sido complejo debido a la gran variabilidad que se presenta en esta relación, por lo anterior, el ajuste bajo la técnica de modelo de efectos mixtos (MEM) se ha convertido en una opción apropiada para este tipo de estudios (Corral-Rivas *et al.* 2014, Ercanli 2015).

El uso de MEM en el área de la biología ha tenido un avance significativo en años recientes, en particular en la investigación del comportamiento ecológico de las especies (Seoane 2014), donde ha sido una opción para agrupar las fuentes de variabilidad. Además, en la investigación forestal, se considera una técnica confiable y de amplia aplicabilidad en el análisis del crecimiento o de las relaciones alométricas de las especies (García y Rapelli 2011). Esta técnica, incluye en su formulación parámetros fijos comunes a toda la población y parámetros aleatorios específicos de cada unidad de muestreo o nivel de clasificación, lo cual, hace que el ajuste por MEM sea más eficiente, preciso y confiable que solo incluir parámetros fijos del modelo, por tanto se pueden hacer estimaciones promedio con mayor certidumbre de la variable de interés.

Existen algunos estudios bajo el enfoque de MEM que han demostrado la factibilidad de su aplicación, tales como el trabajo de Aparicio *et al.* (2009) quienes evaluaron la dinámica de crecimiento temprano de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser *et* Bizzarri; Duran *et al.* (2002) al modelar y comparar el crecimiento de árboles de los géneros *Fagus* y *Acer* en un bosque bajo manejo; Calama y Montero (2004) al ajustar la At a través del d en *Pinus pinea* L.; Ercanli (2015) al modelar la At en diferentes condiciones de crecimiento y densidad a través del d en árboles de *Fagus* sp.; y López *et al.* (2015) al describir la tasa de crecimiento de árboles neo tropicales en bosques de distintas condiciones climáticas.

Quintana Roo es un estado de importancia forestal con una extracción anual de alrededor de 36.000 m³ de maderas en rollo de especies comunes tropicales (SEMARNAT

2016) y *Bucida buceras* L. (pukté) es una de las especies de interés comercial para la industria forestal, además de que es considerada como una madera dura y con un potencial alto en la industria del aserrío. Esta especie en general ha sido poco estudiada, por lo que es importante contar con herramientas cuantitativas de apoyo para la elaboración de planes de manejo. Con base en lo anterior, se plantea el objetivo de ajustar un modelo alométrico de altura - diámetro para árboles de *B. buceras* que crecen en bosques tropicales de Quintana Roo con la inclusión de efectos mixtos y evaluar el efecto de la clase diamétrica de copa, diámetro de copa y conglomerado como criterios de agrupación, bajo la hipótesis de que la inclusión de covariables como formas de agrupación de la varianza dentro de los modelos de $At-d$ mejora el ajuste estadístico y la precisión de las estimaciones.

MÉTODOS

El estudio se realizó en todo el estado de Quintana Roo, México, donde la vegetación predominante es selva baja caducifolia y selva mediana sub-perennifolia, establecida en las topeformas de lomeríos bajos y llanura rocosa, con un clima predominante de tipo cálido sub-húmedo (Aw) con temperatura media anual de 26 °C y una precipitación media de 1.300 mm (SEMARNAT-CONAFOR 2014).

La muestra se conformó por 996 árboles de *B. buceras* con los cuales se construyó una base de datos con las variables At medida de forma directa con una vara telescópica, d cuantificado con una cinta diamétrica, y diámetro de copa (dc) promedio de dos registros medidos con una cinta métrica, distribuidos en 122 sitios de muestreo en forma de conglomerados, cuatro sitios de muestreo de 400 m² distribuidos en forma de 'Y', establecidos a cada 5 km de distancia entre uno y otro, levantados por distintas brigadas en el Inventario Nacional Forestal y de Suelos de 2004-2009 (INFyS 2004-2009), con el argumento de que las diferencias en la vegetación causadas por factores medio-ambientales como clima, suelo, topografía, etc., pueden ser representadas satisfactoriamente con el acomodo de dicho muestreo (CONAFOR 2016) (figura 1). Los valores promedio de la información en d , At y dc fueron de 17,58 cm, 7,88 m y 3,42 m, respectivamente (cuadro 1).

Las variables analizadas fueron agrupadas con base en tres criterios de clasificación: *i*) por el dc el cual se determinó promediando las dos mediciones de la copa de cada individuo para obtener 22 grupos, *ii*) por clase de copa (*ClassCOP*) agrupando los dc con intervalos de dos metros y formar 6 grupos y, *iii*) por conglomerado (*Congl*) donde se tuvieron 122 grupos. Esta clasificación a manera de niveles independientes permite asumir que en cada grupo la varianza será diferente y específica. Las primeras dos agrupaciones se realizaron debido a que las características de diámetro, cobertura y longitud de copa en un árbol guardan una relación alométrica directa con el diámetro normal, además están estrechamente relacionadas con la

densidad, capacidad de crecimiento, desarrollo y vigor de los individuos, ya que reflejan el grado de competencia acumulada por el espacio de crecimiento que tienen las especies a lo largo del tiempo y son una respuesta directa del crecimiento en d , debido a que esta variable es la más susceptible a la densidad. En tanto que la agrupación por conglomerado, se hizo con base en que dentro del INFyS la distribución y acomodo de cada unidad de muestreo (Conglomerado) representa de forma confiable las distintas condiciones y la variabilidad de crecimiento de los ecosistemas (CONAFOR 2012).

Para modelar la relación $At-d$, se ajustó el modelo de crecimiento de Schumacher (1939) de dos parámetros mediante MCO y bajo la técnica de MEM al incluir efec-

tos aleatorios solo en uno de los parámetros y evaluar la calidad del ajuste en cada nivel o criterio de agrupación (cuadro 2). Se utilizó la técnica de máxima verosimilitud (ML) en el programa *R-project Versión 3,4,3*® mediante el procedimiento *nlme* (López *et al.* 2015) de la consola de *R Commander* (*R-project* 2018). Se incluyó en el ajuste una estructura de media móvil [*corARMA(p,q)*] donde p representa a los enteros no negativos que especifican respectivamente el orden autorregresivo y q el orden promedio móvil de la estructura del modelo autorregresivo de media móvil (ARMA).

La selección del modelo de mejor ajuste, se realizó al utilizar y comparar los valores del criterio de información de Akaike y el criterio de información Bayesiano, AIC y

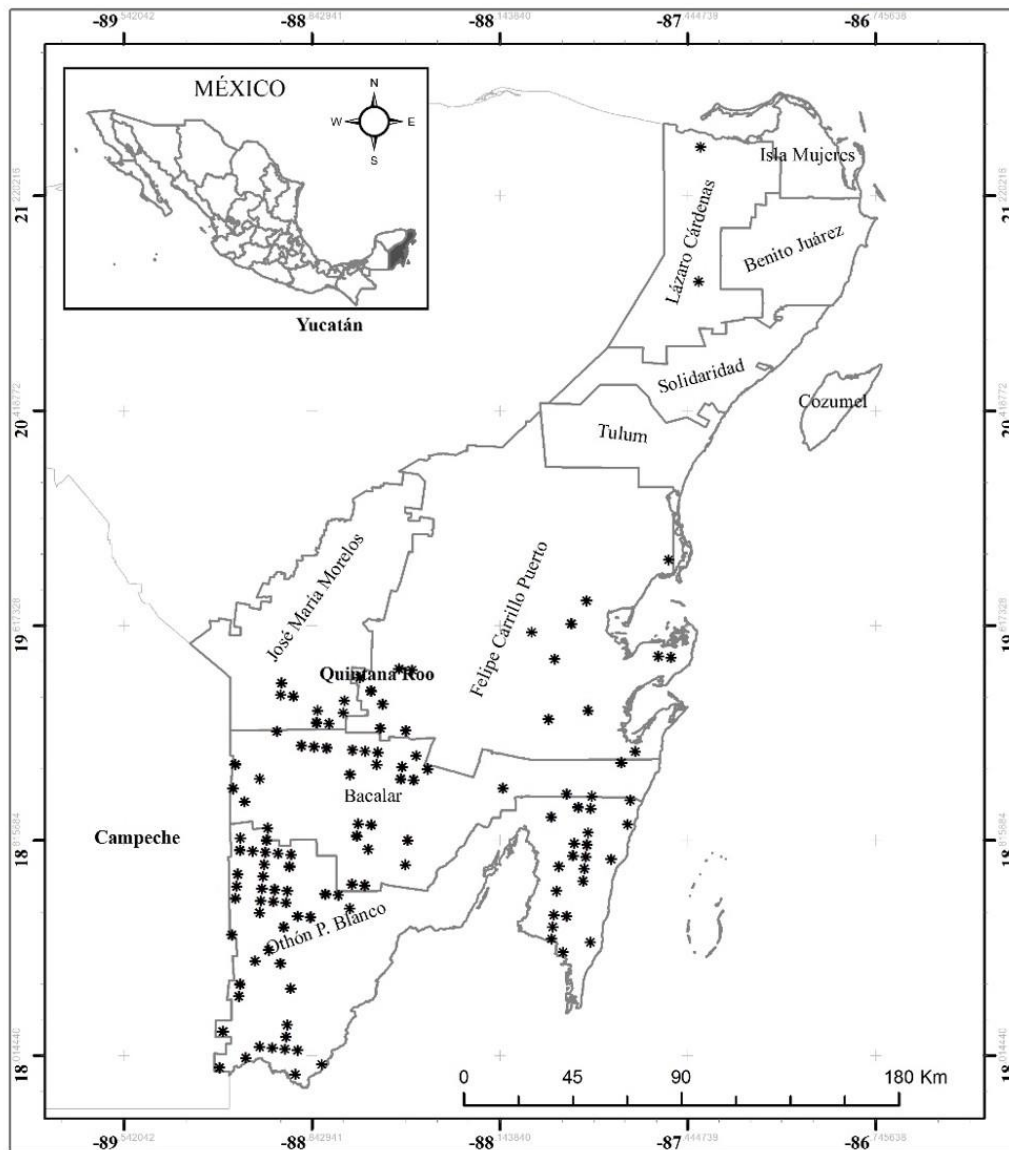


Figura 1. Distribución de los conglomerados seleccionados en el estudio.

Distribution of the conglomerates selected in the study.

BIC, por sus siglas en inglés, los cuales consideran que el modelo con el valor más cercano a cero en estos criterios es el que infiere con mayor certidumbre la variable respuesta (Duran *et al.* 2002, Castaño-Santamaria *et al.* 2013, López *et al.* 2015), además de la significancia de sus parámetros y el valor más alto del coeficiente de determinación (R^2) (Quevedo *et al.* 2010, García y Rapelli 2011, Corral-Rivas *et al.* 2014, Ercanli 2015).

Con la finalidad de visualizar la validez estadística del modelo seleccionado, se verificaron de forma gráfica los supuestos de regresión de normalidad de los residua-

les (Duran *et al.* 2002), homocedasticidad de residuales (García y Rapelli 2011) y la no autocorrelación de errores (independencia) (Tamarit *et al.* 2017). La precisión se verificó mediante el análisis gráfico de la tendencia de las estimaciones y el sesgo absoluto (\bar{E}) (Castaño-Santamaria *et al.* 2013).

Adicionalmente, para validar las estimaciones del mejor modelo, se emplearon 134 pares de datos de *At-d* para realizar una comparación entre la altura observada y los valores estimados como dos poblaciones independientes, mediante una prueba de *t* Student a un nivel de significancia de $\alpha=0,01$ (Martínez *et al.* 2006).

RESULTADOS

Cuadro 1. Estadística descriptiva de las variables analizadas para la muestra de árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Descriptive statistics of the variables analyzed for the sample of *B. buceras* trees in tropical forests of Quintana Roo.

Estadístico	Variable		
	<i>d</i>	<i>At</i>	<i>dc</i>
Media	17,58	7,88	3,43
Error típico	0,2641	0,0924	0,0587
Mediana	15,3	7,4	3
Moda	12	7	3
Desviación estándar	8,3359	2,9167	1,8510
Varianza de la muestra	69,4875	8,5074	3,4262
Curtosis	3,0049	0,6319	1,6913
Coficiente de asimetría	1,4653	0,7107	1,2330
Rango	63,6	17,2	11,5
Mínimo	7,5	1,8	0,8
Máximo	71,1	19	12,3

d: diámetro normal (cm). *dc*: diámetro de copa (m). *At*: altura total (m).

La dispersión de la variabilidad individual (figura 2A) y por agrupación bajo el criterio *dc* (figura 2 B a F) de los pares de datos de *At-d* de los árboles de *B. buceras*, muestra que al agrupar la información por algún criterio de clasificación se reduce la heterogeneidad en los datos, dado que reduce la varianza en los diferentes niveles.

En todos los casos los parámetros obtenidos fueron significativos, superiores al 99 % ($P < 0,0003$) y los errores estándar bajos (cuadro 3), además se observa que la asíntota de los modelos o la altura máxima alcanzada por la especie en estos bosques osciló entre los 10,88 m y los 13,84 m, mientras que el parámetro relacionado con la velocidad de crecimiento (*b*) presentó mayor variabilidad, por lo cual, se asume que es donde la inclusión del efecto mixto se ve reflejado de mejor forma (cuadro 3).

La inclusión de efectos aleatorios en los modelos, produjo una mejora sustancial en los indicadores de bondad de ajuste, particularmente el R^2 (cuadro 4); donde se observa que, de un valor inicial con mínimos cuadrados ordinarios (sin incluir efectos aleatorios) de $R^2 = 0,346$, el modelo puede ser capaz de explicar más del 80 % de la va-

Cuadro 2. Modelo de crecimiento de Schumacher y variantes en la inclusión de efectos mixtos para árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Schumacher growth model and variants in the inclusion of mixed effects for *B. buceras* trees in tropical forests of Quintana Roo.

Criterio de clasificación	Parámetro con el efecto aleatorio	Estructura	Modelo
Sin clasificación	Sin efecto	$At = a \cdot e^{(-b \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[1]
<i>dc</i>	<i>b</i>	$At = a \cdot e^{(-b^{+u} \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[2]
<i>dc</i>	<i>a</i>	$At = a^{+u} \cdot e^{(-b \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[3]
<i>ClassCop</i>	<i>b</i>	$At = a \cdot e^{(-b^{+u} \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[4]
<i>ClassCop</i>	<i>a</i>	$At = a^{+u} \cdot e^{(-b \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[5]
<i>Congl</i>	<i>b</i>	$At = a \cdot e^{(-b^{+u} \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[6]
<i>Congl</i>	<i>a</i>	$At = a^{+u} \cdot e^{(-b \cdot d^{-2})} + \varepsilon$	[7]

At: altura total (m). *d*: diámetro normal (cm). *a* y *b*: parámetros a estimar. $+u$: efecto aleatorio. ε : término del error. *e*: base de los logaritmos neperianos. Criterios de clasificación *dc*, *ClassCop* y *Congl*: diámetro promedio de copa, clase de copa con intervalos de dos metros y por conglomerado, respectivamente.

riabilidad de los datos ($R^2 = 0,815$) al realizar el ajuste con la inclusión del efecto mixto por conglomerado (modelo 7) (cuadro 4). Además, se presenta una disminución de los valores de AIC y BIC, a medida que aumenta el R^2 , lo cual es consistente para los dos modelos mejores (6 y 7), ya que sus valores son comparativamente menores, teniendo-se una diferencia considerable entre el ajuste mediante mínimos cuadrados ordinarios y el modelo de efectos mixtos al agruparse por el criterio de conglomerado (cuadro 4).

El análisis gráfico del comportamiento predictivo de los modelos muestra que el modelo [6] es mejor ($R^2 = 0,74$, AIC = 3.944,12, BIC = 3.968,64), con tendencia estable en las predicciones, y sin sub-estimar la altura como lo hace

el modelo 7, ni sobre-estimarla para diámetros menores de 20 cm como en los modelos 2 y 3, así como en los diámetros mayores de 35 cm con los modelos 1, 3 y 4 (figura 3).

El modelo 6 seleccionado como el de mejor ajuste, cumple con los supuestos de regresión debido a que presenta una distribución normal de los residuos (figura 4A), homocedasticidad en los residuales sin tendencia visible (figura 4B) y sin problemas de autocorrelación de los errores, ya que las dos variables son independientes entre sí, por no presentar dependencia entre los diámetros al aumentar su dimensión (figura 4C), por lo cual, se asume como estadísticamente confiable. El sesgo al emplear esta expresión fue en promedio de -0,46 m.

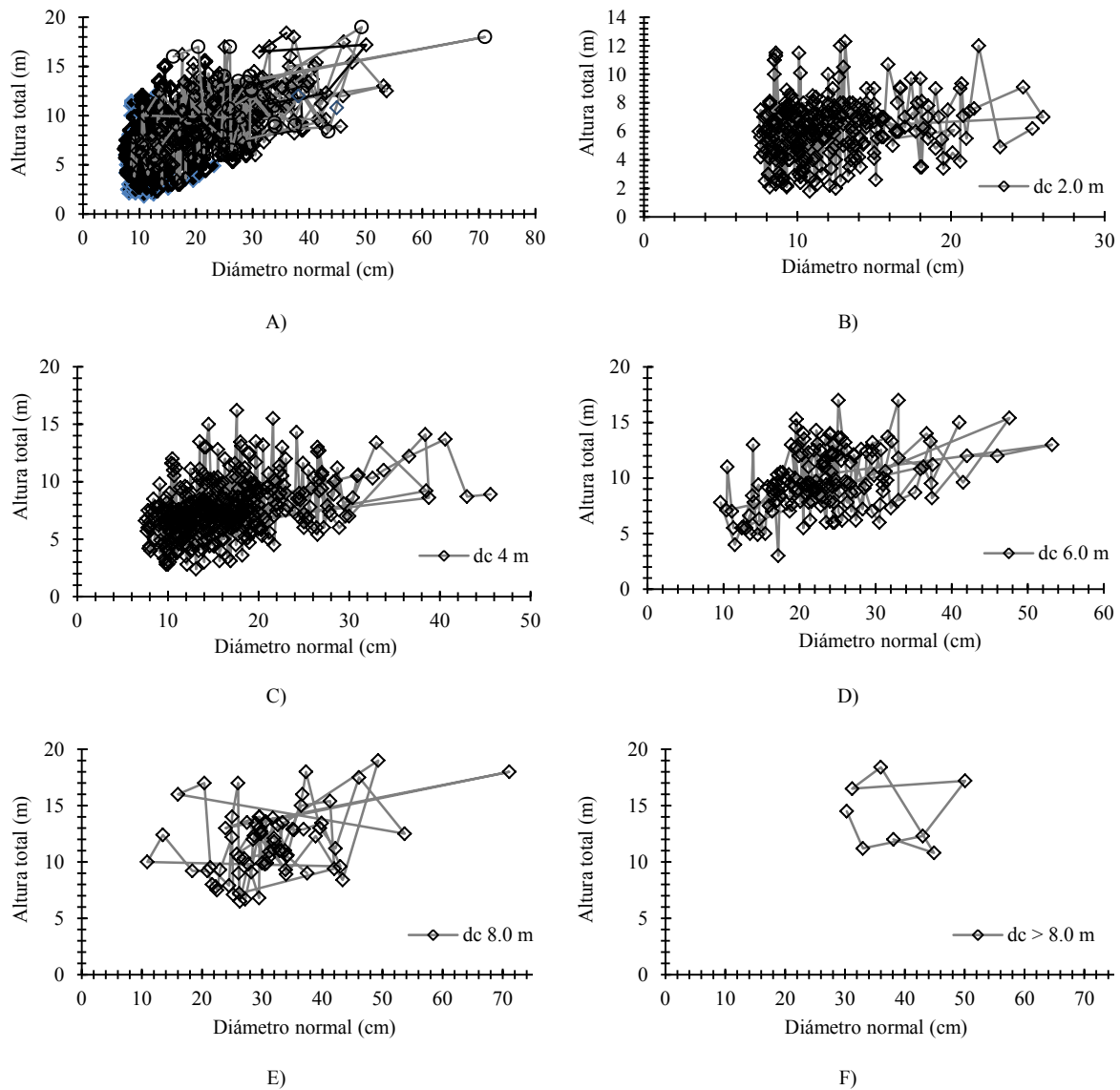


Figura 2. Variabilidad individual de *At-d* (A) y por grupos en *dc* (B a F) para árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Individual variability of *At-d* (a) and by groups in *dc* (b) for trees of *B. buceras* in tropical forests of Quintana Roo.

Cuadro 3. Resultados del ajuste estadístico del modelo de Schumacher para *At-d* de árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Results of the statistical fit of the Schumacher model for *At-d* of *B. buceras* trees in tropical forests of Quintana Roo.

Modelo	Criterio de clasificación	Efecto	Parámetro	Estimación	Error estándar	Valor <i>t</i>	<i>Pr</i> > <i>t</i>
[1]	-----	-----	<i>a</i>	13,8463	0,3294	42,04	<0,0001
			<i>b</i>	8,6726	0,3856	22,49	<0,0001
[2]	<i>Dc</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	13,56273	0,3696	36,69	<0,0001
			<i>b</i>	7,990326	0,4903	16,30	<0,0001
			<i>Phi</i>	0,1310463			
[3]		<i>a</i>	<i>a</i>	12,253177	0,3737	32,79	<0,0001
			<i>b</i>	5,707649	0,4690	12,17	<0,0001
			<i>Phi</i>	0,0334026			
[4]	<i>ClassCop</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	11,869085	0,3725	31,86	<0,0001
			<i>b</i>	3,319164	1,1190	2,966	0,0031
			<i>Phi</i>	0,0667327			
[5]			<i>a</i>	12,573618	0,5723	21,97	<0,0001
			<i>b</i>	5,117373	0,4922	10,40	<0,0001
			<i>Phi</i>	0,0300214			
[6]	<i>IdCongl</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	12,423419	0,2697	46,06	<0,0001
			<i>b</i>	6,029524	0,5240	11,51	<0,0001
			<i>Phi</i>	0,3200613			
[7]		<i>a</i>	<i>a</i>	10,885524	0,3358	32,41	<0,0001
			<i>b</i>	3,924968	0,2559	15,34	<0,0001
			<i>Phi</i>	0,0300379			

Phi: parámetro relacionado al efecto aleatorio incluido en el modelo.

Cuadro 4. Bondad de ajuste del modelo de Schumacher en forma tradicional y sus distintas variantes de inclusión de efectos mixtos para árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Goodness of fit of the Schumacher model in traditional form and its different variants of inclusion of mixed effects for trees of *B. buceras* in tropical forests of Quintana Roo.

No	Criterio de clasificación	Parámetro del efecto	<i>R</i> ²	AIC	BIC
[1]	Sin Clasificación	----	0,346	4.540,200	4.554,911
[2]	<i>dc</i>	<i>b</i>	0,391	4.515,142	4.539,661
[3]		<i>a</i>	0,480	4.490,351	4.514,870
[4]	<i>ClassCop</i>	<i>b</i>	0,421	4.490,992	4.515,510
[5]		<i>a</i>	0,447	4.452,142	4.476,661
[6]	<i>Congl</i>	<i>b</i>	0,739	3.944,122	3.968,641
[7]		<i>a</i>	0,815	3.771,429	3.795,948

*R*²: coeficiente de determinación. AIC: Criterio de información Akaike. BIC: Criterio de información bayesiano.

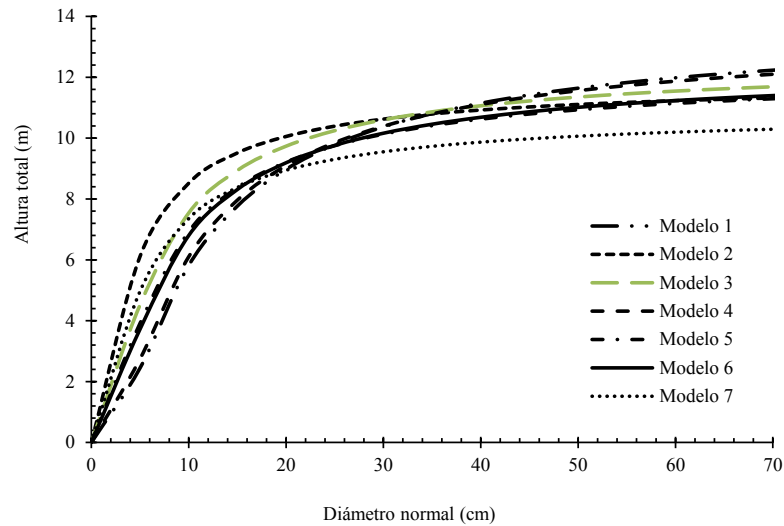


Figura 3. Comportamiento gráfico de la estimación de la altura total en función del diámetro normal con el modelo de Schumacher en sus distintas variantes de ajuste evaluadas para árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Graphical behavior of the estimation of the total height according to the normal diameter with the Schumacher model in its different fit variants evaluated for trees of *B. buceras* in tropical forests of Quintana Roo.

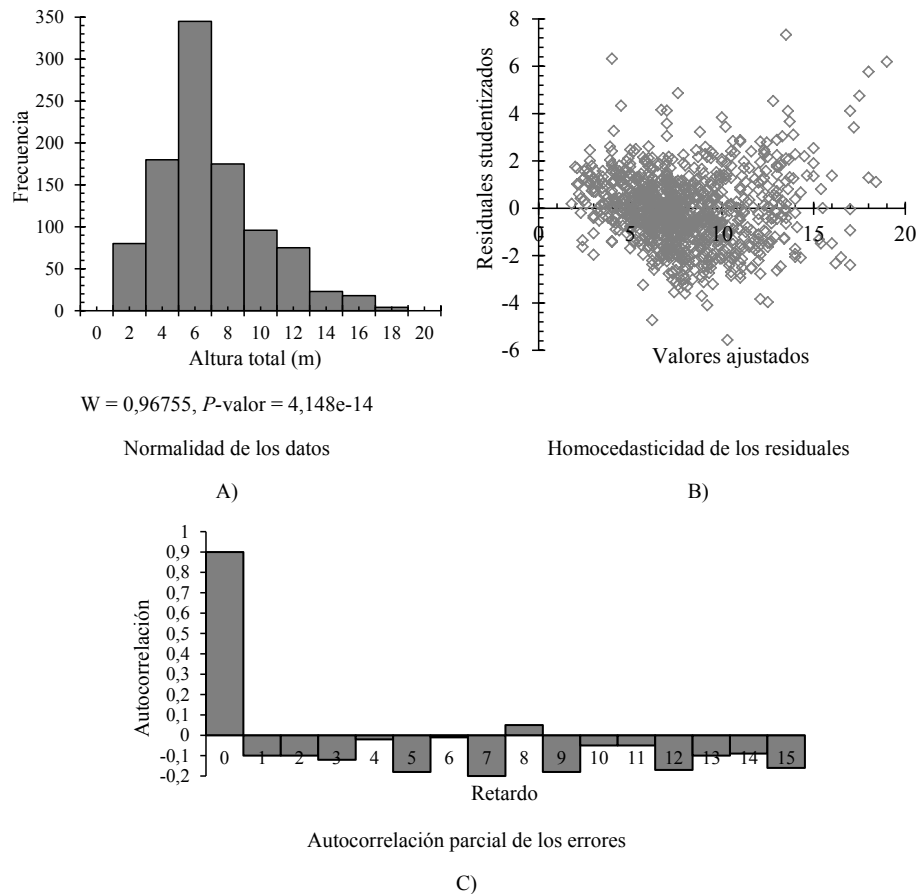


Figura 4. Análisis gráfico del cumplimiento de los supuestos de regresión para el modelo de Schumacher de $At-d$ para árboles de *B. buceras* en bosques tropicales de Quintana Roo.

Graphical analysis of compliance with the regression assumptions for the Schumacher model of $At-d$ for *B. buceras* trees in tropical forests of Quintana Roo.

La comparación entre las estimaciones realizadas con el mejor modelo [6] y la muestra independiente bajo la hipótesis de igualdad de medias, muestran que no existe evidencia de que las medias de los datos reales y los estimados sean diferentes, ya que se obtuvo un valor de $t = 1,977$, $P > |T| = 0,06$ y un valor en la diferencia media significativa de 0,4309 a un nivel de confiabilidad del 99 % ($P = 0,01$).

DISCUSIÓN

La homogeneidad y reducción de la varianza en los diferentes niveles resultado de agrupar la información por criterios de clasificación en este trabajo es una opción adecuada para modelar la relación alométrica entre el diámetro y la altura, tal y como lo describen García y Rapelli (2011) al detallar el procedimiento de selección de modelos mixtos con niveles múltiples para modelar el crecimiento en *At* de *Anoda cristata* (L.) Schlecht.; y Temmesgen *et al.* (2014) al aplicar la agrupación por estrato y modelar las relaciones *At-d* por árbol en 23 especies dentro de un bosque templado en el noreste de China.

La mejora en los valores de R^2 al modelar bajo un tipo de clasificación e incluir dentro del modelo como un efecto aleatorio es congruente con lo que reporta Ercanli (2015) al comparar el ajuste de algunos modelos generalizados de *At-d*, donde el valor de R^2 pasa de 0,86 al tener todos sus parámetros fijos dentro del modelo a 0,90 al incluir el efecto mixto por unidad de muestreo con información de remediciones para árboles de *Fagus orientalis* Lipsky en Kestel, Turquía; y a lo que reportan Corral-Rivas *et al.* (2014) al contrastar los ajustes mediante MCO y con el enfoque de MEM en el modelo de Chapman-Richards en su forma local para *At-d* para grupos de especies de los géneros *Pinus* y *Quercus* en Durango, México, donde la inclusión del efecto mixto mejora significativamente los resultados en este tipo de ajustes.

Aun cuando el modelo [5] presentó una tendencia adecuada a la información de *At-d*, por los mejores valores en los estadísticos de R^2 , y mayor verosimilitud reflejada en AIC y BIC las expresiones [6] y [7] fueron seleccionadas como las de mejor ajuste con base en los criterios expuestos por García *et al.* (2014), quienes señalan que el valor más bajo en los estadísticos AIC y BIC son debidos a la estructura que toman los componentes aleatorios y que resulta más adecuada, ya que hace más verosímil la regresión. Además de lo descrito por De los Santos-Posadas *et al.* (2006), los cuales mencionan que al generar niveles múltiples de clasificación en la información empleada compensa las diferencias en los grados de libertad en la estructura de los modelos ajustados.

Esta mejora en los resultados al incluir el efecto aleatorio en el ajuste, se debe en parte a que se deja de asumir que la variabilidad es constante en toda la muestra empleada, ya que esta se manifiesta agrupada y específica para cada nivel de clasificación (Quevedo *et al.* 2010, García y

Rapelli 2011, Seoane 2014), situación que se ve reflejada en los valores del R^2 y los criterios de información AIC y BIC.

En general, el efecto combinado del aumento en el valor del R^2 y la disminución en AIC y BIC concuerdan con lo obtenido por Quevedo *et al.* (2010) quienes utilizaron un índice de eficiencia análogo del *Pseudo-R*² con el enfoque de MEM de volumen total con corteza agrupados por categoría diamétrica en *Tabebuia rosea* (Bertol.) A. DC. en Venezuela; también, los resultados del presente trabajo concuerdan con los reportados por García y Rapelli (2011) al seleccionar un modelo no lineal mixto de niveles múltiples en un modelo de crecimiento para *Austrocedrus chilensis*. Por su parte, Jerez-Rico *et al.* (2011) encontraron diferencias evidentes al ajustar modelos de índice de sitio para *Tectona grandis* L. f. en Venezuela, pasando de un R^2 de 0,58 al emplear mínimos cuadrados ordinarios a 0,98 al utilizar el ajuste por MEM.

La tendencia que resulta de la aplicación de modelos es semejante con la obtenida por Crecente-Campo *et al.* (2010) al ajustar modelos generalizados de *At-d* para *Eucalyptus globulus* Labill. en España; así como lo reportado por Calama y Montero (2004) al modelar la relación *At-d* para *Pinus pinea* bajo el enfoque de efectos mixtos. Además de que el modelo seleccionado como el mejor [6] cumple con los supuestos de regresión (Martínez-González *et al.* 2006) (figura 4) y es congruente con lo reportado por Crecente-Campo *et al.* (2010) al determinar una distribución normal en los modelos *At-d* ajustados con inclusión de efectos mixtos para árboles de *Eucalyptus globulus* en España; con lo de Juárez y Balzarani (2003) quienes después de analizar tres estructuras de covarianza en un modelo de crecimiento ajustada bajo el enfoque de MEM obtienen una distribución homocedástica en los residuales; y con lo mencionado por Milena *et al.* (2013) quienes al seleccionar el modelo *At-d* generalizado ajustado por MEM para *Eucalyptus tereticornis* Sm. se obtiene normalidad en los residuos y homocedasticidad de los residuales, mientras que la gráfica de autocorrelación parcial muestra un comportamiento lógico y la adecuada corrección de los errores correlacionados con la estructura del modelo autorregresivo de media móvil utilizada (ARMA) ($P = 1$, $q = 0$), de acuerdo con lo señalado por Martínez-González *et al.* (2006) y Tamarit *et al.* (2017) al ajustar un sistema de cubicación de volumen bajo el enfoque de MEM.

El sesgo promedio del modelo seleccionado ($\bar{E} = 0,46$ m) fue inferior a los valores reportados por Milena *et al.* (2013) al ajustar diez modelos generalizados de *At-d* bajo MEM; y semejantes a los reportados por Ercanli (2015) al utilizar nueve modelos generalizados y modelar bajo modelos de efectos mixtos donde se hace una variación de 12 escenarios de muestreo, y coincide con Castaño-Santamaria *et al.* (2013) quienes reportan los menores sesgos en los modelos locales tanto al ajustarlos mediante MCO y con MEM.

CONCLUSIONES

Con la inclusión de efectos aleatorios (covariables) en el modelo de crecimiento de Schumacher y el empleo de criterio de clasificación o nivel, se mejoró significativamente el ajuste estadístico y las estimaciones de la altura total en función del diámetro normal para árboles de *Bucida buceras* en los bosques tropicales de Quintana Roo, México, donde el modelo con la forma $At = 12,423419 \cdot e^{(-6,029524 \cdot d^{-1})} + \varepsilon$ al incluir la covariable de conglomerado resultó ser el mejor.

Al realizar la comparación de los resultados con la técnica de mínimos cuadrados ordinarios y los modelos de efectos mixtos se mejoró la calidad de los parámetros fijos haciéndolos más eficientes, porque sus errores fueron menores debido a su menor varianza, con lo cual, con este último ajuste se contribuyó a corregir la autocorrelación de los errores. Por otro lado, con los resultados obtenidos con el modelo de efectos mixtos en el ajuste se puede ver reflejado la inferencia del diámetro de copa y la distancia que influye en las condiciones de crecimiento y en los estadísticos en el modelo. Además de que los resultados de este estudio pueden ser empleados de manera confiable para estimar la altura en el levantamiento de información de un inventario forestal, solo con la medición del diámetro normal.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por el otorgamiento del apoyo a capacitación y formación de personal investigador, y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca número 733112.

REFERENCIAS

- Aparicio A, M Pastorino, L Gallo. 2009. Variación en el crecimiento temprano en la altura de orígenes marginales este-parios de ciprés en la Cordillera. *Ciencia e Investigación* 15(1): 19-32.
- Calama SR, GG Montero. 2004. Aplicación de los modelos mixtos a un caso práctico de modelación del crecimiento y producción de las masas forestales. *Sociedad Española de Ciencias Forestales* 18: 317-321.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal, MX). 2012. Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Informe 2004-2009. CONAFOR. Zapopan, Jalisco, México. 212 p.
- CONAFOR (Comisión Nacional Forestal, MX). 2016. Inventario Nacional Forestal y de Suelos (INFyS 2004-2009). Comisión Nacional Forestal. Consultado ago. 2018. Disponible en <https://datos.gob.mx/busca/dataset?theme=Energ%C3%ADa+Y+Medio+Ambiente&organization=conafor>
- Castañón-Santamaría J, F Crecente-Campo, JL Fernández-Martínez, A Barrio, JR Obeso. 2013. Comparación de metodologías de desarrollo de modelos altura-diámetro para los hayedos cantábricos. 6° Congreso Forestal Español. Sociedad Española de Ciencias Forestales. Vitoria, España. 10 p.
- Corral-Rivas S, JG Álvarez-González, F Crecente-Campo, JJ Corral-Rivas. 2014. Local and generalized height-diameter models with random parameters for mixed, uneven-aged forests in Northwestern Durango, Mexico. *Forest Ecosystems* 1: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1186/2197-5620-1-6>
- Crecente-Campo F, M Tomé, P Soares, U Diéguez-Aranda. 2010. A generalized nonlinear mixed-effects height-diameter model for *Eucalyptus globulus* L. in northwestern Spain. *Forest Ecology and Management* 259: 943-952. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.11.036>
- De los Santos-Posadas HM, M Montero-Mata, M Kannien. 2006. Curvas dinámicas de crecimiento en altura dominante para *Terminalia amazonia* (Gmel.) Excell en Costa Rica. *Agrociencia* 40: 521-532.
- Duran MJ, HPJ Donoso, MMA Quintero. 2002. Análisis del crecimiento en altura de árboles bajo un sistema de selección mediante cortas cíclicas, usando modelos lineales mixtos. *Revista Forestal Venezolana* 46(2): 55-62.
- Ercanli İ. 2015. Nonlinear mixed effect models for predicting relationships between total height and diameter of Oriental beech trees in Kestel, Turkey. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 21(2): 187-202. DOI: [10.5154/r.rchscfa.2015.02.006](https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2015.02.006)
- García MC, N Castellana, C Rapelli, L Koegel, M Catalano. 2014. Criterios de información y predictivos para la selección de un modelo lineal mixto. *Revista de Ciencias Económicas y Estadísticas* 6: 61-76.
- García MC, C Rapelli. 2011. Selección de un modelo no lineal mixto de niveles múltiples para modelar el crecimiento de la soja. *Revista FABICIB* 15: 11-22. DOI: <https://doi.org/10.14409/fabicib.v15i1.877>
- Jerez-Rico MA, Y Moret-Barillas, OM Carrero-Gámez, RE Macchiavelli, AM Quevedo-Rojas. 2011. Curvas de índice de sitio basadas en modelos mixtos para plantaciones de teca (*Tectona grandis* L. F.) en los llanos de Venezuela. *Agrociencia* 45(1): 135-145.
- Juárez GM, M Balzarani. 2003. Modelación de la estructura de covarianza entre observaciones de un mismo individuo en modelos de curvas de crecimiento arbóreo. *Revista de la Sociedad Argentina de Estadística* 7: 1-15.
- López W, RA Pérez, AJL Del Valle, S González-Caro, DE Álvarez. 2015. Sobre la tasa de crecimiento de árboles neotropicales vía modelos mixtos no-lineales. In XXV Simposio Internacional de Estadística 2015. Armería, Colombia. 5 p.
- Martínez-González MA, A Sánchez-Villegas, J Faulín-Fajardo. 2006. Bioestadística amigable. 2° Edición. Barcelona, España. Editorial Díaz de Santos. 919 p.
- Milena LM, G Trincado, A Barrios, V Nieto. 2013. Modelos regionales de altura-diámetro para plantaciones jóvenes de *Eucalyptus tereticornis* en la costa atlántica colombiana. *Bosque* 34(2): 233-241. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002013000200012>
- Quevedo A, M Jerez, AY Moret, O Noguera. 2010. Ecuaciones de volumen y calidad de forma para *Tabebuia rosea* (Bertol.) en plantaciones en líneas. Barinas, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 54(2): 195-205.
- R-project. 2018. Package 'nlme': Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Versión 3.1-137. Consultado may. 2018. Disponible en <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/nlme.pdf>
- Schumacher, F. X. 1939. A new growth curve and its applications to timber yield studies. *Journal of Forestry* 37: 819-820. DOI: <https://doi.org/10.1093/jof/37.9.z1>

- SEMARNAT-CONAFOR (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, MX-Comisión Nacional Forestal, MX). 2014. Inventario Estatal Forestal y de Suelos – Quintana Roo 2013. Colección de inventarios estatales forestales y de suelos 2013-2014. Jalisco, México. Editorial Prometeo. 125 p.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, MX). 2016. Anuario estadístico de la producción forestal 2015. México, D.F 228 p.
- Seoane J. 2014. ¿Modelos mixtos (lineales)? Una introducción para el usuario temeroso. *Etología* 24: 15-37.
- Tamarit UJC, DE Rojas. BG Quiñonez, PC Ordoñez, GJC Monárriz. 2017. Sistema de cubicación para árboles individuales de *Quercus sp.* en bosques bajo manejo de Puebla, México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 8(40), 69-88. DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i40.37>
- Temesgen H, CH Zhang, XH Zhao. 2014. Modelling tree height-diameter relationships in multi-species and multi-layered forests: A large observational study from Northeast China. *Forest Ecology and Management* 316: 78-89. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.035>

Recibido: 13/11/18

Aceptado: 29/07/19

Desarrollo inicial de plantas de *Mimosa scabrella* bajo diferentes regímenes hídricos

Initial development of *Mimosa scabrella* seedlings under different water regimes

Eduarda Demari Avrella ^{}, Luciana Pinto Paim ^a, Edgar Aaron Rodriguez Rivera ^a,
Michael Mazurana ^b, Gilmar Schafer ^a, Claudimar Sidnei Fior ^a**

*Autor de correspondencia: ^aUniversidade Federal do Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Departamento de Horticultura e Silvicultura, Avenida Bento Gonçalves, 7712, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil, tel.: +55 051 98040-5501, dudademari@hotmail.com, lucianappaim@bol.com.br, edgar.rivero@ufrgs.br, schaffer@ufrgs.br, csfior@ufrgs.br

^bUniversidade Federal do Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Departamento de Solos, Porto Alegre, Brasil, michael.mazurana@gmail.com

SUMMARY

One of the main abiotic factors that influence the growth and development of plants is water, and consequently the use of water stress-tolerant species increases the chances of success of crops in these conditions. The aim of this study was to evaluate the growth and initial development of *Mimosa scabrella* seedlings under different water regimes. Therefore, seeds were submitted to dormancy breaking and sowed in coir fiber substrate. After that, the seedlings were established in pots (8L capacity) containing composted pine bark substrate. The treatments consisted of five levels of pot capacity: 100 %, 75 %, 50 %, 25 % and 10 %. The experimental design was completely randomized with four replicates of five plants per treatment. There was influence of water regimes in most of the variables analyzed, where it was observed that with 50 % of pot capacity growth and development of plants showed satisfactory results. Moreover, the quality of the seedlings showed that in general, with only 25 % of the pot capacity plants have the ability to survive and settle under water stress conditions. Thus, the data indicate that *Mimosa scabrella* is a promising species for cultivation under water deficit, since the growth and initial development of seedlings occurred satisfactorily in conditions similar to these.

Key words: hydric stress, native species, seedling quality, substrate, bracinga.

RESUMEN

El agua es uno de los principales factores abióticos que influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas; la utilización de especies más tolerantes al déficit hídrico aumenta las oportunidades de éxito de los cultivos en estas condiciones. El objetivo de este estudio fue evaluar el crecimiento y desarrollo inicial en plantines de *Mimosa scabrella* bajo diferentes regímenes hídricos. Con ese fin, un número determinado de semillas fueron sometidas a la superación de la latencia y sembradas en sustrato a base de fibra de coco. Posteriormente, las plantas fueron colocadas en macetas (capacidad de ocho litros), con sustrato de corteza compostada de pino. Los tratamientos fueron definidos por cinco niveles de contenido de agua: 100 %, 75 %, 50 %, 25 % y 10 %. Se utilizó un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones de cinco plantas por tratamiento. Como resultado, hubo influencia de los regímenes hídricos en la mayoría de las variables analizadas, en las cuales se observó que hasta en 50 % de contenido de agua, el crecimiento y el desarrollo de las plantas presentaron resultados satisfactorios. La calidad de los plantines demostró, que en general, en un 25 % de contenido de agua las plantas presentan capacidad de sobrevivir y de establecerse en condiciones de estrés hídrico. Así, los datos apuntan que *M. scabrella* es una especie potencial para el cultivo bajo condiciones de estrés hídrico, pues el crecimiento y desarrollo inicial de los brinzales ocurrieron de forma satisfactoria en condiciones análogas a estas.

Palabras clave: estrés hídrico, especie nativa do Brasil, calidad de plantines, sustrato, bracinga.

INTRODUCCIÓN

La implantación de asentamientos forestales de uso múltiple, tales como la producción de madera y aceites esenciales, constituye una alternativa viable para la reducción de la presión ejercida sobre los bosques nativos, ocasionada principalmente por el consumo de productos derivados de la madera que ponen en riesgo la extinción de

varias especies vegetales (Lenhard *et al.* 2010). Un ejemplo de eso es la bracinga (*Mimosa scabrella* Benth.), que puede constituir una importante especie alternativa de la región sur de Brasil (Hoffer *et al.* 2015, Menegatti *et al.* 2016), debido a que tiene características relevantes para la explotación de múltiples productos y, además, por la importancia ambiental al ser una especie que ayuda en los procesos de regeneración de la vegetación en áreas degradadas.

La bracinga es una especie típica de la meseta sur-brasileña que se encuentra en la vegetación secundaria de la Selva Ombrófila Mista (Machado *et al.* 2008), con distribución geográfica desde el sur de Minas Gerais y Río de Janeiro, hasta el norte de Río Grande del Sur, donde se encuentra con mayor frecuencia (Saueressig 2014). Es una especie leguminosa pionera, de ciclo corto, que se destaca por un rápido crecimiento, alcanzando los 20 m de altura con un diámetro a la altura del pecho de 40 cm, después de ocho años de edad (Fabrowski *et al.* 2005). El principal uso es de madera para la generación de energía. Por tanto, la especie es bastante versátil ya que puede ser utilizada para producción de madera, celulosa y paneles, como facilitadora para ambientes degradados, con potencial ornamental, forrajero, melífero y medicinal (Saueressig 2014).

Su crecimiento y desarrollo vegetal ocurre en ambientes compuestos por varios factores abióticos que varían en el tiempo y espacio. La fluctuación de esos factores fuera de sus límites normales puede provocar alteraciones morfológicas en las plantas (Menegatti *et al.* 2017). El agua es uno de los principales factores que influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas debido a que es el componente de mayor porción del contenido celular (Taiz y Zeiger 2013). El estrés hídrico provoca alteraciones en el comportamiento vegetal, cuya irreversibilidad dependerá del genotipo, de la duración, de la severidad y de la etapa de desarrollo de las plantas (Santos y Carlesso 1998). De esta manera, la respuesta de muchas plantas a la sequía consiste en el aumento de la actividad del ácido abscísico, disminución en la apertura y densidad estomática, el crecimiento de la biomasa aérea, acumulación de solutos compatibles para mantener la turgencia y acelerar la senescencia, así como la abscisión de las hojas más viejas (Smirnov 2014).

La disminución de la turgencia y del crecimiento de las plantas son las dos respuestas más sensibles al estrés hídrico. De esta manera, cuando las células vegetales sufren estrés hídrico, ocurre alteración de la extensibilidad de la pared y disminución en el índice de división celular, lo que puede afectar los procesos fisiológicos básicos, no obstante, un efecto secundario de esta deshidratación celular es la mayor concentración de iones, pudiendo alcanzar niveles tóxicos (Claeys y Inzé 2013).

El déficit hídrico restringe el crecimiento de las plantas, de tal modo que la productividad de la biomasa pasa a expresar solamente una fracción de su potencial genético (Verslues *et al.* 2006). De esta forma, a la medida que la planta tolera este estrés, ella se aclimata, lo que es el resultado de eventos íntegros que ocurren en todos los niveles de organización, como anatómico, morfológico, bioquímico y fisiológico (Lopes *et al.* 2011). Por lo tanto, la sensibilidad de las plantas a estos procesos es, en gran parte, el reflejo de una estrategia para liderar con la fracción de variación de disponibilidad de agua (Smirnov 2014).

El uso de especies nativas de lugares específicos, adaptadas a las severas condiciones climáticas de su región de

origen, aumenta las probabilidades de éxito en una reforestación, además de constituir una importante alternativa para el aprovechamiento de las áreas degradadas, ya que en estas condiciones el cultivo de muchas especies agrícolas es inviable económicamente (Silva *et al.* 2009). Basándose en esto, se plantea como hipótesis de trabajo que las plantas de bracinga sometidas a condiciones de estrés hídrico presentan características que indican su capacidad de sobrevivir y de establecerse en campo con condiciones similares a estas. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es evaluar el crecimiento y el desarrollo inicial de plántulas de *Mimosa scabrella* Benth. bajo diferentes regímenes hídricos, simulados a través de cinco niveles de contenido de agua.

MÉTODOS

El presente estudio fue realizado en condiciones controladas bajo invernadero, perteneciente al Departamento de Horticultura y Silvicultura de la Universidad Federal de Río Grande del Sur, en Porto Alegre, RS (Brasil), durante el período comprendido desde octubre de 2014 a marzo de 2015 (con temperaturas medias de máxima de 38 °C y mínima de 20 °C, durante el período de conducción del experimento, obtenido a partir de un termómetro digital con almacenamiento de datos). Las semillas fueron recolectadas de ocho árboles madre en el municipio de Santo Antonio do Palma, RS., en diciembre de 2012 (ejemplar registrado en el herbario de la UFRGS, ICN 184890), y almacenadas en refrigerador (a 5 °C) por aproximadamente dos años.

Con el propósito de superar la latencia, las semillas fueron remojadas en agua a 90 °C hasta alcanzar temperatura ambiente. Este tratamiento fue seleccionado de un estudio piloto como el más práctico y rápido para el rompimiento de la latencia de las semillas de bracinga. Posteriormente fueron sembradas en bandejas de poliestireno expandido conteniendo sustrato a base de fibra de coco (pó-de-coco Golden Mix tipo PM[®]-AMAFIBRA), sembrando tres semillas por cada alvéolo. Cuando las plántulas alcanzaron aproximadamente 5 cm de altura (~ 20 días después de la siembra) se realizó el raleo, manteniendo solamente una plántula, la que presentaba más vigor. Después de 43 días se realizó el trasplante a macetas con una capacidad de ocho litros, conteniendo como sustrato corteza composta de pino, cuyas principales características químicas y físicas se presentan en el cuadro 1.

Los tratamientos fueron definidos por cinco niveles de contenido de agua (100 %, 75 %, 50 %, 25 % y 10 %), refiriéndose a 100 % de saturación del sustrato, los cuales fueron determinados a través de análisis en el Laboratorio de Análisis de Sustratos del Departamento de Horticultura y Silvicultura de la Facultad de Agronomía, UFRGS. A partir de esto, se calcularon las cantidades de agua necesarias para la primera irrigación de todas las unidades experimentales, a fin de hidratar el sustrato de forma equivalente a la condición de capacidad de la maceta de cada tratamiento.

Cuadro 1. Propiedades químicas y físicas del sustrato corteza compostada de pino.

Chemical and physical properties of the substrate composted pine bark.

Propiedades químicas	
CE 1:5 (dS m ⁻¹)	0,51
pH (H ₂ O)	6,69
Propiedades físicas	
Densidad seca (kg m ⁻³)	438,9
Porosidad total (%)	64,70
Espacio de aireación (%)	20,23
Agua fácilmente asimilable (%)	10,31
Agua de reserva (%)	1,66
Agua difícilmente disponible (%)	32,50

Los recipientes del tratamiento 100 % tuvieron en sus bases platos con altura de 1,5 cm, los cuales permanecieron con agua para garantizar la completa hidratación del sustrato a tiempo completo. Con base en esto, fue posible calcular diariamente la cantidad de agua correspondiente a cada tratamiento, por la cantidad de agua evaporada del plato de un día para el otro. Por ejemplo, cuando la necesidad de reposición de agua en el plato de la maceta 100 % era de 100 mL, en los demás se añadían 75, 50, 25 y 10 mL, para los tratamientos 75, 50, 25 y 10 %, respectivamente.

Se realizó la fertilización a los 15, 76 y 114 días después del inicio del experimento, a través de la incorporación al sustrato de 8 g L⁻¹ de una fertilización de base compuesta por fertilizante granulado NPK (nitrógeno, fósforo y potasio), formulación 7:11:9.

Las evaluaciones se realizaron cada 15 días en las variables altura y diámetro del cuello. La altura fue obtenida por medio de una regla milimétrica, medida desde el cuello de la planta hasta la yema apical y el diámetro del cuello con un pie de metro digital. Después de haber transcurrido 126 días desde el trasplante, fueron evaluadas las variables: altura, diámetro del cuello, biomasa fresca y seca (aérea y radical), a través de la diferencia porcentual del peso después de ser secada a 65°C hasta peso constante, y el volumen total de las raíces, a través de la diferencia de volumen en probeta graduada. Con base en los datos, se realizó la evaluación de la calidad de los plantines a través del índice de calidad de Dickson (ICD) (Dickson *et al.* 1960), de la relación altura y biomasa seca aérea (H/BSPA) y de la relación biomasa seca aérea y radical (BSPA/BSR), de acuerdo con Gomes y Paiva (2013).

Se utilizó un diseño completamente al azar con cuatro repeticiones, cinco plantas por unidad experimental, totalizando 100 plantas. Las variables altura, diámetro del cuello y relación masa seca de la parte aérea y del sistema

radical fueron sometidos al análisis de varianza (ANOVA) por medio del programa estadístico Costat 6.4. Con el programa SigmaPlot 11.0 se realizó una regresión polinomial. Por otra parte, las variables biomasa fresca y biomasa seca (aérea y radical), volumen total de raíces, índice de calidad de Dickson y relación altura y masa seca de la parte aérea, fueron sometidos al análisis no paramétrico por la prueba de Kruskal-Wallis y regresión no lineal, pues no atendieron a los supuestos del análisis de varianza paramétrica, incluso después de las transformaciones de los datos.

RESULTADOS

Se observaron diferencias significativas en el crecimiento y desarrollo inicial de los plantines en función de los diferentes niveles de déficit hídrico en la irrigación del sustrato, con excepción de la variable relación masa seca de la parte aérea y del sistema radical ($P = 0,14$).

Los niveles de déficit hídrico influenciaron de forma proporcional el desarrollo inicial de los plantines de bracinga, pues con la reducción de la disponibilidad hídrica hubo disminución en el crecimiento en las plantas. Para la altura y el diámetro del cuello, este descenso presentó tendencia exponencial inversamente proporcional al aumento del déficit hídrico (figura 1A y B), donde se observó una reducción más acentuada a partir del contenido de agua de 50 %.

La mayor altura fue observada en el tratamiento con contenido de agua de 100 % (126,56 cm), ocurriendo una reducción de apenas 3,45 % para el tratamiento 75 % y 22,36 % para el tratamiento 50 %. A partir de ahí, hubo una reducción drástica de 63,09 y 90,52 % para los tratamientos de 25 y 10 %, respectivamente. Los datos referentes al diámetro del cuello de las plantas presentaron resultados similares, es decir, hubo una baja reducción en niveles con menor déficit hídrico (8,31 y 28,74 % para los tratamientos de 75 y 50 %, respectivamente) y decrecimiento acentuado en los tratamientos del 25 % (62,30 %) y el 10 % (86,58 %) de contenido de agua en comparación con el tratamiento del 100 %.

El crecimiento de las plantas en la altura y diámetro del cuello a lo largo del tiempo del ensayo presentó un aumento cuadrático para los tratamientos de 100, 75 y 50 % de contenido de agua y aumento con tendencia lineal para los tratamientos con mayor déficit hídrico (figura 1C y D). Con los menores niveles de déficit hídrico (100, 75 y 50 % de la capacidad de la maceta) se obtuvieron resultados superiores para estas dos variables.

Los resultados de la biomasa fresca y seca de la parte aérea presentaron un descenso sigmoidal con la reducción de la disponibilidad hídrica, donde a partir del 75 % de contenido de agua hubo una caída más acentuada, llegando a valores cercanos a cero en el tratamiento que corresponde al mayor déficit hídrico (contenido de agua de 10 %) (figura 2A y B). Para la biomasa fresca y seca del sistema radical (figura 3A y B), así como en el volumen total de

raíces (figura 3C), hubo un decrecimiento exponencial con el aumento del déficit hídrico.

Los resultados del índice de calidad de Dickson (ICD) mostraron una reducción exponencial con el aumento de los niveles de déficit hídrico, es decir, cuanto mayor fue la disponibilidad de agua (contenido de agua de 100 %), mayor fue el valor obtenido (figura 4A). En este sentido, el mayor valor medio fue de 5,37 en el tratamiento con el mayor régimen hídrico, presentando reducción a 0,7 en el 25 % de contenido de agua.

La relación de la altura con la masa seca de la parte aérea presentó una tendencia exponencial creciente con la reducción de la disponibilidad hídrica (figura 4B), mostrando que el crecimiento en altura fue mayor que el incremento en biomasa de la parte aérea a medida que disminuía la disponibilidad hídrica. En contrapartida, no hubo influencia de los niveles de régimen hídrico en la relación de la masa seca de la parte aérea con la masa seca del sistema radical (figura 4C), presentando media general de 2,14.

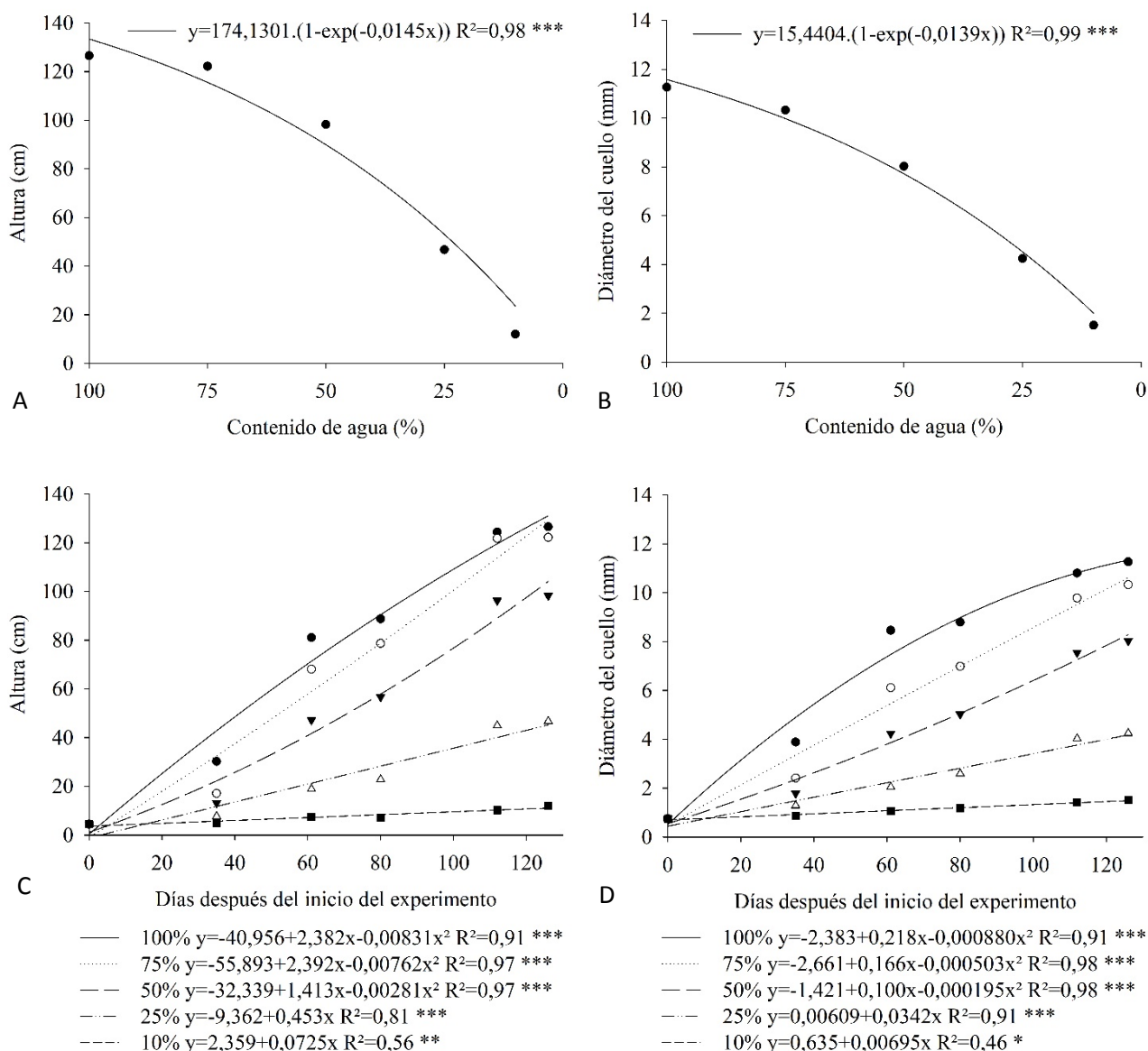


Figura 1. Altura (A) y diámetro del cuello (B) de plántulas de *Mimosa scabrella* en función de diferentes regímenes hídricos, a los 126 días después de la instalación del experimento, y a lo largo del tiempo de conducción del experimento (C y D). * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Height (A) and root-collar diameter (B) of *Mimosa scabrella* seedlings as a function of different water regimes, at 126 days after installation of the experiment, and throughout the experimentation time (C and D). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

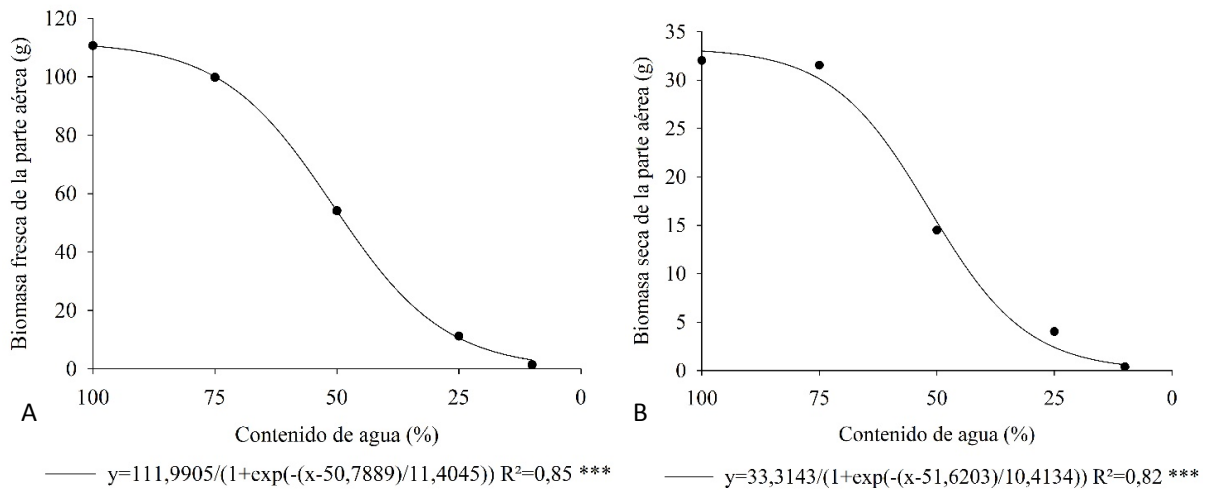


Figura 2. Biomasa fresca (A) y biomasa seca de la parte aérea (B) de plantines de *Mimosa scabrella* en función de diferentes regímenes hídricos, a los 126 días después de la instalación del experimento. *** $P < 0,001$.

Fresh (A) and dry biomass of the aerial part (B) of *Mimosa scabrella* seedlings as a function of different water regimes, at 126 days after installation of the experiment. *** = $P < 0.001$.

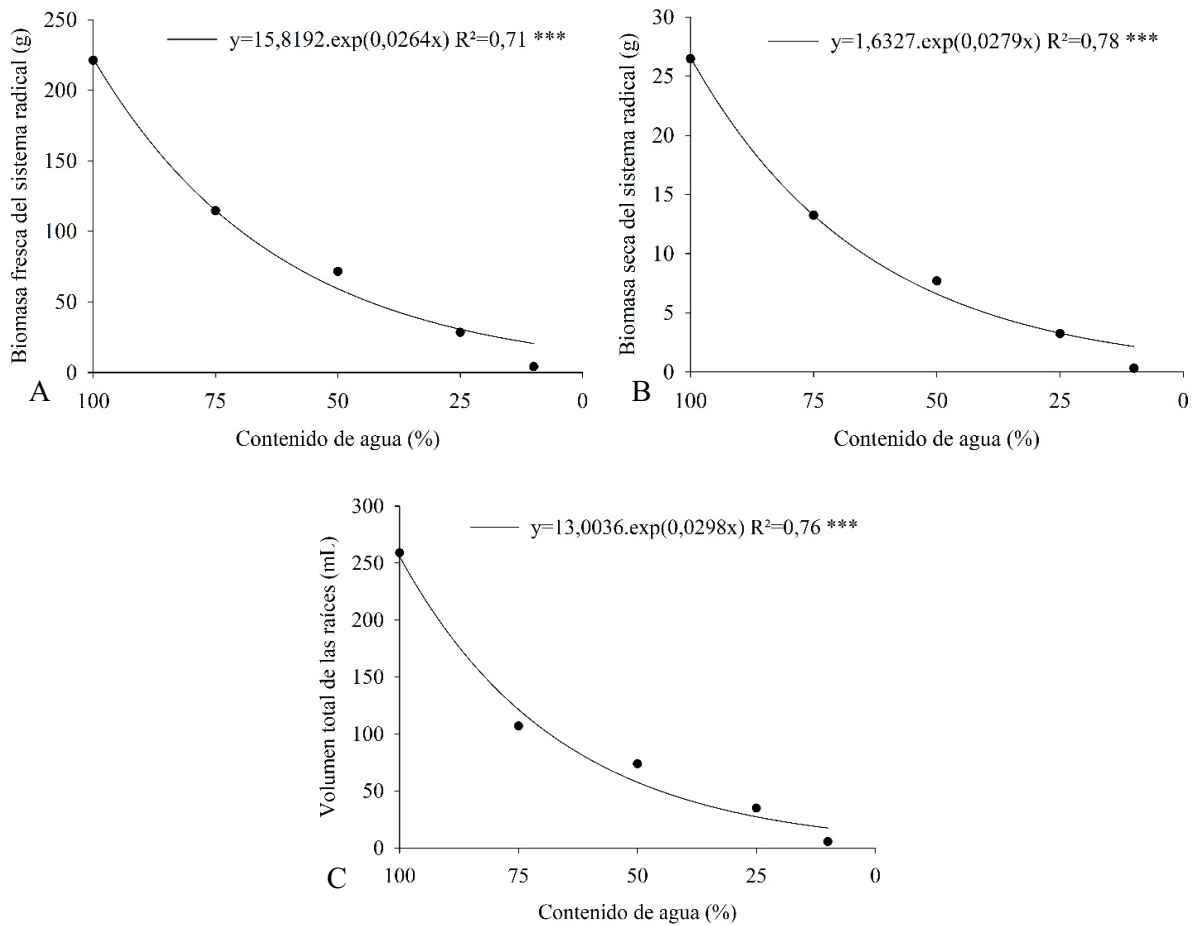


Figura 3. Biomasa fresca (A) y biomasa seca del sistema radical (B) y volumen total de raíces (C) de plantines de *Mimosa scabrella* en función de diferentes regímenes hídricos, a los 126 días después de la instalación del experimento. *** $P < 0,001$.

Fresh biomass (A) and dry matter of the root system (B) and total volume of roots of *Mimosa scabrella* seedlings as a function of different water regimes, 126 days after the installation of the experiment. *** = $P < 0.001$.

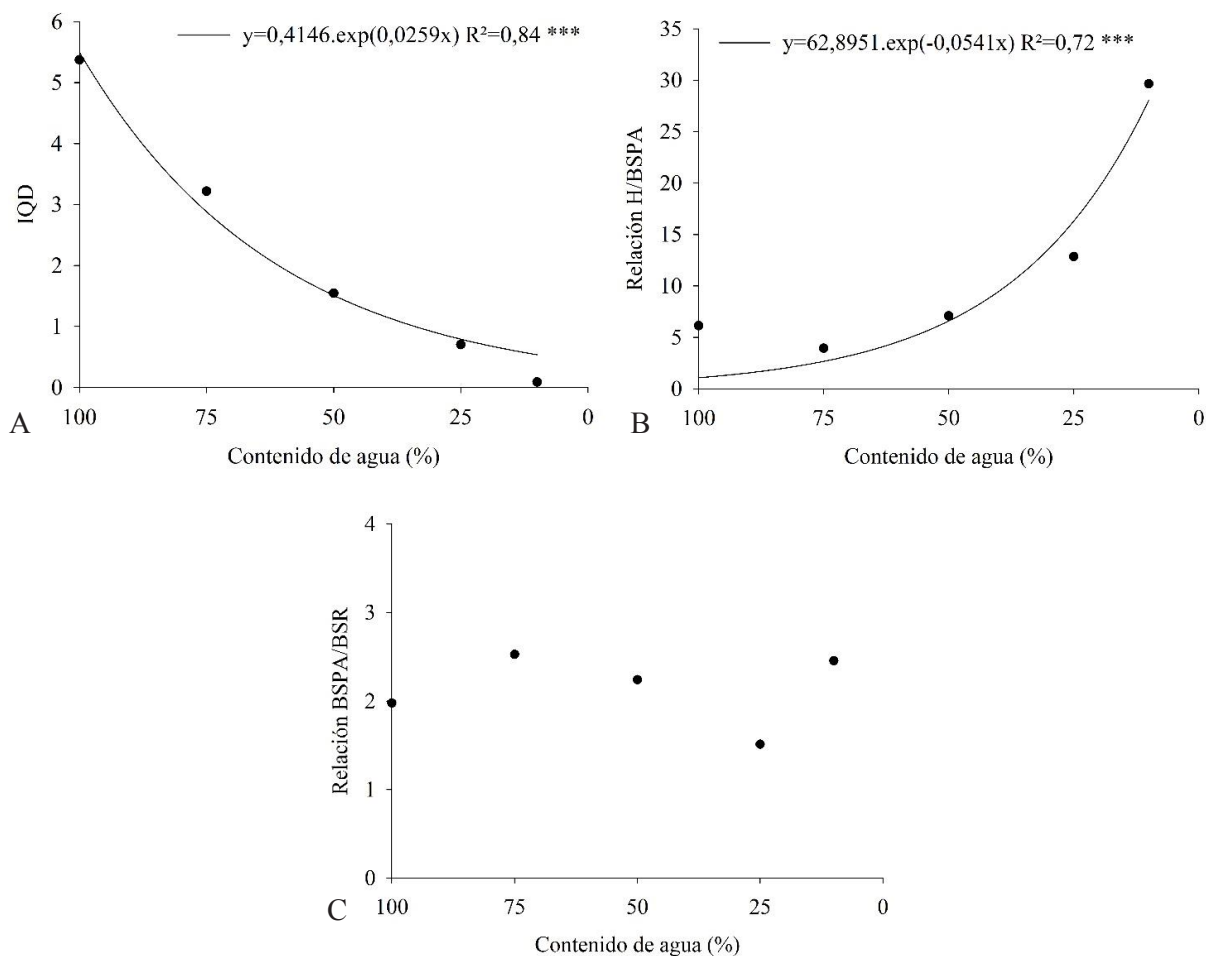


Figura 4. Índice de calidad de Dickson (ICD) (A), relación altura y biomasa seca de la parte aérea (H/BSPA) (B) y relación biomasa seca de la parte aérea y sistema radical (BSPA/BSR) (C) de plantines de *Mimosa scabrella* en función de diferentes regímenes hídricos, a los 126 días después de la instalación del experimento. *** $P < 0,001$.

Dickson Quality Score (ICD) (A), relation height and dry mass of the aerial part (H/BSPA) (B) and dry biomass ratio of the aerial part and root system (BSPA/BSR) (C) of *Mimosa scabrella* seedlings as a function of different water regimes, 126 days after the installation of the experiment. *** = $P < 0.001$.

DISCUSIÓN

Los niveles de estrés hídrico incidieron de forma proporcional en el desarrollo inicial de los plantines de bracinga, pues con la reducción de la disponibilidad hídrica hubo reducción en el crecimiento en las plantas. Resultados similares se han observado en plantas de *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (Lenhard *et al.* 2010) y *Azadirachta indica* A. Juss (Martins *et al.* 2010), donde hubo mayor altura de los brinzales cuando sometidas a la mayor disponibilidad hídrica. Cuando una planta es sometida al estrés hídrico tiene prácticamente todos los aspectos del crecimiento y desarrollo afectados (Achakzai 2009). Por lo tanto, el bajo desarrollo de los plantines de bracinga en altura y diámetro del cuello, obtenidos con los mayores niveles de déficit hídrico, pueden ser explicados porque la reducción en la disponibilidad hídrica

reduce el potencial hídrico (Verslues *et al.* 2006), lo que irá a afectar la presión de turgencia y, en consecuencia, el elongamiento y división celular (Soares *et al.* 2015). La tasa fotosintética también se ve afectada por la restricción en la absorción de CO_2 debido al cierre estomático, y en muchos casos por efectos más directos en el metabolismo (Verslues *et al.* 2006).

Lo que puede explicar los menores resultados obtenidos para altura y diámetro del cuello a lo largo del tiempo de conducción del experimento en elevados niveles de deficiencia hídrica, es la sensibilidad de un determinado proceso fisiológico al déficit hídrico, lo que es un reflejo de la estrategia de la planta en lidiar con el rango de variación de la disponibilidad hídrica (Taiz y Zeiger 2013). De esta forma, la deficiencia hídrica puede afectar directamente el crecimiento en altura y diámetro del cuello, reduciendo la expansión celular y la formación de la pared celular. No

obstante, efectos indirectos pueden estar relacionados con la reducción en la disponibilidad de carbohidratos o influenciando la producción de reguladores de crecimiento (Gonçalves y Passos 2000).

De acuerdo con Taiz y Zeiger (2013), la disminución de la biomasa fresca y seca de la parte aérea con el aumento del estrés hídrico puede estar relacionada con un balance funcional entre absorción de agua por la raíz y fotosíntesis por la parte aérea. Por lo tanto, una parte aérea tenderá a crecer hasta que la absorción de agua por las raíces se convierta en una limitante para el crecimiento, así como las raíces tenderán a crecer hasta que su demanda por fotosíntesis provenientes de la parte aérea exceda el suministro. Cuando el agua para la parte aérea se vuelve limitante, la expansión foliar se reduce antes de que la actividad fotosintética se vea afectada.

En un estudio con plantas de pau-ferro (*L. ferrea*), se verificó una mayor acumulación de biomasa seca de la parte aérea cuando se sometieron al 40 % de la capacidad de la maceta (Lenhard *et al.* 2010). Resultados similares se observaron en *M. urundeuva* (Figuerôa *et al.* 2004) y *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. *et* Hook.f. ex S.Moore (Cabral *et al.* 2004). Sin embargo, para diferentes genotipos de citrus, se verificó que la reducción en la lámina de agua aplicada en las plantas comprometió su crecimiento, tanto en la biomasa seca aérea y del sistema radical (Soares *et al.* 2015).

Diversos autores han demostrado que las plantas que crecen bajo déficit hídrico tienden a presentar mayor desarrollo radical, ya que necesitan absorber agua de capas más profundas del suelo, aumentando así la eficiencia en la captura de agua (Santos y Carlesso 1998, Lenhard *et al.* 2010). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo no siguen esta tendencia pues con el aumento del déficit hídrico hubo decrecimiento exponencial en la biomasa fresca y seca del sistema radical, así como en el volumen total de raíces.

Este descenso en la masa fresca y seca del sistema radical y en el volumen total de raíces con el aumento de los niveles de déficit hídrico puede estar relacionado con la baja cantidad de agua diaria que los tratamientos con menor contenido de agua recibieron en el momento del riego. De acuerdo con Taiz y Zeiger (2013), en la medida en que las células vegetales pierden agua, se encogen, principalmente debido al colapso de las paredes celulares. De esta forma, cuando las células reducen su tamaño ocurre también una reducción del órgano al cual ellas forman parte, en este caso las raíces. Cuando estas se contraen, la superficie de las raíces puede alejarse de las partículas del suelo que retiene el agua y es posible que los pelos absorbentes sean dañados. A pesar de que las raíces crecen lentamente durante el desecamiento, la capa externa de su corteza se cubre en mayor medida con suberina, un lípido impermeable al agua, además de aumentar la resistencia al flujo de agua hacia la raíz (Taiz y Zeiger 2013).

Los resultados verificados por Figuerôa *et al.* (2004) corroboran con el presente estudio, pues a los 60 días des-

pués del inicio del experimento, los autores verificaron reducción en la masa seca del sistema radical de plantas de *M. urundeuva* con la reducción de la disponibilidad hídrica. Resultados similares fueron verificados por Cabral *et al.* (2004), donde a partir de 90 días después del inicio del experimento observaron una reducción de la biomasa seca del sistema radical de plantas de *T. aurea*, en el 25 % de la capacidad de la maceta, y por Martins *et al.* (2010) que también verificaron una reducción de la biomasa seca del sistema radical de plantas de *A. indica* con la disminución de la disponibilidad hídrica.

El patrón de calidad de los brinzales está directamente relacionado con la supervivencia, el establecimiento y el crecimiento inicial de los bosques, y por eso es de fundamental importancia la evaluación de estos parámetros. El índice de calidad de Dickson (ICD) es un buen indicador de la calidad de los plantines, pues tiene en cuenta la robustez y el equilibrio de la distribución de biomasa de la planta. Además, otros importantes parámetros para la evaluación de la calidad de las plantas son la relación de la altura con la biomasa seca de la parte aérea (H/BSPA) y la relación de la biomasa seca de la parte aérea con la biomasa seca del sistema radical (BSPA/BSR), donde el primero se utiliza para predecir el potencial de supervivencia de los brinzales en el campo y el segundo se utiliza para mediciones de crecimiento en estudios ecológicos y fisiológicos (Gomes y Paiva 2013).

Con base en trabajos de investigación, se recomienda el valor mínimo de 0,20 para el índice de calidad de Dickson, como un buen indicador para la calidad de plantas de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco y *Picea abies* (L.) Karst (Gomes y Paiva 2013). Además, para las plantas de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden con 120 días desde la germinación se obtuvo el valor de aproximadamente 0,07 (Rudek *et al.* 2013), mientras que para *Senna macranthera* (dc. Ex Collad.) H. S. Irwin *et* Barneby el valor promedio fue de 1,41 (Chaves y Paiva 2004). Así, se verifica que, incluso ocurriendo una reducción en el ICD con el aumento del déficit hídrico, las plantas presentan una calidad para desarrollarse en ambiente con baja disponibilidad hídrica.

Según Gomes *et al.* (2002) la relación H/BSPA presentó mayor contribución relativa a la calidad de plantas de *E. grandis*, porque cuanto menor es este índice, más dura será la muda y mayor deberá ser su capacidad de supervivencia en el campo (Gomes y Paiva 2013). De esta manera, los resultados obtenidos en este estudio indican que la bracinga presenta capacidad de sobrevivir en ambiente con restricción hídrica, pues aun ocurriendo un aumento de esta relación con la disminución en la disponibilidad hídrica, el menor valor obtenido fue en el tratamiento con el 75 % de contenido de agua (3,95), además de los resultados similares comprobados del tratamiento control hasta el 25 % de contenido de agua.

En muchas plantas las reducciones de la disponibilidad hídrica inhiben el crecimiento del tallo y la expansión celular, pero estimulan el crecimiento de las raíces, lo que

puede considerarse una respuesta adecuada a las condiciones de déficit hídrico (Taiz y Zeiger 2013). Sin embargo, las plantas no necesariamente necesitan ser resistentes a la sequía para vivir en regiones con deficiencia hídrica, pues hay especies que programan su crecimiento para períodos con suficiente disponibilidad hídrica (Larcher 2000). Esto podría explicar que las plantas de bracatinga no invirtieran en una mayor formación del sistema radical en niveles de alta deficiencia hídrica, ya que no hubo influencia de los niveles de régimen hídrico en la relación de la biomasa seca de la parte aérea con la biomasa seca del sistema radical. No obstante, de acuerdo con Gomes y Paiva (2013) la mejor relación entre BSPA/BSR es de 2,0, lo que confirma los resultados satisfactorios obtenidos para la bracatinga, ya que la media general fue de 2,14.

La supervivencia de plantas sometidas al estrés hídrico será mayor mientras más tiempo se tarde en ocurrir la disminución del potencial hídrico y mientras mayor sea la capacidad del protoplasma de tolerar la desecación sin presentar daños (Larcher 2000). El elevado porcentaje de supervivencia de cinco especies del género *Acacia* en condiciones de estrés hídrico indican que estos genotipos pueden soportar esta condición durante el establecimiento de sus plantas (Venier *et al.* 2013). Respecto a esto, se resalta la posibilidad de la utilización de la bracatinga bajo déficit hídrico, pues del total de plantas probadas, hubo mortalidad de solo tres individuos que estaban sometidos al menor nivel de disponibilidad hídrica (10 % de contenido de agua).

El estrés hídrico, en general, conduce a una acumulación de solutos en el citoplasma y en la vacuola de las células vegetales, permitiendo así que las células mantengan la presión de turgencia incluso en un bajo potencial hídrico. Esta presión de turgencia positiva es fundamental para el crecimiento vegetal, así como aumentar la rigidez mecánica de células y tejidos (Smirnov 2014). Además, es importante para permitir la continuidad del crecimiento, expansión, división celular y fotosíntesis (Santos y Carlesso 1998), lo que puede explicar los resultados obtenidos en este estudio en plantas sometidas a bajos niveles de disponibilidad hídrica.

Cuando comienza a disminuir la turgencia de las células, se inician medidas osmoregulatorias a través de la acumulación de sustancias orgánicas de bajo peso molecular en los compartimentos celulares y en el citosol, promoviendo así el influjo de agua. Estas medidas ayudan al mantenimiento del volumen celular, retardando la pérdida de turgencia, manteniendo así por un tiempo mayor la apertura estomática (Larcher 2000). En este contexto, es necesario verificar si las plantas de bracatinga realizan el ajuste osmótico para mantener su crecimiento en condiciones de deficiencia hídrica.

De acuerdo con Larcher (2000), la fijación de nitrógeno en los nódulos de las raíces de las especies leguminosas es muy sensible a la sequía. Sin embargo, para Engin y Sprent (1973) la severidad de esta respuesta varía con el

grado y la duración del estrés. En el estudio con *Phaseolus vulgaris* L., el potencial de fijación biológica de nitrógeno, evaluado por el número y peso seco de nódulos, fue poco afectado por el estrés hídrico (Pimentel y Perez 2000). No obstante, se observó que el efecto del déficit hídrico puede ser minimizado por la presencia de micorrizas arbusculares, pues la actividad de los nódulos fue significativamente mayor en plantas inoculadas con relación a las sin inoculación (Peña *et al.* 1988). Por lo tanto, hay necesidad de estudiar el desarrollo de plantas de bracatinga en condiciones simbióticas, a fin de verificar si esos resultados se confirman en esas condiciones, pues en este estudio no se inocularon cepas de bacterias fijadoras de nitrógeno y por eso no se encontraron nódulos en las raíces.

En general, los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la bracatinga puede ser utilizada en planes de manejo y restauración de áreas, así como su producción comercial en áreas con estrés hídrico, pues hasta niveles intermediarios de deficiencia hídrica no hubo decremento acentuado en el crecimiento y la calidad de los brinzales se presentó satisfactoria. Sin embargo, ello debe verificarse y validarse en campo.

CONCLUSIONES

Los resultados muestran una buena respuesta de *M. scabrella* a períodos de estrés hídrico, lo que sugiere que la especie pueda ocupar sitios con menor disponibilidad de agua, establecerse temprano en la sucesión ecológica o permanecer en el tiempo ante una restricción del recurso, pues hasta el 50 % de contenido de agua el crecimiento y el desarrollo inicial de las plantas presentan resultados satisfactorios. Además, las plantas presentan capacidad de sobrevivir y establecerse en condiciones de estrés hídrico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la Coordinación de Perfeccionamiento de Personal de Nivel Superior (CAPES) y la Fundación de Amparo a la Investigación del Estado de Rio Grande do Sul (FAPERGS).

REFERENCIAS

- Achakzai AKK. 2009. Effect of water stress on imbibition, germination and seedling growth of maize cultivars. *Sarhad Journal of Agriculture* 25(2): 165-172.
- Cabral EL, DCA Barbosa, EA Simabukuro. 2004. Crescimento de plantas jovens de *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. *et* Hook. f. ex S. Moore submetidas a estresse hídrico. *Acta Botanica Brasílica* 18(2): 241-251. DOI: [dx.doi.org/10.1590/S0102-33062004000200004](https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000200004)
- Chaves AS, HN Paiva. 2004. Influência de diferentes períodos de sombreamento sobre a qualidade de plantines de fedegoso (*Senna macranthera* (Collad.) Irwin et Barn.). *Scientia Forestalis* 65: 22-29.
- Claeys H, D Inzé. 2013 The agony of choice: how plants balance

- growth and survival under water-limiting conditions. *Plant Physiology* 162(4): 1768-1779. DOI: doi.org/10.1104/pp.113.220921
- Dickson A, AL Leaf, JF Hosner. 1960. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. *Forestry Chronicle* 36(1): 10-13. DOI: doi.org/10.5558/tfc36010-1
- Engin M, JI Sprent. 1973. Effects of water stress on growth and nitrogen-fixing activity of *Trifolium repens*. *New Phytologist* 72: 117-126. DOI: doi.org/10.1111/j.1469-8137.1973.tb02016.x
- Fabrowski FJ, GIB Muñiz, MCM Mazza, T Nakashima, U Klock, JC Possamai, S Nisgoski. 2005. Anatomia comparativa da madeira das variedades populares da bracatinga (*Mimosa scabrella* Benth.). *Ciência Florestal* 15(1): 65-73. DOI: dx.doi.org/10.5902/198050981824
- Gomes JM, HN Paiva. 2013. Viveiros florestais: propagação sexuada. Viçosa, Brasil. Universidade Federal de Viçosa. 116 p.
- Gomes JM, L Couto, HG Leite, A Xavier, SLR Garcia. 2002. Parâmetros morfológicos na avaliação da qualidade de plantines de *Eucalyptus grandis*. *Revista Árvore* 26(6): 655-664. DOI: dx.doi.org/10.1590/S0100-67622002000600002
- Gonçalves MR, CAM Passos. 2000. Crescimento de cinco espécies de eucalipto submetidas a déficit hídrico em dois níveis de fósforo. *Ciência Florestal* 10(2): 145-161. DOI: dx.doi.org/10.5902/19805098488
- Hoffer H, AB Debastiani, RP Martins Neto, RD Menegatti, SL Rafaeli Neto. 2015. Variabilidade espacial do estado de compactação do solo em um sítio experimental de *Mimosa scabrella* Benth. *Enciclopédia Biosfera* 11(21): 1903-1913.
- Larcher W. 2000. Ecofisiologia vegetal. São Carlos, Brasil. RiMa. 531 p.
- Lenhard NR, SPQ Scalon, JO Novelino. 2010. Crescimento inicial de plantines de pau ferro (*Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. var. *leiostachya* Benth.) sob diferentes regimes hídricos. *Ciência e Agrotecnologia* 34(4): 870-877. DOI: dx.doi.org/10.1590/S1413-70542010000400011
- Lopes JLW, IA Guerrini, MR Silva, JCC Saad, CF Lopes. 2011. Estresse hídrico em plantio de *Eucalyptus grandis* vs. *Eucalyptus urophylla*, em função do solo, substrato e manejo hídrico de viveiro. *Revista Árvore* 35(1): 31-39. DOI: dx.doi.org/10.1590/S0100-67622011000100004
- Machado AS, ACPS Bartoszeck, A Figueiredo Filho, EB Oliveira. 2008. Efeito da densidade e do sítio sobre as curvas de distribuição diamétrica em bracatingais nativos (*Mimosa scabrella* Benth.) da região metropolitana de Curitiba. *Ambiência* 4(1): 37-50.
- Martins MO, RJMC Nogueira, AD Azevedo Neto, MG Santos. 2010. Crescimento de plantas jovens de nim-indiano (*Azadirachta indica* A. Juss. – Meliaceae) sob diferentes regimes hídricos. *Revista Árvore* 34(5): 771-779. DOI: dx.doi.org/10.1590/S0100-67622010000500002
- Menegatti RD, A Mantovani, MC Navroski, AG Souza. 2017. Genetic divergence among provenances of *Mimosa scabrella* Benth. based on seed analysis. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias* 12(3): 366-371. DOI: [10.5039/agraria.v12i3a5449](https://doi.org/10.5039/agraria.v12i3a5449)
- Menegatti RD, A Mantovani, MC Navroski. 2016. Parâmetros genéticos para caracteres de crescimento inicial de progênies de bracatinga em Lages, SC. *Pesquisa Florestal Brasileira* 36(87): 235-243. DOI: dx.doi.org/10.4336/2016.pfb.36.87.1003
- Peña JI, M Sánchez-Díaz, J Aguirreolea, M Becana. 1988. Increased stress tolerance of nodule activity in the *Medicago-Rhizobium-Glomus* symbiosis under drought. *Journal of Plant Physiology* 133(1): 79-83. DOI: [doi.org/10.1016/S0176-1617\(88\)80088-9](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(88)80088-9)
- Pimentel C, AJC Perez. 2000. Estabelecimento de parâmetros para avaliação de tolerância à seca, em genótipos de feijoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35(1): 31-39. DOI: dx.doi.org/10.1590/S0100-204X200000100005
- Rudek A, FAO Garcia, FSB Peres. 2013. Avaliação da qualidade de mudas de eucalipto pela mensuração da área foliar com o uso de imagens digitais. *Enciclopédia Biosfera* 9(17): 3775-3787.
- Santos RF, R Carlesso. 1998. Déficit hídrico e os processos morfológico e fisiológico das plantas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 2(3): 287-294. DOI: dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v2n3p287-294
- Saueressig D. 2014. Plantas do Brasil: árvores nativas. Irati, Brasil. Editora Plantas do Brasil. 432 p.
- Silva MBR, RA Viégas, J Dantas Neto, SAR Farias. 2009. Estresse salino em plantas da espécie florestal sabiá. *Caminhos de Geografia* 10(30): 120-127.
- Smirnov N. 2014. Plant stress physiology. Chichester, UK. John Wiley. DOI: doi.org/10.1002/9780470015902.a0001297.pub2
- Soares LAA, MEB Brito, PD Fernandes, GS Lima, WS Soares Filho, ES Oliveira. 2015. Crescimento de combinações copa – porta-enxerto de citros sob estresse hídrico em casa de vegetação. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 19(3): 211-217. DOI: dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n3p211-217
- Taiz L, E Zeiger. 2013. Fisiologia vegetal. Porto Alegre, Brasil. Artmed. 918 p.
- Venier P, M Cabido, A Mangeaud, G Funes. 2013. Crecimiento y supervivencia de plántulas de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. *Revista de Biología Tropical* 61(2): 501-514. DOI: [10.15517/rbt.v61i2.11143](https://doi.org/10.15517/rbt.v61i2.11143)
- Verslues PE, M Agarwal, S Katiyar-Agarwal, J Zhu. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* 45(6): 523-539. DOI: doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02593.x

Efecto de mallas raschel de colores en el crecimiento de plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* en condiciones de vivero

Colored raschel mesh effect on growth of *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* and *Pinus radiata* seedlings under nursery conditions

Angela Bustos-Salazar ^a, Alejandra Zuñiga-Feest ^{b*}

^aUniversidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Centro de Ciencia del Clima y Resiliencia (CR²), Escuela de Graduados, Valdivia, Chile.

*Autor de correspondencia: ^b Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Laboratorio de Biología Vegetal, Valdivia, Chile, alejandrazunigafeest@gmail.com

SUMMARY

Forest plantations in Chile represent 2.5 million hectares, with *Eucalyptus* spp. and *Pinus* as the most commonly used species. Worldwide, raschel meshes have been used in fruit, horticultural and ornamental shrubs to improve the production of fruits, leaves and flowers. In Chile, it has been operationally used for nursery protocols; they include raschel color mesh to increase shade, which leads to shoot elongation and protection against freezing. However, the possible effect of these colored meshes on the physiological performance of these seedlings is unknown. The objective of this work was to describe the light environment produced by these colored meshes (black, white, blue, green) and to evaluate their effect on growth and physiological performance of *Pinus radiata*, *Eucalyptus nitens* and *E. globulus* seedlings. To evaluate differences among colored meshes, the quality and intensity of light was determined. Seedlings maintained under each mesh were evaluated through the measurement of growth (increasing height of shoots), biomass distribution and vitality (fluorescence of PSII, Fv/Fm). Results show that black and white mesh influences were not selective on their transmittance spectrum and only provided shade (70 % and 50 %, respectively). Vitality measurements did not show damage in seedlings. Seasonal variation on growth was observed, with the highest values during fall and spring for *P. radiata* and only in spring for both *Eucalyptus* spp. White mesh promotes higher growth only on both *Eucalyptus* species, thus it would be recommended for nursery practices.

Key words: light quality, growth rate, fluorescence of PSII, Fv/Fm, raschel colored mesh, forestry nurseries.

RESUMEN

En Chile, las plantaciones forestales suman alrededor de 2,5 millones de hectáreas, siendo *Pinus radiata* y *Eucalyptus* spp. las especies más frecuentes. A nivel mundial, las mallas raschel se aplican en especies frutales, hortícolas y arbustos ornamentales para mejorar la producción de frutos, hojas y flores. En Chile, se han utilizado mallas raschel en la producción de plantas en viveros forestales para otorgar sombra y protección contra heladas. Sin embargo, se desconocen posibles efectos a nivel fisiológico en estas plantas. El objetivo de este trabajo fue caracterizar el ambiente lumínico generado por dichas mallas (negra, blanca, azul, verde) y evaluar el posible efecto sobre el crecimiento y el desempeño fisiológico de plántulas de *Pinus radiata*, *Eucalyptus nitens* y *E. globulus*. Para evaluar posibles diferencias en la calidad y cantidad de luz bajo cada malla de color, se determinó la transmitancia y la intensidad lumínica. A nivel de plantas, se evaluó el crecimiento en altura, distribución de biomasa y vitalidad (fluorescencia del fotosistema II, Fv/Fm). Los principales resultados indicaron que las mallas raschel negra y blanca no fueron selectivas en su espectro de transmisión y sólo aportaron sombra (70 % y 50 %, respectivamente). No se observaron daños en la vitalidad (Fv/Fm) en los tratamientos. Se observó un marcado crecimiento estacional; con máximos en otoño y primavera para *P. radiata* y solo en primavera, para ambas especies de *Eucalyptus*. Solo en las dos especies de *Eucalyptus* la malla blanca promovió mayor crecimiento, siendo la más recomendable para viveros forestales.

Palabras clave: calidad lumínica, tasa de crecimiento, fluorescencia del PSII, Fv/Fm, mallas raschel de color, viveros forestales.

INTRODUCCIÓN

Las plantaciones forestales en Chile representan cerca de 2,5 millones de hectáreas que corresponden, en su mayoría a *Pinus radiata* D. Don, *Eucalyptus globulus* La-

bill, y *Eucalyptus nitens* Deane et Maiden con un 60, 23 y 10 % de participación, respectivamente (INFOR 2015). Las plantas que abastecen esta demanda son generadas en vivero, mediante técnicas de mejoramiento genético a través de cruzamientos controlados y selección de proceden-

cias. Uno de los problemas que enfrenta la producción de plantas en viveros forestales, es aumentar la tasa de crecimiento, sin disminuir los requerimientos de calidad, tales como: altura mínima, relación vástago/raíz, distribución homogénea de raíces, biomasa total y diámetro de cuello (DAC) mínimo (Haase 2008, Quiroz y Gutiérrez 2014). Es frecuente que un porcentaje aproximado de 30 % de plantas de vivero, no cumplan con los requerimientos de altura y DAC, impidiendo de esta forma su despacho para plantaciones¹. Otro factor que afecta significativamente el tamaño final de las plantas forestales es el tipo y tamaño del contenedor. Se ha reportado que, tanto la tasa de crecimiento como el crecimiento estacional aumentan con el volumen del contenedor, esto también ha sido observado en otras especies producidas en viveros forestales como *Pinus contorta* Douglas ex Loudon y *Picea glauca* (Moench) Voss (Landis 1990). Adicionalmente, el volumen del contenedor influencia la relación tallo/raíz, la cual es crítica en el establecimiento de las especies forestales, especialmente en sitios con restricciones de humedad (Landis 1990).

El clima es uno de los factores que determina el nivel o ritmo de producción anual en plantaciones forestales y a nivel más local, el suelo es otro factor decisivo en el establecimiento de estas (Schlatter *et al.* 2003). Las plantaciones forestales se establecen en sitios sin cobertura vegetal, producto principalmente del manejo de desechos y control de malezas aplicado previo a su establecimiento. Por ende, estos sitios se encuentran expuestos a alta intensidad lumínica, requiriéndose que dichas plantas tengan un estándar de calidad suficiente para asegurar su sobrevivencia.

En viveros forestales el uso de mallas raschel de color negro para sombrear las platabandas e invernaderos, ha sido ampliamente utilizado desconociéndose cómo modifican el ambiente lumínico que reciben dichas plantas. Se ha observado que el uso de malla raschel negra promueve la elongación, generando plantas suculentas y poco lignificadas. Posteriormente, para el endurecimiento de las plantas se acostumbra a retirar las mallas al comienzo del verano, en forma progresiva, incrementando desde unas horas cada día, hasta retirarlas en forma definitiva antes de ser despachadas en la temporada otoño-invierno para la plantación. Es ampliamente conocido que, tanto a nivel morfológico como fisiológico, el ambiente lumínico (calidad, cantidad de luz y fotoperiodo) induce respuestas en las plantas, que involucran variación en: la concentración de pigmentos (ej. clorofila, xantofilas), nitrógeno foliar, tasa de crecimiento, distribución de biomasa, grosor de las hojas y ordenamiento de cloroplastos a nivel celular, entre otras respuestas (Terashima *et al.* 2005, Lambers *et al.* 2008). El crecimiento de las plantas y su desarrollo, son particularmente sensibles a cambios en el ambiente lumínico y especialmente a la sombra causada por plantas vecinas. Estas respuestas están controladas principal-

mente por fitocromos, que son moléculas receptoras de la relación R/RL (luz roja/luz roja lejana). Las plantas son capaces de responder ante la disminución de radiación fotosintéticamente activa (R), cuando es interceptada por plantas vecinas y se reduce la relación R/RL. En plantas que requieren alta intensidad lumínica, como son la mayor parte de las especies forestales que crecen en vivero, cuando la sombra aumenta y se reduce el valor de R/RL, ocurre una reasignación de recursos en la planta para favorecer la elongación del tallo y así alcanzar la luz del sol. La calidad de luz o valor de R/RL también se relaciona con la inducción en la germinación de las semillas y la anatomía foliar, en especial, el incremento de área de las hojas cuando su valor disminuye (Lorrain *et al.* 2008). Respuestas a nivel, fisiológico, morfológico y bioquímico por parte de las plantas permiten que éstas puedan hacer frente a factores de estrés abiótico, como es la sombra extrema (Myers y Kitajima 2007).

Para modificar el crecimiento, estructura y/o arquitectura de las plantas, principalmente en ornamentales y frutales se ha utilizado de manera exploratoria las mallas raschel de colores desde hace varios años, sin conocerse sistemáticamente sus efectos a nivel morfológico y fisiológico. Las mallas de colores deberían modificar la calidad y cantidad de luz disponible para las plantas, sin embargo, son escasos los ensayos que reporten estos posibles efectos (Oren-Shamir *et al.* 2001). Los trabajos existentes sobre el efecto de la calidad lumínica en plantas han utilizado principalmente filtros de papel de distintos colores (Folta 2004, Lazo y Ascencio 2010). En tanto, algunos trabajos con mallas raschel de colores han evaluado su efecto sobre fructificación, crecimiento y arquitectura de arbustos como *Vaccinium myrtillus* L. (arándano) (Rodríguez y Morales 2015) y *Pittosporum variegatum* (arbusto perenne, ornamental) (Oren - Shamir *et al.* 2001). Sin embargo, se desconoce el efecto que podrían tener sobre especies forestales de alta demanda. Los proveedores de estas mallas señalan que se obtiene un 65 % de sombreamiento con su uso, pero se desconoce el efecto de estas sobre la "calidad lumínica". Se hipotetiza que la calidad e intensidad lumínica entregada por las mallas de colores difiere entre ellas, las que por tanto promoverán distintas respuestas en la tasa de crecimiento, distribución de biomasa y/o vitalidad de las plantas. El objetivo de este trabajo es caracterizar la calidad y cantidad lumínica entregada a las plantas bajo mallas raschel color negro, blanco, azul y verde, en adición a un control sin malla para evaluar respuestas morfológicas (altura, biomasa total, razón vástago/raíz y área foliar específica) y fisiológicas (fluorescencia de la clorofila del PSII, usando el parámetro Fv/Fm, como indicador de vitalidad) en plantas de *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* y *P. radiata*, en condiciones de vivero. Se estudia también la interacción entre el efecto de las mallas de distintos colores y las posibles limitaciones causadas por el tamaño del contenedor.

¹ Jaime Büchner, Ingeniero Forestal, viverista, comunicación personal.

MÉTODOS

Área de estudio. El ensayo se realizó en la ciudad de Valdivia (39° 48' S y 73° 14' O) a 19 m s.n.m. El clima es templado lluvioso de costa occidental con una precipitación anual de 2.540 mm y temperatura media anual de 11,9 °C. Valdivia se encuentra en un área con clima templado, con una influencia específica de un bioclima templado sub hiper oceánico, con baja oscilación térmica (Luebert y Plis-coff 2006).

Origen del material vegetal. Las plántulas de *Pinus radiata* fueron producidas usando estacas, (propagación vegetativa por estacas leñosas de familias, mejoradas mediante cruzamientos controlados) y las plántulas de *Eucalyptus nitens* y *E. globulus* fueron producidas a partir de semillas, desde árboles donde se realizaron cruzamientos controlados.

Mediciones de calidad e intensidad lumínica (Steubing et al. 2002). Para determinar el efecto de la calidad e intensidad lumínica, se trabajó con mallas raschel de 65 % de cobertura (entramado) en color blanco, negro, azul y verde. Para determinar el efecto selectivo del espectro de calidad de luz transmitida por las mallas raschel, se realizó un barrido de absorbancia (A) a distintas longitudes de onda, desde los 350 - 700 nanómetros usando un espectrofotómetro UV-VIS (Thermo, Helios gama, USA). Para ello se cortó un trozo de cada malla raschel y se puso en una cubeta adaptada para montar en el espectrofotómetro. Para calcular la transmitancia relativa (T) se utilizó la siguiente fórmula [1]:

$$\text{Transmitancia relativa} = 1/10 \times \text{Absorbancia relativa} \quad [1]$$

Para determinar el porcentaje de sombra de cada malla (atenuación de la intensidad lumínica), se registraron cinco mediciones instantáneas de la intensidad lumínica usando un radiómetro (LI 191 S, Licor Inc., Lincoln NE, USA) en tres horas del día (8:00, 12:00 y 18:00), registrando la intensidad lumínica a plena luz y bajo cada malla raschel de color. El radiómetro utilizado posee varios sensores de luz que integran tanto la luz directa incidente, como la difusa que normalmente es reflejada en los ambientes. Se calculó el porcentaje de atenuación usando la siguiente fórmula [2]:

$$\text{Porcentaje de atenuación} = \frac{\text{IL bajo malla}}{\text{IL a plena luz}} \times 100 \quad [2]$$

IL: intensidad lumínica en μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Diseño experimental. El diseño correspondió a bloques al azar. Los tratamientos correspondieron a mallas raschel de distintos colores (negro, azul, verde y blanco) además de un tratamiento sin malla. Para ello se realizaron case-

tas con un armazón de madera de 70 x 70 x 130 cm, las cuales fueron cubiertas completamente por cada tipo de malla raschel. El total de plantas en el ensayo fueron 70 para *Pinus radiata* (14 plantas por tratamiento), 50 para *Eucalyptus nitens* (10 plantas por tratamiento) y 50 para *Eucalyptus globulus* (10 plantas por tratamiento). Para estudiar la posible interacción entre el efecto de las mallas de distintos colores y las posibles limitaciones causadas por el tamaño del contenedor, después de nueve meses la mitad de las plántulas fueron trasplantadas desde un contenedor de 130 cm^3 a uno de 500 cm^3 . Además, se consideraron plantas totalmente sanas para el ensayo, con un estado fitosanitario y vitalidad adecuados (con un valor de $F_v/F_m \geq 0,8$). El sustrato que se utilizó para la producción de plantas en vivero correspondió a una mezcla de corteza compostada de pino con fertilizante superfosfato triple (6 mg kg^{-1}), y fungicida postanol (0,32 mg kg^{-1}).

Mediciones de respuestas morfológicas. Se midió la altura (cm) de todas las plantas desde marzo a noviembre en intervalos de tres meses, para determinar incrementos relativos en altura. Estos incrementos se calcularon entre distintos periodos: a) marzo-mayo, b) mayo-julio, c) julio-septiembre y d) septiembre-noviembre. Cada cálculo de crecimiento fue relativo al último mes del periodo anterior según la fórmula [3]. El 5 de septiembre se trasplantó la mitad de las plantas a contenedor de 500 cm^3 para evaluar el efecto de un mayor volumen disponible para raíces en el crecimiento. Finalmente, se cosecharon cuatro plantas de *E. globulus*, cuatro de *E. nitens* y seis plantas de *P. radiata* por tratamiento y por volumen de contenedor, separando entre raíz, tallo y hojas (70 plantas en total) para obtener la distribución de biomasa relativa por cada parte de la planta. Las muestras de tejido fueron secadas en estufa (Venticell; modelo: MMM Medcenter Einrichtung GmbH, Alemania) a 60 °C por tres días (72 h), hasta alcanzar un peso constante y pesadas utilizando una balanza analítica (RADWAG. AS / C 220 / C / 2 Poland). Con estos datos se determinó la distribución de biomasa, biomasa total (suma de todas las partes de la planta seca) y relación vástago/raíz.

$$\text{Incremento relativo en altura} = \frac{H_{\text{final}} - H_{\text{inicial}}}{H_{\text{inicial}}} \times 100 \quad [3]$$

Donde, H: altura (cm).

En el momento de la cosecha final en ambas especies de *Eucalyptus*, se separó el tercer par de hojas contadas desde el ápice y expandidas completamente en cada planta. Cabe mencionar que se marcó con pintura blanca un sector pequeño del último par de hojas expandidas, previo al ensayo con las mallas raschel de colores, por lo tanto, las hojas colectadas habían sido formadas durante el tratamiento con las distintas mallas (tercer par de hojas). Posteriormente, las hojas fueron colectadas y el área total

se midió con un areafoliómetro (LI 3100, Licor Inc., Lincoln NE, USA). Para comparar la anatomía foliar de las hojas de *Eucalyptus* spp., formadas bajo las distintas mallas raschel de colores, se calculó el área foliar específica (*specific leaf area*, SLA) según fórmula [4]. Para obtener el peso seco, se secaron las hojas en estufa hasta llegar a peso constante durante 72 h, posteriormente se pesó en balanza analítica, como fue descrito previamente. El área foliar específica no fue evaluada en *Pinus radiata*, debido a que sus hojas son aciculares, las cuales no presentan adecuaciones de SLA, comparado con Angiospermas (*Eucalyptus* spp.) (Reich *et al.* 1997).

$$\text{Área foliar específica} = \frac{\text{Superficie foliar (cm}^2\text{)}}{\text{Peso seco (g)}} \quad [4]$$

Medición del desempeño del fotosistema II. Parámetros tales como la eficiencia cuántica máxima (Fv/Fm; fluorescencia variable/ fluorescencia máxima) indican la eficiencia fotoquímica del fotosistema II (PSII) y es usado como un indicador de vitalidad de las plantas, bajo los distintos tratamientos. Este parámetro se midió usando un fluorímetro modulado (Hansatech modelo FMS2 Inglaterra). Los valores de Fv/Fm considerados dentro de un rango óptimo son de $\approx 0,83$, siendo ampliamente usado en evaluaciones de estrés en plantas (Baker 2008). Las mediciones se realizaron en dos momentos del ensayo: invierno y primavera. Se utilizaron seis plántulas por cada tratamiento en cada especie, en la cual se midió en una hoja (una medición por planta). Para ello se seleccionaron las hojas totalmente expandidas bajo mallas raschel de color y en el tratamiento sin malla, ubicadas en el tercio superior de la planta. Las hojas fueron oscurecidas por 30 minutos con una pinza *ad hoc* y posteriormente se aplicó un pulso de luz saturante en esta misma zona de la hoja para obtener la fluorescencia máxima, siguiendo la metodología descrita en Bustos-Salazar (2011).

Análisis estadístico. Se realizó análisis de varianza (ANDEVA) de una y dos vías, para evaluar el efecto de las mallas raschel de colores (un factor) pudiendo establecer diferencias significativas entre tratamientos, y el posible efecto del volumen de contenedor (segundo factor) y la interacción entre ambos factores, en algunos parámetros y respuestas tanto a nivel morfológico como fisiológico. Entre ellos se encuentran: área foliar específica, relación vástago/raíz, biomasa total, distribución de biomasa y crecimiento relativo en altura total y por cada periodo de evaluación. Una vez establecidas las diferencias, se realizó una prueba de Tukey *a posteriori* para determinar los valores que presentaban diferencias significativas ($P < 0,05$). Adicionalmente, se evaluó el crecimiento en distintas épocas del año para determinar en qué momento es más provechoso a nivel de crecimiento es uso de las mallas raschel, pudiendo especificar y recomendar tiempos de manejo en vivero.

RESULTADOS

Calidad e intensidad lumínica bajo mallas raschel. Solo las mallas raschel verde y azul fueron selectivas, modificando la calidad lumínica que entregan a las plantas, transmitiendo las longitudes de onda correspondiente a su color. Para el azul entre 450-550 nm y para el verde entre 500-550 nm. Las mallas de color blanco y negro no modificaron su espectro de transmisión (figura 1).

A nivel de intensidad lumínica las mallas negra y azul aportan mayor sombra (70 y 60% de atenuación, respectivamente) que las mallas verde y blanco (55 y 50 %). Los porcentajes de sombra fueron calculados con respecto a la luz incidente durante un día despejado (figura 2).

Biomasa, altura y área foliar específica. La biomasa total final de las plántulas de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* presentó diferencias significativas a nivel de tratamientos ($P = 0,016$ y $P = 0,048$ respectivamente), no así para *E. nitens*. En todas las especies existieron diferencias significativas al comparar la biomasa generada con los dos tipos de contenedor, con valores más altos en plantas traspasadas a contenedor de 500 cm³ comparado con las mantenidas en contenedor de 130 cm³, que corresponden a las condiciones operacionales de vivero.

La relación vástago/raíz fue mayor en plántulas de ambas especies de *Eucalyptus* que en *Pinus radiata*. Exis-

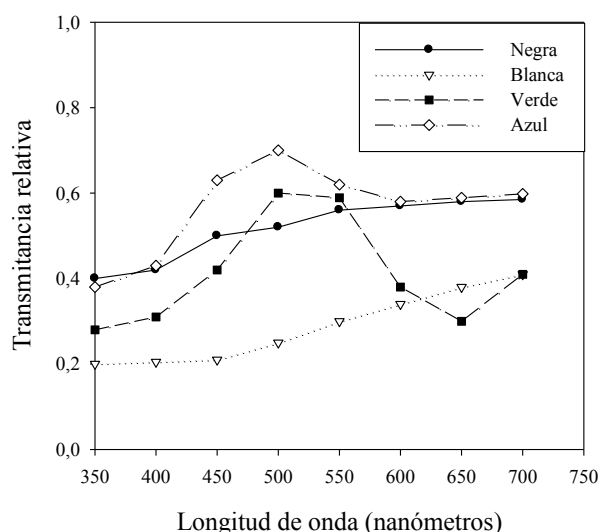


Figura 1. Calidad lumínica bajo mallas raschel de colores (negra, blanca, verde y azul). El espectro corresponde a la transmitancia relativa en un barrido de longitudes de onda desde los 350 a los 750 nm de cada malla de color medido en un espectrofotómetro UV-visible (ver metodología para detalles).

Light quality under raschel colored meshes (N = black, A = blue, B = white and V = green). The spectrum corresponds to relative transmittance on a range of wavelengths ranging from 350 to 750 nm, using part of each mesh and spectrophotometrically measured the UV-visible light. (See methodology for details).

tiendo diferencias significativas al comparar dicho valor en plantas de ambas especies de *Eucalyptus* cuando fueron transferidas a un contenedor de mayor volumen, donde aumenta significativamente en todos los tratamientos con mallas ($P < 0,001$). Si se comparan los tratamientos con mallas raschel de color; existen diferencias en *P. radiata* observándose el menor valor en el tratamiento sin malla, tanto en el contenedor de 130 cm³ como en el de 500 cm³; y los mayores valores bajo malla negra y azul (contenedor de 500 cm³), y bajo mallas negra, azul y verde (contenedor de 130 cm³). *Eucalyptus nitens* no presenta diferencias significativas entre tratamientos con mallas, en el valor de la relación vástago/raíz para ambos volúmenes de contenedor. *Eucalyptus globulus* solo presentó diferencias significativas en contenedor de 130 cm³ con malla azul, donde se registró el menor valor. Existe interacción significativa entre el factor mallas raschel de color con el aumento del tamaño del contenedor, en la relación vástago/raíz en ambas especies de *Eucalyptus* spp. ($P < 0,04$).

No existen diferencias significativas en la distribución de biomasa, entre hojas, tallo y raíz al usar mallas raschel de distinto color en especies de *Eucalyptus* spp. cuando se mantuvieron en contenedor de 500 cm³. Se observaron di-

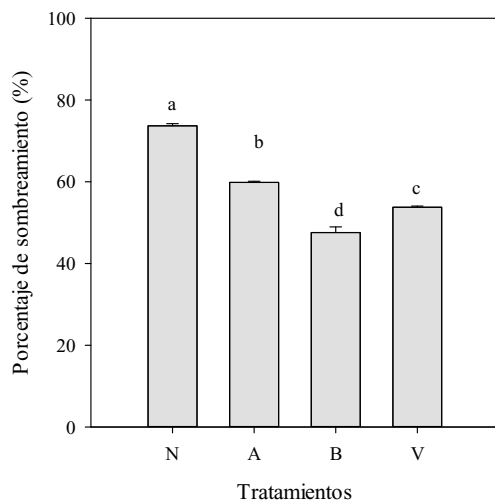


Figura 2. Intensidad lumínica bajo mallas raschel de colores (N = negra, A = azul, B = blanca y V = verde). Porcentaje de sombreado o atenuación de la luz incidente total, producido por mallas raschel de colores utilizadas en el ensayo. Los promedios fueron calculados con cinco mediciones en tres momentos del día durante un día despejado usando un radiómetro. Los valores corresponden al promedio y su error estándar (ver detalles en metodología). Se indican diferencias significativas ($P < 0,01$) con letras distintas.

Light intensity under raschel colored meshes (N= black; A= blue; B= white and V= green). Shading percentage of full sunlight produced by the meshes that were used in the trial. The mean was calculated by using five measurements at three different times of a clear day using radiometer (Li-cor LI-250). The values correspond to mean and standard error (see methodology for details). Significant differences are showed with different letters ($P < 0.01$).

ferencias significativas en la distribución de biomasa para *E. globulus* creciendo en contenedor de 130 cm³, con mayor proporción de raíz y menor proporción de biomasa en hojas, bajo malla azul (cuadro 2). En *P. radiata* se observaron diferencias significativas en la distribución de biomasa en distintos órganos, siendo menor la proporción de raíz cuando las plantas están bajo malla raschel color negro y azul, para ambos volúmenes de contenedor. En tanto las plantas que se encuentran sin malla presentan una mayor proporción de biomasa hacia raíces y menor hacia hojas

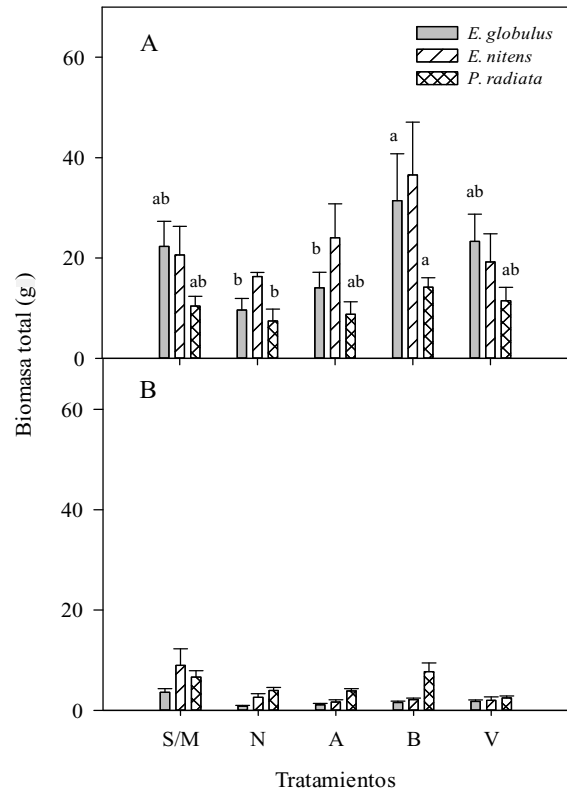


Figura 3. Biomasa total de plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* mantenidas 1 año bajo mallas raschel de color: N = negra; A= azul; B= blanca; V= verde y un control S/M = sin malla, plena luz. Se usaron dos tipos de contenedor: A (500 cm³) y B (130 cm³). Los valores corresponden al promedio de cuatro individuos para cada tratamiento para *E. globulus*, *E. nitens* y seis individuos para *P. radiata* con su error estándar. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos por especie ($P < 0,001$), no se incluyen letras cuando no hay diferencias entre tratamientos. No existe interacción significativa entre factores ($P > 0,05$).

Total biomass of seedlings of *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* and *Pinus radiata* maintained for one year under colored mesh treatments.: N= black; A= blue; B= white; V= green and S/M= without mesh, full sunlight. Two different volumes for the container were used: A (500 cm³) and B (130 cm³). The value corresponds to the mean of four individuals per treatment for *E. globulus*, *E. nitens* and 6 individuals in *P. radiata* ± the standard error. Lowercase letters showed significant differences among treatments of the same species ($P < 0.001$). There are not significant interaction between factors ($P > 0.05$).

Cuadro 1. Relación vástago/raíz en plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* después de nueve meses de exposición a diferentes mallas raschel de color.

Seedling shoot/root ratio for *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* and *Pinus radiata* after 9 months grown below different colored meshes.

Tratamientos	<i>E. globulus</i>			<i>E. nitens</i>			<i>P. radiata</i>		
	Contenedor 500 cm ³			Contenedor 130 cm ³					
Sin malla	7,0 ± 1,4 a	6,3 ± 1,3 a	2,8 ± 0,2 b	5,9 ± 0,8 a	7,1 ± 1,5 a	2,0 ± 0,1 b			
Negro	8,2 ± 0,8 a	9,5 ± 1,1 a	3,9 ± 0,3 a	5,3 ± 0,2 a	7,5 ± 1,3 a	3,7 ± 0,2 a			
Azul	7,6 ± 0,5 a	9,8 ± 0,9 a	3,9 ± 0,4 a	2,3 ± 0,1 b	4,3 ± 0,3 a	3,3 ± 0,2 a			
Blanco	5,9 ± 1,0 a	8,8 ± 0,6 a	3,1 ± 0,3 ab	3,9 ± 0,8 ab	4,0 ± 0,2 a	2,8 ± 0,4 ab			
Verde	8,3 ± 2,4 a	6,4 ± 1,2 a	3,5 ± 0,2 ab	4,0 ± 0,5 a	4,4 ± 1,4 a	5,3 ± 0,9 a			

Nota: Los tratamientos corresponden a: Sin malla, negro, azul, blanco y verde. Se usaron dos tipos de contenedor: 500 cm³ y 130 cm³. Cada valor corresponde al promedio de 4 muestras de plántulas en ambas especies de *Eucalyptus* y 6 plántulas en *P. radiata* con el error estándar. Las letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos por especie ($P < 0,01$). Existe interacción estadísticamente significativa para *Eucalyptus* spp. ($P < 0,05$).

The raschel colored mesh treatments correspond: N= black; A= blue; B= white; V= green and S/M= without mesh, full sunlight. The volume of containers that were used: A (500 cm³) and B (130 cm³). Each value represents the mean of four independent samples for each treatment for *E. globulus*, *E. nitens* and six independent samples for *P. radiata* with standard error. Lowercase letters showed significant differences among treatments at the same species ($P < 0.01$).

Cuadro 2. Proporción de biomasa relativa seca en plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* (%) bajo tratamientos con mallas raschel de colores. Los tratamientos corresponden a: Control sin malla S/M, N= negro, A= azul, B= blanco y V= verde. Se usaron dos tipos de contenedor: 500 cm³ y 130 cm³. Cada valor corresponde al promedio de cuatro plántulas en ambas especies de *Eucalyptus* y seis plántulas en *P. radiata* con el error estándar. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos para una misma especie según parte de la planta y * indican diferencias entre tipos de contenedor.

Proportion of dry biomass (%) in seedlings of *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* and *Pinus radiata* grown under different raschel mesh colors. Treatments for the colored raschel meshes are: N = black, A = blue, B =white, V =green and S/M = without mesh. Additionally, two types of containers were used: 500 cm³ and 130 cm³. Each value is the average of four seedlings in both species of *Eucalyptus* and six seedlings in *P. radiata* with standard error. Lowercase letters indicate significant differences among treatments for the same kind of structure and * indicates differences among container types.

Tts	<i>Eucalyptus globulus</i>			<i>Eucalyptus nitens</i>			<i>Pinus radiata</i>		
	Hojas	Tallo	Raíz	Hojas	Tallo	Raíz	Hojas	Tallo	Raíz
Contenedor de 500 cm ³									
S/M	44 ± 1,1 a	42 ± 2,2 a	14 ± 2,84 a	46 ± 5,2 a	38 ± 1,6 a	16 ± 4,1 a	48 ± 1,9 a	25 ± 1,1 a	27 ± 1,0 a
N	43 ± 2,5 a	46 ± 2,8 a	11 ± 0,97 a	43 ± 1,9 a	48 ± 1,0 a*	10 ± 1,0 a	54 ± 2,2 a	26 ± 1,8 a	21 ± 0,8 b
A	43 ± 5,9 a	45 ± 6,5 a	12 ± 0,71 a*	51 ± 2,0 a	39 ± 2,2 a	9 ± 0,9 a*	52 ± 2,8 a	27 ± 1,9 a	21 ± 1,4 b
B	35 ± 0,4 a	49 ± 2,9 a	16 ± 2,9 a*	46 ± 1,7 a	44 ± 1,2 a	10 ± 0,6 a*	50 ± 2,2 a	25 ± 1,7 a	25 ± 1,6 ab
V	38 ± 1,2 a	49 ± 2,9 a	13 ± 2,8 a	46 ± 2,6 a	39 ± 1,5 a	15 ± 2,3 a	53 ± 1,8 a	25 ± 1,5 a	23 ± 0,9 ab
Contenedor de 130 cm ³									
S/M	47 ± 2,0 a	38 ± 1,4 a	15 ± 1,9 b	53 ± 1,7 a	34 ± 1,1 a	13 ± 2,0 a	43 ± 1,5 b	23 ± 1,6 a	34 ± 1,0 a
N	37 ± 2,7 ab	47 ± 2,5 a	16 ± 0,6 b	48 ± 4,2 a	39 ± 1,8 a*	13 ± 2,5 a	54 ± 2,0 a	24 ± 2,5 a	21 ± 1,0 c
A	29 ± 2,2 b	40 ± 1,5 a	31 ± 0,9 a*	40 ± 1,7 a	41 ± 2,2 a	19 ± 0,9 a*	48 ± 1,6 b	29 ± 1,4 a	23 ± 1,2 c
B	38 ± 1,8 ab	41 ± 1,2 a	22 ± 2,6 b *	44 ± 1,4 a	35 ± 1,0 a	20 ± 0,8 a*	45 ± 4,6 ab	28 ± 2,5 a	28 ± 2,3 bc
V	44 ± 2,3 a	43 ± 1,8 a	13 ± 0,6 c	45 ± 3,2 a	34 ± 8,1 a	21 ± 6,3 a	47 ± 1,5 ab	23 ± 1,9 a	29 ± 1,5 b

en contenedor de 130 cm³. En *E. nitens* se registraron diferencias en la distribución de tallo y raíz al comparar plantas mantenidas en ambos contenedores, aumentando la proporción de tallo (malla negra) y disminuyendo el de raíces (azul y blanca) en contenedor de mayor volumen (cuadro 2). En *P. radiata* en tanto no existen diferencias en la distribución de biomasa entre tamaños de contenedor. Solo existe interacción significativa entre el efecto de las mallas raschel y el tamaño del contenedor en *E. globulus* y *E. nitens*, no en *P. radiata* (análisis estadísticos en anexo).

El área foliar específica, SLA (cm² g⁻¹) presenta diferencias significativas en *E. globulus* cuando las plantas desarrollan sus hojas bajo distintas mallas raschel de color, para ambos contenedores (figura 4). El valor de SLA

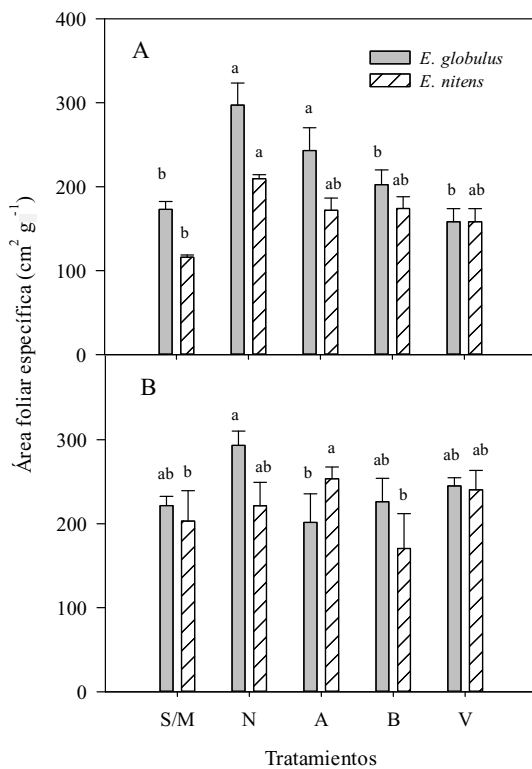


Figura 4. Área foliar específica, (cm² g⁻¹) en plántulas de *Eucalyptus globulus* y *E. nitens* bajo mallas raschel de distintos colores: N = negro, A = azul, B = blanco y V = verde y un control S/M = sin malla en dos volúmenes de contenedor: A (500 cm³) y B (130 cm³). Los valores corresponden al promedio de cuatro plántulas por especie y por tratamiento ± error estándar. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos por especie ($P < 0,001$). No existe interacción entre ambos factores ($P > 0,05$).

The specific leaf area (SLA: cm²/g) of seedlings of *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* under colored mesh treatments: N= black; A= blue; B= white; V= green and S/M= without mesh, full sunlight grown in two different volume containers: A (500 cm³) and B (130 cm³). The value corresponds to the mean of four seedlings per species and treatment ± standard error. Lowercase letters showed significant differences among treatments per species ($P < 0.001$). There are not significant interaction between factors ($P > 0.05$).

para *E. globulus* es mayor cuando se encuentra bajo malla negra y azul (contenedor de 500 cm³) y en malla negra (contenedor de 130 cm³), es decir, presentan hojas más delgadas y expandidas. *E. nitens* presenta mayor SLA bajo malla negra comparado con el valor de SLA de hojas desarrolladas sin malla (contenedor 500 cm³) y en malla azul, comparado con tratamiento sin malla o blanca (contenedor 130 cm³). No existe interacción entre volumen de contenedor y color de malla raschel para ninguna de las dos especies (análisis estadísticos en anexo).

El incremento relativo en altura total presentó diferencias significativas entre mallas raschel de colores en *E. nitens* y *P. radiata* ($P = 0,048$ y $P = 0,007$, respectivamente), siendo mayor el incremento cuando las plantas crecieron bajo malla raschel color blanco, comparado con tratamiento sin malla en *E. nitens* y bajo malla blanca comparado con negra y azul, en el caso de *P. radiata* (figura 5). El valor más alto de incremento relativo se encontró en *E. nitens* con malla blanca (300 %) y el más bajo en *P. radiata* con malla azul y negra (90 %). No existe interacción entre tratamientos de mallas raschel de color y especies ($P > 0,05$).

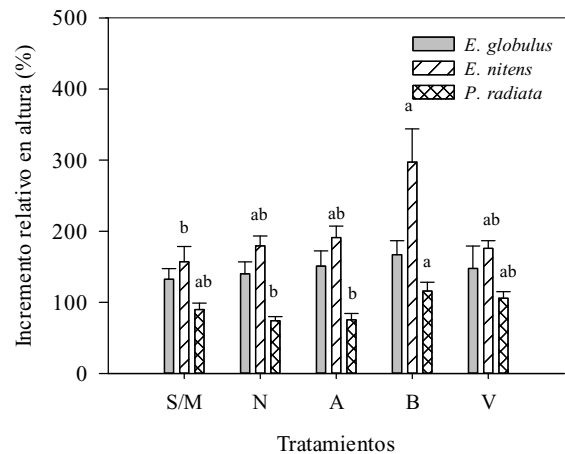


Figura 5. Incremento relativo en altura durante nueve meses (marzo a noviembre) en plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* bajo mallas raschel de distintos colores: negra (N), azul (A), blanca (B) y verde (V) y un control S/M = sin malla en contenedor de 130 cm³. Cada valor corresponde a un promedio de 14 individuos en *P. radiata* y 10 en *E. globulus* y *E. nitens* ± error estándar. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos por especie ($P < 0,001$). No existe interacción entre los tratamientos de mallas raschel y especies ($P > 0,05$), para detalles ver Materiales y Métodos.

Relative increment in height (%) for nine months (March-November) in *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* and *Pinus radiata* grown under raschel meshes of different colors: N= black; A= blue; B= white; V= green and S/M= without mesh, full sunlight in a 130 cm³ container. Each value corresponds to the mean of 14 individuals in *P. radiata* and 10 individuals of *E. globulus* and *E. nitens* ± the standard error. Lowercase letters indicate significant differences among treatments per species ($P < 0.001$). There are not significant interaction between treatments and species ($P > 0.05$), for details see Materials and Methods.

Al comparar el incremento relativo en altura, según intervalos de tiempo bajo mallas raschel de color, se presentaron diferencias significativas ($P < 0,001$) en *P. radiata* y *E. nitens*, no así en *E. globulus* para ningún intervalo definido de tiempo (figura 6). En *E. nitens* las diferencias significativas de crecimiento relativo entre tratamientos de mallas de colores, se encontraron en los periodos de marzo-mayo y julio-septiembre. En *P. radiata* las diferencias significativas entre tratamiento con mallas se encontraron solo en el periodo julio-septiembre. Con respecto a la estacionalidad del crecimiento, *P. radiata* presentó sus mayores incrementos de altura durante marzo – mayo (otoño) y septiembre – noviembre (primavera), sin embargo, no mostró diferencias al estar bajo distintas mallas raschel ($P = 0,293$ y $P = 0,103$, respectivamente). En tanto, *E. globulus* y *E. nitens* mostraron su mayor crecimiento en el periodo septiembre-noviembre (primavera), no existiendo diferencias significativas entre tratamientos (*E. globulus* $P = 0,486$; *E. nitens* $P = 0,103$) (figura 6). No existe interacción entre tratamientos de mallas raschel de colores y los periodos de crecimiento ($P > 0.05$) para ninguna especie (análisis estadísticos en anexo).

Eficiencia fotoquímica máxima. La fluorescencia máxima potencial del PSII evaluado con el parámetro (Fv/Fm) indica la vitalidad de las plantas. Las dos especies de *Eucalyptus* no presentaron diferencias significativas entre mallas raschel de colores durante invierno y primavera, siendo sus valores cercanos al óptimo de 0,83 ($P > 0,05$), evidenciando que el uso de las mallas no daña la vitalidad de las plantas. En tanto, *P. radiata* presentó valores significativamente más bajos en primavera (0,75) en el tratamiento sin malla comparado con la malla negra y azul ($P < 0,001$) (figura 7).

DISCUSIÓN

Aunque las mallas de colores han sido usadas ampliamente en viveros forestales, este trabajo aporta los primeros resultados que miden la calidad lumínica de dichas mallas. La sombra que realmente aportan las mallas fue cercana al que indican los proveedores. Con respecto a la calidad de luz, se determinó que solo la malla azul y verde, son efectivamente selectivas (figura 1), ya que modifican el espectro de luz que reciben las plantas. En tanto, las mallas negra y blanca solo aportan sombra en distintas proporciones, sin modificar la calidad lumínica.

En general, la malla blanca promovió las mejores respuestas de crecimiento en biomasa y altura, siendo la más recomendable para los viveros forestales que deseen mejorar el crecimiento. Aunque en este trabajo no se evaluó la tasa fotosintética de las plantas, el mayor crecimiento observado se podría explicar porque las plantas bajo malla blanca se encuentran posiblemente cerca de su óptimo lumínico, donde podrían presentar su mayor tasa de fotosíntesis. Determinaciones de la tasa fotosintética en respuesta

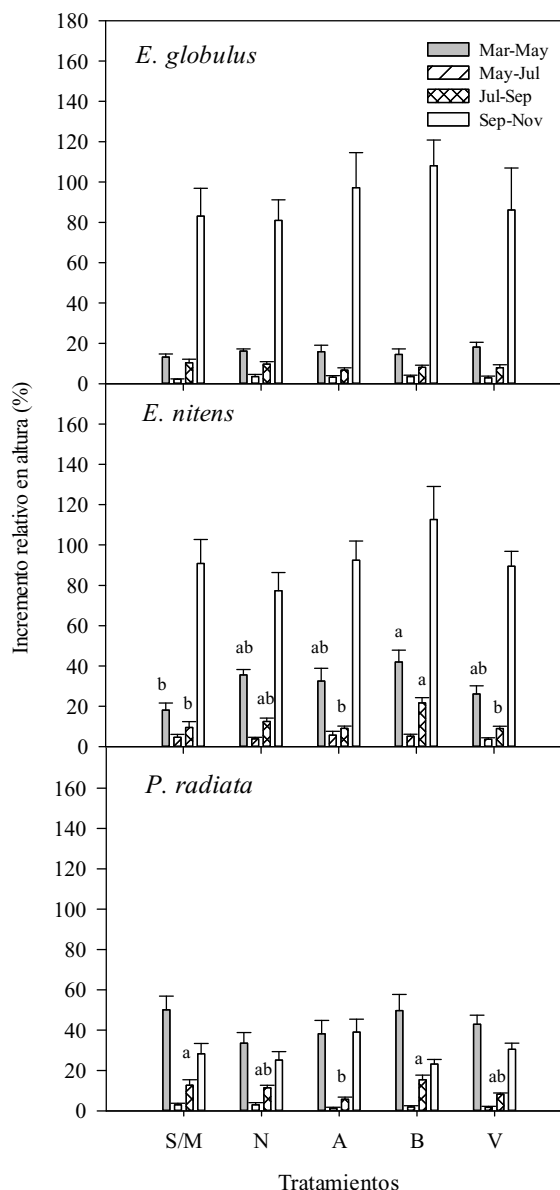


Figura 6. Incremento relativo en altura (%) evaluados en distintos periodos del año: a) marzo-mayo, b) mayo-julio, c) julio-septiembre y d) septiembre-noviembre en plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata*, bajo mallas raschel de distintos colores: S/M = sin malla; N = negra, A = azul, B = blanca y V = verde, en contenedor de 130 cm³. Cada valor corresponde a un promedio de 14 individuos en *P. radiata* y 10 individuos en *E. globulus* y *E. nitens* \pm error estándar. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos por especie ($P < 0,001$). Ausencia de letras cuando no hay diferencias significativas entre tratamientos. No existe interacción entre factores ($P > 0,05$).

Relative increment in height (%) during different periods of the year: A) March-May, B) May-July, C) July-September and D) September-November on *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* and *Pinus radiata* seedlings grown under raschel meshes of different colors: N= black; A= blue; B= white; V= green and S/M= without mesh, full sunlight in a 130 cm³ container. Each value corresponds to the mean of 14 individuals in *P. radiata* and 10 in *E. globules* and *E. nitens* \pm the standard error. Lowercase letters indicate significant differences among treatments per species ($P < 0.001$). There are not significant interaction between factors ($P > 0.05$).

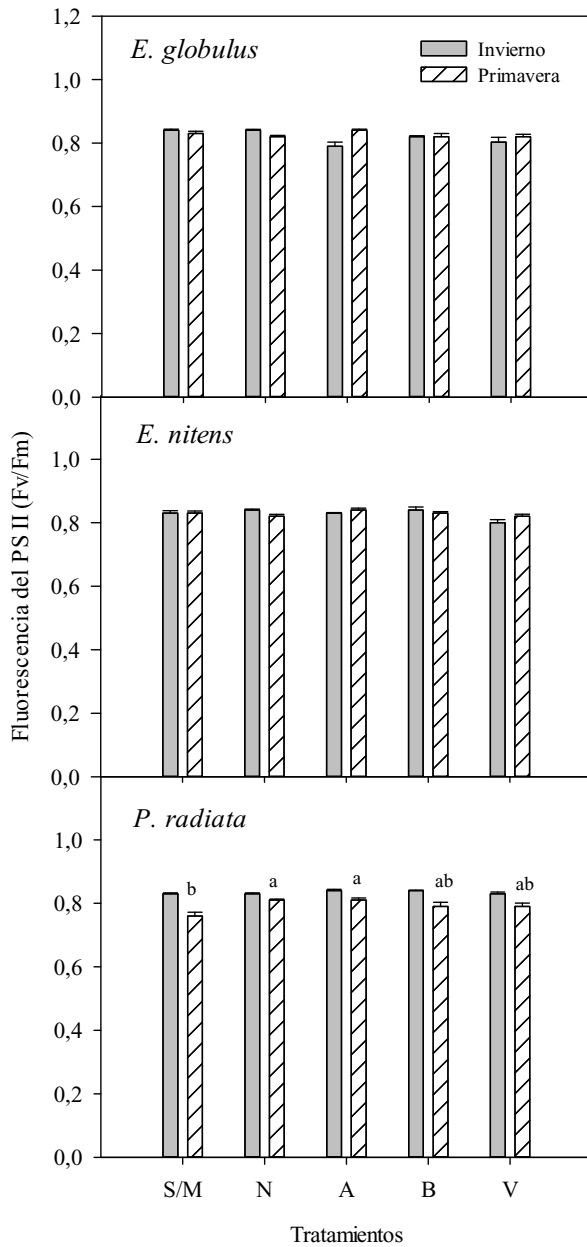


Figura 7. Eficiencia fotoquímica máxima (Fv/Fm), indicador de vitalidad en plántulas de *Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus nitens* y *Pinus radiata* bajo mallas raschel de distintos colores: N = negra, A = azul, B = blanca y V = verde y un control, S/M = sin malla en contenedor de 130 cm³. Las plántulas fueron evaluadas en invierno y primavera. Cada valor corresponde a un promedio de seis individuos \pm error estándar. Letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos por especie ($P < 0,01$).

Maximum quantum efficiency of PSII photochemistry (Fv/Fm), used as vitality indicator for *Eucalyptus globulus*, *E. nitens* and *Pinus radiata* seedlings grown under raschel meshes of different colors: N= black; A= blue; B= white; V= green and S/M= without mesh, full sunlight in a 130 cm³ container. Seedlings were evaluated in winter and spring. Each value corresponds to the mean of six individuals \pm the standard error. Lowercase letters showed significant differences among treatments per species ($P < 0.01$).

a luz, apoyan esta explicación y revelan que a 800 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ se obtiene el máximo valor de fotosíntesis para plántulas de *E. globulus* en la zona de Valdivia (datos no publicados, Bustos-Salazar A.). Considerando que la máxima intensidad lumínica en un día despejado (1.500 a 2.000 μmol de fotones $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la intensidad lumínica bajo malla blanca posiblemente presente valores cercanos al óptimo, ya que estas estructuras producen una atenuación del 50 % de la luz incidente. Por otra parte, posiblemente las mallas que proporcionan mayor sombra (negra y azul), podrían llegar a limitar la fotosíntesis y el crecimiento, provocando también un desbalance en la asignación de biomasa, favoreciendo sólo el desarrollo de la parte aérea (Lambers *et al.* 2008), siendo esto negativo para la sobrevivencia de plantas que serían trasladadas a plantación desde el vivero.

Otro factor capaz de provocar modificaciones en el balance de biomasa de las plantas es el aumento del volumen de contenedor (Landis 1990, Landis *et al.* 2009). Las plantas de *Eucalyptus nitens* y *Eucalyptus globulus* son sensibles al aumento del volumen de contenedor, produciendo plantas más desbalanceadas (10:1). Al contrario, *P. radiata* fue más insensible al aumento del volumen de contenedor en este experimento. Según Haase (2008) los valores reportados para la relación parte aérea/raíz en especies de vivero en una planta ideal a raíz desnuda, es del orden de 3:1 y en plantas producidas en contenedor la relación es de 2:1. El crecimiento radical es un parámetro muy relevante para la sobrevivencia de los individuos al ser llevados a plantación, por ende, deben tener un sistema radical homogéneo (Haase 2008).

El efecto de la modificación del ambiente lumínico en plantas ha sido poco estudiado en especies forestales. Sin embargo, existe información en algunas especies herbáceas mediante el uso de filtros de colores, por ejemplo, el filtro color rojo promueve plantas con mayor número de brotes en *Cyperus rotundus* L. (Lazo y Ascencio 2010). Otra especie de herbácea en la cual se aplicó filtros selectivos de color fue *Arabidopsis thaliana* L. Heynh, donde se destaca que el uso de filtro color verde promueve una mayor elongación de entrenudos (Folta 2004). En nuestro trabajo, en cambio se encontró que en general la malla blanca, que aporta una sombra intermedia, generó un mayor incremento en altura y plantas de mayor biomasa final.

Estudios con mallas raschel de color, también han sido realizados en hortalizas, helechos, plantas ornamentales y frutales (Oren-Shamir *et al.* 2001, Rodríguez *et al.* 2015). Los resultados muestran una amplia variación; desde mayor crecimiento en ramas y hojas con malla roja, hasta menor crecimiento y ramas más cortas con malla azul (Oren-Shamir *et al.* 2001). En nuestro experimento, contrariamente a lo esperado se observó diferencias significativas en la biomasa total solo en *P. radiata* y *E. globulus*, al comparar distintas mallas raschel y cuando estas plantas crecieron en contenedor de 500 cm³. Solo en la malla negra se redujo significativamente el crecimiento en

P. radiata, y en mallas negras y azul en *E. globulus*. Esto probablemente fue producto de la limitación fotosintética impuesta por estas mallas que generan mayor sombra. En especies vegetales hortícolas como *Capsicum anuum* L. se ha reportado un mayor rendimiento bajo malla color blanco, tanto en el peso total y número de frutos (Álvarez-Avilés *et al.* 2010), atribuible a una mayor disponibilidad de carbohidratos provenientes de la fotosíntesis. Existen pocos antecedentes del efecto de estas mallas sobre el crecimiento de especies forestales en vivero, sin embargo, para *Nothofagus alessandri* Espinosa se ha observado un mayor crecimiento cuando las plántulas son cultivadas con un 35 % de sombra (Santelices *et al.* 2011), cercana al nivel de sombra generada por la malla blanca, en este trabajo la cual coincidentemente promovió un mayor crecimiento en *P. radiata* y *E. globulus*.

La vitalidad de las plantas evaluada a través del desempeño fotoquímico a nivel del fotosistema II (Fv/Fm), no presentó diferencias significativas, ni efectos negativos en dichos tratamientos. Sin embargo, fue significativamente menor en plántulas de *P. radiata* (0,75) que se encontraron sin malla raschel (figura 7). Este resultado puede ser indicativo de cierto grado de ajuste del aparato fotosintético a variaciones en la temperatura primaveral en una condición de plena luz. Los valores reportados para las otras especies fueron siempre cercanos al óptimo (0,83), indicando la máxima vitalidad bajo estas condiciones. Este parámetro (Fv/Fm) ha sido usado ampliamente para determinar vitalidad en plantas (Baker 2008, Bustos-Salazar 2011), y su uso como parámetros de fluorescencia a nivel de fotosistema II podría ser una herramienta de fácil aplicación y no destructiva para detectar posibles daños en plantas a nivel de vivero. Esto podría constituir una fuente de información importante para la toma de decisiones, y la posible aplicación de nuevos tratamientos a nivel forestal.

En los viveros forestales es usual que se sombree en forma estacional (verano) con mallas raschel para proteger las plántulas durante sus estados iniciales, en el presente experimento se trabajó con plantas de tres meses de edad al inicio, las que fueron mantenidas durante todo el año con mallas raschel. Desde el punto de vista fisiológico y considerando el crecimiento, se puede destacar que la aplicación de una sombra moderada con malla blanca mejora el desempeño de las plantas, aún aplicada durante un año completo. Al evaluar el crecimiento en distintos periodos y bajo mallas raschel de color, pudimos identificar los momentos de mayor crecimiento. Basado en estos resultados podríamos proponer que se utilizara malla de color blanco para obtener un mayor crecimiento y posteriormente retirarlas para endurecer las plantas previas a la plantación. Para llevar a la práctica este procedimiento también es necesario considerar la estacionalidad del crecimiento de cada especie y el momento de plantación. La variación observada en el crecimiento en *Pinus radiata*, era esperable considerando los resultados descritos para individuos adultos de esta especie en la zona edafoclimática de suelos

trumaos en Chile mostrando dos puntos de máximo crecimiento; a principios de verano y mediados de otoño (Toral *et al.* 2005), lo cual coincide con los pulsos que nosotros observamos en nuestro experimento.

Como era esperable, las hojas de las dos especies de *Eucalyptus* fueron más delgadas (mayor SLA) cuando las plantas crecieron bajo malla azul y negra, esto ha sido ampliamente reportado en especies de latifoliadas (Terashima *et al.* 2005). Una mayor área foliar específica también se puede considerar negativa al momento de llevar a plantación, ya que hojas más delgadas y expandidas tienen una mayor superficie transpiratoria (Steubing *et al.* 2002), esto puede ser especialmente crítico en ambientes con alta demanda evaporativa. También hojas más delgadas pueden ser más susceptibles a tener daño por heladas. En ciertos viveros es frecuente que se corte una parte de las hojas para evitar excesiva transpiración como es el caso de radal (*Lomatia hirsuta* Lam.), ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.) y tiaca (*Caldcluvia paniculata* (Cav.) D. Don) (Escobar y Donoso 2011). En todo caso las prácticas de vivero deben orientarse de acuerdo con el tipo de planta que se quiere producir y el uso que se le quiera dar, *i.e.* plantación con fines productivos, restauración de ecosistemas forestales, protección de riberas de río, así también debe considerarse los extremos ambientales que puedan darse en cada sitio de plantación.

CONCLUSIONES

Las mallas raschel de colores presentan diferencias significativas a nivel de intensidad (porcentaje de sombra) y calidad lumínica (longitud de onda) los que influyen a nivel morfológico y fisiológico en las tres especies estudiadas. Las mallas de color negro y azul promueven el mayor nivel de sombra en un rango similar al informado por los proveedores y solo las mallas de color verde y azul transmiten selectivamente.

Considerando el crecimiento en altura y biomasa, así como un mayor grosor de las hojas en *Eucalyptus* spp. se propone el uso de malla de color blanca, aplicada en forma estacional diferida, considerando los máximos de crecimiento para cada especie. En cambio, si se desea obtener plantas más balanceadas (mayor desarrollo radical) se recomienda usar malla azul.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Daniel Calderini, de la Facultad de Ciencias Agrarias y al Dr. Ignacio Moreno del Laboratorio de Polímeros de la Facultad de Ciencias, ambos de la Universidad Austral de Chile, por el préstamo de equipamiento. Al Sr. Jaime Büchner (viverista), a la Sra. Cecilia Muñoz por facilitar el material vegetal y a Forestal Valdivia S.A. A. Bustos-Salazar agradece a Laboratorio de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias, CONICYT N° 21140737 (beca de doctorado nacional) y CONICYT/FONDAP 15110009.

REFERENCIAS

- Álvarez- Avilés A, FA Romo Ayala, P Valenzuela Cornejo, MA Huez López, EJ López El, F Preciado Flores, D Sandoval Fernández. 2010. Efecto de las mallas sombreadoras de color sobre el rendimiento y calidad del chile jalapeño (*Capsicum annum L.*) 'Tajin', en la costa de Hermosillo. In XXXV Congreso Nacional de la Ciencia del Suelo "El suelo, sustento de vida y nuestro mejor aliado contra el cambio climático". 25 al 29 de octubre de 2010, Mexicali Baja California, México.
- Bustos-Salazar A. 2011. Efecto de la intensidad lumínica en el crecimiento de plántulas de *Embothrium coccineum* en procedencias contrastantes una aproximación morfológica, fisiológica y genética. Tesis Magister en Ciencias Vegetales. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Austral de Chile. 89 p.
- Baker NR. 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis *In Vivo*. *Annual Review of Plant Biology* 59: 89-113. DOI: [59.032607.092759](https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070807-012759)
- Escobar B, G Donoso. 2011. Técnicas de propagación de especies nativas. Taller de producción de plantas. Santiago, Chile. Ministerio del Medio Ambiente. 26 p.
- Folta KM. 2004. Green light stimulates early stem elongation antagonizing light-mediated growth inhibition. *Plant Physiology* 135: 1407-1416. DOI: [10.1104/pp.104.038893](https://doi.org/10.1104/pp.104.038893)
- Haase DL. 2008. Understanding Forest Seedling Quality: Measurements and Interpretation. *Tree Planters' Notes* 52 (2): 24-30.
- INFOR (Instituto Forestal, CL). 2015. Anuario Forestal 2015. Santiago, Chile. INFOR. 174 p. (Boletín Estadístico N° 150).
- Lambers H, FS Chapin, TL Pons. 2008. Plant Physiological Ecology. New York, USA. Springer. 604 p.
- Landis TD. Containers: types and functions. 1990. In Landis TD, RK Dumroese, DL Haase eds. The container tree nursery manual. Agriculture Handbook 674. Washington DC, U.S.A. Department of Agriculture, Forest Service. p. 1-40.
- Landis TD. The Target Plant Concept. 2. 2009. In Dumroese RK, L Tara, TD Landis eds. Nursery manual for native plants: A guide for tribal nurseries 1: Nursery management. Agriculture Handbook 730. Washington DC, U.S.A. Department of Agriculture, Forest Service. p. 15-31.
- Lazo J, J Ascencio. 2010. Efecto de diferentes calidades de luz sobre el crecimiento de *Cyperus rotundus*. *Bioagro* 22 (2): 153-158.
- Lorrain S, T Allen, PD Duek, GC Whitelam, Ch Fankhauser. 2008. Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. *The Plant Journal* 53: 312-323. DOI: [10.1111/j.1365-3113X.2007.03341.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2007.03341.x)
- Luebert F, P Pliscoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 316 p.
- Myers JA, K Kitajima. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95: 383-395. DOI: [10.1111/j.1365-2745.2006.01207.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01207.x)
- Oren-Shamir M, E Gussakovsky, E Eliezer, A Nissim-Levi, K Ratner, R Ovadia, Y Giller, Y Shahak. 2001. Coloured shade nets can improve the yield and quality of green decorative branches of *Pittosporum variegatum*. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 76(3): 353-361. DOI: <https://doi.org/10.1080/14620316.2001.11511377>
- Quiroz I, B Gutiérrez. 2014. Propuesta Reglamento Para Semillas y Plantas Forestales. Concepción, Chile. INFOR-SAG-INNOVA-CORFO. 74 p.
- Reich PB, MB Walters, DS Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceeding of National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 13730-13734. DOI: [10.1073/pnas.94.25.13730](https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730)
- Rodríguez MM, DM Morales. 2015. Efecto de mallas sombreadoras sobre la producción y calidad de frutos de arándano (*Vaccinium corymbosum L.*) cv. Brigitta. *Scientia Agropecuaria* 6(1): 41-50. DOI: [10.17268/sci.agropecu.2015.01.04](https://doi.org/10.17268/sci.agropecu.2015.01.04)
- Santelices R, RM Navarro Cerrillos, F Drake, C Mena. 2011. Efecto de la cobertura y de la fertilización en el desarrollo de plantas de *Nothofagus alessandrii* cultivadas en contenedor. *Bosque* 32(1): 85-88. DOI: [10.4067/S0717-92002011000100010](https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000100010)
- Schlatter J, R Grez, V Gerding. 2003. Manual para el reconocimiento de suelos. 3ª ed. Valdivia, Chile. Universidad Austral de Chile. 114 p.
- Steubing L, R Godoy, M Alberdi. 2002. Métodos de ecología vegetal. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 345.
- Terashima I, YT Handa, Y Tazoe, P Vyas, S Yano. 2005. Irradiance and phenotype: comparative eco- development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. *Journal of Experimental Botany: Phenotypic Plasticity and the Changing Environment Special Issue*. 57(2): 343-354. DOI: [10.1093/jxb/erj014](https://doi.org/10.1093/jxb/erj014)
- Toral M, A Fratti, L González. 2005. Crecimiento estacional y rentabilidad de plantaciones forestales comerciales de pino radiata en suelos de trumao según método de establecimiento. *Bosque* 26(1): 43-54. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0717-92002005000100005>

Recibido: 20/08/18
Aceptado: 02/08/19

Anexo. Análisis estadísticos.

Appendix. Statistical analysis.

Variable	FV	DF	<i>E. globulus</i>		<i>E. nitens</i>		<i>P. radiata</i>	
			F	P	F	P	F	P
Tallo/Raíz	Contenedor	1	21,136	<0,001	14,66	<0,001	14,338	<0,001
	Mallas	4	4,531	0,006	1,872	0,141	10,611	<0,001
	Interacción	4	4,264	0,008	2,892	0,039	1,064	0,384
Biomasa total	Contenedor	1	1,511	0,228	40,234	<0,001	23,941	<0,001
	Mallas	4	0,921	0,465	1,189	0,336	3,362	0,016
	Interacción	4	0,523	0,719	1,863	0,143	0,361	0,835
Proporción de biomasa hojas	Contenedor	1	1,255	0,271	0,036	0,85	6,634	0,013
	Mallas	4	4,326	0,007	0,795	0,538	3,668	0,011
	Interacción	4	4,827	0,004	3,541	0,018	0,559	0,693
Proporción de biomasa tallo	Contenedor	1	5,389	0,027	6,978	0,013	0,109	0,917
	Mallas	4	1,608	0,198	1,9	0,136	1,71	0,163
	Interacción	4	0,657	0,627	1,09	0,379	0,728	0,577
Proporción de biomasa raíz	Contenedor	1	25,074	<0,001	9,175	0,005	20,891	<0,001
	Mallas	4	6,858	<0,001	1,359	0,271	13,692	<0,001
	Interacción	4	7,571	<0,001	1,703	0,175	2,059	0,1
Área foliar específica (SLA)	Contenedor	1	0,146	0,705	10,822	0,003	-	-
	Mallas	4	6,945	<0,001	6,587	<0,001	-	-
	Interacción	4	1,237	0,316	1,29	0,296	-	-
IR altura periodos	Mallas	4	0,505	0,732	5,522	<0,001	2,533	0,041
	Periodos	3	0,378	0,769	276,265	<0,001	0,418	0,74
	Interacción	12	0,491	0,918	1,239	0,259	0,696	0,755
IR altura total	Mallas	4	0,364	0,833	H: 9,592	0,048	3,921	0,007
Fv/Fm	Mallas	4	2,238	0,072	2,107	0,088	4,116	0,004
	Periodos	1	0,01	0,92	1,753	0,189	19,348	<0,001
	Interacción	4	1,412	0,238	0,889	0,474	3,1	0,02

IR altura: se realizó una ANOVA de dos vías con los factores (mallas y especies), para evaluar si existe interacción, sin embargo, no hubo interacción ($P = 0,419$).

The footprint of land use on the Macaronesian laurel forest landscape: an underestimated driving factor in protected areas

La huella de la actividad humana en el paisaje de la laurisilva macaronésica:
un factor subestimado en las áreas protegidas

M Eugenia Arozena ^{**}, Josep M Panareda ^b, Albano Figueiredo ^c

*Corresponding author: ^aUniversity of La Laguna, Department of Geography and History, La Laguna, Spain, tel.: 0034 922317751, mearozco@ull.edu.es

^bCatalans Studies Institution, Barcelona, Spain, jmpanareda@gmail.com

^cUniversity of Coimbra, Department of Geography, Coimbra, Portugal, geofig@fl.uc.pt

SUMMARY

Centuries of exploiting resources on Macaronesian islands left a significant footprint on their landscapes, even in areas where human activity would seem to be virtually absent. To clarify such interference, this paper explored how the impact of land use determined some attributes of current laurel forest landscape. Focused on communities dominated by heath and *Morella faya*, this work analyzed the effect of land use on their physiognomy and floristic composition, challenging the interpretation as climax communities. Based on a synchronic approach, the collected data supported a dynamic interpretation of such communities, installed on areas disturbed by human activities over long periods in the past. The combination of floristic composition, structure and land-use proxies suggested that such communities should be interpreted as subseral communities. This interpretation led to the idea that human factor should be considered as a critical driving force shaping landscape. Such an approach, promoting an adjustment in the scientific interpretation, assumed that current attributes of such communities were derived from past land-use options and do not represent a single response to abiotic conditions. Without questioning the value of those communities for conservation, that approach pointed out that protection measures should consider the potential occurrence of significant changes in terms of floristic composition and structure at medium term in that type of communities.

Key words: laurel forest dynamics, climax vegetation, human activity, disturbance, subseral communities.

RESUMEN

La explotación de recursos forestales en las islas macaronésicas durante siglos ha dejado una notable huella en el paisaje, incluso donde no parece haber existido intervención humana. Para aclarar la intensidad de la interferencia antrópica, este trabajo analiza cómo el impacto de la actividad humana determinó algunos rasgos del paisaje actual de la laurisilva. Se estudian comunidades dominadas por brezo y *Morella faya* para conocer el efecto del uso del territorio en su composición florística, cuestionando su interpretación como comunidades climácicas. La información que se aporta fundamenta una interpretación dinámica de estos bosques, localizados en áreas explotadas durante siglos. La combinación de datos de composición florística y estructura con los del uso del suelo indica que estas comunidades deben ser consideradas como etapas de sustitución de las climácicas. Esta interpretación revela que la explotación antrópica debe ser considerada como un factor importante de la dinámica del paisaje. Este enfoque propone un cambio en la explicación científica, al reforzar la idea de que las características actuales de estos bosques no constituyen una respuesta exclusiva de las condiciones abióticas. Sin poner en cuestión su valor para la conservación, esta perspectiva defiende que las políticas de protección deben contemplar la posibilidad de que a medio plazo puedan ocurrir cambios importantes en la composición florística y la estructura de estas comunidades.

Palabras clave: dinámica de la laurisilva, vegetación climácica, actividad humana, perturbación, comunidades subseriales.

INTRODUCTION

Scientific models about climax communities elaborated by botanists, ecologists and geographers have been very useful, nonetheless should be unceasingly tested from the new perspectives offered by the advancement of

knowledge and new techniques of analysis and interpretation of vegetation and landscape. More and more data are becoming available, allowing confirming that current plant communities have been radically transformed by human activity, both in their structure and floristic composition, as well as in their distribution. This is particularly important

today, with significant changes in uses and land cover happening (Mather 1990, Laforteza *et al.* 2008).

Until a few years ago, the dominant system of land use was based on less intensive although widespread interventions in the territory. The current trend is the abandonment of many agricultural, livestock and forest areas and intensification in more reduced spaces, namely for urban or agricultural uses. At the same time, the designation of protected areas creates a new context for landscapes that had been associated with specific land use and resources exploitation in the past. Since management is mostly oriented by conservation guidelines, it is important to assume that adjustments on the interpretation might be needed to cope with new and unknown dynamics, which are mainly determined by recovery at medium-long term.

In the studied area, Canary Islands and Madeira Island, it is commonly accepted that the summits of highest islands (> 2,000 m) have ecological conditions that promote the permanent installation of shrubby communities, very often dominated by legume shrubs (Tenerife: *Spartocytisum supranubii*; La Palma: *Genisto benehoavensis-Adenocarpum spartioidis*), which are replaced by hemicryptochamaephytic in dry supraoromediterranean areas (Tenerife: *Violetum cheiranthifolii*) (Del Arco *et al.* 2006). Below such altitudes, and limiting the analysis to areas potentially associated with evergreen laurel forests, excluding pine forests and thermomediterranean sclerophyllous woodlands, native shrubby communities are more commonly dominated by ericoid taxa. Some of such communities are interpreted to be subseral, and their hegemony is clear in significant areas of the landscape. This is the case of the Madeiran *Vaccinio padifolli-Ericetum maderinicolae* and *Globulario salicinae-Ericetum arboreae*, interpreted as subseral communities for the *Clethro arboreae-Ocoteo foetentis* and for the more humid version of the *Semele androgynae-Apollonio barbujanae* vegetation series respectively (Costa *et al.* 2012). For the Canaries, a similar interpretation is suggested for some forest expressions included in “fayal-brezal” (*Myrico fayae-Ericetum arboreae*), considered as subseral for the laurel forest, and resulting from its disturbance (Del Arco *et al.* 2006). Exception to rocky crests, where such communities, dominated by ericoid taxa, might establish permanently, exhibiting a floristic adjustment (Costa *et al.* 2004, Figueiredo and Sequeira 2010). While the interpretation as subseral or permanent communities seems to be adjusted, considering past land use dynamics and described abiotic conditions respectively, that is not the case for some communities that have been interpreted as climax and are dominated by *Erica arborea* L. (Madeira Island: *Polysticho falcinelli-Ericetum arboreae*), by *Erica platycodon* (Webb *et* Berthel.) Rivas Mart. *et al.* (Canaries: *Ilici canariensis-Ericetum platycodonis*) or by *Morella faya* (Ait.) Wilbur, before *Myrica faya* Aiton (Canaries: *Pericallido murrayii-Myricetum fayae*).

The interpretation of such communities as climax formations assumes that their traits reflect an equilibrium

with environmental conditions, ignoring the effect of different types of disturbance related to historical human activities and changes on land use patterns in association with different economic contexts. Previous results from the Canarian laurel forest suggested that different types of disturbance associated with land use along centuries promoted deep impacts in its coverage, structure and composition (Arozena 2005, Arozena *et al.* 2008, 2009, 2016, 2017, Rivero *et al.* 2010, Afonso *et al.* 2010, 2018, Arozena and Panareda 2013, Panareda *et al.* 2013). From this perspective, this paper has as principal goal to explore how current structure and floristic composition of specific communities, which have been interpreted as climax, reflect past land use. More than accepting current traits as static or expected for long-term, an assumption associated with the climax concept, collected data supports the idea that such attributes often represent drifts in succession, determined by variations in the intensity, duration and type of human activity, suggesting that changes at medium term could occur. The interference of forest resources exploitation as key driver to shape certain aspects of the structure, floristic composition and dynamics of communities typified by heath (*Erica arborea*, *Erica platycodon*) and *Morella faya* is discussed to support such hypothesis.

Considering that the presence of those communities was a strong argument to assign protection to some areas, the change in interpretation assumed in this article does not intend to challenge such status, its only aim is to provide additional information that might promote adjustments on conservation plans, considering potential changes on that type of communities at medium term.

METHODS

The analysis carried out in this paper was based on a synchronic approach, nevertheless it also considered results from studies about life strategies of tree species and their effects on the structure of the laurel forest during more than 30 years. This knowledge has provided the basis to extract information about its dynamics through the comparison of different types of current forest.

The structural characterization of the studied communities, as well as their spatial relationship, was studied using the following techniques: (i) chorology of plant taxa at a 1x1 km scale (Arozena and Panareda 2014); (ii) phytosociological inventories (Braun-Blanquet 1964); (iii) profile-diagrams, to explore relationships between topography and the distribution of communities (Arozena *et al.* 2008, 2017). To know the dynamic meaning of each forest type (iv) forest inventories were used, complementing phytosociological inventories for demographic analysis/species and analysis of reproductive strategies/species (Arozena 2005); (v) graphic cross-section of the forest (Arozena *et al.* 2017), to reveal the circumstantial relation between the dominant species and differences in the height

and vertical structure of communities. The relationship of forest features with historical land uses was based on (vi) inventory and location of remains - charcoal production sites, buildings... - related to agricultural, livestock and forest exploitation within the current forest area (Arozena *et al.* 2008). (vii) Aerial photo interpretation was used to recognize trends of forest landscape change, comparing photograms of different time periods in the second half of the 20th century (Arozena *et al.* 2008). Syntaxonomy was based on Costa *et al.* (2004, 2012) and Del Arco *et al.* (2006).

Study area. Results were based on data collected on two islands of the western Canaries - El Hierro and Tenerife - and on Madeira Island (figure 1). These areas were selected for this study based on the fact that they share geographical attributes and vegetation features: all islands are of volcanic origin, present significant altitudinal gradients, exhibit a clear climatic asymmetry between their drier leeward-southern faces and their more humid windward-northern faces, due to the trade winds, and a climatic pattern that clearly reflects the great importance of the Azores High. Despite climatic similarities, Madeira Island registers higher values of annual precipitation, since it is more exposed to the influence of low-pressure systems and less exposed to the influence of the desert. In fact, just small areas along the coast of the island are classified as dry inframediterranean (Capelo *et al.* 2004).

On the contrary, significant areas of the Canarian Islands register low values of precipitation, presenting values for annual precipitation under 200 mm - at lower altitudes on the southern face that are far below the minimum registered on Madeira Island - around 600 mm -. Differences in average annual temperature are larger within islands than among islands, a pattern clearly structured by significant altitudinal gradients (table 1).

Despite climatic differences, there are significant affinities in terms of flora and vegetation among the islands under study: they share a weighty number of taxa and contain plant communities with similar structure, floristic composition and life forms. This idea is particularly supported by the evergreen laurel forest, a type of vegetation generally associated with trade wind-facing slopes, where it benefits from additional water input or lower values of evapotranspiration due to the high frequency of cloud banks, especially during summer (Marzol-Jaén *et al.* 2010, Figueiredo 2013). Because of higher values of annual precipitation, potential vegetation at Madeira Island is mostly associated with laurel forests. Other types of vegetation are scarcely represented, such as dry scrub and sclerophyllous formations well represented in the Canaries. Other differences are related to the presence of native pine forests in the Canaries, dominating significant areas of the islands (Del Arco *et al.* 2006); and, because of the higher altitudinal gradients at some Canary Islands, the presence of cacuminal vegetation at the summits (Tenerife: *Spar-*

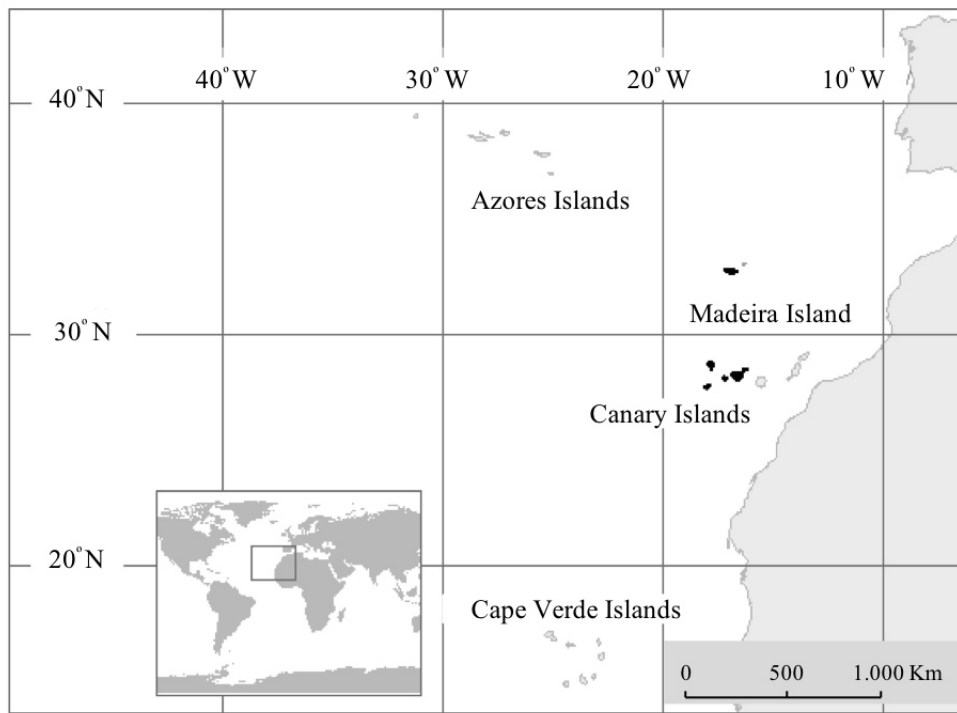


Figure 1. Location of the islands considered in this study (in black).

Localización de las islas consideradas en el presente estudio (en negro).

Table 1. Geographical attributes for studied islands.

Características geográficas de las islas estudiadas.

Archipelago	Island	Maximum altitude (m)	Site	Altitude (m)	Position	Prec. (mm)	T (°C)	TMax (°C)	TMin (°C)
Madeira	Madeira	1,862	Bica Cana	1,560	Sm	2,967	9.3	12.9	5.6
			Santana	380	N	1,442	15.2	17.8	12.7
			Lugar de Baixo	15	S	655	19.7	22.7	16.2
Canaries	Tenerife	3,718	Izaña	2,371	Sm	392	10.2	14.1	6.4
			Los Rodeos. TNA	632	N	520	16.8	20.5	13.0
	Sta. Cruz Tenerife	35	S	226	21.5	24.6	18.4		
	El Hierro	1,500	San Andrés	1,115	Sm	704	-	-	-
			Aeropuerto	33	S	206	21.1	23.3	18.7
			Sabinosa-Llanos	20	N	119	-	-	-

Site: TNA: Tenerife Norte Aeropuerto; Position: Sm = summits, N =North, S = South. Prec.: annual average precipitation (mm); T: annual average temperature (°C); TMax: average of annual maximum temperature (°C); TMin: average of annual minimum temperature (°C). Climatic data sources: AEMET (Spain) and IPMA (Portugal).

toctisetum supranubii, *Violetum cheiranthifoliae*) (Del Arco *et al.* 2006). These types of vegetation are absent on islands whose summits are under 2,000 m.

Moreover, such islands have been subjected to similar land use patterns during the last five hundred years, promoting the development of communities whose attributes exhibit the impacts from such disturbance.

RESULTS

Erica platycodon scrubland of Anaga Rural Park (Tenerife. Canary Islands). In Anaga Rural Park (figure 2) a large part of the current forest area was occupied by scrublands whose canopy almost exclusively contained *E. platycodon*. This heliophilous species tolerates very windy areas and discontinuous and shallow soil.

In general, it consisted of a relatively tall *E. platycodon* shrubby community, very dense at its base and with a relatively closed canopy. It was organized in a moderately uniform mosaic of different facies that had a series of common traits:

- (i) The homogeneity of canopies within different sectors. One of the general traits of this scrub was the regularity of the height of canopy in each area. Canopy was only slightly broken by the emergence of occasional young specimen of *Ilex canariensis* Poir or, more frequently, dispersed old specimens of *Morella faya*.
- (ii) Within such community, all of the reproduction of *E. platycodon* was asexual and presented a homogenous physiognomy, as all specimens were multi-trunked at the base and new outbreaks presented a marked similarity in diameter.
- (iii) No seedlings or saplings of this species were found

in the understory. There was only evidence of sexual reproduction of *E. platycodon* on the edges of paths and in clearings of a certain size.

(iv) There was always at least one generation of broad-leaved trees growing in the shade of the canopy. The density of the community seemed to be increasing by an abundance of young specimens of broad-leaved trees, especially *Laurus novocanariensis* Rivas-Martínez *et al.*, *Ilex canariensis* and *Viburnum rigidum* Vent.

From this common base, variants (table 2) were considered based on differences on the height of the scrub, on the diameter of the stems of *E. platycodon*, on the proportion of broad-leaved trees, on the different sizes of young specimens, and on variations in the floristic composition of seedling and sapling levels (figure 3).

The edges of these scrublands were always very sharp. This precision in the change of plant physiognomy was not due to changes in the topography or in the soil characteristics; instead, their limits were coincident with the presence of forest trails and paths. Furthermore, it was observed that the dominance of a shape associated with asexual reproduction of *E. platycodon* was spatially coincident with the existence of charcoal piles (*carboneras*), recognizable by their particular shape and by remains of charcoal on the surface and at the upper levels of the soil. In addition, the comparison of aerial photographs taken at different moments in time showed a clear transformation of vegetation on the summits of Anaga over the past few decades (figure 4).

Tree heath community on the summits of Madeira Island (Madeira Natural Park). Tree heath -*Erica arborea*- is

found all over Madeira Island, ranging from coastal areas to the highest peaks of the island. Communities that integrate this taxon are usually interpreted as subseral of laurel forests (Capelo *et al.* 2004, Costa *et al.* 2012). It

is the case for *Globulario salicinae-Ericetum arboreae*, related to the more humid version of *Semele androgynae-Apollonio barbujanae sigmetum*, and the *Vaccinio padifolii-Ericetum maderinicolae*, associated with *Clethro*

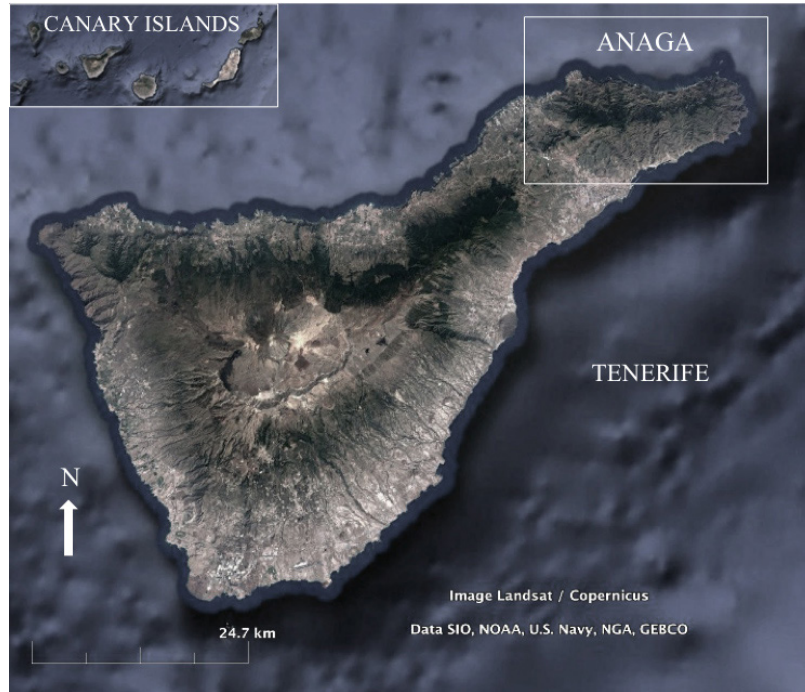


Figure 2. Location of Anaga Rural Park.
Localización del Parque Rural de Anaga.

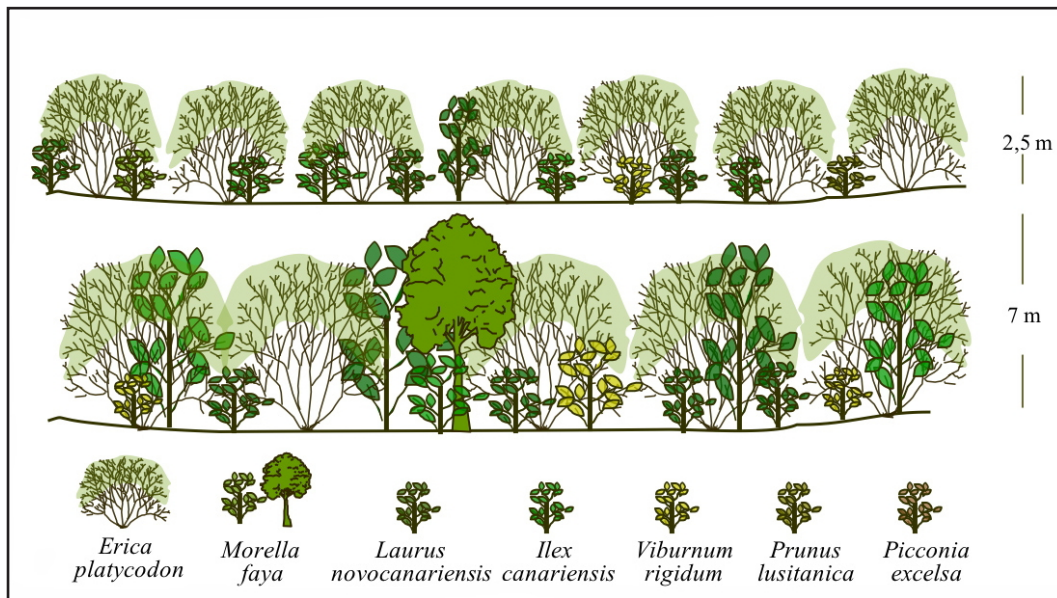


Figure 3. Different manifestations of *Erica platycodon* scrub in Anaga Rural Park.
Distintas expresiones del matorral de *Erica platycodon* en el Parque Rural de Anaga.

arboreae-Ocoteo phoetentis sigmetum. This taxon also integrates communities interpreted as permanent when occupying windy crests with poor soils (Capelo *et al.* 2004, Costa *et al.* 2012). Nonetheless, at altitudes above 1,500 m (figure 5), under hyper-humid to ultra-hyper-humid mesotemperate conditions, *Polysticho falcinelli-Ericetum arboreae*, a community dominated by this taxon

is interpreted as a climax, or at least a disclimax stage (Capelo *et al.* 2004, Costa *et al.* 2012).

The most significant feature of this community was the clear hegemony of two species highly heliophilous (*Erica arborea* and *Pteridium aquilinum*) (figure 6). Despite the paucispecific condition of such community, which presented high physiognomic and floristic homogeneity (table 3),

Table 2. Floristic composition of communities of *Erica platycodon* in Anaga Rural Park (Arozena *et al.* 2008).

Composición florística de las expresiones de *Erica platycodon* en el Parque Rural de Anaga (Arozena *et al.* 2008).

Inventory nº	1	2	3	4	5	6	7	8
Altitude (m)	910	970	760	860	690	780	870	810
Aspect	SSE	NE	NNW	SW	SSW	NNE	SE	W
Slope (°)	20	45	45	25	25	45	20	25
Area (m ²)	75	70	50	80	50	35	100	20
Tree layer (%)	90	100	95	80	75	95	100	85
Shrub layer (%)	-	2	-	1	15	5	-	-
Herbaceous layer (%)	15	5	5	30	25	80	5	75
<i>Erica platycodon</i> (Webb <i>et</i> Berthel.) Rivas-Mart. <i>et al.</i>	3.3	5.5	4.4	3.4	4.4	5.5	4.4	5.5
<i>Ilex canariensis</i> Poir.	+	2.2	+	2.2	1.1	+	2.2	+
<i>Morella faya</i> (Aiton.) Willbur.	2.1	+	2.1	2.2	1.1	+	2.2	+
<i>Viburnum rigidum</i> Vent.	2.3	1.1	-	3.4	2.3	2.2	2.2	1.2
<i>Laurus novocanariensis</i> Rivas-Mart. <i>et al.</i>	1.2	2.1	2.3	2.2	2.2	2.2	3.4	3.4
<i>Prunus lusitanica</i> (Willd.) Franco	1.1	+	1.1	-	-	-	1.1	2.2
<i>Erica arborea</i> L.	2.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Picconia excelsa</i> (Aiton) DC.	1.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heberdenia excelsa</i> (Aiton) Banks <i>ex</i> DC.	+	-	-	-	-	1.2	-	2.2
<i>Ilex platyphylla</i> (Webb <i>et</i> Berthel.) Tutin	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Phyllis nobla</i> L.	-	+	-	-	1.2	-	-	-
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Rubus bollei</i> Focke	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Aichryson laxum</i> (Haw.) Bramwell	-	1.2	-	-	-	-	-	-
<i>Hypericum grandifolium</i> Choisy	-	-	-	1.1	+	1.1	-	-
<i>Sonchus</i> sp	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Aeonium urbicum</i> (C. Sm. <i>ex</i> Buch) Webb <i>et</i> Berthel.	-	-	-	-	2.3	-	-	-
<i>Galium scabrum</i> L.	-	-	-	1.1	1.2	+	-	-
<i>Luzula</i> sp	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ixanthus viscosus</i> (Sm.) Griseb.	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn <i>in</i> Kerst	2.3	-	+	3.3	1.1	-	1.1	+
<i>Asplenium onopteris</i> L.	-	1.1	1.1	1.1	1.1	+	+	1.1
<i>Dryopteris oligodonta</i> (Desv.) Pic.-Serm	-	-	-	-	+	2.2	-	2.2
<i>Davallia canariensis</i> (L.) Sm.	-	-	+	-	1.1	+	-	-
<i>Polypodium macaronesicum</i> A. E. Bobrov	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Polystichum setiferum</i> (Forssk.) Moore <i>ex</i> Woynt.	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Asplenium hemionitis</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Woodwardia radicans</i> (L.) Sm.	-	-	-	-	-	3.2	-	4.4
<i>Hedera canariensis</i> Willd	-	2.3	-	-	-	-	-	4.4
<i>Semele androgyna</i> (L.) Kunth	1.1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Smilax canariensis</i> Willd.	+	-	-	-	+	-	-	+

From this common base, variants (table 2) were considered based on differences on the height of the scrub, on the diameter of the stems of *E. platycodon*, on the proportion of broad-leaved trees, on the different sizes of young specimens, and on variations in the floristic composition of seedling and sapling levels (figure 3).

broad-leaved taxa (*Ilex perado* Aiton, *Laurus novocana-riensis*) were found quite often in areas surrounding sites where phytosociological inventories were collected, usually on steep slopes (table 3, inventories 1, 2 and 4). Once again, such a condition could indicate that floristic composition was exhibiting the result of a more intensive level of disturbance.

In most of the visited sites the shrub presented a multi-trunk structure (figure 6), suggesting the existence of a disturbance that favored asexual reproduction, a response very often associated with fire and cutting. This was clearly demonstrated by the significant and rapid recovery of *E. arborea* in areas where grazing was banned after 2003. On such areas, germination was clearly more dominant

than resprouting, a response not found in other native shrubs associated with this type of community. However, the vitality exhibited was not homogeneous over the entire area affected by grazing. In fact, it was much more vigorous in less-accessible areas with more pronounced slopes than in flat sectors, a pattern probably related to differences in grazing intensity. Curiously, many of the sites where these communities were described were located at the edges of large areas associated with grazing, probably also subjected to higher pressure during a certain period in the past. The vigorous response of *E. arborea* in areas where grazing was currently interdicted revealed the importance of such strategy to determine the physiognomy and floristic composition of a community after a distur-

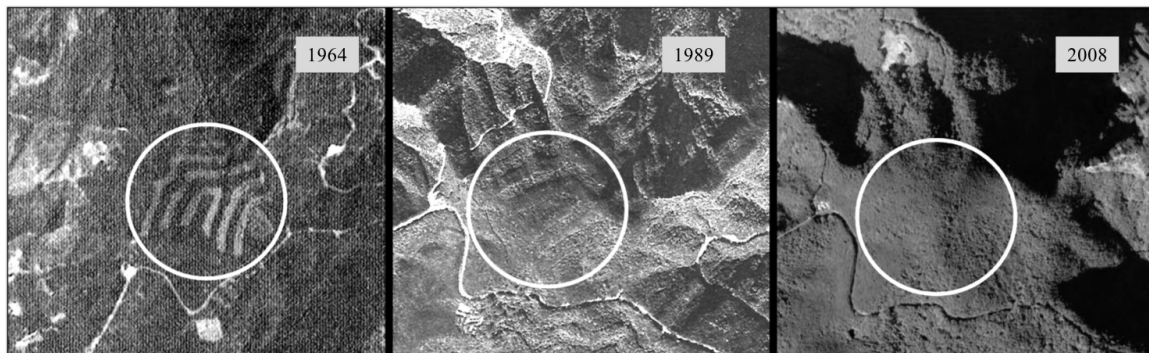


Figure 4. Gradual change in the *Erica platycodon* scrub landscape on Anaga (Arozena *et al.* 2008). Source: TFA. Flight 1:30.000 in 1964 and flight 1:18.000 in 1989 and GRAFCAN 2008.

Cambio gradual del paisaje de los matorrales de *Erica platycodon* en el Parque Rural de Anaga (Arozena *et al.* 2008). Fuente: TFA (vuelo 1:30.000 de 1964 y vuelo 1:18.000 de 1989) y GRAFCAN 2008.



Figure 5. Location of the study area in Madeira Natural Park.

Localización del área de estudio en el Parque Natural de Madeira.

bance. The attributes of this type of community could also be due to the combined effect of the lack of propagules for other shrub/tree taxa in the seed bank, caused by extirpation after negative selection. The combination of these factors could be more important than expected, masking the real attributes of a community that might establish in such areas in the long term without disturbance.

The Morella faya and Erica arborea forest in Frontera Rural Park (El Hierro, Canary Islands). Another example that supported the idea of considering communities dominated by *E. arborea* and *M. faya* as subseral could be found in El Hierro Island. Mature laurel forests were scarcely represented on the island, even in the Frontera Rural Park (figure 7), whose landscape was generally do-

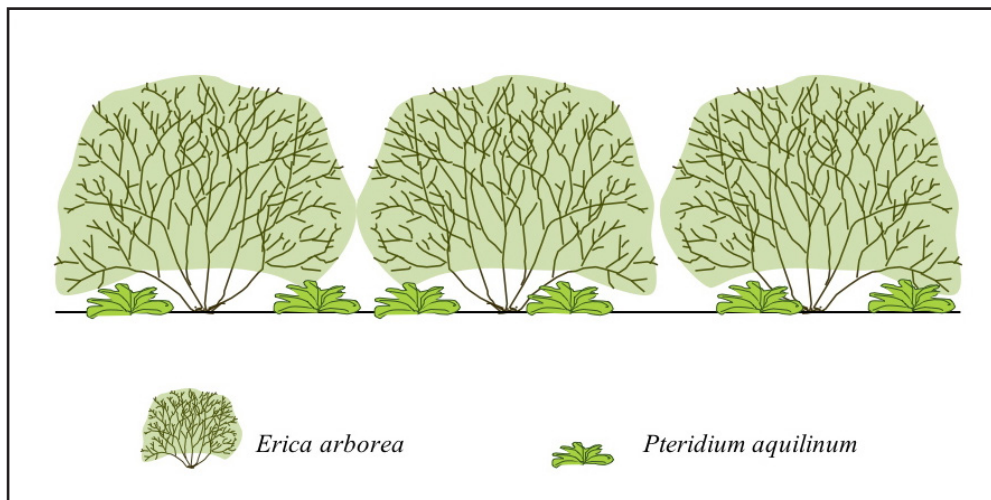


Figure 6. Forest section of Bica da Cana heath. Madeira Natural Park (table 3, inventory 4).
Sección forestal del brezal de Bica da Cana. Parque Natural de Madeira (cuadro 3, inventario 4).



Figure 7. Location of the study area in Frontera Rural Park.
Localización del área de estudio en el Parque Rural de Frontera.

Table 3. Floristic composition of *Erica arborea* communities on the summits of Madeira Island.

Composición florística de comunidades de *Erica arborea* en las cumbres de la Isla de Madeira.

Inventory nº	1	2	3	4	5	6
Altitude (m)	1,410	1,360	1,680	1,554	1,460	1,556
Aspect	NE	N	SE	NE	NE	NE
Slope (°)	20	30	45	5	-	-
Area (m ²)	70	100	100	100	100	200
Tree layer (%)	80	95	90	95	-	-
Shrub layer (%)	5	-	-	-	-	-
Herbaceous layer (%)	10	5	5	50	-	-
<i>Erica arborea</i> L.	4.4	5.5	5.5	5.5	5	3
<i>Polystichum falcinellum</i> (Sw.) C. Presl	-	+	2	-	1	1
<i>Ranunculus minor</i> Lowe	-	+	-	-	1	+
<i>Erica maderinicola</i> D.C. McClint.	2.1	2.1	-	-	+	+
<i>Viola riviniana</i> Rechb.	+	+	+	1	1	1
<i>Sibthorpia peregrina</i> L.	+	+	+	-	1	+
<i>Ilex perado</i> Aiton	-	-	-	-	-	2
<i>Teucrium francoi</i> M. Seq., Capelo, J.C. Costa et R. Jardim	-	-	-	-	-	2
<i>Laurus novocanariensis</i> Rivas-Mart. et al.	-	-	-	-	-	1
<i>Vaccinium padifolium</i> Sm.	-	+	-	+	2	4
<i>Asplenium onopteris</i> L.	-	-	+	-	+	-
<i>Polystichum setiferum</i> (Forssk.) Moore ex Woyn.	+	+	+	-	+	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P. Beauv.	+	+	-	+	1	-
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	+	-	+	-	-	-
<i>Bupleurum salicifolium</i> R. Br. ex Buch	-	+	+	-	+	1.1
<i>Rosa</i> sp	-	+	-	-	+	-
<i>Cedronella canariensis</i> (L.) Webb et Berthel.	-	+	-	-	-	+
<i>Agrostis castellana</i> Boiss. et Reut.	+	+	+	2.2	-	1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	2.2	2.2	+	2.2	2	2
<i>Cardamine hirsuta</i> (L.)	-	-	-	-	-	2
<i>Cystopteris viridula</i> (Desv.) Desv.	-	-	-	-	+	2
<i>Origanum virens</i> Cout.	+	-	+	-	-	-
<i>Clinopodium arundanum</i> (Boiss.) Nyman	+	+	-	-	-	-
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	-	+	+	+	-	-
<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R. Br.	-	+	+	-	-	-
<i>Umbilicus rupestris</i> (Salisb.) Dandy	-	+	+	-	-	+
<i>Holcus lanatus</i> L.	-	+	-	+	-	-
<i>Carex lamprocarpa</i> Čelak.	-	-	-	+	-	+
<i>Rumex acetosella</i> L.	-	-	-	+	-	+
<i>Potentilla anglica</i> Laichard.	-	-	+	+	-	-
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	1	+	+	+	+	-
<i>Argyranthemum pinnatifidum</i> (L.f.) Lowe	+	-	+	-	-	-
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	+	+	-	+	-	-

Inv. 1 (Paul da Serra): *Tolpis* sp +, *Sonchus fruticosus* L.f. +, *Duchesnea indica* (Andrews) Focke +, *Clethra arborea* Aiton +, *Sonchus* sp +; Inv. 2 (Ribeira do Alecrim): *Brixa maxima* L. +, *Aira caryophylla* L. +, *Veronica persica* Poir. +, *Leontodon* sp +; Inv. 3 (Pico Ruivo): *Dactylis* sp +, *Berberis maderensis* Lowe +, *Senecio sylvaticus* L. +, *Leontodon* sp +; Inv. 4 (Bica da Cana): *Hypericum humifusum* L. +, *Prunella vulgaris* L. +, *Taraxacum* sp +, *Pinus* sp +; Inv. 5 (Chão Lagoa): *Rubus suspiciosus* Menezes +, *Polypodium macaronesticum* Bobrov 1, *Polypodium macaronesticum* x *cambricum* (A.V. Brobov) Fraser-Jenk. +; Inv. 6 (Bica da Cana): *Andryala varia* Lowe ex D.C. +, *Hypericum undulatum* Schousbe ex Willd. +, *Polypodium cambricum* L. +, *Thymus micans* Lowe +. Inv. 5 and 6: Costa et al. 2004.

minated by communities of *M. faya* and *E. arborea*. Even on areas where the tree layer was dominant, the structure of the forest, the diameter of the trunks, and the walls related to agriculture fields, pointed to a recent recovery of vegetation after disturbance. A very interesting example was found at windward and leeward summits at the highest sector of the park, where the community dominated by *M. faya* is interpreted as climax (Del Arco *et al.* 2006).

On steep windward slopes, the forest was dominated by young multi-trunk specimens of *M. faya* -the trunks diameter had a 20 cm at breast height-, and, to a lesser degree, it also contained single-trunk *E. arborea* (table 4, inventory 4; figure 8, section III). On the flat leeward summits, *M. faya* still dominated (table 4, inventory 1), although the structure of the forest was very different: the specimens of such species were very old, with crowns developing horizontally from below half of their height, forming a relatively compact canopy, despite the small number of trunks. Just as on the windward side, there was no shrub layer and no young specimens of tree species, making it a closed forest at the canopy layer, but very open at the understory, where

there was only a continuous cover of the nitrophilous *Urtica morifolia* Poir (figure 8, section I). On few locations the age of *M. faya* was variable, a fact reflected in the physiognomy of the forest (table 4, inventory 3). A younger forest established a mosaic with multi-trunked heath specimens (*E. arborea*) (figure 8, section II), with a very important decrease in cover for *U. morifolia*, which was dominant in forests with higher cover of *M. faya* (table 4, inventory 2).

DISCUSSION

The interpretation of the studied communities as climax is usually based on the presence of homogeneous formations regarding structure and floristic composition across significant areas, and sometimes extended to ridge-crest and summit macrophanerophytic communities, usually dominated by ericoid taxa. Nonetheless such homogeneity, very often accepted as only determined by abiotic conditions, was above all the response to particular types of exploitation of forest resources, charcoal production for instance.

Table 4. Floristic composition of *Morella faya* and *Erica arborea* communities on the summits of El Hierro Island.

Composición florística de las comunidades de *Morella faya* y *Erica arborea* en las cumbres de la Isla de El Hierro.

Inventory nº	1	2	3	4
Altitude (m)	1,337	1,328	1,348	1,203
Aspect	SSE	SE	SE	NW
Slope (°)	7	10	5	35
Area (m ²)	100	100	80	100
Tree layer (%)	90	80	90	85
Herbaceous layer (%)	100	45	90	70
<i>Morella faya</i> (Aiton.) Willbur.	5	+	5	4
<i>Erica arborea</i> L.	1	5	1	2
<i>Urtica morifolia</i> Poir.	5	+	5	3
<i>Myosotis latifolia</i> Poir.	+	3	+	1
<i>Parietaria debilis</i> G. Forst.	+	1	+	+
<i>Micromeria</i> sp	+	-	-	-
<i>Davallia canariensis</i> (L.) Sm.	r	-	-	-
<i>Dryopteris oligodonta</i> (Desv.) Pic-Serm	+	-	+	3
<i>Pericallis murrayi</i> (Bornm.) B. Nord.	1	-	-	r
<i>Ranunculus cortusifolius</i> Willd.	r	-	-	-
<i>Drusa glandulosa</i> (Poir.) H. Wolff ex Engl.	+	+	-	-
<i>Carduus</i> sp	+	-	-	-
<i>Geranium purpureum</i> Vill.	-	+	+	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P. Beauv.	-	r	-	-
<i>Galium scabrum</i> L.	-	+	-	-
<i>Sonchus</i> sp	-	r	-	-
<i>Asplenium onopteris</i> L.	-	-	-	r
<i>Aichryson laxum</i> (Haw.) Bramwell	-	-	-	+

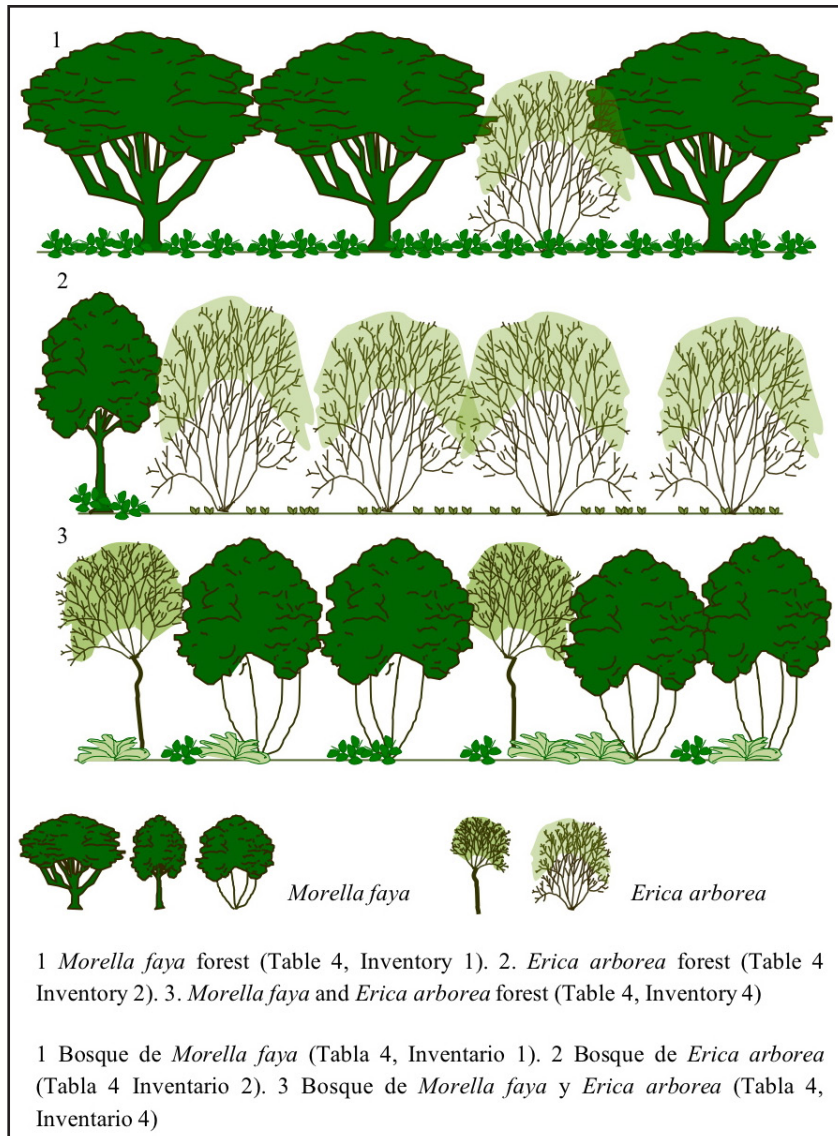


Figure 8. Forest sections of the most contrasting manifestations of La Llanía forest.

Secciones forestales de las expresiones más contrastadas del bosque en La Llanía.

Erica platycodon communities associated with ridge crests submitted to year-round windy and cloudy conditions have been interpreted as a climax stage on the summits of Anaga (Tenerife) and La Gomera: *Ilici-Ericetum platycodonys* (Fernández-Palacios and Arévalo 1998, Arévalo *et al.* 1999, Del Arco and Wildpret 1999, Del Arco *et al.* 2006, Ohsawa *et al.* 2010, Rivas- Martínez 2009). Nevertheless, the gradual abandonment of traditional uses since the second half of the 20th Century (figure 4) had unleashed spontaneous forest dynamics that already showed enough signs to suggest an alternative explanation for current characteristics and distribution in Anaga. The form of *E. platycodon* specimens, indicative of disturbances that have favored asexual reproduction, and their current vertical structure, allowed assuming that the dominance of this

taxon and the characteristics of the scrub were the result of anthropic disturbance sustained over time.

The production of plant charcoal has been one of the main economic activities for farmers in Anaga for centuries (Rivero *et al.* 2010). Since the end of the 19th Century, the increasing need for this product in domestic use in the growing urban society led to the establishment of a large number of clandestine charcoal piles, where trails facilitated transporting the finished product to urban areas. The highest quality charcoal produced from *E. platycodon* contributed to promote its dominance in the landscape, which was the product of short-rotation (5 years) clear-cutting to produce plant charcoal (Rivero *et al.* 2010). This activity favored the development and maintenance of the main resource in detriment to other species, by paralyzing the

dynamics of the most heliophilous forest phase. Once this exploitation ceased, broadleaf species began to spontaneously develop in the shade of *E. platycodon*, indicating that without this kind of economic activity the forests at the summits would have more diverse flora and *E. platycodon* would be less dominant among the macrophanerophytes. In fact, the comparison of current floristic composition pointed to similarities to the subseral community interpreted as *Myrico fayae-Ericetum arboreae* at El Hierro.

Moreover, certain types of current laurel forests show lower levels of disturbance, and usually represent the best-preserved areas, performing a strong argument to the creation of nature reserves. But even the characteristics of these types of vegetation might display the interference of past land use. In these cases, the areas occupied by such forests have long been abandoned or subject to less intense exploitation (Rivero *et al.* 2010). On the contrary, it is quite clear that neighboring areas with similar ecological conditions occupied by macrophanerophytic communities dominated by ericoid taxa were reflecting the impact of human land use (Arozena and Panareda 2008).

The interpretation of *Polystichio falcinelli-Ericetum arboreae* as climax (Capelo *et al.* 2004, Costa *et al.* 2012) is based on the hegemony of *E. arborea* at the tree layer, which is assumed as a sufficient floristic trait to distinguish it from the subseral community *Vaccinio padifolii-Ericetum maderinicolae*. Nonetheless, considering their attributes, these communities dominated by *E. arborea* in Madeira Natural Park must be interpreted as impoverished versions resulting from intense disturbance over centuries. This context led to the dominance of *E. arborea*, a result promoted by its ability to rapidly recover after disturbance, especially in a disturbance-resilient community dominated by such a vigorous resprouter shrub (Paula and Ojeda 2006). Moreover, this kind of floristic composition was promoted by the positive selection associated with activities such as charcoal production. Although permanent communities dominated by *E. arborea* can unquestionably develop in the poor soils found on the highest peaks of Madeira Island, it would be dubious to consider such communities as a climax stage, since their composition and structure was most likely a response to intense and long disturbance.

Interpreting such community as subseral gained more emphasis when comparing it with results from the southern sector of Garajonay National Park (La Gomera, Canary Islands), where a similar community is interpreted by Del Arco *et al.* (2006) as part of a subseral macrophanerophytic community's mosaic associated with the *Myrico fayae-Ericetum arboreae* and assumed as subseral of the *Lauro novocanariensis-Perseetum indicae*. There, the presence of old individuals of *E. arborea* with single-trunked structure, suggesting no direct exploitation, the absence of intermediate generations and the presence of herbaceous nitrophilous species (*Arenaria serpyllifolia* L and *Sonchus oleraceus* L) lead to the conclusion that some of these fo-

rest areas were used as pastures for livestock (Arozena and Panareda 2008). Although, above all, the spatial relationship among the manifestations of varying levels of maturity of the forest (figure 9) lead to the interpretation of such communities as part of a mosaic that are directly related to vegetation recovery after abandonment of agriculture, livestock and forest uses.

Furthermore, the mosaic of forest communities of the highest sector of Frontera Rural Park, structured by changes on cover of *E. arborea* and *M. faya*, is interpreted as belonging to two different phytosociological units, also with a different dynamic meaning. The forest on the windward slope is considered representative of *Myrico fayae-Ericetum arboreae* (Del Arco *et al.* 2006), and interpreted as a subseral stage associated with the degradation of the climax community *Lauro novocanariensis-Perseetum indicae*, whose suitable areas are between 800 and 1,250 m, and regularly affected by cloudbanks (Del Arco *et al.* 2006). The leeward forest, however, is considered to be a climax stage corresponding to *Pericallido murrayii-Myricetum fayae*, found in misty trade wind areas, although not influenced by them during the summer. It is located above the humid windward laurel forest (Del Arco *et al.* 2006). The subseral nature of the windward communities seems to be unquestionable, based on the relatively large presence of *E. arborea*, a characteristic heliophilous taxon. Furthermore, the multi-trunk structure of *M. faya* was the result of asexual reproduction promoted by the selective cutting of trees, while the thin trunks indicated that the exploitation of the forest occurred around 30-40 years ago.

Despite the physiognomic and cover differences of the leeward *M. faya* forest, are such attributes sufficient to interpret differently the communities of the windward side? First, multitrunked *E. arborea* were present in the canopy, although with specimens younger than those of *M. faya*. Second, all of the *M. faya* trees had a similar age and form, characterized by diverging branches that were extremely developed horizontally in their upper halves. This reveals a more or less contemporary growth when there was little competition with other species or specimens of the same taxon, allowing the horizontal projection of the canopies. These characteristics of the canopy trees are typical of recovery on areas that were deforested, nevertheless indicating the absence of a spontaneous dynamics, very likely related to positive selection of *M. faya* because of land use purposes. Third, the absence of young generations of phanerophytes further confirmed that this process was arranged by humans to obtain a "monte hueco" structure, a forest without understory that promotes optimal livestock use; it was the livestock forest structure widely diffused in the Iberian Peninsula called "dehesa". Finally, the abundance of *Urtica morifolia* (table 4, inventories 1 and 3), a species indicative of the presence of livestock, and the existence of nitrophilous *Carduus* sp., allowed deducing that until recently such forest was used as pasture for livestock.

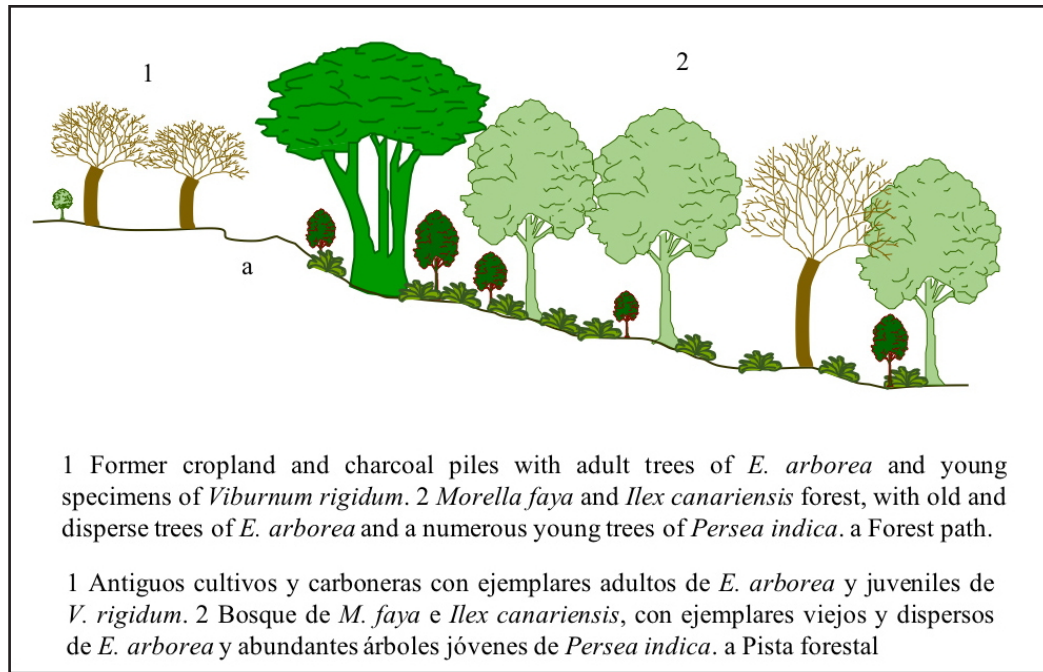


Figure 9. Net contact between different forest manifestations via forest paths (Arozena *et al.* 2008).

Contacto neto entre distintos tipos de bosque a partir de pistas forestales (Arozena *et al.* 2008).

The existence of forest variants with canopy dominated by multi-trunk *E. arborea* (table 4, inventory 2; figure 8, section II), in contact with different manifestations of *M. faya* forest, suggested that forest versions found in the studied areas of Frontera Rural Park corresponded to a mosaic of the forest's reactions to different types, intensities and extent of human activities. Hence, the inheritance of the anthropic impact still masked the effect of natural factors, such as orientation and slope. Therefore, there were not enough arguments to predict with precision the attributes of the climax communities corresponding to these two forest environments.

Thus, it was difficult to accept that communities dominated by macrophanerophytic *Ericaceae* and *M. faya* in areas long disturbed by past human activities (charcoal production, timber exploitation, firewood collection, grazing, and fire) could be understood as climax communities. Collected data suggested that such communities should be interpreted as subseral.

CONCLUSIONS

The interpretation of communities as climax is based, somehow, on a static perspective, ignoring the possibility of changes in the structure and floristic composition. Within protected areas, such interpretation might suppose specific actions to ensure conservation of those communities. This perspective might be inappropriate, since the significant reduction of disturbance by human activities

on areas assigned to protection might promote changes on communities, especially on areas disturbed by human activities along centuries.

In this paper we assume that some communities interpreted as climax are, in fact, the result of impacts from land use. From this perspective, we interpret the existence of very different floristic and physiognomic features as versions within the concept of "fayal-breza", associated with disturbances of the laurel forest by human activities. Thus, it seems more advisable to interpret some communities as subseral stages, which are differentiated by the type of past land use and how long ago those uses were abandoned. This idea is based on the fact that the exploitation of forest resources in the past introduced the chance for long-term adjustments after the abandonment of such exploitation.

Concerning current features, human activity is very often a critical driving force in the configuration of the landscape, with capacity to shape the structure and floristic composition of native communities depending on land use options, even on areas where such interference is not expected. Under such perspective, current attributes must be considered transitory and not representative of climax stages. There is conviction that the type of human disturbance promotes transitory structure and composition, challenging or weakening the idea that they are climax communities. Such change might prompt adjustments in terms of environmental and territorial management approaches, without challenging major protection policies and conservation status.

Thus, instead of looking to the communities under focus as permanent, management and conservation practices should face such entities as transitory, and dedicate efforts to a better understanding of inherent dynamics. The first aim might be no longer to discern what the climax vegetation or potential of a space is, but rather to discover the processes that intervene in the current dynamics. The analysis should be focused on changes derived from abandonment: what are the most significant processes, which are the stages in the diversity of successions, what role do different environmental and anthropic factors play and how do they vary over time and space. Such perspective reveals the interference of processes and dynamics that have not been considered until now, especially on areas where impacts from land use are becoming less evident. Despite such change on perspective, protection status should never be questioned.

Furthermore, in this context, it is necessary to know if there are other factors that play a significant role on driving the attributes of vegetation communities that colonize environments that were traditionally used for cultivation or grazing. And that is a real challenge, therefore it is necessary to disentangle the real contribution of different factors, separating the effects from processes caused by global warming, or from those conditioned by socioeconomic changes. Managing a vegetation landscape that is under continuous change and satisfying the current needs of an increasingly urban society, mechanized and distant from nature, is a challenge that requires precise understanding of its dynamics and evolution, as well as a clear and lucid definition of the objectives and strategies.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was financially supported by the research projects CSO2012-32954, MINECO, Government of Spain; CSO2009-14116-C03-03, MICINN, Government of Spain; SEJ2006-15029-C03-03, MEC, Government of Spain.

REFERENCES

Afonso JA, ME Arozena, JM Panareda, B Rivero. 2010. La contribución del análisis de los fitolitos al estudio de la dinámica del paisaje de la laurisilva de las cumbres de Tegueste (Anaga, Tenerife, I. Canarias). In Giménez P, E Matarredona, A Padilla, A Sánchez eds. Biogeografía: una ciencia para la conservación del medio. Alicante, España. Universidad de Alicante. p.15-24.

Afonso JA, JS Notario, ME Arozena, JM Panareda. 2018. Contribución de técnicas arqueobotánicas y edáficas al conocimiento de la dinámica forestal histórica. El Monte del Agua (Tenerife. Islas Canarias). In Gozávez RU, MC Díaz-Sanz, JL Rayego, MA Serrano de La Cruz, O Jérez-García coords. Bosque mediterráneo y humedales: paisaje, evolución y conservación. Aportaciones desde la Biogeografía. Tomo II. Ciudad Real, España. Almud ediciones de Castilla La

Mancha. p. 977-978.

Arévalo JR, JM Fernandez-Palacios, MW Palmer. 1999. Tree regeneration and future dynamics of the laurel forest on Tenerife, Canary Islands. *Journal of vegetation Science* 10: 861-868. DOI: <https://doi.org/10.2307/3237311>

Arozena, ME. 2005. La incidencia del Camino Real de Las Vueltas en el monteverde de Taganana (Tenerife). Aplicación de la dinámica forestal a la geografía de la vegetación. In Cadiñanos JA, A Ibabe, P Lozano, G Meaza, M Onaindia eds. III Congreso Español de Biogeografía. Bilbao, España. Cátedra UNESCO de la UPV/EHU. p. 335-342.

Arozena ME, JM Panareda. 2008. Interpretación de la dinámica del brezal de las cumbres meridionales de la Gomera. In Redondo MM, MT Palacios, FJ López, T Santamaría, D. Sánchez eds. Avances en Biogeografía. Madrid, España. MEC. p. 187-192.

Arozena ME, JM Panareda, E Beltrán. 2008. El significado dinámico de los matorrales de *Erica platycodon* en las cumbres del Macizo de Anaga. Tenerife (I. Canarias). *Lazaroa* 29: 101-115.

Arozena ME, JM Panareda, E Beltrán. 2009. Aproximación a la dinámica de recuperación espontánea de la laurisilva del Parque Rural de Anaga (Tenerife. Islas Canarias). In Real R, AL Márquez eds. Biogeografía, Scientia Biodiversitatis. Málaga, España. MICINN, Universidad de Málaga. p. 25-32.

Arozena ME, JM Panareda. 2013. Forest Transition and biogeographic meaning of the current laurel forest landscape in Canary Islands, Spain. *Physical Geography* 34(3):211-235. DOI: <https://doi.org/10.1080/02723646.2013.817181>

Arozena ME, JM Panareda. 2014. El paisaje vegetal entre La Playa del Inglés y La Vega de Arure (La Gomera. Islas Canarias). In Cámara-Artigas R, B Rodríguez-Pérez, JL Muriel-Gómez eds. Biogeografía de Medios Litorales: Dinámicas y Conservación. Sevilla, España. Universidad de Sevilla, Age. p.177-180.

Arozena ME, JM Panareda, A Figueiredo. 2016. El papel de *Myrica faya* como indicador de la dinámica del paisaje de la laurisilva en Canarias y Madeira. In Gómez-Zotano J, J Arias-García, JA Olmedo-Cobos, JL Serrano-Montes eds. Avances en Biogeografía. Áreas de distribución: entre puentes y barreras. Algeciras, España. Universidad de Granada-Tundra. p. 601-610.

Arozena-Concepción ME, JM Panareda-Clopés, VM Martín-Febles. 2017. Los paisajes de la laurisilva canaria. Santa Cruz de Tenerife, España. Editorial Kinnamon. 187 p.

Braun-Blanquet J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Barcelona, España. Blume. 820 p.

Capelo J, M Sequeira, R Jardim, JC Costa. 2004. Guia de excursao geobotanica dos V Encontros ALFA 2004 à Ilha da Madeira. *Quercetea* 6: 5-46.

Costa JC, J Capelo, M Sequeira, R Jardim, D Espirito-Santo, M Lousã, S Fontinha, C Aguiar, S Rivas-Martínez. 2004. Catálogo sintaxonomico e floristico das comunidades vegetais da Madeira e Porto Santo. In Capelo J ed. A paisagem vegetal da Ilha da Madeira. *Quercetea* 6: 61-185.

Costa JC, C Neto, C Aguiar, J Capelo, MDE Santo, J Honrado, C Pinto-Gomes, T Monteiro-Henriques, M Sequeira, M Lousã. 2012. Vascular plant communities in Portugal (Continental, Azores and Madeira). *Global Geobotany* 2:1-180.

Del Arco M, W Wildpret. 1999. Remarks on the Laurel Forest of the Canary Islands. In Ohsawa M, W. Wildpret, M. Del

- Arco eds. Anaga cloud forest. A comparative study on evergreen broadleaved forests and trees of the Canary Islands and Japan. Chiba, Japan. Laboratory of Ecology, Chiba University. p. 9-18.
- Del Arco M dir. *et al.* 2006. Mapa de vegetación de Canarias. Santa Cruz de Tenerife, España. GRAFCAN. 550 p
- Fernandez-Palacios JM, JR Arévalo. 1998. Regeneration strategies of tree in the laurel forest of Anaga. Tenerife. *Plant Ecology* 137: 21-29.
- Figueiredo A, MM Sequeira. 2010. Posição serial dos urzais-faciais nas séries de vegetação da Ilha da Madeira. In Espírito-Santo D eds. VIII Encontro Internacional de Fitossociologia. Lisboa, Portugal. ISA. p. 84-85.
- Figueiredo A. 2013. Assessing Climate change impacts on the distribution of flora and vegetation at Madeira Island. Tesis Geógrafo. Coimbra, Portugal. Facultad de Letras, Universidad de Coimbra. 354 p.
- Laforteza R, J Chen, G Sanesi, TR Crow eds. 2008. Patterns and Processes in Forest Landscapes. Multiple Use and Sustainable Management. New York, USA. Springer. 447 p.
- Marzol-Jaén MV, JL Sánchez-Megía, G García-Santos. 2010. Effects of fog on climatic conditions at a sub-tropical montane cloud forest site in northern Tenerife (Canary Islands, Spain). In Bruijnzeel LA, FN Scatena, LS Hamilton eds. Tropical Montane Cloud forests: Science for Conservation and Management. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 359-364. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511778384.040>
- Mather A. 1990. Global Forest Ressources. London, UK. Bellhaven Press. 342 p.
- Ohsawa M, Shumiya T, Nitta I, Wildpret W, Del Arco M. 2010. Comparative structure, patterns, and tree traits of laurel cloud forests in Anaga, northern Tenerife (Canary Islands) and in lauro-fagaceous forests of Central Japan. In Bruijnzeel LA, FN Scatena, LS Hamilton eds. Tropical Montane Cloud forests: Science for Conservation and Management. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 147-155.
- Panareda JM, ME Arozena, JM Correa, B Rivero. 2013. Situaciones de aislamiento, frontera y marginalidad territorial en el paisaje actual de la laurisilva. Los Macizos de Anaga y Tenó (Tenerife. Islas Canarias). In Espacios insulares y de frontera. Una visión geográfica. Palma de Mallorca, España. AGE. CSIC. Universidad de Las Islas Baleares. p. 201-209.
- Paula S, F Ojeda. 2006. Resistance of the tree co-occurring resprouter *Erica* species to highly frequent disturbance. *Plant Ecology* 183(2):329-336. [doi: 10.1007/s11258-005-9043-x](https://doi.org/10.1007/s11258-005-9043-x)
- Rivas-Martínez S. 2009. Ensayo geobotánico global sobre la Macaronesia. In Beltrán-Tejera E, J Afonso-Carrillo, A García-Gallo, O Rodríguez-Delgado eds. Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de La Torre. Monografía LXXVIII. La Laguna, España. Instituto de Estudios Canarios. p. 255-296.
- Rivero B, ME Arozena, JM Panareda. 2010. Los fundamentos históricos de la dinámica del paisaje forestal del Parque Rural de Anaga (Tenerife, I. Canarias). In Giménez P, JA Marco, E Matarredona, A Padilla, A Sánchez eds. Biogeografía una ciencia para la conservación del medio. Alicante, España. Universidad de Alicante. p. 413-422.

Recibido: 13/03/19
Aceptado: 27/08/19

Efectos de la fertilización del suelo sobre la producción de hojarasca en bosques pluviales tropicales del Chocó biogeográfico, Colombia

Effects of soil fertilization on litter production in tropical rainforests of biogeographic Chocó, Colombia

Harley Quinto-Mosquera ^{a,b,*}, Lehner Córdoba-Moreno ^a, Mónica Minotta-Moreno ^a

^a Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba”, Facultad de Ciencias Básicas, Programa de Biología, Quibdó, Colombia, leancorel@hotmail.com, monicaslow@hotmail.com

* Autor de correspondencia: ^b Universidad Nacional de Colombia sede Medellín, Facultad de Ciencias Agrarias, Doctorado en Ecología, Cl. 59a #63-20, Medellín, Colombia, tel.: +57-3218154729, hquintom@unal.edu.co, hquintom@gmail.com, d-harley.quinto@utch.edu.co

SUMMARY

It has been hypothesized that the net primary productivity of low-altitude tropical rainforests is limited by the concentration of soil nutrients, mainly by edaphic phosphorus. To test this hypothesis, litter production was evaluated as a measure of net primary productivity in two tropical rain forests located in the towns of Opogodó and Pacurita in the biogeographic Chocó. One hundred and twenty-five leaf litter collectors were installed, which were monitored monthly for one year. These collectors were distributed in five fertilization treatments (control, nitrogen, phosphorus, potassium and NPK) to determine the effects of the addition of nutrients on the production of total litter and its components (leaves, branches, reproductive and miscellaneous material (material in decomposition)), and the reproduction / leaf ratio. In Opogodó, the application of nitrogen or phosphorus increased total litter production, nitrogen fertilization increased the production of branches, and the addition of nitrogen, phosphorus or potassium, separately, increased the production of miscellaneous material. Whereas, with fertilization, the production of reproductive material and the relation reproductive/leaves were reduced. In synthesis, fertilization changed the relative contribution of the different litter components, and favored the construction of photosynthetic structures (leaves), compared to reproductive structures. In addition, it was shown that the fall of litter is limited by nitrogen, phosphorus and potassium, which influence the carbon capture of these forest ecosystems. In Pacurita, fertilization had no significant effects on litter production.

Key words: phosphorus, nutritional limitation, nitrogen, potassium, net primary productivity.

RESUMEN

Se ha planteado la hipótesis de que la productividad primaria neta de bosques lluviosos tropicales de baja altitud se encuentra limitada por la concentración de nutrientes del suelo, principalmente por el fósforo edáfico. Para probar dicha hipótesis se evaluó la producción de hojarasca como una medida de la productividad primaria neta, en dos bosques pluviales tropicales ubicados en las localidades de Opogodó y Pacurita en el Chocó biogeográfico. Se instalaron 125 colectores de hojarasca, que se monitorearon mensualmente durante un año. Dichos colectores se distribuyeron en cinco tratamientos de fertilización (control, nitrógeno, fósforo, potasio y NPK), para determinar los efectos del adicionamiento de nutrientes sobre la producción de hojarasca total y sus componentes hojas, ramas, material reproductivo y miscelánea (material en descomposición), y la relación reproductivo/hojas. En Opogodó, la aplicación de nitrógeno o fósforo incrementó la producción de hojarasca total, la fertilización con nitrógeno aumentó la producción de ramas, y el adicionamiento de nitrógeno, fósforo o potasio, por separado, aumentó la producción de miscelánea. Mientras que, con la fertilización se redujo la producción de material reproductivo y la relación reproductivo/hojas. En síntesis, la fertilización cambió la contribución relativa de los diferentes componentes de la hojarasca, y favoreció la construcción de estructuras fotosintéticas (hojas), en comparación con las estructuras reproductivas. Además, se demostró que la caída de hojarasca está limitada de por nitrógeno, fósforo y potasio, que influyen sobre la captura de carbono de estos ecosistemas boscosos. En Pacurita, la fertilización no tuvo efectos significativos sobre la producción de hojarasca.

Palabras clave: fósforo, limitación nutricional, nitrógeno, potasio, productividad primaria neta.

INTRODUCCIÓN

La producción de hojarasca es uno de los principales componentes de la productividad primaria neta de bosques

tropicales; puesto que representa $\approx 34\%$ de la productividad primaria total de bosques en estado dinámico estable (Clark *et al.* 2001, Malhi *et al.* 2011). Dicha producción de hojarasca es fundamental para el funcionamiento de eco-

sistemas boscosos porque constituye el principal mecanismo de flujo y reciclaje de nutrientes (Vitousek 1984, Vitousek y Sanford 1986); además, está regulada por factores biológicos y ambientales como la especie vegetal, edad y densidad del bosque, topografía, temperatura, precipitación y condiciones edáficas, entre otros (Bray y Gorham 1964, Chave *et al.* 2010). Siendo el contenido de nutrientes y el tipo de suelo los principales conductores de dicha producción en los trópicos (Vitousek 1984, Cleveland *et al.* 2011, Chave *et al.* 2010).

Vitousek (1984), luego de compilar información sobre la caída de hojarasca y el reciclaje de nutrientes (nitrógeno, fósforo y calcio) de 62 bosques tropicales, observó que la producción de hojarasca se correlacionaba positivamente con el contenido foliar de fósforo. Con base en tales observaciones, se planteó la hipótesis de que la productividad primaria neta aérea se encuentra limitada principalmente por la disponibilidad de fósforo edáfico en bosques tropicales de baja altitud; mientras que, el nitrógeno del suelo por ser fijado biológicamente se le consideró como menos limitante en suelos tropicales antiguos (Vitousek 1984). Posiblemente, las altas tasas de meteorización del material parental que facilitan las pérdidas del fósforo edáfico por lixiviación, y además por la fijación del ion mineral en óxidos de hierro y aluminio que reducen su disponibilidad para las plantas, podrían ser consideradas como las principales causantes de tal limitación (Vitousek *et al.* 2010, Dalling *et al.* 2016). No obstante, dicha hipótesis aún no ha sido probada fehacientemente; pues, aunque algunos estudios han evidenciado correlaciones entre caída de hojarasca y disponibilidad edáfica y foliar de fósforo (Paoli y Curran 2007, Cleveland *et al.* 2011), biológicamente se entiende que una correlación no implica necesariamente relación de causalidad.

Para probar la hipótesis de la limitación nutricional del fósforo edáfico sobre la producción de hojarasca en bosques lluviosos tropicales de baja altitud se han realizado experimentos de fertilización con nitrógeno, fósforo y potasio (Sullivan *et al.* 2014, Sayer y Banin 2016). Sin embargo, tales experimentos han mostrado patrones de limitación contradictorios, pues algunos estudios reportan que la aplicación de nutrientes no afecta significativamente la producción de hojarasca (Cusack *et al.* 2011, Alvarez-Clares *et al.* 2013); mientras que otras investigaciones sí evidencian tal limitación (Mirmanto *et al.* 1999, Wright *et al.* 2011). Por ejemplo, Mirmanto *et al.* (1999) encontraron que con la adición de nutrientes de nitrógeno y fósforo aumentó significativamente la producción de hojarasca en bosques de tierras bajas en Indonesia. Mientras que Wright *et al.* (2011) reportaron un incremento en la hojarasca con la aplicación de fósforo en bosques de Panamá. Asimismo, Sayer *et al.* (2012) observaron un incremento en la caída de hojarasca con la aplicación de nitrógeno, fósforo y materia orgánica en las épocas lluviosas del año. Por su parte, Kaspari *et al.* (2008) evidenciaron incrementos significativos en la producción del material reproductivo (flo-

res, frutos y semillas) de la hojarasca con la aplicación de nitrógeno. Todo lo anterior evidencia una limitación de la producción de hojarasca, no solo por fósforo edáfico, sino por diversos nutrientes; así también, muestra que el efecto de la fertilización sobre la producción de hojarasca puede estar condicionado por la precipitación y diferir entre zonas con distinto nivel de lluvias, e incluso dentro de la misma zona según la época de mayor o menor lluvia, contrario a la hipótesis de Vitousek (1984). Además, muestra que la fertilización posiblemente afecta la asignación relativa de carbono en los componentes de la hojarasca.

A pesar de que la hipótesis de la limitación nutricional de la productividad aún está en debate, y que algunos experimentos de fertilización evidencian una limitación múltiple en los trópicos (Mirmanto *et al.* 1999, Sayer *et al.* 2012), estos análisis presentan una restricción adicional, pues todos los estudios de adición de nutrientes al suelo han sido realizados en zonas que cubren estrechos rangos de precipitación (entre 2.000 y 4.000 mm anuales) (Sullivan *et al.* 2014, Sayer y Banin 2016). Por lo tanto, se ignora qué efectos tiene la fertilización del suelo con nitrógeno, fósforo y potasio sobre la caída de hojarasca en bosques tropicales con alta pluviosidad (> 5.000 mm anuales). Para responder a este interrogante se seleccionaron bosques tropicales del Pacífico colombiano, que poseen alta pluviosidad (≈ 10.000 mm anuales), en los cuales se evaluaron los efectos de la fertilización edáfica sobre la caída total de hojarasca y sus componentes (hojas, ramas, flores, frutos, semillas y miscelánea). Asimismo, se evaluó el efecto de la aplicación de nutrientes sobre la contribución relativa de los distintos componentes de la hojarasca: reproductivos (flores, frutos y semillas) y fotosintéticos (hojas).

MÉTODOS

Área de estudio. El presente estudio se realizó en dos bosques pluviales tropicales ubicados en la región del Pacífico colombiano, uno en la localidad de Pacurita (municipio de Quibdó) y otro en la localidad de Opogodó (municipio de Condoto). Los suelos de ambos sitios son Ultisoles (Quinto y Moreno, 2016). Particularmente, la localidad de Opogodó, se encuentra ubicada a los $5^{\circ}4'79''$ N- $76^{\circ}64'47''$ W, con precipitación de 8.000 mm anuales, altitud de 70 m s.n.m, y topografía plana. Los suelos son arenosos (promedio \pm D.E. $85,7\% \pm 6,57$), muy ácidos ($\text{pH} = 5,0 \pm 0,28$), con baja capacidad de intercambio catiónico efectiva ($1,0 \pm 0,38$ cmol_c kg⁻¹) y contenidos muy bajos de fósforo ($1,32 \pm 0,60$ mg kg⁻¹), magnesio ($0,28 \pm 0,21$ cmol_c kg⁻¹) y calcio ($0,38 \pm 0,22$ cmol_c kg⁻¹). Las concentraciones de potasio son intermedias ($0,23 \pm 0,08$ cmol_c kg⁻¹), y los valores de materia orgánica ($11,9 \pm 3,85\%$) y nitrógeno total ($0,61 \pm 0,22\%$) son altos. Las especies arbóreas dominantes son *Wettinia quinaria* (O.F. Cook *et al.* Burret), *Mabea occidentalis* Benth, *Calophyllum aurantiacum* P.F. Stevens, y *Oenocarpus bataua* Mart (Quinto y Moreno 2016).

La localidad de Pacurita, se encuentra ubicada a $5^{\circ}41'55,8''$ N- $76^{\circ}35'59,4''$ W con precipitación de 10.000 mm anuales, altitud de 102-140 m s.n.m. y topografía quebrada. Los suelos son arcillosos y limosos, fuertemente ácidos ($\text{pH} = 4,0 \pm 0,16$), con porcentajes altos de saturación de aluminio ($57,2 \pm 9,61 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$), y muy pobres de fósforo ($1,36 \pm 0,64 \text{ mg kg}^{-1}$), magnesio ($0,18 \pm 0,05 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) y calcio ($0,35 \pm 0,10 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$). Mientras que, la disponibilidad de potasio ($0,17 \pm 0,09 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) es intermedia, y la materia orgánica ($4,1 \pm 1,27 \%$) y nitrógeno total ($0,20 \pm 0,06 \%$) son altos. Los árboles y palmas dominantes son *C. aurantiacum*, *O. bataua*, *Protium apiculatum* Swart y *Brosimum utile* (Kunth) Pittier (Quinto y Moreno 2016).

En la localidad de Opogodó el muestreo se realizó en tres parcelas permanentes de una hectárea ($100 \times 100 \text{ m}$), instaladas en un bosque ubicado en predios de la Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba”. En la localidad de Pacurita el estudio se realizó en dos parcelas permanentes de las mismas dimensiones, ubicadas en una zona de reserva forestal denominada Estación Biológica Pacurita. En ambas localidades el muestreo se realizó en bosques primarios bien conservados.

Diseño experimental. Para evaluar el efecto de la fertilización del suelo sobre la Producción de hojarasca y sus componentes, se empleó un diseño en bloques completos aleatorizados con cinco tratamientos de fertilización (nitrógeno, fósforo, potasio, NPK y control) y cinco repeticiones. Para ello, cada parcela permanente se dividió en cinco unidades experimentales de $20 \times 100 \text{ m}$ ($0,2 \text{ ha}$), separadas por franjas de terreno de 2 m para reducir el riesgo de que los nutrientes migraran a otras parcelas por efectos de la escorrentía y/o topografía del suelo. En cada unidad experimental de $20 \times 100 \text{ m}$ se aplicó aleatoriamente un tratamiento de fertilización. En Pacurita debido a la influencia de la topografía, la disposición espacial de las unidades experimentales fue paralela al gradiente de inclinación del terreno para reducir las pérdidas de nutrientes y la contaminación de las unidades vecinas. Cada unidad experimental de $20 \times 100 \text{ m}$ se subdividió en cinco unidades de registro de $20 \times 20 \text{ m}$, para facilitar la aplicación del fertilizante de modo más homogéneo y la posterior toma de datos de la producción de hojarasca.

Aplicación de tratamientos de fertilización. Los fertilizantes se aplicaron por el método de colocación “al voleo”. Las dosis añadidas fueron similares a las reportadas en experimentos realizados en bosques lluviosos tropicales de baja altitud (Mirmanto *et al.* 1999, Wright *et al.* 2011). En las unidades de registro de $20 \times 20 \text{ m}$, se aplicaron cuatro dosis iguales de fertilizantes a lo largo del año 2014, en los meses de febrero, mayo, agosto y noviembre, así: en el tratamiento de nitrógeno se aplicaron $125 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de nitrógeno en forma de urea ($(\text{NH}_2)_2\text{CO}$), equivalente a $2,72 \text{ kg}$ de urea por unidad de registro por aplicación; en

el tratamiento de fósforo se adicionaron $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de fósforo en forma de roca fosfórica (H_3PO_4), equivalente a 1 kg de H_3PO_4 por unidad de registro por aplicación; en el tratamiento de potasio se aplicaron $50 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ de potasio en forma de cloruro de potasio (KCl), equivalente a 1 kg de KCl por unidad de registro por aplicación; en el tratamiento de N+P+K se aplicaron conjuntamente cada una de las dosis mencionadas en los tratamientos anteriores; y en el control no se aplicaron fertilizantes.

Cuantificación de la producción de hojarasca y sus componentes. En el centro de cada una de las unidades de registro de $20 \times 20 \text{ m}$, se instaló un colector de hojarasca. En total se instalaron 125 colectores (75 en Opogodó y 50 en Pacurita) para el muestreo de hojarasca. Los colectores (construidos con tubos de PVC y anjeo), se fabricaron con un área de cobertura rectangular de $1 \times 0,5 \text{ m}$ y se instalaron a 1 m sobre el suelo. El material acumulado (hojarasca) en los colectores se recogió en bolsas plásticas para evitar pérdidas de material vegetal. Posteriormente, el material colectado fue trasladado al laboratorio, donde fue secado a $70 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en un horno de ventilación forzada (Acequilab Ltda®) y se pesó mediante una balanza analítica de precisión ($0,001 \text{ g}$). Luego de ello, la hojarasca se separó cuidadosamente en sus componentes hojas, ramas con diámetro $\leq 2 \text{ cm}$, material reproductivo (flores, frutos y semillas) y misceláneos (material en descomposición) para estimar la contribución relativa de las distintas fracciones. Este procedimiento se realizó mensualmente durante un año. Los valores de producción se expresaron en megagramos por hectárea por año ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$).

Análisis estadístico de los datos. Para evaluar el efecto de la fertilización del suelo y las localidades (Opogodó y Pacurita) sobre la producción de hojarasca total y por componentes, se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de doble vía, y se evaluó el efecto de cada una de las variables independientes (localidad y tratamientos), y su interacción. Las diferencias entre tratamientos y el control se evaluó con la prueba de rangos múltiples de Duncan; dado que en algunos casos no se cumplieron los supuestos (normalidad y homogeneidad de varianzas) para pruebas paramétricas, evaluados con los estadísticos de Bartlett, Hartley y Kurtosis. Asimismo, para evaluar el efecto de la fertilización del suelo sobre la contribución relativa de los distintos componentes de la producción de hojarasca: reproductivos (flores, frutos y semillas) y fotosintéticos (hojas), se determinó la contribución relativa de material reproductivo en función del material fotosintético, para ello se dividió la producción de material reproductivo sobre la producción de hojas (relación reproductivo/hojas) (Chave *et al.* 2010), y posteriormente se comparó su valor entre los distintos tratamientos de fertilización con las pruebas estadísticas mencionadas. Los análisis estadísticos se realizaron en el entorno de programación R (R Core Team 2012).

RESULTADOS

En los bosques pluviales tropicales del Pacífico colombiano la producción de hojarasca total ($4,29 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), hojas ($2,63 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), ramas y tallos ($0,72 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), y miscelánea ($0,72 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) fue mayor en los tratamientos control de la localidad de Opogodó, en comparación con lo registrado en los bosques de Pacurita (cuadro 1). Igualmente, la producción de hojarasca (total, hojas, ramas y miscelánea) fue significativamente mayor en la localidad de Opogodó (cuadro 1).

Mientras que, a nivel de tratamientos de fertilización se observó que el efecto fue significativo tan solo en hojarasca total, ramas y miscelánea, pero no en material reproductivo y hojas (cuadro 1). Por su parte, a nivel de los efectos de la interacción (localidad vs tratamientos), se observó que estas no presentaron efectos significativos para

los diferentes componentes de la hojarasca (cuadro 1); por tal razón, se evaluó el efecto de los tratamientos de fertilización en cada localidad por separado. Particularmente, la producción de hojarasca total incrementó significativamente con la aplicación de nitrógeno o fósforo en la localidad de Opogodó respecto del control. Por su parte, la producción de ramas y tallos aumentó significativamente con la adición de nitrógeno en los bosques de Opogodó. Mientras que, la producción de miscelánea aumentó significativamente con la aplicación de nitrógeno, fósforo y potasio en los bosques de Opogodó. Contrario a lo anterior, la fertilización disminuyó la producción de material reproductivo y la relación de material reproductivo/hojas. En general, los bosques de Opogodó mostraron mayor sensibilidad a los tratamientos de fertilización, pues en Pacurita ningún tratamiento de fertilización afectó significativamente a la producción de hojarasca.

Cuadro 1. Producción de hojarasca (total y fracciones) en cinco tratamientos de fertilización del suelo en dos bosques pluviales del Chocó biogeográfico, Colombia. Donde los valores de producción corresponden a promedio \pm desviación estándar. Los asteriscos (*) indican el efecto significativo en la producción de hojarasca por localidad, tratamiento, y su interacción. *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$; ***: $P < 0,0001$. Ns: no significativo.

Litter production (total and fractions) in five soil fertilization treatments in two rainforests of the biogeographic Chocó, Colombia. Where the production values correspond to Average \pm Standard deviation. Asterisks (*) indicate the significant effect on litter production by location, treatment and their interaction. The asterisks (*) indicates $P < 0.05$; (**) indicates $P < 0.01$; (***) indicates $P < 0.0001$. Ns is not significant.

Localidad	Tratamiento					Prueba F		
	N	P	K	NPK	Control	Localidad	Tratamiento	Interacción
Producción de hojarasca total ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)								
Pacurita	$3,29 \pm 1,13$	$3,22 \pm 0,62$	$2,97 \pm 0,68$	$3,03 \pm 0,46$	$3,15 \pm 0,57$	90,8***	2,64*	Ns
Opogodó	$5,41 \pm 1,11$	$5,07 \pm 0,93$	$4,41 \pm 1,04$	$4,98 \pm 1,33$	$4,29 \pm 0,93$			
Producción de hojas ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)								
Pacurita	$2,20 \pm 1,08$	$2,07 \pm 0,44$	$1,98 \pm 0,54$	$2,12 \pm 0,45$	$2,19 \pm 0,49$	51,34***	Ns	Ns
Opogodó	$3,13 \pm 0,73$	$3,12 \pm 0,47$	$2,62 \pm 0,72$	$2,99 \pm 0,64$	$2,63 \pm 0,65$			
Producción de ramas y tallos ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)								
Pacurita	$0,45 \pm 0,21$	$0,37 \pm 0,17$	$0,35 \pm 0,13$	$0,37 \pm 0,15$	$0,37 \pm 0,10$	75,95***	2,66*	Ns
Opogodó	$1,07 \pm 0,39$	$0,92 \pm 0,56$	$0,74 \pm 0,28$	$1,01 \pm 0,72$	$0,72 \pm 0,38$			
Producción de material reproductivo ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)								
Pacurita	$0,09 \pm 0,07$	$0,11 \pm 0,12$	$0,11 \pm 0,11$	$0,08 \pm 0,08$	$0,09 \pm 0,07$	Ns	Ns	ns
Opogodó	$0,08 \pm 0,07$	$0,06 \pm 0,05$	$0,06 \pm 0,12$	$0,10 \pm 0,14$	$0,18 \pm 0,19$			
Producción de miscelánea ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$)								
Pacurita	$0,56 \pm 0,13$	$0,66 \pm 0,23$	$0,53 \pm 0,16$	$0,46 \pm 0,13$	$0,50 \pm 0,12$	53,73***	2,62*	Ns
Opogodó	$1,14 \pm 0,51$	$0,97 \pm 0,21$	$0,99 \pm 0,35$	$0,89 \pm 0,22$	$0,76 \pm 0,19$			
Relación reproductivo/hojas								
Pacurita	$0,053 \pm 0,05$	$0,062 \pm 0,075$	$0,059 \pm 0,063$	$0,045 \pm 0,053$	$0,042 \pm 0,031$	4,28*	Ns	Ns
Opogodó	$0,026 \pm 0,02$	$0,018 \pm 0,013$	$0,024 \pm 0,048$	$0,03 \pm 0,032$	$0,07 \pm 0,07$			

DISCUSIÓN

La pregunta de investigación planteada en esta investigación fue: ¿Qué efectos tiene la fertilización del suelo con nitrógeno, fósforo y potasio sobre la caída de hojarasca en bosques tropicales con excesiva pluviosidad (> 5.000 mm anuales)? A base de los resultados, se evidenció que la aplicación de nitrógeno o fósforo incrementó la producción de hojarasca total; igualmente, la fertilización con nitrógeno aumentó la producción de ramas, y el adicionamiento de nitrógeno, fósforo o potasio aumentó la producción de miscelánea. En consecuencia, estos resultados evidencian una limitación nutricional de la producción de hojarasca y de sus componentes en bosques pluviales tropicales del Pacífico colombiano; no solo por la disponibilidad de fósforo edáfico, sino por diversos nutrientes (limitación por diferentes nutrientes), como nitrógeno y potasio; lo cual es similar a lo reportado por Mirmanto *et al.* (1999) y Sayer *et al.* (2012), quienes encontraron que con la aplicación de nitrógeno y fósforo aumentó significativamente la producción de hojarasca en bosques lluviosos tropicales de baja altitud. Por tal razón, la limitación por diferentes nutrientes registrada en estos bosques, contradice la hipótesis de Vitousek (1984) sobre la limitación nutricional de la productividad primaria neta aérea por el fósforo edáfico.

El hecho de que la producción de hojarasca de los bosques del Pacífico colombiano esté limitada por diferentes nutrientes probablemente se debe a los altos niveles de pluviosidad registrados en la zona (Quinto y Moreno 2016); los cuales, aumentan considerablemente las pérdidas edáficas de diversos minerales (P , NH_4^+ y NO_3^-) por lixiviación (Santiago *et al.* 2005, Quinto y Moreno 2016), reducen las tasas de nitrificación, y disminuyen la mineralización neta de nitrógeno (Alvarez-Clare y Mack 2011); lo que en conjunto, posiblemente genera una limitación de la productividad primaria neta del bosque. Particularmente, la limitación de la caída de hojarasca generada por el fósforo del suelo, en particular, es razonable porque su disponibilidad edáfica es muy baja ($P = 1,32 \text{ mg kg}^{-1}$). Mientras que, la limitación por el nitrógeno del suelo al parecer es más compleja, porque su concentración edáfica total es relativamente alta ($N = 0,61 \%$) (Quinto y Moreno 2016).

Posiblemente, la razón que explica la limitación por nitrógeno edáfico está relacionada con el control que ejerce la concentración de fósforo y la humedad del suelo sobre la fijación biológica de nitrógeno atmosférico (Vitousek *et al.* 2010); puesto que, la disponibilidad edáfica de fósforo es muy baja en los bosques estudiados, y esta situación posiblemente estaría limitando el proceso de fijación de nitrógeno atmosférico, y podría estar propiciando una co-limitación de la producción de hojarasca por nitrógeno y fósforo (Vitousek *et al.* 2010). Por otra parte, la aplicación de potasio al suelo no incrementó la producción de hojarasca total, seguramente porque este nutriente presenta concentraciones edáficas intermedias ($K = 0,23 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$) (Quinto y Moreno 2016), que podrían mitigar su limita-

ción nutricional. Además, la disponibilidad edáfica de este mineral se ve poco afectada por la alta precipitación (Santiago *et al.* 2005, Quinto y Moreno 2016), debido probablemente a que es muy soluble y sus pérdidas por lixiviación ($120\text{-}250 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$), son compensadas por los ingresos al suelo producto del lavado desde el dosel del bosque (lixiviación foliar) en las lluvias, con valores de entre 13 y $220 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en bosques húmedos tropicales (Vitousek y Sanford 1986). Adicionalmente, el ión K^+ es liberado fácilmente al suelo desde los residuos orgánicos en descomposición; por lo cual, seguramente en estos bosques hay un flujo y/o suministro apropiado del nutriente.

En los bosques de la localidad de Pacurita, la aplicación de fertilizantes no tuvo efectos significativos sobre la producción de hojarasca (cuadro 1); posiblemente, esta falta de efectos se debe a las condiciones ambientales y edáficas de la zona, y/o por la cantidad o tipo de fertilizante adicionado. Explícitamente, los bosques de esta zona presentan las lluvias más intensas (≥ 12.000 mm anuales), suelos arcillosos más compactos y con topografía quebrada e inclinada (Quinto y Moreno 2016); lo que en conjunto, facilita la escorrentía superficial y lixiviación de los nutrientes adicionados, y dificultan evidenciar sus efectos sobre la producción de hojarasca y sus componentes. Igualmente, estos resultados muestran que la limitación nutricional depende de factores como textura del suelo, topografía y precipitación que afectan en conjunto la dinámica de los nutrientes en el ecosistema (Sullivan *et al.* 2014, Dalling *et al.* 2016, Sayer y Banin 2016). En consecuencia, es probable que para evidenciar efectos de la fertilización del suelo sobre la producción de la localidad de Pacurita, sea necesario adicionar una mayor cantidad de fertilizantes, y así compensar las pérdidas por lixiviación y escorrentía, o en efecto emplear otro tipo de fertilizantes, como inóculos de micorrizas, que seguramente mostrarían un mayor efecto. Otro factor que explica la poca influencia de la fertilización sobre la producción de hojarasca en los bosques de Pacurita es el hecho de que con la aplicación de minerales al suelo los tejidos vegetales lábiles (hojas) aumentan su contenido de nutrientes (Sayer y Banin 2016), y con dicho aumento se aceleran las tasas de descomposición de la hojarasca (Kaspari *et al.* 2008); por lo tanto, dado que en este estudio la hojarasca se muestreó mensualmente, es probable que un alto porcentaje se haya descompuesto antes de ser muestreada; más aún si se tiene en cuenta que, en bosques lluviosos tropicales entre el 30-70 % de la hojarasca se descompone y mineraliza durante los primeros 30 días luego de que cae el material orgánico al suelo (Clark *et al.* 2001, Vendrami *et al.* 2012); lo cual, seguramente impidió evidenciar los efectos de la fertilización en esta localidad.

El hecho de que con la fertilización se incremente el contenido foliar de nutrientes (Sayer y Banin 2016), y que esto conlleve a un aumento en las tasas de descomposición de la hojarasca (Kaspari *et al.* 2008); podría seguramente explicar la alta producción de material en descomposición (miscelánea) registrado en los tratamientos de fertiliza-

ción. Puesto que, una mayor disponibilidad de nutrientes ocasiona una mayor producción y descomposición de hojarasca (Mirmanto *et al.* 1999, Paoli y Curran 2007, Kaspari *et al.* 2008, Sayer y Banin 2016), lo que genera una mayor acumulación de material en descomposición (miscelánea) en el suelo. En consecuencia, la mayor miscelánea producida en Opogodó con la aplicación de nitrógeno, fósforo o potasio, corrobora la limitación que existe por estos minerales en los bosques pluviales del Chocó. Asimismo, el hecho de no evidenciar efectos de la fertilización sobre la producción de hojas; posiblemente se debe a que gran parte de las hojas caídas “ricas en nutrientes”, pudieron haber entrado en un acelerado proceso de descomposición, dado sus altos contenidos de nutrientes (Sayer y Banin 2016) y el largo tiempo entre los muestreos (30 días); en consecuencia, es posible que este material orgánico haya sido muestreado indirectamente en el componente misceláneo de la hojarasca del bosque. Por lo tanto, es recomendable que para este tipo de ecosistemas lluviosos se recoja la hojarasca de los colectores con una mayor frecuencia, por ejemplo, cada 15 días, para evitar que se descomponga parte del material.

Se evidenció que la fertilización con nitrógeno favorece la producción de ramas en los bosques del Chocó, lo cual sugiere que los nutrientes adicionados podrían estar siendo empleados para construcción de estructuras destinadas para realizar fotosíntesis (renovación de hojas) y/o sus órganos de soporte (ramas); lo que corrobora la fuerte necesidad de adquisición de recursos como radiación solar y CO₂ por parte de la planta. Estos resultados están relacionados con la hipótesis planteada por Bloom *et al.* (1985), quienes concluyeron que las plantas responden homeostáticamente al desequilibrio de recursos en el ambiente (por ejemplo competencia por luz y/o déficit de nutrientes), mediante la asignación de nueva biomasa vegetal para la adquisición de los recursos que son más limitantes del crecimiento (Bloom *et al.* 1985); en este caso la radiación solar. Asimismo, en estos ecosistemas se han evidenciado incrementos en producción y dinámica de raíces finas con la mayor disponibilidad y aplicación de nitrógeno y fósforo, como respuesta al déficit edáfico de nutrientes (Quinto 2016); lo cual, corrobora la hipótesis de Bloom *et al.* (1985), y evidencia el déficit al cual están sometidos estos bosques pluviales por radiación solar y nutrientes edáficos.

La aplicación de nutrientes no tuvo efectos significativos sobre la producción de material reproductivo en los bosques de Pacurita (cuadro 1); lo cual, es similar a lo reportado por DiManno y Ostertag (2016), quienes luego de aplicar nitrógeno y fósforo al suelo, no evidenciaron efectos sobre la producción de inflorescencias y semillas en bosques húmedos tropicales de Hawái limitados por la disponibilidad de fósforo edáfico. Por su parte, en los bosques de Opogodó, con suelos arenosos y ricos en materia orgánica, la fertilización redujo marginalmente la caída de estructuras reproductivas; contrario a ello, Kaspari *et al.* (2008) evidenciaron un incremento en la producción

de frutos y flores con la aplicación de nitrógeno en bosques con suelos relativamente fértiles de Panamá. Estos resultados en conjunto evidencian que, los efectos de la aplicación de nutrientes sobre la producción de estructuras reproductivas están determinados por la fertilidad del suelo. Al parecer en suelos fértiles la fertilización incrementa la producción de órganos reproductivos (Kaspari *et al.* 2008); mientras que, en suelos infértiles los efectos pueden ser nulos (DiManno y Ostertag 2016) e incluso negativos, como se evidenció en este estudio. Igualmente, estos resultados contradicen la hipótesis que plantea que en suelos pobres en nutrientes los árboles invierten menos en la producción de órganos reproductivos en relación con la producción de hojas (Chave *et al.* 2010). Puesto que, con la aplicación de fósforo y potasio se redujo la relación reproductivo/hojas, y se favoreció la producción de estructuras vegetativas (ramas) y fotosintéticas (hojas); lo cual, ratifica que la fertilización afecta a la contribución relativa de los distintos componentes de la hojarasca, favoreciendo la fotosíntesis, en detrimento de la producción de órganos reproductivos. Estos resultados están relacionados con lo expuesto anteriormente sobre la hipótesis de Bloom *et al.* (1985), en la cual se considera que las plantas asignan nueva biomasa (productividad primaria neta) para la adquisición de los recursos ambientales (luz y/o déficit de nutrientes) que son más limitantes del crecimiento; y dado que, con los tratamientos de fertilización se suplió el déficit de nutrientes, el recurso que podría empezar a ser más limitante es la radiación solar.

CONCLUSIONES

En el presente estudio se corrobora que la producción de hojarasca de los bosques pluviales tropicales del Pacífico colombiano se encuentra limitada por diferentes nutrientes (nitrógeno, fósforo y potasio). Igualmente, se evidencia que dicha limitación varía entre las localidades, debido a la influencia de factores como textura del suelo, topografía y precipitación. En la localidad de Opogodó, con topografía más plana y menor precipitación, la aplicación de nitrógeno o fósforo incrementa la producción de hojarasca total; además, la fertilización aumenta la producción de ramas y miscelánea, lo que muestra la influencia del nitrógeno, fósforo y potasio sobre la productividad primaria neta y funcionamiento de estos ecosistemas boscosos sometidos a alta pluviosidad. Mientras que, en la localidad de Pacurita, con topografías más quebradas y mayor precipitación, la aplicación de nutrientes no evidencia efectos significativos.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Convenio 0010-2013 firmado entre la Universidad Tecnológica del Chocó “Diego Luis Córdoba”, la Universidad Nacional de Colombia Sede Medellín y el Departamento Administrati-

vo de Ciencia, Tecnología e Innovación – COLCIENCIAS, en el marco del proyecto titulado: “Evaluación del efecto de la fertilización del suelo sobre la productividad primaria neta de bosques pluviales tropicales del departamento del Chocó (CÓDIGO: 1128-569-35113)”. Esta investigación fue realizada, gracias al apoyo y hospitalidad de los habitantes de las localidades de Opogodó (municipio de Condoto) y Pacurita (municipio de Quibdó). Agradecemos los comentarios y sugerencias realizadas por el Doctor Flavio H. Moreno Hurtado, de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín.

REFERENCIAS

- Alvarez-Clare S, MC Mack, M Brooks. 2013. A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. *Ecology* 94(7): 1540-1551. DOI: <https://doi.org/10.1890/12-2128.1>
- Alvarez-Clare S, MC Mack. 2011. Influence of precipitation on soil and foliar nutrients across nine Costa Rican forests. *Biotropica* 43(4): 433-441. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2010.00732.x>
- Bloom AJ, FS Chapin III, HA Mooney. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16(1): 363-392. DOI: <http://www.jstor.org/stable/2097053>
- Bray JR, E Gorham. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research* 2(1): 101-157. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60331-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60331-1)
- Chave J, D Navarrete, S Almeida, E Álvarez, LE Aragão, D Bonal, P Châtelet, JE Silva-Espejo, JY Goret, P von Hildebr, E Jiménez, S Patiño, MC Peñuela, OL Phillips, P Stevenson, Y Malhi. 2010. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences* 7(1): 43-55. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-7-43-2010>
- Clark DA, S Brown, DW Kicklighter, JD Chambers, JR Thonlinson, J Ni. 2001. Measuring net primary production in forest: Concepts and field methods. *Ecological Applications* 11(2): 356-370. DOI: [10.2307/3060894](https://doi.org/10.2307/3060894)
- Cleveland CC, AR Townsend, P Taylor, S Alvarez-Clare, M Bustamante, G Chuyong, SZ Dobrowski, P Grierson, KE Harms, BZ Houlton, A Marklein, W Parton, S Porder, SC Reed, CA Sierra, WL Silver, EVJ Tanner, WR Wieder. 2011. Relationships among net primary productivity, nutrients and climate in tropical rain forest: a Pan-tropical analysis. *Ecology Letters* 14(9): 939-947. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01658.x>
- Cusack DF, WL Silver, MS Torn, WH McDowell. 2011. Effects of nitrogen additions on above and belowground carbon dynamics in two tropical forests. *Biogeochemistry* 104(1-3): 203-225. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10533-010-9496-4>
- Dalling JW, K Heineman, OR Lopez, SJ Wright, BL Turner. 2016. Nutrient availability in tropical rain forests: The paradigm of Phosphorus limitation. In G Goldstein, LS Santiago eds. *Tropical tree physiology. Adaptations and responses in a changing environment*. Zürich, Suiza. Springer International Publishing Switzerland. p. 261-273. DOI: [10.1007/978-3-319-27422-5_12](https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_12)
- DiManno NM, R Ostertag. 2016. Reproductive response to nitrogen and phosphorus fertilization along the Hawaiian archipelago's natural soil fertility gradient. *Oecologia* 180(1):245-255. DOI: [10.1007/s00442-015-3449-5](https://doi.org/10.1007/s00442-015-3449-5)
- Kaspari M, MN Garcia, KE Harms, M Santana, SJ Wright, JB Yavitt. 2008. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters* 11(1):35-43. DOI: [10.1111/j.1461-0248.2007.01124.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01124.x)
- Malhi Y, C Doughty, D Galbraith. 2011. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366 (1582): 3225-3245. DOI: [10.1098/rstb.2011.0062](https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0062)
- Mirmanto E, J Proctor, J Green, L Nagy, Suriantata. 1999. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 354(1391):1825-1829. DOI: [10.1098/rstb.1999.0524](https://doi.org/10.1098/rstb.1999.0524)
- Paoli GD, LM Curran. 2007. Soil nutrients limit fine litter production and tree growth in mature lowland forest of south-western Borneo. *Ecosystems* 10(3): 503-518. DOI: [10.1007/s10021-007-9042-y](https://doi.org/10.1007/s10021-007-9042-y)
- Quinto H. 2016. Evaluación del efecto de la fertilización del suelo sobre la productividad primaria neta de bosques pluviales tropicales del departamento del Chocó. Tesis de Doctorado en Ecología. Medellín. Colombia. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. 120 p.
- Quinto H, FH Moreno. 2016. Precipitation effects on soil characteristics in tropical rain forests of the Chocó biogeographical region. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 69(1):7813-7823. DOI: <https://dx.doi.org/10.15446/rfna.v69n1.54749>
- Santiago LS, EAG Schuur, K Silvera. 2005. Nutrient cycling and plant-soil feedbacks along a precipitation gradient in lowland Panama. *Journal of Tropical Ecology* 21(4): 461-470. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467405002464>
- Sayer EJ, SJ Wright, EVJ Tanner, JB Yavitt, KE Harms, JS Powers, M Kaspari, MN Garcia, BL Turner. 2012. Variable Responses of Lowland Tropical Forest Nutrient Status to Fertilization and Litter Manipulation. *Ecosystems* 15(3): 387-400. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9516-9>
- Sayer EJ, LF Banin. 2016. Tree nutrient status and nutrient cycling in tropical forest-Lessons from fertilization experiments. In G Goldstein, LS Santiago eds. *Tropical tree physiology. Adaptations and responses in a changing environment*. Zürich, Suiza. Springer International Publishing Switzerland. p. 275-297. DOI: https://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_13
- Sullivan BW, S Alvarez-Clare, SC Castle, S Porder, SC Reed, L Schreeg, CC Cleveland, AR Townsend. 2014. Assessing nutrient limitation in complex forested ecosystems: alternatives to large-scale fertilization experiments. *Ecology* 95(3): 668-681. DOI: [10.1890/13.0825.1](https://doi.org/10.1890/13.0825.1)
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Consulted 13 Aug. 2015. Available in <http://www.R-project.org/>
- Vendrami JL, C Jurinitz, C Castanho, L Lorenzo, A Oliveira. 2012. Litterfall and leaf decomposition in forest fragments under different successional phases on the Atlantic Plateau of the state of Sao Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 12(3): 134-141. DOI: [10.1590/S1676-06032012000300016](https://doi.org/10.1590/S1676-06032012000300016)
- Vitousek PM. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient lim-

- itation in tropical forests. *Ecology* 65(1): 285-298. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939481>
- Vitousek PM, RL Sanford. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17(1):137-167. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.001033>
- Vitousek P, S Porder, BZ Houlton, OA Chadwick. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20(1):5-15. DOI: <https://doi.org/10.1890/08-0127.1>
- Wright SJ, JB Yavitt, N Wurzbarger, BL Turner, EVJ Tanner, EJ Sayer, LS Santiago, M Kaspari, LO Hedin, KE Harms, MN Garcia, MD Corre. 2011. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest. *Ecology* 92(8): 1616-1625. DOI: <https://doi.org/10.1890/10-1558.1>

Recibido: 14/02/19
Aceptado: 27/08/19

Morpho-physiological acclimation to canopy coverage of *Araucaria angustifolia* during the establishment in the Atlantic Forest, Argentina

Aclimatación morfo-fisiológica durante el establecimiento de *Araucaria angustifolia* bajo cobertura de canopeo en el Bosque Atlántico, Argentina

Flavia Y Olguin ^{a,b}, Ana P Moretti ^{a,b}, Martín A Pinazo ^c, Corina Graciano ^{a,b,d*}

^a INFIVE (CONICET- Universidad Nacional de La Plata), La Plata, Argentina.

^b CCT CONICET La Plata, La Plata, Argentina.

^c INTA EEA Montecarlo, Montecarlo, Misiones, Argentina.

*Corresponding author: ^dUniversidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Calle 60 y 118, CP1900, La Plata, Argentina, tel.: +54 9 221 4189402, corinagraciano@agro.unlp.edu.ar

SUMMARY

Araucaria angustifolia is an ecologically and commercially important species of the Atlantic Forest. However, its ability to regenerate continuously under the shade of the canopy in the rainforest is uncertain. The aims were: to evaluate the morpho-physiological responses of araucaria to different intensities of canopy coverage to know its shade acclimation capacity; and to evaluate survival and growth under different shade intensities in gaps. First, seedlings were grown in pots at full sun or under canopy shade and morpho-physiological traits were measured after 6 and 12 months. Survival was 100 % under full sun and 40 % under shade. One year after planting, the ability to use high-intensity light was similar in plants under both conditions, although shade plants did not grow and showed little capacity to acclimate to shade. Plants under full sun duplicated their size in six months and had higher capacity to deliver water to the leaves. However, shade plants had higher specific hydraulic conductance. After that, in a field experiment, seedlings were planted in six forest-gaps to record survival and growth for 30 months. Survival was high in all positions within the gaps. In the center of the gaps, where incident radiation was higher, growth was higher. We conclude that araucaria has low ability to acclimate to low radiation, nevertheless, it can survive at least 30 months under the canopy. Consequently, araucaria should not be planted below dense canopy shade. The microenvironment in the center of 195-293 m² gaps is proper for araucaria growth.

Key words: abiotic stress, ecophysiology, Paraná pine, rainforest gaps, sun and shade tolerance.

RESUMEN

Araucaria angustifolia (araucaria) es una especie del Bosque Atlántico de importancia ecológica y comercial, pero su capacidad para regenerar continuamente bajo dosel es incierta. Los objetivos fueron: evaluar la respuesta morfo-fisiológica de araucaria a diferentes intensidades de cobertura de dosel para conocer su capacidad de aclimatación; y evaluar supervivencia y crecimiento bajo diferentes niveles de cobertura durante su establecimiento en claros del Bosque Atlántico. En experimentos en maceta, plantas jóvenes fueron expuestas a sol pleno y bajo sombra del dosel y se hicieron mediciones morfo-fisiológicas seis y 12 meses después de plantadas. La supervivencia fue 100 % a sol pleno y 40 % bajo sombra. Un año luego de plantar, las plantas tuvieron similar capacidad para usar luz de alta intensidad, pero bajo sombra no crecieron y demostraron baja capacidad de aclimatación a la sombra. Las plantas a sol pleno duplicaron su tamaño en seis meses y presentaron mayor capacidad para conducir agua hacia las hojas. Las plantas bajo sombra presentaron mayor conductividad hidráulica específica. En experimento a campo se plantó araucaria en seis claros del bosque y se registró supervivencia y crecimiento durante 30 meses. La supervivencia fue alta y no se asoció a la posición de las plantas dentro del claro. Los mayores crecimientos se registraron en el centro de los claros. Araucaria tuvo poca capacidad para aclimatarse a bajas radiaciones, pero pudo sobrevivir al menos durante 30 meses. Consecuentemente, no se recomienda su plantación bajo dosel denso. El microambiente en el centro de claros de 195 a 293 m² fue adecuado para el crecimiento de araucaria.

Palabras clave: estrés abiótico, ecofisiología, pino Paraná, claros, tolerancia al sol y a la sombra.

INTRODUCTION

Tropical and subtropical forests have heterogeneous light environment. The forest canopy decreases the quanti-

ty and changes the quality of light that arrives to the understory and severely limits growth and survival of seedlings of shade-intolerant species (Niinemets 2010). The removal of trees of the upper stratum, either by anthropic interven-

tion or by natural causes, generates openings in the canopy (gaps) that increase the sunlight that arrive to the understory. However, more subtle changes in the magnitude and spatial distribution of light under closed canopies can also influence long-term survival and recruitment of seedlings (Zhang *et al.* 2012). Plants can adjust genotype expression in response to those changes in light availability, in order to change phenotype to tolerate or optimize light interception and use (Vieira *et al.* 2015). Thus, the survival and growth of plants in changing environments highly depend on the ability to acclimate to different micro-environmental conditions (Gianoli and Valladares, 2012) to catch the resources that limit growth.

Araucaria angustifolia (Bertol.) Kuntze (araucaria) is a conifer that represents the predominant species of Araucaria Moist Forests in the Atlantic Forest Biome. The Atlantic Forest is a subtropical forest that extends from the Southeast of Brazil to the Northeast of Argentina. Araucaria Forests occupied 177,600 km² in Brazil and 2,100 km² in Argentina (Arnoni Costa *et al.* 2017). However, during the last two centuries, its population has shrunk, due to the extraction driven by the high quality of araucaria wood and expansion of agricultural areas. Despite its ecological and commercial importance, the capacity of araucaria to regenerate and develop continuously in the native forest is uncertain (Longhi *et al.* 2018). The study of the ecology and management of tropical and subtropical forests is based on the classification of the species according to the response to relevant disturbances and the need of certain levels of water or light (*i.e.* pioneer, heliophyte, shade tolerant). Araucaria is considered a long-lived pioneer species that depend on large openings of the canopy to have a successful regeneration (Souza *et al.* 2014, Longhi *et al.* 2018). This idea is consistent with the success of araucaria plantations in deforested areas. However, mature araucaria forests have distribution of diameter compatible with species that regenerate under the canopy (Paludo *et al.* 2011). Consistently, it has been reported that the low availability of light does not limit the natural regeneration of araucaria in the forest and that the species can tolerate and maintain different rates of growth under shade (Duarte and Dillenburg 2000, Duarte *et al.* 2002, Franco and Dillenburg 2007). Those reports indicate that araucaria can regenerate under native forest canopy. However, native araucaria forests have high mortality and low natural regeneration rates in the understory (Beckert *et al.* 2014). These results show that it is necessary to deepen the research on possible responses to canopy coverage to determine the causes of the low natural regeneration in the rainforest and to identify the best sites for planting araucaria in native forest restoration programs.

The aims are: 1) to evaluate the morpho-physiological responses of araucaria to different intensities of canopy coverage to know its shade acclimation capacity; 2) to evaluate survivor and growth under different shade intensities in gaps.

The hypothesis is that araucaria has low capacity to acclimate to shade under canopy and therefore, its survival and growth will be lower than in open areas. The originality of this work is that the capacity of araucaria to acclimate to shade is described in an integrative way and related to the causes of the death of araucaria regeneration in the rainforest.

METHODS

Plant material, growth conditions and coverage treatments. A pot experiment and a field experiment were performed in Campo Anexo Manuel Belgrano (CAMB) belonging to EEA INTA Montecarlo, placed in San Antonio, Misiones, Argentina (26°02'56.91" S; 53°46'14.15" W, 552 m a.s.l.). The mean annual temperature is 21 °C, with a mean monthly amplitude of 10 °C; mean annual rainfall is 2000 mm, distributed evenly throughout the year. Araucaria seeds were collected from the forest and germinated in trays under a semi-covered greenhouse with shade cloths (40 % of irradiance reduction) for both experiments. In the pot experiment, 15-month-old plants were transplanted into 7-L pots filled with 1:1 mixture of soil from the forest and pine bark compost. Twenty-five plants were randomly placed under canopy shade in a remnant native forest and fifteen plants were randomly placed under full sun (n = 40). Photon flux density of photosynthetic active radiation (PAR) and the red/far-red radiation ratio were measured with a Red Tide USB 650 spectroradiometer (Ocean Optics, Dunedin, Florida, USA), at 670 nm and 730 nm respectively. PAR was significantly higher under the full sun (~1800 μmol photons m⁻² s⁻¹) than under the canopy (~300 μmol photons m⁻² s⁻¹). Red:far red ratio was near 1 under the full sun and 0.5 under the canopy shade. In addition, air and soil temperatures and relative humidity were measured with thermo-hygrometers (TFA 30.5000.02, Wertheim, Germany), at midday in 15 plants per treatment to describe the environment. Air temperature was similar in both positions (around 28 °C), air relative humidity was higher under the canopy (39±1 %) contrasted with full sun (32±2 %). The mean ± standard error of the height and the collar diameter of the plants at the beginning of the experiment were 28±4 cm and 5±1 mm, respectively. Measurements and destructive sampling were performed in five plants per treatment after the summer (six months after planting) and after the winter (12 months after planting). In the field experiment, 4-month-old araucaria plants were planted in six forest gaps as a grid with a distance of 4 m x 4 m, 41 plants per gap (n= 246). Extended gap sizes varied between 195 to 293 m², considered medium gaps in tropical rain forests (Brokaw 1982, De Lima and De Moura 2008). Canopy openness and transmitted light were estimated with hemispherical photographs taken in the center of each gap (table 1). Pictures were taken before sunrise to avoid sunfleck distortions in the images. Photographs were taken with a 180° fish-eye Nikon FC-E9 lens with a 1m height system

Table 1. Description of the gaps used to plant *A. angustifolia* in the field experiment.

Descripción de los claros utilizados para plantar araucaria en el experimento a campo.

Gap	Area (m ²)	Canopy openness (%)	Transmitted total light (%)
1	293.0	20.9	24.3
2	264.5	21.4	32.3
3	194.7	27.9	42.1
4	222.1	38.0	50.5
5	214.9	25.1	46.3
6	220.3	23.2	30.5

self-leveling SML-6, Delta T Devices system, adapted to the Nikon Coolpix 8400 digital camera with a Nikon UR-E16 adaptor and analyzed with GLA (Gap Light Analyzer) software (Frazer *et al.* 1999). The mean \pm standard error of plant height was 21 \pm 4 cm at the beginning of the experiment. The different within-gap positions were represented by concentric rings, with ring 1 representing the center of the gap and ring 4 representing the external border of the gap. PAR was measured with a ceptometer (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina), at the beginning of the experiment, one measurement above each plant at noon (figure 1). Both experiments were complementary: in the pot experiment, destructive samplings were performed, while the field experiment long-term growth and survival were evaluated, because plant growth was not limited by the pot.

Growth measurements. In both experiments, survival was registered by counting alive plants and height was measured with metal tape every six months. The pot experiment lasted one year, while the field experiment was measured for 30 months. Collar diameter was measured with digital caliper since the beginning in the pot experiment and since the first year after planting in the field experiment. In the pot experiment, the number of whorls with branches and the number of total branches per plant were recorded. Also, the total dry weight for taproots, fine roots, stems and leaves was measured after drying at 65 °C to constant weight. Root to shoot (stems + leaves) dry weight ratio was calculated.

Leaf traits and hydraulic structure (Pot experiment). Specific leaf area (SLA) was measured on five upper- latest expanded leaves per plant. Leaves were scanned and the area calculated with the software Image Tool v. 1.28 CMEIAS Update. Leaf area of the whole plant (whole-plant LA) was estimated from the multiplication between the SLA and the total dry weight of leaves. Leaf area ratio (LAR) was calculated as leaf area divided by total plant dry weight. Chlo-

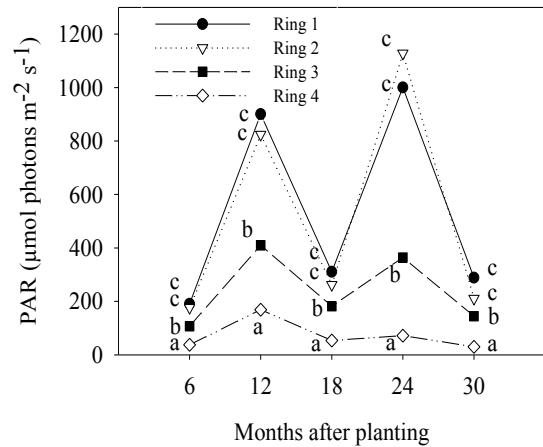


Figure 1. Photon flux density of photosynthetic active radiation (PAR) for each ring at noon along 30 months after planting: 6, 18 and 30 months are in autumn, while 12 and 24 months are in spring. Rings are concentric: ring 1 is the center of the gap, while ring 4 is the outer. Different letters indicate significant differences between means for each date (Kruskal Wallis test, $P < 0.05$).

Densidad de flujo de fotones de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) para cada anillo al mediodía a lo largo de 30 meses después de la plantación: 6, 18 y 30 meses son en otoño, mientras 12 y 24 meses son en primavera. Los anillos son concéntricos: anillo 1 es el centro del gap, mientras que el anillo 4 es el borde. Letras diferentes indican diferencias significativas entre medias para cada fecha (Kruskal Wallis, $P < 0,05$).

rophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll and carotenoids were extracted during 48 h in dark from one intact leaf section of 6.25 mm² in 1-mL of N, N-dimethylformamide. Absorbance at 664, 647 and 480 nm wavelength were read with a spectrophotometer (UV-160A, Shimadzu, Kyoto, Japan) (Wellburn, 1994) in one sample per plant. Chlorophyll a/b ratio was calculated and interpreted as acclimation changes of the proportion of the antenna complex regarding photosystem reaction centers. Chlorophyll concentration was expressed in leaf area basis ($\mu\text{g cm}^{-2}$) and leaf dry weight basis (mg g^{-1}), considering SLA of each plant.

The response of photosynthesis to light was analyzed through the measurement of photosystem II electron transport rate (ETR) at different PAR levels using a chlorophyll fluorometer (FMS2, Hansatech, Norfolk, UK). Measurements were performed on the upper-latest expanded and not shaded leaves, under natural light conditions along the day. Potential functions ($\text{ETR} = a \text{ PAR}^b$) were selected to adjust data of each treatment and sampling date because that model had lower Bayesian information criterion (BIC) and Akaike Information Criterion (AIC) concerning lineal, polynomial, exponential and logarithmic functions. Maximum quantum yield of photosystem II (Fv/Fm) was measured on the same plants with the saturating pulse method (FMS2, Hansatech, Norfolk, UK) after 30 minutes of dark acclimation to ensure the relax of non-photochemical dissipation mechanisms.

To know the capacity of araucaria seedlings to conduct water to the photosynthetic tissues under different canopy coverage, the hydraulic conductivity of the main stem (kh_{stem}), the hydraulic conductance of the root system (K_{root}) and the shoot (stem + leaves) (K_{shoot}) were measured with the pressure-drop hydraulic flow meter (Melcher *et al.* 2012). The perfusion was done with de-gassed filtrated distilled water, using 4.5 kPa pressure. The main stem was cut at collar. Afterwards, another cut was performed 1-cm above the collar under water and immediately connected to the measuring system. Hydraulic conductance was measured when the water flow was stable. Subsequently, the portion with leaves and branches were cut and the hydraulic conductivity of the stem basal portion (10 cm long) was measured. To measure the hydraulic conductance of the root, the final part of the main root was cut to perfuse water from the tip-root to the collar of the plant. The root was always kept under water during the measurement. Hydraulic conductance of the whole plant (K_{plant}) was calculated as equation 1.

$$K_{\text{plant}} = 1/(1/K_{\text{root}} + 1/K_{\text{shoot}}) \quad [1]$$

The standardized conductance of the whole plant was obtained as K_{plant} divided by dry weight of the whole plant (K_{plant} : total DW). Shoot conductance was expressed both divided by its dry weight (K_{shoot} : shoot DW) and on leaf area basis (K_{shoot} : LA). The conductivity of the root was divided by its dry weight (K_{root} : root DW). The specific hydraulic conductivity of the stem (ks_{stem}) and the leaf specific hydraulic conductivity of the stem (kl_{stem}) were calculated as the ratio between kh_{stem} and the cross-section of the sapwood and leaf area, respectively.

Statistical analyses. PAR in the field experiment had no normal distribution; therefore, non-parametric analysis with Kruskal Wallis test, $P < 0.05$ was done, to compare means in each date.

Morphological and physiological modifications analyzed here will be interpreted as responses to changes in all the environmental variables that are modified when plants acclimate to full sun compared to plants acclimated to canopy shade. In the pot experiment, ANOVA ($P < 0.05$) was performed with coverage (full sun and canopy shade) and growth time (6 and 12 months) as factors; the interaction between factors was analyzed. As interactions were significant, means were compared with the post hoc analyses DGC test ($P < 0.05$) (Di Rienzo *et al.* 2002). In the field experiment, height and collar diameter were analyzed with General Mixed Linear Models ($P < 0.05$), with within-gap position (rings) and date as fixed factors and gap as random factor. Interaction was analyzed. As interactions were significant, means were compared with DGC test ($P < 0.05$). Survival at 30 months after planting was analyzed by nonparametric ANOVA, with the Kruskal Wallis test, $P < 0.05$. All analyses were done with software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2017).

RESULTS

Pot experiment. Survival was 100% under full sun and 40% under canopy shade, six and 12-months after planting. At the end of the pot experiment, height, collar diameter, number of branches and number of whorls with branches were higher in plants growing under full sun than in those growing under the canopy shade (figure 2). Collar diameter, number of branches and number of whorls increased along time in plants under full sun while these traits did not increase in plants under canopy shade (figure 2). Total and stem dry weight increased over time only in plants under full sun (table 2). Shoot to root ratio was similar in plants under full sun and under canopy shade and steady over time (table 2). Root dry weight was similar in plants under full sun and under canopy shade six months after planting. However, plants under full sun invested more dry weight in fine roots contrasted with plants under canopy shade (table 2). Leaf dry weight was higher in plants under full sun than in plants under canopy shade, six and 12 months after planting. The shoot dry weight (stems + leaves) doubled in 6 months in plants under full sun while it did not increase in plants under canopy shade (table 2).

Whole-plant leaf area (LA) was higher in plants under full sun than in plants under canopy shade in both sampling dates (table 2). The leaf area ratio (LAR) was higher in plants under canopy shade than in plants under full sun and it decreased in both treatments between six and 12 months after planting (table 2). The specific leaf area (SLA) was always higher in plants under canopy shade than in plants under full sun and SLA decreased over time in both treatments (table 2). Chlorophyll concentration per leaf area was higher in plants under full sun than in plants under canopy shade and it was similar over the time in both conditions (table 2). The chlorophyll concentration per leaf weight and chlorophyll a/b ratio were similar in both treatments and sampling dates (table 2). Carotenoid concentration in leaf area basis was higher in plants under full sun, while carotenoid concentration in leaf dry weight basis decreased in both treatments, 12 months and six months after planting.

The capacity to conduct water of whole plants (K_{plant}) as well as of organs (K_{shoot} , K_{root} , kh_{stem}) was similar in plants under full sun and under canopy shade 6 months after planting (table 3). K_{shoot} and K_{plant} increased a year after planting in plants under full sun, but not in plants under canopy shade. Conversely, K_{root} and K_{root} : root DW increased one year after planting in plants under canopy shade, but not in plants under full sun (table 3). The conductance of the whole-plant standardized by total dry weight (K_{plant} : total DW) and the conductance of the shoot standardized by shoot dry weight (K_{shoot} : shoot DW) and by leaf area (K_{shoot} : LA) were higher in plants under canopy shade than in plants under full sun (table 3). Therefore, plants under full sun had higher conductance because they were bigger than plants under canopy shade. The capacity to driving water of the

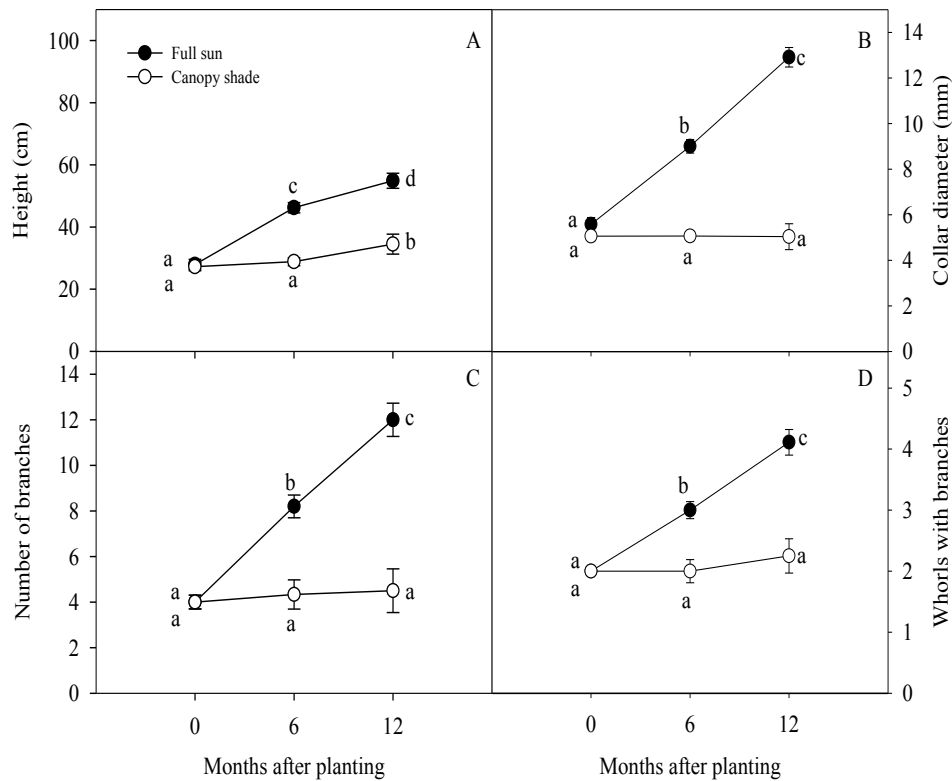


Figure 2. Height (A), collar diameter (B), number of the total branches (C) and number of whorls with branches (D) during the first year in the pot experiment. As interaction between treatment x date was significant for all the variables, different letters show significant differences between means (DGC, $P < 0.05$).

Altura (A), diámetro basal (B), número de ramas total (C) y número de nudos con ramas (D) durante el primer año en el experimento en macetas. Como la interacción entre factores fue significativa, letras diferentes indican diferencias significativas entre medias (DGC, $P < 0,05$).

stem (kh_{stem}) was similar between coverage in both sampling dates, *i.e.* a segment of stem had the same capacity to conduct water, and increased with time. The capacity to conduct water to hydrate leaves (kl_{stem}) was higher in plants under canopy shade because although kh_{stem} was similar, the leaf area to supply was lower in plants under canopy shade. The hydraulic conductivity of the stem standardized by the xylem active area (ks_{stem}) was similar in plants under full sun than in plants under canopy shade (table 3).

Field experiment. Survival in each gap 30 months after planting was between 73 and 95 % and mortality was evenly distributed within the gap rings (Kruskal Wallis test; $H = 2.45$; $P = 0.46$) with a mean survival near 90 % in rings 1, 2 and 3 and 81 % in ring 4. Plants in ring 4, the ring with denser canopy coverage (figure 1), were shorter and with smaller collar diameter from the first measurement. Differences between rings increased with time. At the end of the experiment, height and collar diameter were higher in the center (ring 1), intermediate in middle rings and lower in the external border of the gaps (ring 4) (figure 4). Therefore, position in the gap did not influence survival, nevertheless it conditioned growth, perhaps gaps were medium size.

DISCUSSION

Survival and growth. In the pot experiment, survival was low below the canopy shade while in the field experiment survival was high in all the rings and mortality was no associated with within-gap position. Therefore, in the pots, plants could not sustain the cost of acclimation and some plants died, as radiation was very low to have positive carbon gain. This was evident because the survivors under the canopy shade made many morphological and physiological changes to acclimate to low radiation, in spite of their lower growth regarding plants under full sun. Lower growth was reflected in lower height, collar diameter and number of branches 30 months after planting, as both treatments started with the same plant size. Growth graphically can be seen as the slope of each variable along time: lower slope, lower growing rate and vice versa (figure 2). The results obtained in the pot experiment are related to the results in the field experiment, where the highest growth in height and collar diameter was recorded in plants in the positions of gaps with higher radiation (figures 1 and 4), which is straightforward related to coverage. Results suggest that the growth of *araucaria* under canopy shade during the first

years is lower than in micro environments with higher level of radiation. Plants acclimated to low irradiances may have higher activity in the apical meristem, leading to reduced branches resulting in taller plants with thinner stems (Valladares and Niinemets 2008). Similar average heights, around 23 cm, were reported in young plants of the same species under controlled conditions with low radiation (200 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Einig *et al.* 1999). Contrary to our results, Duarte and Dillenburg (2000) reported higher araucaria height three months after planting at higher irradiances, however after that date, no differences between light conditions were observed. The contradiction may be due to the use of an artificial shade, whereas we used a native forest canopy shade. The proportion of red light (*i.e.* red: far-red ratio) or the intensity of blue light are essential in the morphogenetic response of plants to the environment and an ar-

tificial shade may not produce the same effect than a natural canopy. On the other hand, Franco and Dillenburg (2007) reported higher araucaria heights 3 months after planting at lower irradiance, where the growth in light-limiting conditions could have been favored by the mobilization of the storage compounds of the seeds (Einig *et al.* 1999). However, no increase in height was recorded after that period in shade plants, whereas plants at full sun increased in height and increased investment in branching. This last response coincides with the growing response described in our pot experiment (figure 2), possibly because the measurements were done six months after setting the coverage conditions. Although increase in height can be a helpful response to a short duration shade, conserving photoassimilates to sustain respiration may be more advantageous under continuous shading (Franco and Dillenburg, 2007).

Table 2. Dry weight partition and pigment concentration in the pot experiments in full sun and canopy shade treatments at six and 12 months; Shoot/Root: relationship between shoot dry weight and root dry weight; SLA: specific leaf area of plant; LA: leaf area of plant; LAR: leaf area ratio (LA/total dry weight); Chlorophyll a/b: relationship between chlorophyll a and chlorophyll b. Significant interaction or significant factors are indicate as: * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$ and ns = no significant. If the interaction CxT is significant, different letters show significant differences between means ($P < 0.05$).

Partición en peso seco y concentración de pigmentos en el experimento en macetas en los tratamientos sol pleno y sombra de canopeo a seis y 12 meses; Shoot/Root: relación entre el peso seco del vástago y el peso seco de la raíz; SLA: área foliar específica; LA: área foliar de la planta; LAR: relación de área foliar (LA/peso seco total); Chlorophyll a/b: relación entre clorofila a y clorofila b. La interacción o los factores significativos están en negrita. Si la interacción es significativa, letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($P < 0,05$).

Variable	6 months		12 months		P- value		
	Full sun	Canopy shade	Full sun	Canopy shade	Coverage	Time	CxT
Total dry weight (g)	30 ^(b)	4 ^(c)	80 ^(a)	7 ^(c)	***	***	**
Taproot dry weight (g)	4 ^(b)	1 ^(b)	15 ^(a)	2 ^(b)	***	**	*
Fine root dry weight (g)	4 ^(b)	1 ^(c)	10 ^(a)	1 ^(c)	***	**	**
Root dry weight (g)	8 ^(b)	1 ^(b)	25 ^(a)	2 ^(b)	***	**	**
Leaf dry weight (g)	15 ^(b)	2 ^(c)	28 ^(a)	2 ^(c)	***	*	*
Stem dry weight (g)	8 ^(b)	1 ^(b)	27 ^(a)	2 ^(b)	***	***	**
Shoot dry weight (g)	23 ^(b)	3 ^(c)	55 ^(a)	4 ^(c)	***	**	**
Shoot to Root ratio	2.98	2.67	2.30	2.35	ns	ns	ns
SLA ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	67	86	37	69	**	**	ns
Whole-plant LA (cm^2)	989	187	1054	153	***	ns	ns
LAR ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	33	43	13	24	**	***	ns
Chlorophyll a/b	2.06	2.31	2.01	2.17	ns	ns	ns
Total chlorophyll ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	105	60	115	70	**	ns	ns
Total chlorophyll (mg g^{-1})	7	5	4	5	ns	ns	ns
Carotenoids ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	14	8	14	9	**	ns	ns
Carotenoids (mg g^{-1})	0.90	0.65	0.51	0.61	ns	*	ns

The maximum yield of photosystem 2 (Fv/Fm at dark) remained over 0.80 in both treatments and sampling dates ($F = 1.68$; $P = 0.23$), therefore no damage to the photosynthetic apparatus was registered. Electron transport rate (ETR) at high PAR was higher in plants under full sun than in plants under canopy shade six months after planting (figure 3), whereas the relationship between ETR and PAR was similar in both treatments 12 months after planting (figure 3).

Morphological acclimation to shade. One of the main mechanism to adjust plant morphology to resource imbalances is assigning biomass to the organs that acquire the strongest limiting resource (Duarte and Dillenburg 2000). The accumulation of total dry weight was significantly lower in plants under canopy shade and there was no carbon gain between measurements (table 2). Shoot, leaf and fine roots dry weights were lower in plants under canopy shade than in plants under full sun (table 2). This response coincides with reports for the same species, with a shade that implied 90 % reduction in sunlight (Duarte and Dillenburg 2000, Franco and Dillenburg 2007) and under full darkness (Dillenburg *et al.* 2010). A reduction of carbon allocation to the root system may be considered a strategy of shade-tolerant plants to prolong their survival (Valladares and Niinemets 2008), nonetheless in araucaria, under the shade, neither root nor shoot increased in six months. Therefore, there was no growth rather than acclimation. In another point of view, higher investment in roots in plants under high irradiances may be considered a functional response to higher evapotranspiratory demand, that may be related to higher soil temperature and lower relative humidity at full sun compared with the environment under canopy cover. However, in our experiment, shoot to root ratio was similar

in plants under full sun and under canopy shade (table 2). Despite, in most of the species studied, an increase in the shoot to root ratio has been evident in response to low irradiances, even for araucaria (Duarte and Dillenburg 2000, Franco and Dillenburg 2007). Therefore, in our experiment, plants under full sun grew markedly and they did not change shoot to root ratio that seems optimal to tolerate full sun conditions; plants under the canopy shade did not grow, hence they could not adjust dry weight partitioning to better tolerate low radiation.

Although there were no changes along the first year after planting in dry weight in plants under canopy shade, there were adjustments of SLA, which was higher in plants under canopy shade in both dates (table 2) as was reported for araucaria (Duarte and Dillenburg 2000, Franco and Dillenburg 2007). It is expected that leaves developed in environments with higher radiation have additional layers of mesophyll, increasing the thickness of the leaf and decreasing its SLA. In contrast, plants developed in environments with lower radiation tend to make morphological modifications to maximize the interception of light with a low carbon investment (Niinemets 2010). Shade plants and shade-tolerant plants allocate more resources to the production of leaves, resulting in higher proportion of leaf area to total dry weight (LAR). For example, in six species

Table 3. Conductance (K) and hydraulic conductivity (k) 6 and 12 months after planting, for full sun and canopy shade treatments in the pot experiment. K_{plant} : conductance of whole plant; K_{root} : conductance of root; K_{shoot} : conductance of shoot (leaves+stem); kh_{stem} : hydraulic conductivity of stem; ks_{stem} : specific hydraulic conductivity of stem (kh_{stem} :xylem area); kl_{stem} : specific leaf conductivity of stem (kh_{stem} :leaf area); K_{shoot} :LA: stem conductance standardized by the leaf area of the plant. LA means leaf area, DW means dry weight. Significant interaction or significant factors are indicated as: * = $P < 0.05$; ** = $P < 0.01$; *** = $P < 0.001$ and ns = no significant. If the interaction CxT is significant, different letters show significant differences between means ($P < 0.05$).

Conductancia (K) y conductividad hidráulica (k) seis y 12 meses después de plantadas, para los tratamientos sol pleno y sombra de canopeo en el experimento en macetas. K_{plant} : conductancia de la planta; K_{root} : conductancia de la raíz; K_{shoot} : conductancia del vástago (hojas+tallo); kh_{stem} : conductividad hidráulica del tallo; ks_{stem} : conductividad hidráulica específica del tallo (kh_{stem} :área del xilema); kl_{stem} : conductividad foliar específica del tallo (kh_{stem} : área foliar); K_{shoot} :LA: conductancia del tallo estandarizada por el área foliar de la planta. LA: área foliar media, DW: peso seco medio. La interacción o los factores significativos están en negrita. Si la interacción es significativa, letras diferentes indican diferencias significativas entre las medias ($P < 0,05$).

	6 months		12 months		P-value		
	Full sun	Canopy shade	Full sun	Canopy shade	Coverage	Time	CxT
K_{plant} (g MPa ⁻¹ h ⁻¹)	0.59 (b)	0.27 (b)	5.84 (a)	1.01 (b)	*	*	*
K_{root} (g MPa ⁻¹ h ⁻¹)	33 (b)	22 (b)	84 (b)	200 (a)	*	***	**
K_{shoot} (g MPa ⁻¹ h ⁻¹)	0.62 (b)	0.24 (b)	6.69 (a)	1.08 (b)	*	**	*
kh_{stem} (g m MPa ⁻¹ h ⁻¹)	5	4	40	21	Ns	**	ns
ks_{stem} (g m MPa ⁻¹ h ⁻¹ m ⁻²)x10 ⁴	23	78	58	274	Ns	ns	ns
kl_{stem} (g m MPa ⁻¹ h ⁻¹ m ⁻²)	56	236	408	1436	Ns	*	ns
K_{plant} :total DW (g MPa ⁻¹ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.02	0.07	0.07	0.17	**	**	ns
K_{root} : root DW (g MPa ⁻¹ h ⁻¹ g ⁻¹)	7 (b)	21 (b)	4 (b)	107 (a)	**	*	*
K_{shoot} : shoot DW (g MPa ⁻¹ h ⁻¹ g ⁻¹)	0.03	0.08	0.12	0.26	**	***	ns
K_{shoot} :LA (g MPa ⁻¹ h ⁻¹ m ⁻²)	6	14	62	95	Ns	***	ns

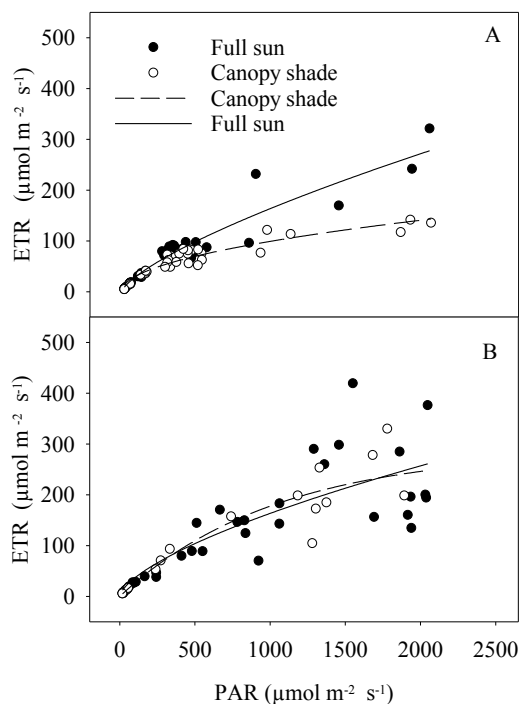


Figure 3. Electron transport rate (ETR, $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) at different PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in the pot experiment A) in autumn, six months after planting, fitted a potential curve with $\text{ETR} = 1.15 \text{ PAR}^{0.72}$; $R^2 = 0.92$ for full sun treatments and $\text{ETR} = 3.22 \text{ PAR}^{0.50}$; $R^2 = 0.89$ for canopy shade treatments, $P < 0.01$ in both treatments, and B) in spring, 12 months after planting, fitted a potential curve with $\text{ETR} = 1.79 \text{ PAR}^{0.65}$, $R^2 = 0.76$ for full sun treatment and $\text{ETR} = 1.12 \text{ PAR}^{0.72}$; $R^2 = 0.89$ for canopy shade treatment, $P < 0.01$ in both treatments.

ETR (tasa de transporte de electrones, $\mu\text{moles e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a diferentes intensidades de PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en el experimento en macetas A) en otoño, seis meses después de plantadas, ajustada a una curva potencial con $\text{ETR} = 1,15\text{PAR}^{0,72}$, $R^2 = 0,92$ para el tratamiento sol pleno y $\text{ETR} = 3,22 \text{ PAR}^{0,50}$; $R^2 = 0,89$ para el tratamiento sombra de canopeo $P < 0,1$ en ambos casos, y B) en primavera, 12 meses después de plantadas, ajustada a una curva potencial con $\text{ETR} = 1,79\text{PAR}^{0,65}$, $R^2 = 0,76$ para el tratamiento sol pleno y $\text{ETR} = 1,12\text{PAR}^{0,72}$; $R^2 = 0,89$ para el tratamiento sombra de canopeo, $P < 0,01$ en ambos tratamientos.

LAR increased as light intensity decreased (Morales Neto *et al.* 2000). Likewise, shade-tolerant temperate gymnosperms had higher LAR than intolerant gymnosperms (Valladares and Niinemets 2008). Consistently LAR was higher in araucaria plants under canopy shade than in plants under full sun; nevertheless, it is important to highlight that there was no increment in leaf area neither in shade plants nor in sun plants. However, unlike shade plants, sun plants increased total dry weight. That means that the higher LAR in araucaria under the canopy shade, contrasted with sun plants, is expressing that dry weight is more reduced than leaf area: i.e. araucaria under the canopy cannot fix carbon, although leaf area persists for six months. After that, LAR decreased over time (table 2). In the case of sun

plants this change can be related to a phenological stage because bigger trees have less proportion of leaves compared with stems and roots. In the case of shade plants, this happened because leaf area started to reduce. Therefore, araucaria under canopy shade can increase SLA, although it cannot actively change LAR or shoot to root ratio, because no growth occurs.

Physiological acclimation to canopy shade. Concentration of chlorophyll per gram of leaves was higher in araucaria plants growing under the shade for two months, while chlorophyll a/b ratio was similar in plants under shade and full sun (Franco and Dillenburg 2007), as observed in many species. Contrary to expectations, the concentration of chlorophyll per unit area was lower in plants under canopy shade than in plants under full sun, while chlorophyll concentration in dry weight basis and chlorophyll a to b ratio were similar between treatments (table 2). The low concentration of chlorophyll we observed is possibly indicating that araucaria did not achieve a positive carbon balance under high coverage, as reflected in the null growth (figure 2). Similarly, in another study, there were no differences in chlorophyll concentration per leaf area or dry weight, or in chlorophyll a/b ratio in araucaria plants growing under different levels of irradiance during 3-months (Duarte *et al.* 2002). The difference in chlorophyll concentration may be given by the differences in the type of shade of each experiment since in our experiment the reduction of PAR was given by the canopy shade and in other experiments by polyethylene shade cloths. The concentration of photosynthetic pigments may vary in response to light levels and quality. Generally, the leaves acclimated to low irradiances have higher concentration of chlorophyll per unit area and leaf weight, in relation to leaves acclimated to high irradiances to optimize photophosphorylation and, consequently, energy production (Valladares and Niinemets, 2008). In most plants, the proportion of chlorophyll a to b tends to decrease as shade increases, because chlorophyll b is mainly present in the photosystem 2 antennae that increase their proportion under low irradiances. In light-demanding species, the concentration of chlorophyll increases only in response to a moderate shade (36 % incident light) while under denser shade (8 % incident light) the concentration does not change or even decreases, as in our experiment. However, in shade semi-tolerant species both moderate and severe shading lead to an increase in chlorophyll concentration (Strauss-Debenedetti and Bazzaz 1991). Therefore, chlorophyll concentration is another physiological trait that shows that araucaria cannot acclimate to the shade.

After six months of acclimation, sun plants were able to fix more carbon at high irradiances than did canopy plants (figure 3). This is consistent with the higher chlorophyll concentration and lower SLA, i.e. thicker leaves of sun plants compared with shade plants. However, after one year, plants acclimated to shade had the same response of

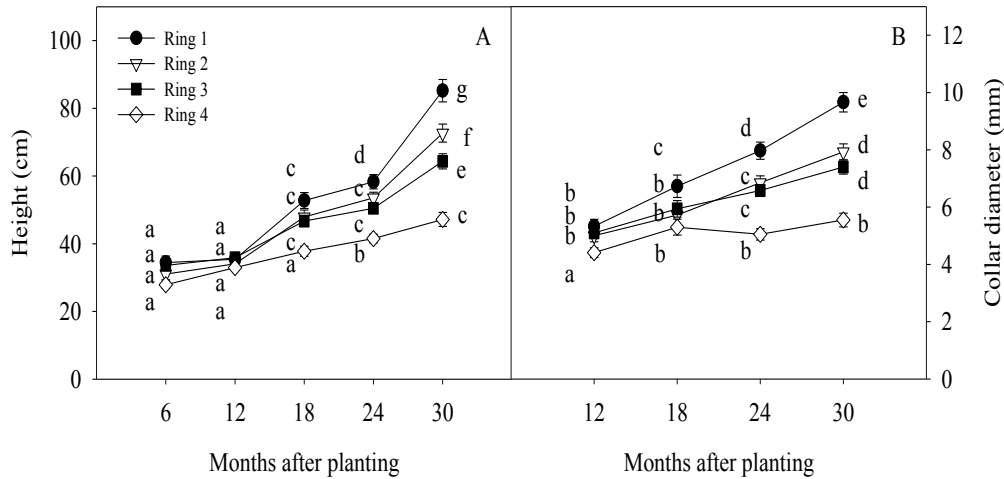


Figure 4. Height and collar diameter in each ring into the gaps along the first 30 months after planting in the field experiment. Rings are concentric: ring 1 is in the center of the gap, with higher incident light and ring 4 is the outer, with lower incident light. As ring x date interaction is significant in both variables, different letters show significant differences between means (DGC, $P < 0.05$).

Altura y diámetro basal medio en cada anillo dentro de los claros a lo largo de los primeros 30 meses de plantadas en plantas del experimento a campo. Los anillos son concéntricos: el anillo 1 es el centro del claro, con mayor incidencia de luz, y el anillo 4 es el borde, con menor incidencia de luz. Como la interacción anillo x fecha fue significativo en las dos variables, diferentes letras indican diferencias significativas entre las medias de los anillos (DGC $P < 0,05$).

photosynthesis to irradiation as plants acclimated to full sun (figure 3). A possible explanation is that sun and shade plants decreased SLA between six and 12 months after planting, although any treatment increased chlorophyll concentration in leaf area basis. Therefore, each unit leaf area had the same concentration of chlorophyll, though in a thicker leaf. This possibly reduced ETR to similar values in both treatments. Similar results were reported in coniferous seedlings in understory and in open areas that had a photosynthetic apparatus strongly adapted to high irradiance and did not reduce the light saturation point like a typical adjustment to understory conditions (Landhäuser and Lieffers 2001). Thus, the low growth in canopy shade plants was due to the low incident radiation and the reduced leaf area available for the interception of light (table 2) and not to a noticeable reduction in photosynthetic rate (figure 3). This response possibly reflects that the architecture of the plant with imbricates and triangular needles does not allow a considerable increase of leaf area to enhance interception of light.

Physiological acclimation to open areas. A physiological trait that can test if plants under full sun are suffering stress by excess of light is F_v/F_m . This ratio can take values between 0 and 0.85 and connotes a direct relationship with the percentage of functional centers of photosystem 2 (PSII). In general, a decrease from 0.85 indicates damage and loss of function at photosynthetic apparatus level because the PSII is very susceptible to excess of light, thus the rate of damage is linearly dependent on the photon fluence rate. If plants are suffering by excess of light, F_v/F_m should decrease as well as the concentration

of chlorophyll. None of these changes occurred in the plants exposed to full sun. The only protection to excess of light was an increment in carotenoids concentration in sun respect to shade plants (table 2). Therefore, according to our results, araucaria could be classified as a light-demanding species since the concentration of chlorophyll decreased under dense shade (12 % incident light) and there are no signals of stress by excess of light.

On the other hand, in open areas, the evaporative demand is higher than under the canopy due to the higher temperature and air movement. Consequently, the ability of the whole plant and different organs to carry water was higher in plants under full sun than in plants under the canopy shade. However, the capacity standardized by the size was higher in canopy shade plants (table 3). This indicates that plants under canopy shade can drive more water with less investment of dry weight. Possibly the highest specific conductance could be achieved with larger vessels and/or thinner walls (Hacke *et al.* 2017). Therefore, this higher efficiency of driving water can increase risk of hydraulic failure if the availability of water in the soil decreases or the saturation deficit of the atmosphere increases. Higher vulnerability to cavitation was reported for four conifers, with different shade tolerance, cultivated under canopy of deciduous forest compared with plants growing under full sun (Schoonmaker *et al.* 2010). Evapotranspiration and temperature are lower under the canopy than under full sun. However, a rapid change in environmental conditions or the occurrence of days with extreme heat and drought can expose plants to situations of high water deficit and produce generalized embolisms. In this situation, the death

of the plants can occur, as observed in shade plants in our pot experiment six months after planting. Although, a recent study has demonstrated that leaves of araucaria are capable of absorbing water from the atmosphere and that this water can be transported through the xylem to the soil close to the root, to improve plant water status (Cassana *et al.* 2016). This type of response demonstrates that the species has the ability to adjust its hydraulic architecture one year after planting, to ensure the adequate delivery of water to the leaves under high radiation and evaporative demands, without meaningful water stress.

Finally, we found no evidence that araucaria under full sun or in the open areas in the gaps suffer stress; nevertheless, we found that shade severely limits growth (table 2 and figure 4). Araucaria has nearly no capacity to acclimate to shade, as no active change in morphology or physiology was observed. However, it is very important to highlight that araucaria plants under the shade can survive at least for 30 months in medium gaps (figure 4).

CONCLUSIONS

Araucaria has low survival under very dense canopies with no dry mass gain. In forest medium gaps, with intermediate shade, the survival is higher than under the dense canopy and mortality is not related with the position of the plant in the gaps. However, growth rate is higher in positions with higher radiation. Consistently, araucaria acclimates properly to full sun and no water or excess of light stresses occur under this growing condition. We demonstrate that araucaria has low capacity to produce morpho-physiological adjustments in response to the conditions provided by the forest canopy and these may explain its limited regeneration in the understory. Among the possible strategies to acclimate to shade observed in other species to enhance light use, only increase in specific leaf area is observed. The results suggest that the success of araucaria in restoration plans under canopy shade may not be guaranteed, because probably after 30 months, plants under the dense canopy would die by carbon starvation. However, as plant standardized hydraulic conductance is higher in shade plants than in sun plants hydraulics fails could compromise araucaria survival before carbon starvation, particularly if coverage is removed suddenly or under warmer climate. It would be advisable to carry out studies on the aptitude of the species to tolerate sudden variations in the canopy coverage and also over large gaps.

ACKNOWLEDGMENT

We thank the staff of Campo Anexo Manuel Belgrano (INTA EEA Montecarlo) in San Antonio, Misiones for helping in the experiment startups and for taking care of them. This Project was supported by Unidad para el Cambio Rural (UCAR), Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación, Argentina (PIA 12010 and 14031).

REFERENCES

- Arnoni Costa E, AF Hess, CA Guimarães Finger. 2017. Estructura y Crecimiento de Los Bosques de *Araucaria angustifolia* En El Sur de Brasil. *Bosque* 38(2): 229-36. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000200001>
- Beckert SM, MA Doetzer Rosot, CN Rosot. 2014. Crescimento e Dinâmica de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. em Fragmento de Floresta Ombrófila Mista. *Scientia Forestalis* 42 (102): 209-18.
- Cassana FF, CB Eller, RS Oliveira, LR Dillenburg. 2016. Effects of Soil Water Availability on Foliar Water Uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil* 399(1-2):147-157. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2685-0>
- Dillenburg LR, LM Goncalves Rosa, M Mósená. 2010. Hypocotyl of Seedlings of the Large-Seeded Species *Araucaria angustifolia*: An Important Underground Sink of the Seed Reserves. *Trees* 24(4): 705-711. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0440-y>
- Di Rienzo JA, AW Guzman, F Casanoves. 2002. A Multiple-Comparisons Method Based on the Distribution of the Root Node Distance of a Binary Tree. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7 (2): 129-42. DOI: <https://doi.org/10.1198/10857110260141193>
- DiRienzo JA, F Casanoves, MG Balzarini, L Gonzalez, M Tablada, CW Robledo. 2017. InfoStat Versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Duarte L da S, LR Dillenburg. 2000. Ecophysiological responses of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) seedlings to different irradiance levels. *Australian Journal of Botany* 48(4): 531-37. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT98046>
- Duarte L da S, LR Dillenburg, LMG Rosa. 2002. Assessing the role of light availability in the regeneration of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Australian Journal of Botany* 50: 741-51.
- Einig W, A Mertz, R Hampp. 1999. Growth rate, Photosynthetic activity, and leaf development of Brazil Pine seedlings (*Araucaria angustifolia* [Bert.] O. Ktze. *Plant Ecology* 143: 23-28.
- Franco MAS, LR Dillenburg. 2007. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. *Hoehnea* 34 (2): 135-44.
- Gianoli E, F Valladares. 2012. Studying phenotypic plasticity: The advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 105(1): 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01793.x>
- Hacke UG, R Spicer, SG Schreiber, L Plavcová. 2017. An eco-physiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell and Environment* 40 (6): 831-45. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12777>
- Landhäusser SM, VJ Loeffers. 2001. Photosynthesis and carbon allocation of six boreal tree species grown in understory and open conditions. *Tree Physiology* 21 (4): 243-50. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.243>
- Longhi RV, PR Schneider, SJ Longhi, GP Marangon, E Arnoni Costa. 2018. Growth Dynamics of Araucaria after Management Interventions in Natural Forest. *Floresta e Ambiente* 25 (2): 1-10. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.026415>
- Melcher PJ, NM Holbrook, MJ Burns, MA Zwieniecki, AR

- Cobb, TJ Brodribb, B Choat, L Sack. 2012. Measurements of Stem Xylem Hydraulic Conductivity in the Laboratory and Field. *Methods in Ecology and Evolution* 3 (4): 685-94. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00204.x>
- Moraes N, S Pires, JLM Gongalve, M Takaki, S Censi, JC Gongalves. 2000. Crescimento de Mudanças de Algumas Espécies Arbóreas Que Ocorrem Na Mata Atlântica, Em Função Do Nível de Luminosidade. *Revista Árvore* 24 (1): 35-45.
- Niinemets Ü. 2010. A Review of Light Interception in Plant Stands from Leaf to Canopy in Different Plant Functional Types and in Species with Varying Shade Tolerance. *Ecological Research* 25(4): DOI: 693-714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>.
- Paludo GF, A Mantovani, MS dos Reis. 2011. Regeneração de Uma População Natural de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). *Revista Árvore* 35 (5): 1107-19.
- Schoonmaker AL, UG Hacke, SM Landhäusser, VJ Lieffers, MT Tyree. 2010. Hydraulic Acclimation to Shading in Boreal Conifers of Varying Shade Tolerance. *Plant, Cell and Environment* 33 (3): 382-93. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02088.x>
- Souza AF, C Forgiarini, SJ Longhi, JM Oliveira. 2014. Detecting Ecological Groups from Traits: A Classification of Subtropical Tree Species Based on Ecological Strategies. *Brazilian Journal of Botany* 37 (4): 441-52. DOI: <https://doi.org/10.1007/s40415-014-0084-z>
- Strauss-Debenedetti S, FA Bazzaz. 1991. Plasticity and Acclimation to Light in Tropical Moraceae of Different Successional Positions. *Oecologia* 87: 377-87.
- Valladares F, Ü Niinemets. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39 (1): 237-57. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Vieira TO, MSO Degli-Esposti, GM Souza, GR Rabelo, MDA Cunha, AP Vitoria. 2015. Photoacclimation Capacity in Seedling and Sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): Response to Irradiance Gradient in Tropical Forest. *Photosynthetica* 53(1): 11-12. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0073-x>
- Wellburn AR. 1994. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as Well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of Plant Physiology* 144 (3): 307-13. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2)
- Zhang Q, YJ Chen, LY Song, N Liu, LL Sun, CL. Peng. 2012. Utilization of Lightflecks by Seedlings of Five Dominant Tree Species of Different Subtropical Forest Successional Stages under Low-Light Growth Conditions. *Tree Physiology* 32 (5): 545-53. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tps043>

Recibido: 11/04/19
Aceptado: 27/08/19

Rooting of mini-cuttings of *Sequoia sempervirens* using different clones and cultural environments

Enraizamiento de miniestaquilla de *Sequoia sempervirens* utilizando diferentes clones y ambientes culturales

Mariane de Oliveira Pereira ^a, Alessandro Camargo Ângelo ^a, Marcio Carlos Navroski ^{b*},
Marcos Felipe Nicoletti ^b, Bruno Nascimento ^b, Alexandra Cristina Schatz Sá ^b,
Luciana Magda de Oliveira ^b, Queli Cristina Lovatel ^b

^aUniversidade Federal do Paraná, Av. Prefeito Lothário Meissner, 632 - Jardim Botânico, Curitiba, PR Curitiba, Paraná, Brasil.

*Corresponding author: ^b Universidade do Estado de Santa Catarina, Av. Luís de Camões, 2090, Lages, SC, Brasil, marcio.navroski@udesc.br

SUMMARY

Sequoia sempervirens is a fast-growing, long-lived tree with pest-resistant wood. The objective of this study was to quantify the adventitious rooting ability of sequoia clones in two environments as well as determining rooting behavior during the evaluation period. Mini-cuttings of five clones grown in a clonal mini-garden were planted for rooting in two different environments: a mini-tunnel and an intermittently fogging greenhouse. Weekly assessments (from 30 to 93 days) of the variables were performed: survival, rooted mini-cuttings and number of roots emitted. Rooting speed varied in relation to the clones, occurring mainly between 50 and 60 days after planting, with the appearance of new roots between 70 and 80 days. The cultivation environment promoted distinct responses in the rooting process, being earlier in the greenhouse environment, although with a higher index in the mini-tunnel at the end of the evaluation. The process of differentiation of mini-cuttings occurs initially with the formation of calluses, around 15 days, followed by rooting (between 30 and 60 days) and the subsequent appearance of new roots. The rooting of sequoia mini-cuttings can be done in a mini-tunnel, with good indexes for all clones. It is recommended to keep mini-cuttings in this environment for 90 days for good root formation.

Key words: vegetative propagation, greenhouse, mini-tunnel, rooting speed, logistic model.

RESUMEN

Sequoia sempervirens es un árbol longevo de rápido crecimiento con madera resistente a plagas. El objetivo de este estudio fue cuantificar la capacidad de enraizamiento adventicio de clones de *S. sempervirens* en dos ambientes, así como determinar el comportamiento de enraizamiento durante el período de evaluación. Se plantaron miniestaquillas de cinco clones cultivados en minihuertos clonales para enraizar en dos ambientes diferentes: mini túnel e invernadero de nebulización intermitente. Se realizaron evaluaciones semanales (de 30 a 93 días) de las variables: supervivencia (%), mini estaquillas enraizadas (%) y raíces emitidas. La velocidad de enraizamiento varió en relación con los clones, ocurriendo principalmente entre 50 y 60 días después de plantados, con la aparición de nuevas raíces entre 70 y 80 días. El ambiente de cultivo promovió respuestas distintas en el proceso de enraizamiento, siendo más temprano en el invernadero de nebulización intermitente, pero con un índice más alto en el mini túnel al final de la evaluación. El proceso de diferenciación de mini estaquillas ocurrió inicialmente con la formación de callos, alrededor de 15 días, seguido de enraizamiento (entre 30 y 60 días) y la posterior aparición de nuevas raíces. El enraizamiento de las mini estaquillas se puede hacer en un mini túnel, con buenos índices para todos los clones, y se recomienda mantener las mini estaquillas en este ambiente durante 90 días para una buena formación de raíces.

Palabras clave: propagación vegetativa, invernadero, mini túnel, velocidad de enraizamiento, modelo logístico.

INTRODUCTION

Sequoia sempervirens ((D. Don) Endl.) (sequoia) is a species of natural occurrence restricted to the coast of California and southwestern of Oregon, generally in an irregular coastal zone of 725 km long and 8-56 km wide (Ahuja

2009). Although the sequoia develops in humid places and at altitudes ranging from 30 to 760 m, its dispersion can extend to 915 m above sea level. It is a fast-growing tree, reaching a growth rate of 1-1.5 meters per year, with the largest trees reaching heights superior to 110 m (Olson *et al.* 1990). Sequoia wood is reddish, usually called redwood. It presents

low density (0.40 to 0.45 g cm⁻³), being easy to work and resistant to pests that attack wood. Its phenolic products confer exceptional chemical stability and can be used for raw wood, unfolding and paper production (Gale 1962).

Sequoia shows reproduction mainly by seeds and, often, by basal shoots (Ahuja 2009). Seed reproduction is a barrier to large-scale breeding, as seed germination rate is very low (mean 10 %) (Boe 1974). For asexual reproduction, classic literature has reported that the species has the potential for propagation by cuttings (Metcalf 1924), nevertheless no large-scale attempt for this type of reproduction had been reported until the 1960's (Roy 1966). The first studies on vegetative propagation by cuttings began around 1970. Already in the first studies, the necessity to use basal shoots obtained from cut of the trunk or the stimulation by hot water in the roots was evidenced.

The use of vegetative propagation can overcome the problems reported with the use of seeds, besides making it possible to increase production in a shorter period (Stuepp *et al.* 2013), to select genotypes of interest and to produce uniform populations with a larger phase control of development (Hartmann *et al.* 2011). Among the vegetative propagation methods, the mini-cutting technique shows effective and relatively fast results for obtaining clones (McMahon *et al.* 2014). This technique has some advantages, such as the reduction of the size of the propagules, increasing in the productivity of shoots per area and better rooting, often without the need to use growth regulators (Stuepp *et al.* 2015).

Several factors influence the performance of mini-cuttings, especially the environmental conditions to which the propagules are exposed during the adventitious rooting stage, directly interfering with the survival and percentage of rooting (Brondani *et al.* 2018). The temperature and relative humidity of the air in the rooting environment are emphasized among the factors and have direct implications in the physiological processes. To maintain adequate temperature and humidity for rooting, appropriate structures are required in the nursery phase. The advancement of technology has allowed the development of infrastructure used in the propagation of plants, such as nebulization chambers and greenhouses, often equipped with automated systems. However, intermittent misting systems are costly installations, hence to use this technology is unfeasible for smaller producers.

For small-scale and simple production of the plants, the construction of small greenhouses using low-cost materials (Vieira Neto *et al.* 2010) may be feasible. However, some studies have been developed with this proposal, with good results (Almeida *et al.* 2008, Brondani *et al.* 2018). Another factor that represents an important point for research, having direct effects on breeding gains, is the clonal effect on rooting. The ability to form adventitious roots in vegetative propagules is very restricted and the selection of specific genotypes may allow propagation of the species with future gains.

During the rhizogenic process the formation of groups of meristematic cells occurs, also happens at this stage the differentiation of these groups of cells in primitive roots and the development and emergence of the new roots, including the rupture of other tissues of the stem and the formation of vascular connections with the tissues conducting the cuttings (Hartmann *et al.* 2011). Only from the formation of root primordia is it possible to observe the appearance of roots. The determination of these phases is important for the creation of a pattern of rooting time, period in which each clone needs to remain in the rooting environment. This type of study is important, especially for sequoia, since there are no reports of studies in this sense.

This article is part of a project that aims at producing and cultivating the species in Brazil, through research involving selection of superior materials, vegetative propagation and clonal field tests. Our hypothesis for this study is that there is a difference in rooting of mini-cuttings among clones of *Sequoia sempervirens*, and that this may serve to select superior genetic material for this trait. In addition, these clones may respond differently depending on the rooting environments they are conditioned. This response can guide producers in the process of plants production. Likewise, we wanted to show by means of a mathematical model how the process of formation and development of roots occurs along the time of propagation, aiming at determining the time of maintenance of mini-cuttings in rooting environment.

In this way, the objective of this work is to identify the better environment for rooting of mini-cuttings of different clones of *Sequoia sempervirens*, besides determining the dynamics of rooting through mathematical modeling behavior in the root formation during the evaluation period.

METHODS

Propagule sources for the test were selected from sequoia matrices (located in Sao Francisco de Paula, Rio Grande do Sul state, Brazil (29°27'44"S and 50°24'11"W) of approximately 40 years of age. The area is part of a sequoia plantation carried out between 1974 and 1975 (no correct definition date). Planted seedlings were originated from seeds from California (USA). The vegetative material was propagated by the conventional cutting technique, 120 days after total girdling or partial girdling of the parent plant. The material was collected from the parent trees and transported in Styrofoam® boxes with ice in the background (transport lasted approximately 4 hours) to the Forest Nursery located at University of the State of Santa Catarina- UDESC (Lages, Santa Catarina state, Brazil - 27°47'33" S and 50°18'04" W). After that, cuttings with a size of 10 cm containing a pair of acicular leaves were reduced to 50 % of the leaf area and treated with 6000 mg L⁻¹ of indole-3-butyric acid (IBA). Afterwards, they were inserted in tubes (180 cm³) containing vermiculite of medium granulometry and commercial substrate (peat, ex-

panded vermiculite, pine bark and charcoal) and arranged in a mini-tunnel for rooting.

After cutting, five-month-old rooted cuttings were acclimatized in a shade house (covered with shading screen 30-35 % and average 23 °C) for 30 days and transferred to the greenhouse (covered with low-density polyethylene and average 28 °C) to complete the acclimation for 30 days more. Subsequently, plants with approximately 20 cm of height were transferred to pots with 5L capacity, filled with commercial substrate (50 %) (the same used for cutting) and vermiculite of medium granulometry (50 %) was added. Fifteen days after the installation, the time necessary to adapt the plants to the system, the apex of the plant main bud was cut at a height of 10 cm (± 2 cm), forming the mini-stumps for the establishment of the clonal mini-garden. During four months, monthly pruning of the mini-stumps was carried out.

The nutrient solution used in the clonal mini-garden was commercial fertilizer composed by: 10 % N (water soluble), 42 % P₂O₅ (water soluble), 10 % K₂O (water soluble), 0.6 % Mg, 0.1 % Fe and 0.02 B. Fertigation was done twice a week, with each mini-stump receiving 50 mL of solution composed by diluting 1.5 grams of the fertilizer per liter of water. After the period of formation of the mini-stumps, the sprouts were collected to perform the experiments.

Five clones with higher availability of propagating material from the clonal mini-garden, named A113, A116, A140, A227 and A228 were used, constituting the factor "A" of the experiment. The shoots obtained from these clones were prepared mini-cuttings with 8 to 10 cm in length with a pair of acicular leaves reduced to 50 % of the leaf area.

The mini-cuttings were placed in 180 cm³ polypropylene tubes, containing vermiculite of medium granulometry and commercial substrate (1:1, v/v), where the insertion of approximately 2 cm of the base of the mini-cutting in the substrate was carried out, without the use of growth regulator. According to the manufacturer's description the commercial substrate used consists of peat, expanded vermiculite, pine bark and charcoal. The chemical and physical characteristics according to substrate analysis were: pH = 6.6; electrical conductivity = 0.13 mS cm⁻¹; wet density = 450.8 kg m⁻³; dry density = 302.7 kg m⁻³; current humidity = 32.8 (%); total porosity = 72.2 (%); aeration space = 17.0 (%); readily available water = 12.2 (%); buffer water = 2.4 (%); remaining water = 40.5 (%); CRA10 - water holding capacity at 10 cm = 55.1; CRA50 = 42.9 and CRA100 = 40.5.

After planting, the tubes containing the mini-cuttings were conditioned in two different rooting environments (factor B): a mini-tunnel, located in the UDESC Forest Nursery, and a greenhouse intermittently fogging (GIF) of a forest company located in Otacilio Costa (Brazil). The mini-tunnel is a simple structure with plastic cover, showing 8.0 x 1.20 x 0.9 m (length x width x height), located under the shade house. The GIF is automated, with temperature control (general temperature between 20-30 °C)

and relative humidity (RH > 80 %); both variables were controlled automatically by thermostat and humidistat. The preparation and planting of the material in the containers were carried out in the UDESC Forest Nursery. The pots were transported soon after the procedure to the nursery of Otacilio Costa and kept in an air-conditioned environment during the trip, not exceeding one hour of travel between the two nurseries.

The water management in the mini-tunnel included five irrigations daily (09:00 a.m.; 11:30 a.m.; 01:30 p.m.; 3:30 p.m.; 6:00 p.m) of 7 minutes each, using the micro sprinkler system. In the GIF, irrigation was performed by nebulization, with variable periods according to humidity and temperature. At both places, the data collection of moisture and temperature was performed by means using Politerm datalogger, model Pol-49, with the readings being performed every 10 minutes. The average weekly values of temperature and humidity in the two rooting environments can be observed in figure 1.

The experiment was conducted during the first week of April until the first week of July (2017), under a completely randomized design, in a 5 x 2 factorial scheme (five clones and two environments), using five replicates of 50 mini-cuttings per unit (five mini-cuttings per replicate at each evaluation). Weekly evaluations were carried out (10 weeks), starting from the 30th day after planting, until the 93rd day, when there was stabilization of the rooting. Mini-cuttings evaluated in one period were no longer used in the next evaluations to avoid interference with the withdrawal and replacement of the same.

The survival of mini-cuttings (%), callus formation (%), rooting (%), a number of roots emitted by root mini-cutting and root origin were evaluated. Survivors were mini-cuttings that had live wood, old leaves or young shoots, rooted or not. The percentage of rooted mini-cuttings was considered on the total, not only on the surviving. Rooted mini-cuttings were those that had root primordia larger than 2 mm. To determine the origin of the roots, the site was classified into: roots with origin of callus (figure 2A), roots with origin in the woody tissue (it could be of the cortex, exchange, vascular ray or parenchyma of the phloem) (figure 2B) and in both sites (figure 2C).

After checking the normality of the data by the Kolmogorov-Smirnov test and the homogeneity by the Bartlett test, the statistical analysis was performed. When necessary, the data were transformed by the function $(x + 0.5) / 0.5$. The data of the final evaluation (93 days) were submitted to analysis of variance and when there was significant difference by the *F* test the means were compared by the Scott-Knott test (clone factor) or *t* test (local factor) at 5 % probability. The analyses were applied by the statistical program R software.

The data distributions of the two variables were then adjusted using an appropriate regression model for estimating the rooting of mini-cuttings according to the evaluation on the time. After testing by linear, exponential, poly-

nomial and logistic models, the logistic model showed the best-fitting results. For the logistic regression, three models were tested: with four parameters, with three parameters, and an asymptotic. Their quality was further evaluated to select the best model, using the Akaike information criterion (AIC) (Akaike 1973), the Bayesian criterium (BIC)

and the standard error of the estimate (S_{yx}). The logistic function is used to describe changes in the dependent variable (in the case of this study survival (%), callus formation (%), rooting (%) and number of roots) as a function of time. The logistic regression model of this work was then adjusted according to the function with four parameters [1]:

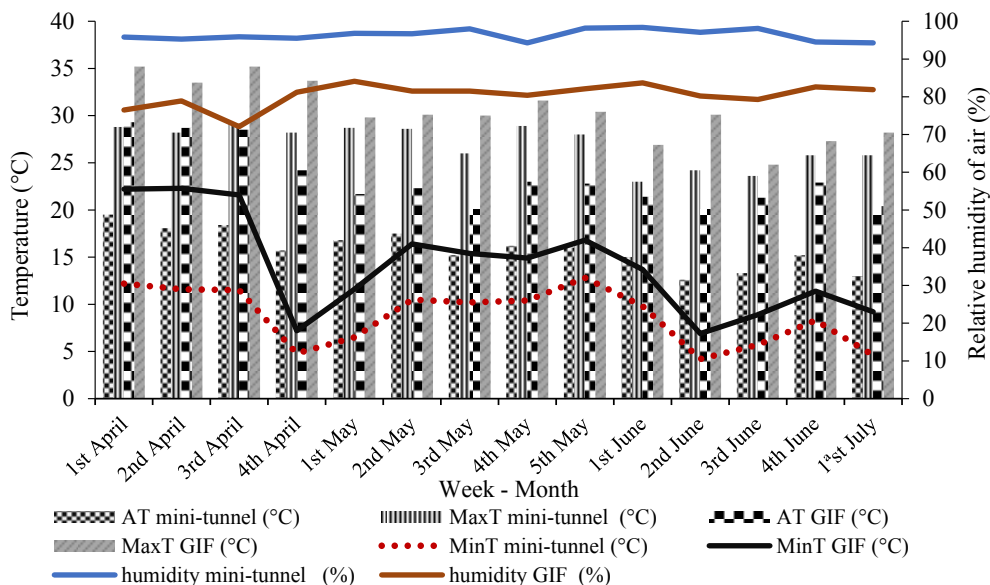


Figure 1. Weekly averages (first week of April to first week of July) of average temperature – AT (°C), maximum temperature - MaxT (°C), minimum temperature - MinT (°C) and average relative humidity - humidity (%) in the two environments (mini-tunnel and greenhouse intermittently fogging - GIF) in the rooting of mini-cuttings of *Sequoia sempervirens*.

Promedios semanales (desde la primera semana de abril hasta la primera semana de julio) de temperatura promedio - AT (°C), temperatura máxima - MaxT (°C), temperatura mínima - MinT (°C) y humedad relativa promedio - humedad (%) en los dos ambientes (mini túnel e invernadero de nebulización intermitente - GIF) durante el enraizamiento de mini estaquilla de *Sequoia sempervirens*.

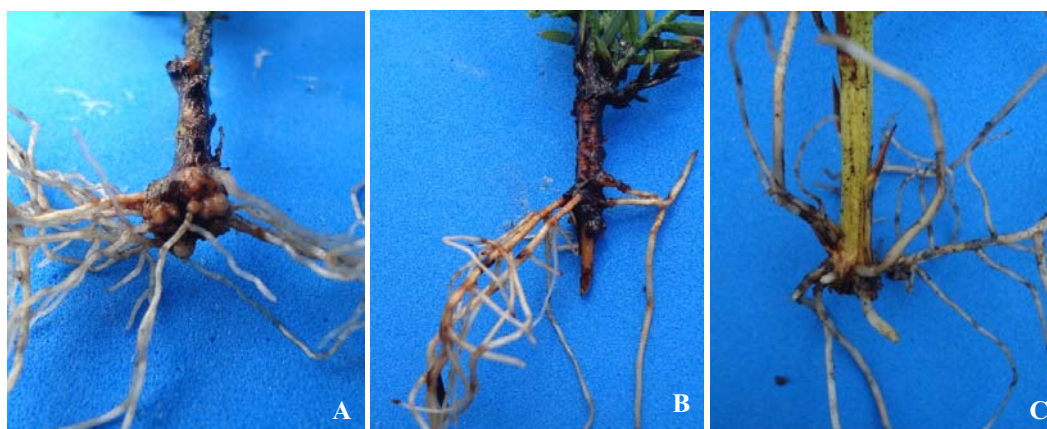


Figure 2. Roots origin in *Sequoia sempervirens* mini-cuttings; A) roots with origin of callus; B) roots with origin in the woody tissue and, C) roots emerging from calluses and woody tissue.

Origen de las raíces en mini estaquilla de *Sequoia sempervirens*; A) Raíces con origen de callo; B) raíces con origen en el tejido leñoso, C) raíces que emergen de callos y tejido leñoso.

$$Vi = \varphi_1 + \frac{\varphi_2 - \varphi_1}{1 + \exp[(\varphi_3 - Ti)/\varphi_4]} + \varepsilon_i \quad [1]$$

Where: V_i = Variable observed in the i^{th} mini-cutting; T_i = time of the i^{th} mini-cutting regarding the days after planting; φ_i = regression coefficients and ε_i = random error.

The parameter φ_1 is the upper horizontal. The parameter φ_2 is the lower horizontal asymptote where the variable goes to positive infinity. The parameter φ_3 is the middle response parameter, which represents the variable value at the inflection point, when the response is $(\varphi_1 - \varphi_2)/2$, *i.e.* halfway between the upper and lower asymptote. The parameter φ_4 is the scale parameter.

With the equation obtained for each clone and site, the maximum rooting potential expressed by the coefficient φ_2 was determined. The functions were adjusted for each rooting site, for each clone and for the variation of the clones at each site. Weekly, starting from the 15 day, the development of calluses and roots were recorded through photographs, seeking to create a pattern of root development.

RESULTS

For survival (%) and callus formation (%) in the sequoia mini-cuttings in the different evaluation periods, due to the clones and rooting sites, there was no significance and adjustment of the original logistic function, or any of the equations tested. Mean survival was 98 % and callus mean was 35.5 %, considering weekly evaluations of 30 to 93 days in both sites and for the five clones tested. About rooting, based on the shape of the curve and the estimates of the parameters φ , it was possible to verify that there are differences in the rooting percentage in the evaluated rooting environment (mini-tunnel and GIF) and in the five clones tested (figure 3).

In clones A113, A116 and A140, the rooting started earlier in the GIF than in the mini-tunnel. At 30 days, there was no rooting of mini-cuttings in the mini-tunnel, while in GIF, rooting of clones A113 and A140 were observed. In clone A113 rooting progressively increased in GIF until approximately 80 days after planting, when there was stabilization of the curve. In the mini-cuttings kept in the mini-tunnel, rooting only occurred after the 50th day. However, rooting reached stabilization (φ_2) at 60 days. The clone A113 presented final rooting near 80 % in both rooting environment (φ_2 mini-tunnel = 82.27 % and φ_2 GIF = 87.46 %).

Rooting in GIF also started previously (evaluation at 37 days) for clone A116, reaching stabilization near 60 days. In this environment, the maximum final rooting was less than 90 %, being smaller in relation to the mini-cuttings kept in the mini-tunnel, which presented 100 % 80 days after planting. The clone A140 exhibited a similar

rooting percentage in both environments, being higher in the mini-tunnel at the end of the evaluation. It is important to emphasize the precocity in the rooting of this clone in relation to the others, because before the 60 days more than 80 % of the mini-cuttings already had roots.

The most important difference in rooting between the two environments was observed for clone A227, which had a final rooting slightly higher than 50 % in GIF (φ_2 = 52.543) and 100 % in the mini-tunnel. Probably this result is due to the interaction of genetic characteristics of the clone versus environmental effect. Unlike clone A227, clone A228 showed similarity in rooting percentage. Only after 70 days were better results observed for the mini-tunnel, in which there was also higher final rooting for this clone.

In relation to the number of roots per mini-cutting there was variation in each clone (figure 4). For clones A116 and A140 the GIF presented the best results, exceeding 10 roots per mini-cutting. For clones A227 and A228, the mini-tunnel environment provided improvement in rooting, ranging from 6 to 10 roots in the last evaluation (93 days). Clone A113 presented similar behavior at 93 days of evaluation in both environments.

In the analysis of variance, using data only from the last evaluation (93 days), there was no difference for survival, with the overall mean of 98 %. The callus formation ($P = 0.045$), rooting ($P = 0.0049$) and number of roots ($P = 0.0023$) showed interaction between the environment (mini-tunnel and GIF) and clones.

In relation to callus formation, mini-cuttings in the mini-tunnel showed higher callogenic formation (table 1). Clone A228 presented the highest average and clone A140 the lowest percentage. Rooting showed no difference among the clones in the mini-tunnel, with results higher than 85 %. In the GIF, the clone A227 showed inferior rooting (also in relation to the mini-tunnel), the only one with a value lower than 85 %. Regarding the number of roots, there was also no difference among the clones, with each mini-cutting showing approximately five to nine roots. In the GIF there was a considerable difference among the clones, ranging from 4.1 (A227) to 14.7 (A140). Between the environments, mini-cuttings maintained in GIF presented higher values for clones A116 and A140.

The root origin shows high variation among the evaluated clones. Most clones present callus as root origin, except for clones A116 and A228 in which woody tissue or both sites (callus and woody tissue) predominate as root origin (table 2).

The process of differentiation of mini-cuttings aiming at root development starts, in most experiments, with callus formation. At about 15 days (the 3rd week after planting), the visual appearance of this type of structure at the base of the mini-cutting begins, usually with small structures and with clear appearance (figure 5A). Rooting for most of the tested clones starts from the 4th and 5th week (figure 5B), which originates from the callus or woody tissue, presenting initially few roots with important thickness

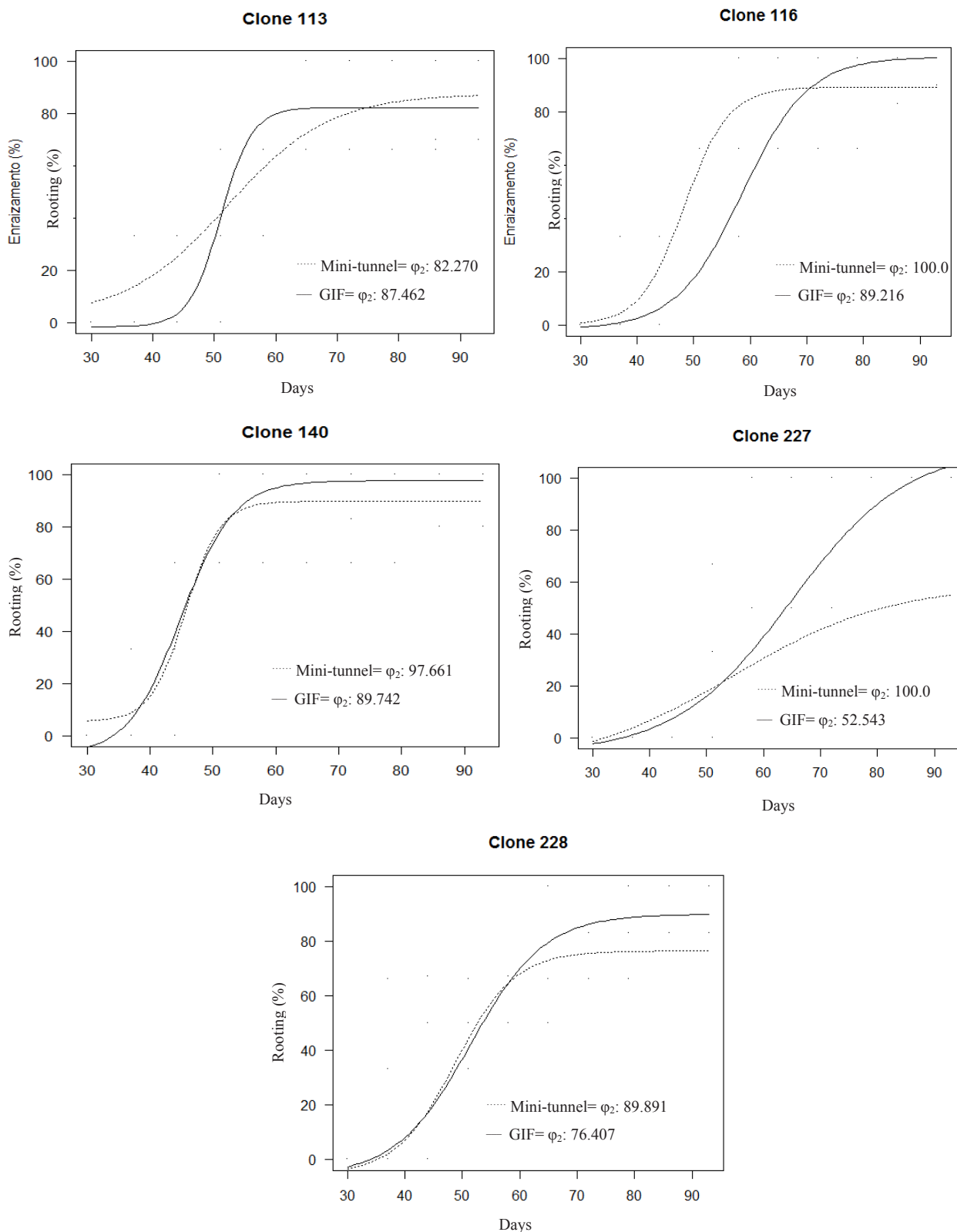


Figure 3. Rooting of *Sequoia sempervirens* clones as a function of time in greenhouse intermittently fogging (GIF) and mini-tunnel. φ_2 : coefficient of the maximum potential of rooting. Weekly, starting from the 15 day, the development of calluses and roots were recorded through photographs, seeking to create a pattern of root development.

Enraizamiento de clones de *Sequoia sempervirens* en función del tiempo de residencia en el invernadero de nebulización intermitente (GIF) y mini tunel. φ_2 : coeficiente del potencial máximo de enraizamiento. A partir del día 15, el desarrollo de callos y raíces fue registrado semanalmente mediante fotografías para crear un patrón de desarrollo radical.

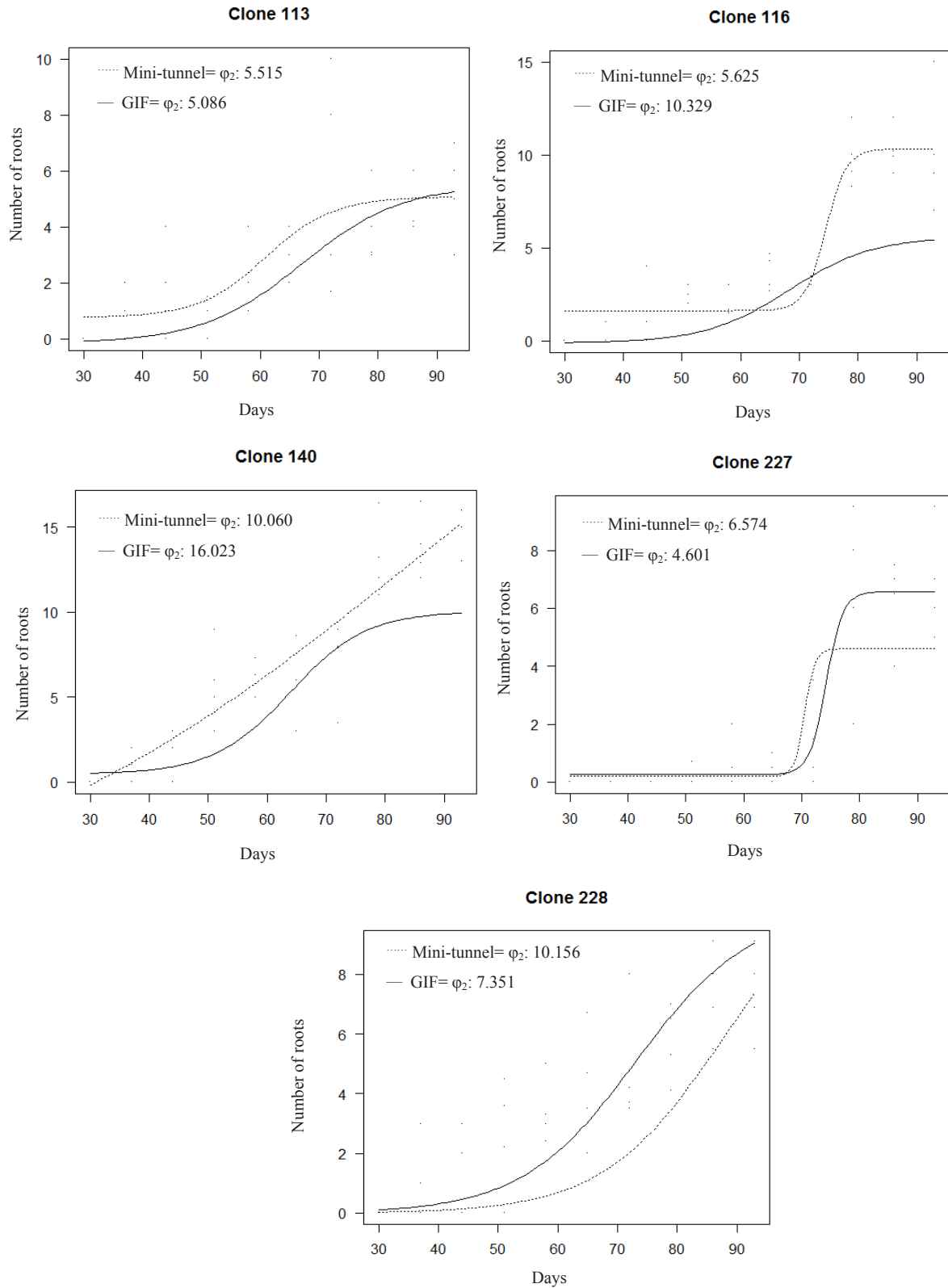


Figure 4. Number of roots in mini-cuttings of *Sequoia sempervirens* clones as a function of time in greenhouse intermittently fogging (GIF) and mini-tunnel. φ_2 : coefficient of the maximum potential of rooting.

Número de raíces en mini estaquillas de clones de *Sequoia sempervirens* en función del tiempo de residencia en el invernadero de nebulización intermitente (GIF) y mini túnel. φ_2 : coeficiente del potencial máximo de enraizamiento.

(figure 5C and 5D). From the 6th to 7th week (between 40 - 50 days) a progressive increase in rooting (figure 5E) and the emergence of more fine roots occur. After the 8th week (and observed until the 13th), there was a high increase in

the number of roots, and the mini-cutting was observed to present growth of the aerial part, developing an apical dominance (figure 5F, 5G and 5H).

DISCUSSION

Survival was high in the sequoia mini-cuttings, showing good control of the environment conditions for maintenance of the material during the rooting process, regardless of the site (mini-tunnel or GIF). In addition, it can be observed that the species has a potential for propagation by the mini-cutting technique, and is similar to classical species in the propagation by cloning in Brazil, especially the genus *Eucalyptus* (Brondani *et al.* 2010, Borges *et al.* 2011).

Regarding rooting, the difference between the mini-cuttings maintenance sites shows the importance of the environment conditions to maximize the rooting. In the GIF, rhizogenic process started earlier for most of the clones, and it was possible to observe mini-cuttings rooted as early as 30 days. This rapid rooting is surprising when it comes to a species of conifer that generally has low indexes and slower processes, especially in important genera such as *Picea*, *Tsuga*, *Abies* and *Pinus* (Hartmann *et al.* 2011). This result, besides the environment conditions, which will be treated next, is attributed to the process of reinvigoration in vegetative rescue, when full or partial girdling was used, and to rejuvenation with the use of successive pruning in the clonal mini-garden (Wendling *et al.* 2014).

The highest temperature obtained in the GIF (figure 1) was responsible for the early rooting contrasted with the mini-tunnel in most of the clones. The mean temperature obtained in the GIF during the first 30 days was around 25 to 28 °C. On the other hand, the average was less than 20 °C. With this, the species shows a certain preference for higher temperatures in the initial phase of cell differentiation and root development. Lower temperatures may inhibit the activity of endogenous auxins (Corrêa and Fett-Neto 2004). Studies have shown that there is a reduction of

Table 1. Callus formation (%), rooting (%) and number of roots in mini-cuttings of *Sequoia sempervirens* in relation to the use of different clones and environments, 93 days after planting.

Formación de callos (%), enraizamiento (%) y número de raíces en mini estaquillas de *Sequoia sempervirens* en relación con diferentes clones y ambientes, 93 días después de plantados.

Clone	Mini-tunnel	GIF Greenhouse intermittently fogging
	Callus formation (%)*	
A113	62.5 Ab ¹	49.5 Ab
A116	87.5 Aa	31.0 Bb
A140	50.0 Ab	18.7 Bc
A227	50.0 Ab	72.5 Aa
A228	87.5 Aa	89.0 Aa
Rooting (%)*		
A113	87.5 Aa	85.0 Aa
A116	100.0 Aa	95.0 Aa
A140	100.0 Aa	95.0 Aa
A227	100.0 Aa	58.0 Bb
A228	93.7 Aa	95.7 Aa
Number of roots*		
A113	6.0 Aa	5.2 Ac
A116	5.3 Ba	10.5 Ab
A140	8.9 Ba	14.7 Aa
A227	6.8 Aa	4.1 Ac
A228	8.7 Aa	7.4 Ac

¹ Means followed by upper in the line and lower case letters in columns do not differ by the Scott-Knott test (clone factor) and *t* test (local environment), at 5 % probability. * = *P* < 0.001.

Table 2. Origin of the roots (callus, woody tissue or callus and woody tissue) in different clones of *Sequoia sempervirens* during the rooting process.

Origen de las raíces (%) (callo, tejido leñoso o callo y tejido leñoso) en los diferentes clones de *Sequoia sempervirens* durante el proceso de enraizamiento.

Clone	Origin of the roots (%)		
	Callus*	Woody tissue*	Callus and woody tissue*
A113	54.5 b ¹	38.6 a	6.9 a
A116	29.5 a	34.1 a	36.4 b
A140	50.0 b	31.2 a	18.8 a
A227	48.7 b	25.6 a	25.7 b
A228	33.3 a	31.3 a	35.4 b

¹Averages followed by equal letters in the columns do not differ by Scott-Knott's test, at 5 % probability. * = *P* < 0.001.

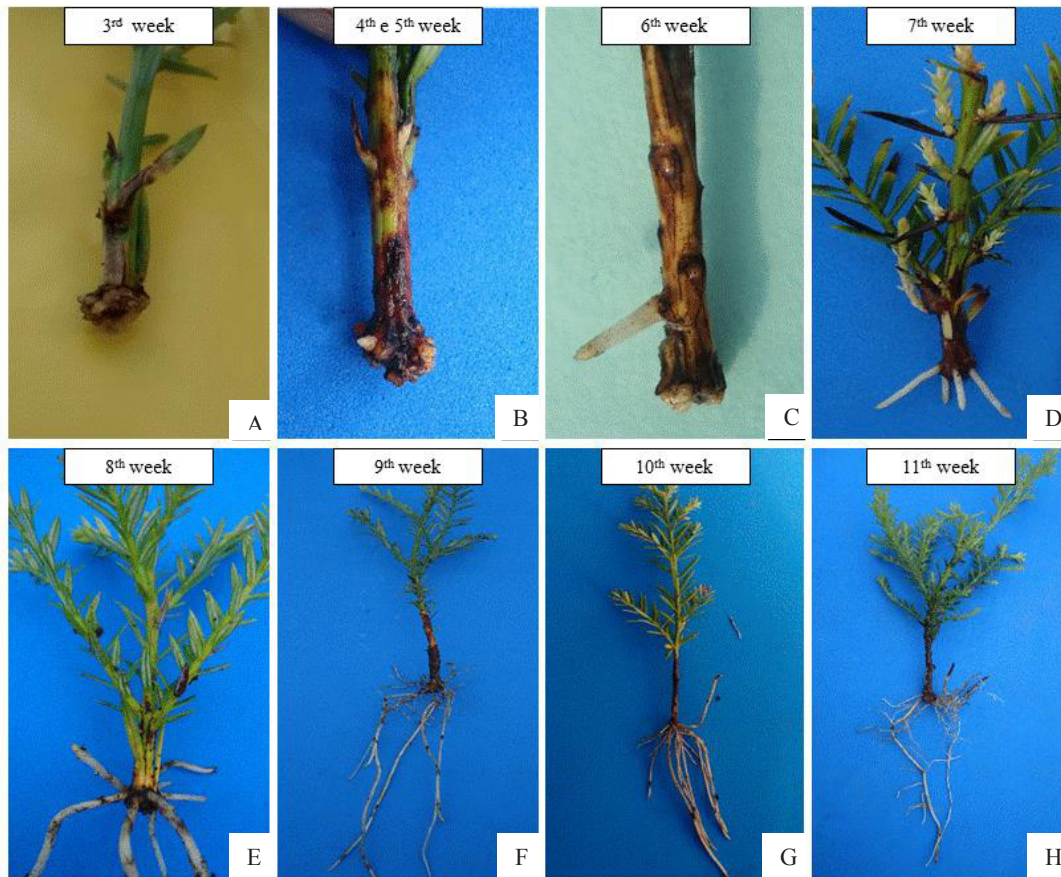


Figure 5. Evolution in the mini-cutting rooting process of *Sequoia sempervirens* after planting: A) 3rd week; B) 4th and 5th week; C) 6th week; D) 7th week; E) 8th week; F) 9th week; G) 10th week and H) 11th week.

Evolución en el proceso de enraizamiento de mini estaquillas de *Sequoia sempervirens* después de: A) 3^a semana; B) 4^a y 5^a semana; C) 6^a semana; D) 7^a semana; E) 8^a semana; F) novena semana; G) 10^a semana y H) 11^a semana.

basal IAA (indole acetic acid) transport when the temperature is reduced from 25 °C to 4 °C (Garrido *et al.* 2002), which may influence the decrease of the root induction in the mini-cuttings during the colder seasons or slow process of differentiation. In this study, minimum temperatures were recorded in the mini-tunnel, near 5 °C (4th week of April), which probably reduced the root starting.

Influence of temperature during the organogenesis of adventitious roots was observed on cuttings of *Pinus elliotii* var. *elliotii* Engelm. x *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (Sénécl) Barr. *et* Golf., where low temperatures influenced the survival of the cuttings, although but reducing the percentage of rooting (Rasmussen *et al.* 2009). In contrast, high temperatures can induce water deficit and trigger numerous cellular processes that affect cycle and cell division (Costa *et al.* 2013). High temperatures alter the metabolism of the propagules and may lead to the denaturation of enzymes with reduced absorption of nutrients that ultimately reduce the rhizogenic capacity of the tissues and promote the callus induction at the base of the propagules (Trueman *et al.* 2013). The lowest rooting

at the end of the evaluations for most clones in GIF may be related to the higher maximum temperature in this environment (figure 1), which was over 35 °C in some moments. Sensitivity to deleterious effects in high temperature conditions may also be related to the genetic variation existing in the species (Ahuja 2009), adaptive characteristics of each genotype (Hartmann *et al.* 2011) or even by epigenetic factors (Allavena and Rossetti 1986).

In general, the GIF showed average temperature (figure 1) closer to those indicated for the rooting of subtropical or tropical species (20-25 °C), mainly *Eucalyptus* spp. (Brondani *et al.* 2018). However, the fact that sequoia originates from colder areas with a high thermal variation (Olson *et al.* 1990), lower temperatures or with larger thermal variation between day and night can represent a benefit to the rooting of the species, such as seen for some species of conifers (Hartmann *et al.* 2011).

Each species requires a distinct temperature range, in which optimal adventitious rooting can be achieved. The average, maximum and minimum temperatures of the day, at determined time intervals, are parameters that must be

considered in the propagation environment, being adapted for each species, hybrid or clone. Different species have different preferences in the rooting process. Corrêa and Fett-Neto (2004) observed in *Eucalyptus saligna* Smith the range of 25 to 30 °C, while for *Eucalyptus globulus* Labill. the ideal average temperature is around 20 °C.

With the exception of clone A113, the others had a higher rooting at the end of the experiment (93 days) for the mini-cuttings kept in the mini-tunnel. This fact (most rooting in the mini-tunnel) can be explained by the maintenance of higher humidity in the mini-tunnel environment, as well as the damage to the process due to the high temperatures, as previously mentioned. Although the GIF has moisture content close to or higher than 80 %, there seems to be larger adaptation of the species to higher levels of this factor. Humidity is one of the external factors that most contribute to the occurrence of rooting in the cuttings, and its maintenance is recommended over 80 %, thus preserving the turgescence of the propagules. According to Hartmann *et al.* (2011), plastic coverings in the rooting environment are recommended to maintain high humidity by forming a film of water vapor on the leaves. In case of wilting or dehydration of mini-cuttings, even for a short period, the chance of rooting is reduced drastically, and may lead only to the formation of calluses.

The use of mini-tunnels in vegetative propagation has increased in recent years, mainly in the mini-cutting of species of the genus *Eucalyptus*, promoting acceleration and elevation of rooting indices. Despite this, the most common use of these structures is in the coverage in the clonal mini-garden (Batista *et al.* 2015). The use of simple mini-tunnels, such as those used in this study, for the maintenance of cuttings/mini-cuttings during the rooting process can be an inexpensive and easily installed alternative. Due to the results obtained in the rooting of sequoia and the data of humidity and temperature observed, it is possible to recommend the use of this structure for the most varied species, and the type and interval of the irrigation should be adjusted.

Corroborating with the results of the present study, where the mini-tunnel resulted in high rooting rates, Brondani *et al.* (2018) working with *Corymbia citriodora* (Hook.) K.D. Hill *et al.* L.A.S. Johnson, *E. urophylla* S.T. Blake and *E. benthamii* Maiden *et al.* Cambage, also obtained better rooting of micro-cuttings maintained in a mini-tunnel kept in the shade house. Studying the effect of mini-tunnels in the propagation of cuttings of *Ficus carica* L., Pipattanawong *et al.* (2008) found an increase in temperature and humidity with the use of the structure, a fact that promoted the early formation of calluses, shoots and roots. In *Hamelia patens* Jacquin (Nour and Elgimabi 2009) and *Citrus limettioides* Tan. (Hussain *et al.* 2016) better rooting results of cuttings were also found when they were kept in mini-tunnels with plastic cover. All the studies related the improvement in the rooting to higher humidity obtained with the use of the plastic structures, such as mini-tunnels.

The rooting of mini-cuttings and the number of roots

were not significant for all clones. From the root initiation until the end of the evaluations (93 days) it was possible to observe differences, more pronounced in the clone A227 by the difference between the sites, and clone A140 by the precocity in the root initiation and stabilization. It can be observed that the genotype capacity and speed of rooting of mini-cuttings is similar to that found by Mankessi *et al.* (2009) and Oliveira *et al.* (2012) in species of the genus *Eucalyptus*.

The rooting velocity of mini-cuttings indicates differences among the clones regarding the rhizogenic process, reflecting distinction in the ideal time of permanence of the mini-cuttings in the rooting house. Results showing genotypic differences were also obtained in work with different progenies of *Anadenanthera macrocarpa* (Benth.) Brenan (Dias *et al.* 2012) and *Eucalyptus grandis* Hill (ex Maiden) clones (Melo *et al.* 2011).

It is known that the process of rooting in woody species is genotype dependent. Different species, hybrids and clones of the same parent may require different cultivation conditions and, consequently, varied indices and rooting processes (Mokotédi *et al.* 2000). The formation of adventitious roots in mini-cuttings can be directly and indirectly controlled by some genes (Silva *et al.* 2012), as *SCARECROW* and *SCARECROW-LIKE* (Sanchez *et al.* 2007), *PtRR13*, *PtAIL1*, *PtAGL16* and *PtMYB36* (Rigal *et al.* 2012) resulting in a low auxin level or lack of co-factors of rooting. The genetic determination in rooting is known for several conifers, such as *Pinus taeda* L., *Larix* sp, *Tsuga heterophylla* Raf. and *Pinus elliottii* Englem × *P. caribaea* var. *hondurensis* (Shepherd *et al.* 2005). This knowledge of genetic effect is directly related to the success or failure of plants production through mini-cuttings, since there may be premature discarding of some clones because they present a slower root emission.

An important fact in the vegetative propagation of sequoia is the formation of calluses in mini-cuttings. In this study, the presence of callus was higher in the mini-tunnel than in GIF. This fact can be attributed to larger temperature oscillation in mini-tunnel environment. However, callus formation is common in the vegetative propagation of conifers (Hartmann *et al.* 2011) mainly in sequoia (Navroski *et al.* 2015). In addition, there seems to be a genetic effect interacting with environmental effect on rooting, evidenced by the low appearance of callus in clone A140, mainly in the GIF environment. Other clones (mainly A228) present almost obligatory formation, for later rooting process.

It is important to consider that callus and root formation are independent processes, and the simultaneous occurrence is derived from the dependence of similar internal and environmental conditions (Goulart *et al.* 2014). However, in some plants callus formation may be a precursor to adventitious root formation as is commonly the case in sequoia.

The development of rooting, obtained through visual weekly frequency observations, shows that the process of cell differentiation is rapid for the species. After 15 days of planting it is possible to observe the appearance of callo-

genic structures at the base of mini-cuttings. As described by Salvador (2011), with the preparation of a mini-cutting, from the longitudinal or bevel cut made at its base, a lesion occurs both in the tissues of the xylem and in the phloem, resulting in a trauma followed by a cicatrization process, forming then a suberin cover that reduces dehydration in the injured area. In this region a mass of disorganized parenchyma cells is formed, with little differentiation and in different stages of lignification, called callus.

In the process of rooting mini-cuttings, generally the higher and faster the degree of cell differentiation, the better the possibility of adventitious rooting of the species (Dias *et al.* 2012). This fact was observed in sequoia, since, from the 4th week, an increase in the growth of the callogenetic structures was observed, involving practically the whole radius of the base of the mini-cutting (figure 5B), however without rooting.

Sequoia rooting usually starts with the appearance of a root, followed by the emergence of others after a few days. In the beginning, few thick roots emerge, often arising from callogenetic structures, although, they may also arise from woody tissues. The process evolves with the appearance of new roots and, mainly, secondary roots. This type of root, thinner, is desirable because it exhibits a higher absorption of water and nutrients (Freitas *et al.* 2009) and improves the structuring of the substrate.

Finally, as observed by the mini-cutting rooting percentage, it is possible to keep some clones for less time in the mini-tunnel or GIF. However, as visualized in the rooting process, it is recommended to maintain them for up to 90 days, to improve the quality of rooting and, especially, for the formation of thin roots.

CONCLUSIONS

The clones tested show different rooting speeds, with high average occurring mainly between 50 and 60 days after mini-cutting. The rooting environment presents a difference in the rooting process, being earlier in the GIF, nevertheless with a higher percentage in the mini-tunnel at the end of the evaluation. The number of roots was influenced by the clones and the two evaluated environments, presenting a higher formation of new roots between 70 and 80 days after mini-cutting.

The use of a mini-tunnel is indicated for the rooting of mini-cuttings of *Sequoia sempervirens* for its low cost and good rooting results. It is recommended to maintain them in this environment for a period of 90 days for proper root formation.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the scholarship awarded.

REFERENCES

- Ahuja MR. 2009. Genetic constitution and diversity in four narrow endemic redwoods from the family Cupressaceae. *Euphytica* 165(1):5-19. DOI: [10.1007/s10681-008-9813-3](https://doi.org/10.1007/s10681-008-9813-3)
- Akaike H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In Petrov BN, F Csaki eds. Second International Symposium on Information Theory. Budapest, Hungary. Academiai Kiado. p. 267-281.
- Allavena A, L Rossetti. 1986. Micropropagation of bean (*Phaseolus vulgaris* L.): Effect of genetic, epigenetic and environmental factors. *Scientia Horticulturae* 30(1):3 7-46. DOI: [10.1016/0304-4238\(86\)90079-8](https://doi.org/10.1016/0304-4238(86)90079-8)
- Almeida EFA, PB Luz, MA Lessa, PDO Paiva, CJB Albuquerque, MVC Oliveira. 2008. Diferentes substratos e ambientes para enraizamento de mini-ixora (*Ixora coccinea* "compacta"). *Ciência e Agrotecnologia* 32(5):1449-1453. DOI: [10.1590/S1413-70542008000500014](https://doi.org/10.1590/S1413-70542008000500014)
- Batista AF, GA Santos, LD Silva, FF Quevedo, T Assis. 2015. The use of mini-tunnels and the effects of seasonality in the clonal propagation of *Eucalyptus* in a subtropical environment. *Australian Forestry* 78(1):65-72. DOI: [10.1007/s10681-008-9813-3](https://doi.org/10.1007/s10681-008-9813-3) [10.1080/00049158.2015.1039162](https://doi.org/10.1080/00049158.2015.1039162)
- Boe KN. 1974. *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. In Schopmeyer CS ed. Seeds of woody plants in the United States. Agriculture handbook 450. USDA Forest Service, Washington, DC, USA. p. 764 -766.
- Borges SR, A Xavier, LS Oliveira, LA Melo, MA Rosado. 2011. Enraizamento de miniestacas de clones híbridos de *Eucalyptus globulus*. *Revista Árvore* 35(3):425-434. DOI: [10.1590/S0100-67622011000300006](https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000300006)
- Brondani GE, LS Oliveira, ER Konzen, ALL Silva, JL Costa. 2018. Mini-incubators improve the adventitious rooting performance of *Corymbia* and *Eucalyptus* microcuttings according to the environment in which they are conditioned. *Annals of the Brazilian Academy of Science* 90(2 Suppl. 1):2409-2423. DOI: [10.1590/0001-3765201720170284](https://doi.org/10.1590/0001-3765201720170284)
- Brondani GE, F Grossi, I Wendling, LF Dutra, M Araujo. 2010. Aplicação de IBA para o enraizamento de miniestacas de *Eucalyptus benthamii* Maiden & Cambage x *Eucalyptus dunnii* Maiden. *Acta Scientiarum Agronomy* 32(4):667-674. DOI: [10.4025/actasciagron.v32i4.4879](https://doi.org/10.4025/actasciagron.v32i4.4879)
- Corrêa LR, AG Fett-Neto. 2004. Effects of temperature on adventitious root development in microcuttings of *Eucalyptus saligna* Smith and *Eucalyptus globulus* Labill. *Journal of Thermal Biology* 29(1):315-324. DOI: [10.1016/j.jtherbio.2004.05.006](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2004.05.006)
- Costa CT, MR Almeida, CM Ruedell, J Schwambach, FS Maraschin, AG Fett-Neto. 2013. When stress and development go hand in hand: main hormonal controls of adventitious rooting in cuttings. *Frontiers in Plant Science* 4(1):1-19. DOI: [10.3389/fpls.2013.00133](https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00133)
- Dias PC, A Xavier, LS Oliveira, HN Paiva, ACG Correia. 2012. Propagação vegetativa de progênies de meios-irmãos de angico-vermelho (*Anadenanthera macrocarpa* (Benth) Brennan) por miniestaquia. *Revista Árvore* 36(3):389-399. DOI: [10.1590/S0100-67622012000300001](https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000300001)
- Freitas TAS, DG Barroso, LS Souza, JGA Carneiro. 2009. Efeito da poda de raízes sobre o crescimento das mudas de eucalipto. *Ciência Florestal* 19(1):1-6. DOI: [10.5902/19805098414](https://doi.org/10.5902/19805098414)
- Gale AW. 1962. *Sequoia sempervirens*; its establishment and uses in Great Britain. *Quarterly Journal of Forestry* 56(2):126-137.

- Garrido G, JR Guerrero, EA Cano, M Acosta, J Sánchez-Bravo. 2002. Origin and basipetal transport of the IAA responsible for rooting of carnation cuttings. *Physiologia Plantarum* 114(2):303-312. DOI: [10.1034/j.1399-3054.2002.1140217.x](https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1140217.x)
- Goulart PB, A Xavier, L Iarema, WC Otoni. 2014. Morfoanatomia da rizogênese adventícia em miniestacas de *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus urophylla*. *Ciência Florestal* 24(3):521-532. DOI: [10.5902/1980509815721](https://doi.org/10.5902/1980509815721)
- Hartmann HT, DE Kester, FT Davies Jr, RL Geneve. 2011. Plant Propagation: principles and practices. 8. ed. New Jersey, USA. Prentice Hall. 915 p.
- Hussain I, G Nabi, H Rehman, K Shah, S Ali. 2016. Effect of different environmental condition on different types of Sweet lime cuttings. *Pure and Applied Biology* 5(2):298-302. DOI: [10.19045/bspab.2016.50038](https://doi.org/10.19045/bspab.2016.50038)
- Luna T. 2008. Vegetative Propagation of Coastal Redwood (*Sequoia sempervirens* (Lamb. ex D. Don) Endl.). *Native Plants Journal* 9(1):25-28. DOI: [10.2979/NPJ.2008.9.1.25](https://doi.org/10.2979/NPJ.2008.9.1.25)
- Mankessi F, A Saya, C Baptiste, S Nourissiermountou, O Monteuius. 2009. *In vitro* rooting of genetically related *Eucalyptus urophylla* x *Eucalyptus grandis* clones in relation to the time spent in culture. *Trees* 23(5):931-940. DOI: [10.1007/s00468-009-0335-y](https://doi.org/10.1007/s00468-009-0335-y)
- McMahon TV, CD Hung, SJ Trueman. 2014. Clonal maturation of *Corymbia torelliana* x *C. citriodora* is delayed by minimal-growth storage. *Australian Forestry* 77(1):9-14. DOI: [10.1080/00049158.2013.862160](https://doi.org/10.1080/00049158.2013.862160)
- Melo LA, A Xavier, HN Paiva, SR Borges. 2011. Otimização do tempo necessário para o enraizamento de miniestacas de clones híbridos de *Eucalyptus grandis*. *Revista Árvore* 35(4):759-767. DOI: [10.1590/S0100-67622011000500001](https://doi.org/10.1590/S0100-67622011000500001)
- Metcalf W. 1924. Artificial reproduction of redwood (*Sequoia sempervirens*). *Journal of Forestry* 22(8):873-893. DOI: [10.2979/NPJ.2008.9.1.25](https://doi.org/10.2979/NPJ.2008.9.1.25)
- Mokotedi MEO, MP Watt, NW Pammenter, F Blakeway. 2000. *In vitro* rooting and subsequent survival of two clones of cold-tolerant *Eucalyptus grandis* x *Eucalyptus nitens* Hybrid. *Hortscience* 35(6):1163-1165. DOI: [10.21273/HORTSCI.35.6.1163](https://doi.org/10.21273/HORTSCI.35.6.1163)
- Navroski MC, MO Pereira, AF Hess, R Silvestre, AC Ângelo, AJ Fazzini, AA Alvarenga. 2015. Resgate e propagação vegetativa de *Sequoia sempervirens*. *Floresta* 45(2):383-392. DOI: [10.5380/rf.v45i2.35407](https://doi.org/10.5380/rf.v45i2.35407)
- Nour ME, E Elgimabi. 2009. Improvement of propagation by hardwood cuttings with or without using plastic tunnel in (*Hamelia patens*). *World Journal of Agricultural Sciences* 5(5):522-524.
- Oliveira LS, A Xavier, PC Dias, ACG Correia, SR Borges, EK Takahashi, HN Paiva. 2012. Enraizamento de miniestacas e microestacas de clones de *Eucalyptus urophylla* x *E. globulus* e de *Eucalyptus grandis* x *E. globulus*. *Scientia Forestalis* 40(96):507-516.
- Olson Jr, DF, DF Roy, GA Walters. 1990. *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. Redwood. In Burns RM, Honkala BH eds. *Silvics of North America*. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Handbook. p. 541-551.
- Pipattanawong N, S Tiwong, B Thongyeon, R Darak, P Thamin, W Techa. 2008. Improvement of propagation by hardwood cuttings with and without using plastic pavilions in fig (*Ficus carica* L.) *Kasetsart Journal: Natural Science* 42(2):207-214.
- Rasmussen A, TE Smith, MA Hunt. 2009. Cellular stages of root formation, root system quality and survival of *Pinus elliottii* var. *elliottii* x *P. caribaea* var. *hondurensis* cuttings in different temperature environments. *New Forests* 38(3):285-294. DOI: [10.1007/s11056-009-9147-6](https://doi.org/10.1007/s11056-009-9147-6)
- Rigal A, Yordanov YS, Perrone I, Karlberg A, Tisserant E, Bellini C, Busov VB, Martin F, Kohler A, Bhalerao R, Legué V. 2012. The AINTEGUMENTA LIKE1 homeotic transcription factor PtAIL1 controls the formation of adventitious root primordia in poplar. *Plant Physiology* 160: 1996. DOI: [10.1104/pp.112.204453](https://doi.org/10.1104/pp.112.204453)
- Roy DF. 1966. Silvical characteristics of redwood (*Sequoia sempervirens* [D. Don] Endl.). Berkeley, USA. USDA Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. 20 p. (Research Paper PSW-28).
- Salvador TL. 2011. Caracterização morfológica de genótipos e formação de raízes em estacas caulinares de pinheira (*Annona squamosa* L.). Dissertação (Mestrado em Produção vegetal). Rio Largo-Alagoas, Brasil. Universidade Federal de Alagoas, Centro de Ciências Agrárias. 104 p.
- Sanchez C, Vielba JM, Ferro E, Covelo G, Sole A, Abarca D, de Mier BS, Diaz-Sala C. 2007. Two SCARECROW-LIKE genes are induced in response to exogenous auxin in rooting-competent cuttings of distantly related forest species. *Tree Physiology* 27:1459-1470. DOI: [10.1093/treephys/27.10.1459](https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1459)
- Shepherd M, R Mellick, P Toon, G Dale, M Dieters. 2005. Genetic control of adventitious rooting on stem cuttings in two *Pinus elliottii* x *P. caribaea* hybrid families. *Annals of Forest Science* 62(5):403-412. DOI: [10.1051/forest:2005036](https://doi.org/10.1051/forest:2005036)
- Silva LFO, AF Oliveira, R Pio, CR Zambon, DL Oliveira. 2012. Enraizamento de estacas semilenhosas de cultivares de oliveira. *Bragantia* 71(4):488-492. DOI: [10.1590/S0006-87052012000400006](https://doi.org/10.1590/S0006-87052012000400006)
- Stuepp CA, KC Zuffellato-Ribas, HS Koehler, I Wendling. 2015. Rooting mini-cuttings of *Paulownia fortunei* var. mikado derived from clonal mini-garden. *Revista Árvore* 39(3):497-504. DOI: [10.1590/0100-67622015000300010](https://doi.org/10.1590/0100-67622015000300010)
- Stuepp CA, GP Pereira, LM Zem, MLP Peña, PMC Bueno, V Spader, KC Zuffellato-Ribas, GM Rosa. 2013. Enraizamento de melaleuca: influência da altura de coleta das estacas e aplicação de IBA. *Colloquium Agrariae* 9(1):01-09. DOI: [10.5747/ca.2013.v09.n1.a083](https://doi.org/10.5747/ca.2013.v09.n1.a083)
- Trueman SJ, TV McMahon, M Bristow. 2013. Production of cuttings in response to stock plant temperature in the subtropical eucalypts, *Corymbia citriodora* and *Eucalyptus dunnii*. *New Forests* 44(2):265-279. DOI: [10.1007/s11056-012-9315-y](https://doi.org/10.1007/s11056-012-9315-y)
- Vieira Neto J, AF Oliveira, ED Gonçalves, HA Mesquita, LFO Silva, NC Oliveira, R Pio, DF Silva. 2010. Enraizamento de estacas semilenhosas de oliveira em estufa baixa: alternativa para o pequeno produtor. Belo Horizonte, Brasil. EPAMIG (Circular Técnica 78).
- Wendling I, S Trueman, A Xavier. 2014. Maturation and related aspects in clonal forestry, part II: reinvigoration, rejuvenation and juvenility maintenance. *New Forests* 45(4):473-486. DOI: [10.1007/s11056-014-9415-y](https://doi.org/10.1007/s11056-014-9415-y)

Risk assessment of trees protected by law in Curitiba squares, Paraná, Brazil

Análisis de riesgo de los árboles protegidos por la ley en las plazas de Curitiba, Paraná, Brasil

Severo Ivasko Júnior**, **Daniela Biondi^a**, **Eduarda Ximenes^a**,
Allan Rodrigo Nunho dos Reis^a, **Bruna Fernanda Heck Bomm^a**

* Corresponding author: ^a Universidade Federal do Paraná (UFPR),
Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal (PPGEF), Curitiba, Paraná, Brasil,
dbiondi@ufpr.br, eduardaximenes@ufpr.br, allan.nunho@ufpr.br, brunabomm@ufpr.br, severoivasko@ufpr.br

SUMMARY

The aim of this article was to evaluate the likelihood of failure of trees protected by law located at Curitiba squares, Paraná, through the adaptation of the tree risk assessment proposed by the International Society of Arboriculture (ISA). Among all 14 trees analyzed, 11 types of defects were identified in the trunk, with the predominance of canker and codominant stems; 12 in the crown, with the presence of dead and broken branches; and seven in the root system, where root lifting was the most recurrent problem. The evaluation of the tree risk assessment indicated that eight of the 14 trees demonstrated moderate risk (57.14 %), presenting 5 to 12 defects; five had a low risk (35.71 %), with one to seven defects; and one was categorized as a high risk of failure (7.14 %), which had 17 defects. Half of the trees presented the risk assessment associated with defects in the trunk, two of them with problems in the crown, and two others had more defects in the root system. These results highlight the importance of monitoring and maintaining the quality of urban forests, a fact that contributes to the safety and well-being of the population that visit Curitiba squares.

Key words: arboriculture, protected tree, trees failure, urban forest.

RESUMEN

El objetivo de este artículo fue evaluar la probabilidad de daño de los árboles protegidos por la ley ubicados en las plazas de Curitiba, Paraná, mediante la adaptación de la evaluación de riesgo de árboles propuesta por la Sociedad Internacional de Arboricultura (ISA). Se identificaron 11 tipos de defectos en el tronco, con predominio de tallos cancerosos y codominantes; 12 en la corona, con la presencia de ramas muertas y rotas; y siete en el sistema de raíz, cuya elevación de raíz fue el problema más recurrente. La evaluación de la evaluación del riesgo de árboles indicó que 8 de los 14 árboles mostraron un riesgo moderado (57,14 %), presentando de 5 a 12 defectos; cinco tuvieron un riesgo bajo (35,71 %), con uno a siete defectos; y uno se clasificó como un alto riesgo de fracaso (7,14 %), que tenía 17 defectos. La mitad de los árboles presentaron la evaluación de riesgo asociada con defectos en el tronco, dos de ellos a problemas en la corona y otros dos tenían más defectos en el sistema radicular. Estos resultados resaltan la importancia de monitorear y mantener la calidad de los bosques urbanos, un hecho que contribuye a la seguridad y el bienestar de la población que visita las plazas de Curitiba.

Palabras clave: arboricultura, árbol protegido, daño en árboles, bosque urbano.

INTRODUCTION

Urban forest comprises trees that promote social, environmental and economic benefits by mitigating urban heat island effects, conserving biodiversity and favoring energy savings real and estate valuation (Biondi 2015). In addition, these trees may have special attributes that add patrimonial value to urban environments.

Historically preserved trees could be categorized into several terminologies, such as mature trees (Hall and Bunce 2011), in England; champion or heritage trees (Orłowski and Nowak 2007), in Poland; ancient trees (Urbiniati 2015), in Italy; remarkable trees (Estellita *et al.* 2007), in

Jaboticabal or even trees protected by law (Curitiba 2009), in Curitiba, both located in Brazil. In general, these trees may present many characteristics in common, such as exceptional size for its species, a peculiar crown architecture, botanical rarity, ecological relevance, significant aesthetic and landscape features or historical, cultural and religious importance (Lai *et al.* 2019).

The trees protected by law in the city of Curitiba are listed by the Municipal Historic Heritage of the state of Paraná, Brazil, which categorized trees into immune to cutting and pruning (*árvores tombadas*) and only immune to cutting (*árvores imunes ao corte*) (Curitiba 2009). Among this last category established by Decree n° 1181

of 2009, only monitored interventions by local authorities are allowed, such as pruning, removal or replacement, to guarantee the species' vigor (Curitiba 2009).

The most relevant criteria to select protected trees by the Municipal Historic Heritage of Paraná is the tree exceptional size; although, as those individuals require special management, they were not included in the normal pruning cycle of Curitiba city and actions were only carried out by demand or if some tree part might fall.

Protected trees are generally located at places with relevant historical and economic value, such as residential gardens and squares. Therefore, they contribute to the preservation of the city's historic and scenic heritage and also to the population environmental awareness (Biondi 2015, Tomao *et al.* 2015). However, in public places with great flow, such as Curitiba squares, the direct exposure of targets (people, vehicles, urban equipment, residential and commercial properties) may increase the likelihood of tree failure impacting a target.

The elevated height and advanced age of protected trees are factors that aggravate the risk of tree failure because it may be associated with their vigor reduction, as well as the safety of the population and urban structures. Thus, it is necessary to assess periodically the general growth and development of these trees to reduce the consequences of tree failure.

Tree risk assessment is a useful tool for urban forest management, being highly recommended for senescent trees, especially those with some degree of instability. However, as these individuals are often older than others, they are more susceptible to an intense wood biodeterioration that causes alterations in its anatomical structure and physical, chemical and mechanical properties.

In the quantitative evaluation, the likelihood of failure and its consequences are estimated by numeric values. While in the qualitative assessment, these variables are determined by categorical scales through the use of the likelihood matrix and risk rating matrix (Smiley *et al.* 2012), which complements the information acquired in the quantitative evaluation.

Following this context, visual evaluation through forms provided by the International Society of Arboriculture (ISA) has deeply contributed to the risk assessment of trees due to its systematic process for identifying, analyzing and assessing over quantitative and qualitative parameters (Smiley *et al.* 2012).

Although both approaches developed by ISA (2013) have subjectivity and ambiguity as limitations, they are practical, quick, low-cost assessments and the most complete compared to other usual protocols, such as those designed by Matheny and Clark (1994), Lonsdale (1999) and Albers *et al.* (2003).

However, to reduce the subjectivity of the ISA protocol, it is necessary to adapt its evaluation parameters to specific cases, since the determination of tree risk failure is subjective. Thus, we adjusted the ISA protocol to reduce such subjectivity and increase its effectiveness.

The aim of this study is to evaluate the likelihood of failure of trees protected by law at Curitiba squares, Paraná, through the qualitative tree risk assessment form proposed by ISA.

METHODS

Study area. This study was implemented in the city of Curitiba, the State of Paraná, situated in the southern region of Brazil (IPPUC 2015). The municipality comprises a total area of 435.27 km² (43,527 ha), subdivided into 75 neighborhoods and 10 administrative units, called "regionals" (IPPUC 2015).

According to the climatic classification of Köppen-Geiger, this region presents subtropical humid mesothermal (Cfb) characteristics, which are described as severe and frequent frost in the winter and without a pronounced dry season (IPPUC 2015). Its average annual temperature and rainfall are 17.4 °C and 1486.5 mm/year, respectively (IPPUC 2015).

Curitiba was predominantly covered by Mixed Ombrophilous Forest (MOF), as part of the Atlantic Forest Biome and grasslands areas. Currently, the area comprised by Curitiba's urban forest represents 43.69 % of the municipality, of which 34.70 % corresponds to the private urban forest and 8.98 % to the public urban forest (Grise *et al.* 2016).

General characteristics of protected trees. The location of Curitiba's protected trees was listed below to determine the representativeness of species in each urban forest typology, varying from public parks, woodlands, squares and street trees to private green spaces such as gardens and woodlands. Table 1 shows the number of species and individuals for typologies and the percentage of trees in each one.

Notwithstanding, there is superior representativeness of protected trees in private areas than other urban forest typologies, trees located in public areas pose a higher risk due to the exposure of more people to these areas.

Thus, only protected trees located at public city squares were evaluated since they summarize the ease of data collection and 28 % of the total trees in one urban forest type. Furthermore, this typology may provide different tree risk assessment, considering they exhibit tree large size, wherein their surroundings are avenues with an intense flow of people and vehicles. Table 2 shows the list of species evaluated and their squares' location.

Tree risk assessment. The evaluation of tree risk was estimated through the protocol Basic Tree Risk Assessment Form developed by the International Society of Arboriculture (ISA 2013), whose application is recommended for arboreal and palm trees with potential risk of failure. The tree risk categorization was determined by the likelihood of failure (related to the amount of tree defects), the like-

likelihood of impact and the consequence of the failure of the three most important parts: crown, trunk and roots.

Nonetheless, we adapted the way of analyzing the likelihood of tree failure proposed by the ISA protocol because it considers a distinct amount of possible defects to the tree parts. In other words, as the protocol admits 17 possible defects to the crown (mainly related to branch health), 13 to the trunk (such as presence of cankers and codominance) and 11 to the root system (such as uplift and cut roots), we believe there was evidence of bias against the root's failure due to the reduced numbers of possible defects associated with this part, which overestimated the probability of failure related to crown defects.

Thus, we used a mathematical constant as weight to balance the defects of the tree parts and therefore each part

contributes equally to the determination of the likelihood of failure. Thus, it was feasible to determine the Relative Likelihood of Failure (RLF) of tree parts, which will reduce the subjectivity in determining this variable:

$$\text{RLF of crown} = \text{DC} * 5.88 \quad [1]$$

$$\text{RLF of trunk} = \text{DT} * 7.69 \quad [2]$$

$$\text{RLF of roots system} = \text{DR} * 9.09 \quad [3]$$

Where:

RLF: Relative likelihood of failure; DC: Number of defects in the crown; DT: Number of defects in the trunk; DR: Number of defects in the roots.

Table 1. Representativeness of protected trees in different types of the urban forest in Curitiba, Paraná.
 Representatividad del corte de árboles inmunes en diferentes tipos de bosque urbano en Curitiba, Paraná.

Typologies	Nº of species	Nº of trees	Trees/Typology (%)
Private woodlands and gardens	18	23	46
Public city squares	13	14	28
Street trees	8	10	20
Public city parks	2	2	4
Public woodlands	1	1	2
Total	42	50	100

Source: Modified from Curitiba (2009).

Table 2. List of protected species situated at Curitiba public squares, Paraná.

Lista de inmunes especies cortadoras situadas en las plazas públicas de Curitiba, Paraná.

nº	Scientific name	Popular name in Brazil	Square name	District	Height (m)
1	<i>Araucaria columnaris</i> (J.R. Forst.) Hook.	Araucária	Tiradentes	Centro	27
2	<i>Caesalpinia leiostachya</i> (Bent.) Ducke	Pau-ferro	Tiradentes	Centro	25.5
3	<i>Carya illinoensis</i> K. Koch	Nogueira	Didi Caillet	Centro Cívico	25
4	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Cedro-rosa	Eufrásio Correa	Centro	23
5	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Timbaúva	Hafez Al Assad	Portão	25
6	<i>Ficus gomelleira</i> Kunth et C.D. Bouché	Figueira	Tiradentes	Centro	20
7	<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	Ipê-amarelo	Tiradentes	Centro	15.5
8	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	Jatobá	29 de março	Mercês	20
9	<i>Livistona</i> sp.	Palmeira-leque	General Osório	Centro	35
10	<i>Olea europaea</i> L.	Oliveira	Santos Andrade	Centro	12.5
11	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Canafístula	Villa Lobos	Jardim Social	16
12	<i>Phoenix canariensis</i> Wildpret	Tamareira	Eufrásio Correa	Centro	15.5
13	<i>Phoenix canariensis</i> Wildpret	Tamareira	Eufrásio Correa	Centro	21.5
14	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	Guapuruvu	Santos Andrade	Centro	40

Source: Modified from Curitiba (2009).

Hence, the Tree Risk Scale associated with each tree part was defined according to the Relative Likelihood of Failure, varying from 0 to 100 % as shown in figure 1.

For all evaluated trees, we established the likelihood of impact as high, since the trees or branches that would eventually fail are extremely likely to impact at least one or all targets in the squares, such as people, vehicles and urban structures. According to ISA Tree Risk Assessment Manual (2013), if there is a constant target with no protection factors and the direction of fall is toward the target, the likelihood of impact is the highest of the group.

Likewise, according to the ISA (2013), we classified the consequences of failure as “Significant” for all evaluated trees, since in case of tree failure, the damages done to the people’s life present in the Curitiba squares were considered as moderate to high.

The general tree risk categorization was defined by the higher risk rating of its parts - crown, trunk, and roots.

In general lines, the risk assessment of 14 protected trees distributed in 5 squares of Curitiba concerned about the quantification of current defects, tree risk categoriza-

tion and the ratio between the number of defects per tree and its category of risk.

RESULTS

Quantification of defects. Among the 14 trees evaluated, we identified only four individuals without any type of defect in the crown (the two of *P. canariensis*, *A. columnaris*, and *Livistona* sp.) and six did not demonstrate apparent problems in the roots (*C. illinoensis*, *P. canariensis*, *A. columnaris*, *C. leiostachya*, *H. albus*, and *P. dubium*), unlike the trunk part, which presented at least one type of defect in all trees evaluated. Table 3 shows the problems frequently found in each tree part.

According to table 3, the most affected part of the trees was the trunk, which presented 11 defects types, predominating the occurrence of canker and the absence of apical dominance (codominance). The crown was ranked as the second part largely affected by problems, presenting 12 kinds of defects, mainly for dead and broken branches. The root system demonstrated seven associated problems,

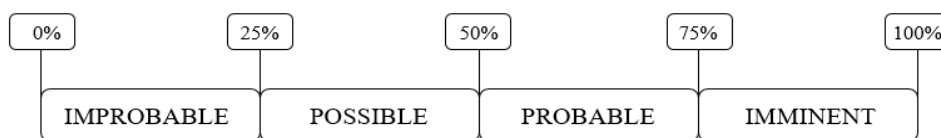


Figure 1. Risk Scale associated with the likelihood of failure in each tree part.

Escala de riesgo asociada con la probabilidad de falla en cada parte del árbol.

Table 3. List of recurrent problems in each part of the evaluated trees.

Lista de problemas recurrentes en cada parte de los árboles evaluados.

	Tree structure and number of affected trees (NTA)					
	Crown	NTA	Trunk	NTA	Roots	NTA
Dead branches	9	Canker	8	Uplift	6	
Broken branches	4	Codominant	8	Canker	4	
Unbalanced	2	Check	6	Cuts	3	
Mistletoe	2	Included bark	4	Interlaced	3	
Epicormic shoot	1	Exudation	4	Dead	1	
Epiphyte	1	Sapwood rot	4	Rot	1	
Split	1	Pests	3	Exudation	1	
Dead or missing bark	1	Dead or missing bark	2			
Weak branch union	1	Abnormal bark color	2			
Heartwood rot	1	Inclined	2			
Sapwood rot	1	Heartwood rot	1			
Previous failures	1					

being the uplift (exposition of the root system) and the canker the common ones. Although the crown has a higher number of defects than those presented by the trunk, the crown part presents larger recurrence.

The tree risk categorization. The Risk Scale of the protected trees is presented in table 4. It shows that 8 of the 14 trees evaluated presented moderate risk (or 57.14 %), while five of them had a low risk (or 35.71 %) and one was categorized as possessing high risk of failure (or 7.14 %).

Ratio between the number of defects per tree and its category of risk. Table 5 shows the number of problems associated with the likelihood of failure in each of the trees evaluated.

All trees categorized on moderate risk showed at least four defects in one part, besides *S. parahyba*, *O. europaea*, *C. illinoensis*, *C. leiostachya*, *P. dubium* and *F. gomelleira* which presented the highest number of defects in their trunks; *H. courbaril* and *E. contortisiliquum* had their tree fall risk scale strongly associated with root defects; *O. europaea* and *H. albus* highlighted by presenting more defects in their crowns. On the other hand, trees with low risk did not have defects in at least one of its parts.

Olea europaea was the species evaluated on highest risk, presenting 17 defects, while other individuals that classified on moderate risk had between five and 12 defects, and those on low risk had one to seven associated problems. Although, in the case of this study, there is a direct relationship between the crown defects -get visible reachable on little trees- and the root system defects -get visible reachable above ground level-. The number of defects, the likelihood of failure and the intensity of these defects may influence the risk scale attributed to them.

DISCUSSION

Quantification of defects. Visual assessment methods are recognized as efficient for determining the probable risk of rupture of urban trees. Reyes de la Barra et al. (2018), comparing four methods of visual risk assessment of urban tree fall, found that visual tree assessment appears to be a reliable tool for predicting tree damage or deterioration and an effective alternative for tree risk assessment.

The fact that ISA protocol admits the highest number of potential trunk defects may be explained by the fact that this is the most accessible part to identifying problems, while crown and root system defects are visible within small trees and above ground level, respectively, which restricts the number of defects to be verified.

For this reason, we have adapted the ISA protocol so that the three parts of the tree contribute equally to determining the probability of tree failure.

The presence of trunk cankers in eight of 14 individuals is clearly explained by the common practice of prun-

ing in large diameter branches by Municipal Tree Managers, which complicates the wood compartmentalization and leaves exposed injuries. According to Urbinati (2015), trees with advanced age and relatively reduced vigor are more likely to present this type of defect, since the capacity to compartmentalize the injury in these circumstances is reduced and may facilitate the inoculation of pathogens and saproxylic insects on the trunk. Terho (2009) adds that the deterioration of wood by xylophagous agents is a factor that decreases the mechanical strength of a tree, favoring the risk of a collapse by the trunk.

Furthermore, trunk codominance was also found in eight of 14 trees. According to Fini et al. (2015), this structural defect is harmful and worrisome because it may significantly affect the target's security when near to fault trees. The authors also stated that risks increase significantly if the branches are weakly connected to the trunk. For Smiley (2003), this structural deformity may have an association or not with the included bark defect and the weak union of the trunks. As an example, in our research it was verified that three, out of four trees with included bark, presented an association with codominant trunks. Smiley (2003) emphasized that when this kind of association between defects occurs, the codominant ramifications are significantly weaker, which potentiates the likelihood of failure.

In relation to the problems observed in the crown, the most recurrent ones were the presence of dead, broken and dry branches, which means that at least one of these defects was verified in each of the 10 trees diagnosed. Thus, the removal of this type of branches through pruning is essential against the infestation by xylophagous agents and other fungi, as well as to preserve the tree structural characteristics (Badrulhisham and Othman 2016). In addition, Kane et al. (2015) warned that these branches contribute directly to the increase of rupture potential and consequently to the associated risk for the tree.

There is a ratio between the crown length and the root system, in terms that large trees may have proportional roots areas for balancing top branches. However, street tree beds may not be able to accommodate the high volume of the root, especially in places where soil depth is reduced or compacted. According to Kadir and Othman (2012), the limitation of root growth space in subsoil results in the roots seeking to develop on or above the surface. This movement characterizes the uplift of the root system, which can lead to breaking, settling or sinking of the sidewalk.

The tree risk categorization. In general, trees with a low risk of failure are structurally more stable. In other words, there are not enough reasons for concerning and it is unnecessary the use of sophisticated equipment since the external condition verified tends to reflect the internal condition of trees.

Likewise, trees categorized on moderate fall risk also do not need an advanced equipment evaluation because the probability of rupture would be significant only in extreme environmental conditions. Trees are self-optimized

Table 4. Risk Scale of the parts of the protected trees of Curitiba – PR (Matrix 1: likelihood of failure and impact; Matrix 2: risk rating matrix).

Escala de riesgo de las partes de los árboles inmunes de corte de Curitiba – PR.

Species	Tree part	Likelihood								Risk rating of the part (Matrix 2)	Tree risk scale
		Failure			Failure and Impact (Matrix 1)						
		Im.	Po.	Pr.	In.	Un.	Sw.	Li.	VI.		
1	C	X				X				Low	Low
	T	X				X				Low	
	R	X				X				Low	
2	C	X				X				Low	Moderate
	T		X				X			Moderate	
	R	X				X				Low	
3	C	X				X				Low	Moderate
	T		X				X			Moderate	
	R	X				X				Low	
4	C	X				X				Low	Moderate
	T	X				X				Low	
	R		X				X			Moderate	
5	C	X				X				Low	Moderate
	T	X				X				Low	
	R		X				X			Moderate	
6	C	X				X				Low	Moderate
	T		X				X			Moderate	
	R	X				X				Low	
7	C	X				X				Low	Low
	T	X				X				Low	
	R	X				X				Low	
8	C	X				X				Low	Moderate
	T	X				X				Low	
	R		X				X			Moderate	
9	C	X				X				Low	Low
	T	X				X				Low	
	R	X				X				Low	
10	C			X				X		High	High
	T		X				X			Moderate	
	R	X				X				Low	
11	C	X				X				Low	Moderate
	T		X				X			Moderate	
	R	X				X				Low	
12	C	X				X				Low	Low
	T	X				X				Low	
	R	X				X				Low	
13	C	X				X				Low	Low
	T	X				X				Low	
	R	X				X				Low	
14	C	X				X				Low	Moderate
	T		X				X			Moderate	
	R		X				X			Moderate	

Note: C: Crown; T: Trunk; R: Roots; Im.: Improbable; Po.: Possible; Pr.: Probable; In.: Imminent; Un.: Unlikely; Sw.: Somewhat; Li.: Likely; VI.: Very likely.

Table 5. Number of problems associated with the risk of the trees evaluated.
 Número de problemas asociados al riesgo de los árboles evaluados.

n°	Species	Number of problems found				Tree risk scale
		Crown	Trunk	Roots	Total	
1	<i>Araucaria columnaris</i>	–	1	–	1	Low
2	<i>Caesalpinia leiostachya</i>	1	4	–	5	Moderate
3	<i>Carya illinoensis</i>	3	4	–	7	Moderate
4	<i>Cedrela fissilis</i>	2	3	3	8	Moderate
5	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	1	3	4	8	Moderate
6	<i>Ficus gomelleira</i>	1	5	1	7	Moderate
7	<i>Handroanthus albus</i>	4	3	–	7	Low
8	<i>Hymenaea courbaril</i>	2	3	4	9	Moderate
9	<i>Livistona</i> sp.	–	1	1	2	Low
10	<i>Olea europaea</i>	9	6	2	17	High
11	<i>Peltophorum dubium</i>	1	4	–	5	Moderate
12	<i>Phoenix canariensis</i>	–	3	–	3	Low
13	<i>Phoenix canariensis</i>	–	1	1	2	Low
14	<i>Schizolobium parahyba</i>	1	4	3	8	Moderate

structures that have compensatory mechanisms to mitigate the stress caused by mechanical injuries, thus allowing better management responses (Mattheck and Tesari 2004, Ramirez *et al.* 2018). Although the advanced methods of tree risk assessment are more accurate and technological, they are also more expensive and cumbersome and have to be performed by technical expertise operators in relation to the visual analysis.

Although sophisticated risk assessments are effective for diagnosis of internal problems, it is still incomprehensible how the collected information by these instruments affect the likelihood of failure. It means these kinds of equipment are very punctual and may not be directly converted into a risk of failure. Hence, the use of advanced detection methods can reduce subjectivity, although it is not completely eliminated.

Ratio between the number of defects per tree and its category of risk. Among all trees evaluated, *O. europaea* was characterized as high risk because it showed a superior number of associated defects in relation to the others, being in the process of senescence. According to Vogt *et al.* (2015), the removal of dead and high-risk trees should be carried out as quickly as possible, unless damage to people or structures can be avoided by interdicting the site. However, since the squares are large public spaces, where the interdiction of the area would cause major disturbances, it is recommended to remove the individual at high-risk failure.

It is important to highlight that the decision of removal should be considered specifically for each species because only the fact of a tree presenting high-risk assessment does not indicate the need for removal. According to Terho (2009), the intensity of the defects presented will justify or not the action of removing a tree.

Therefore, trees categorized on high risk indicate the need for constant monitoring, since the intensity of defects associated with them tends to be higher, and consequently their likelihood of failure may be more significant over time.

CONCLUSIONS

It was possible to verify that the part of the tree with the highest number of defects was the trunk, as expected, as this is the most visible part of the tree. The most recurrent trunk defects were the presence of canker and the codominance of the branches. The crown presented the second largest number of defects, especially dead and broken branches. The uplift of the root system was the problem found in a more recurrent way.

Taking into account the risk of tree failure, most individuals had moderate risk, therefore, in general the number of defects was directly proportional to the risk category in which the trees were classified.

The adaptation of the protocol to the qualitative visual evaluation contributed to the determination of failure trees likelihood and allows obtaining practical and low-cost information of the diagnosis of the trees protected by law

in Curitiba squares. In this way, the results may support arborists in monitoring and decision-making about the most effective measures to solve problems to maintain the quality of urban forest, which reflects on the safety and well-being of population that attends squares.

REFERENCES

- Albers JS, JD Pokorny, GR Johnson. 2003. How to detect and assess hazardous defects in trees. In Pokorny JD ed. Urban tree risk management: a community guide to program design and implementation. St. Paul, USA. USDA, Forest Service, Northeastern Area, State and Private Forestry, chap. 3 p. 41-116. (Technical Paper, NA-TP-03-03).
- Badrulhisham N, N Othman. 2017. Knowledge in tree pruning for sustainable practices in urban setting: improving our quality of life. *Procedia Social and Behavioral Sciences* 234: 210-217. doi:10.1016/j.sbspro.2016.10.236.
- Biondi D. 2015. Floresta urbana: conceitos e terminologias. In Biondi D ed. Floresta Urbana. Curitiba, Brasil. p. 11-27.
- Curitiba. 2009. Decreto nº 1.181, de 2009. Declara imunes de corte as árvores que especifica e dá outras providências. Legislação do Município de Curitiba, Curitiba, PR, 25 set. 2006. Consulted 05 jul. 2018. Available in <https://leismunicipais.com.br/a/pr/c/curitiba/decreto/2009/119/1181/decreto-n-1181-2009-declara-imunes-de-corte-as-arvores-que-especifica-e-da-outras-providencias>
- Estellita M, MESP Demattê. 2007. Índice de Valor Paisagístico para árvores em ambiente urbano. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental* 12(2): 103-111. doi: 10.14295/rbho.v12i2.192.
- Fini A, P Frangi, M Faoro, R Piatti, G Amoroso, F Ferrini. 2015. Effects of different pruning methods on an urban tree species: a four year-experiment scaling down from the whole tree to the chloroplasts. *Urban Forestry & Urban Greening* 14(3): 664-674. doi: 10.1016/j.ufug.2015.06.011.
- Hall SJG, RGH Bunce. 2011. Mature trees as keystone structures in Holarctic ecosystems – a quantitative species comparison in a northern English park. *Plant Ecology & Diversity* 4(2-3): 243-250. doi: 10.1080/17550874.2011.586735.
- IPPUC (Instituto de Pesquisa e Planejamento Urbano de Curitiba, BR). 2015. Curitiba em dados. Consulted 07 oct. 2018. Available in http://curitibaemdados.ippuc.org.br/Curitiba_em_dados_Pesquisa.htm.
- ISA (International Society of Arboriculture, US). 2013. Using the ISA Basic Tree Risk Assessment Form. Consulted 30 sep. 2018. Available in http://manoa.hawaii.edu/landscaping/documents/ISA_Tree_Risk_Guide.pdf.
- Kadir MAA, N Othman. 2012. Towards a better tomorrow: street trees and their values in urban areas. *Procedia - Social and Behavioral Sciences* 35(1): 267-274. doi: 10.1016/j.sbspro.2012.02.088.
- Kane B, PS Warren, SB Lerman. 2015. A broad scale analysis of tree risk, mitigation and potential habitat for cavity-nesting birds. *Urban Forestry & Urban Greening* 14(4): 1137-1146. doi: 10.1016/j.ufug.2015.10.012.
- Koeser AK, RJ Hauer, RW Klein, JW Miesbauer. 2017. Assessment of likelihood of failure using limited visual, basic, and advanced assessment techniques. *Urban Forestry & Urban Greening* 24(1): 71-79. doi: 10.1016/j.ufug.2017.03.024.
- Lai PY, CY Jim, G Tang, WJ Hong, H Zhang. 2019. Spatial differentiation of heritage trees in the rapidly-urbanizing city of Shenzhen, China. *Landscape and Urban Planning* 181(1): 148-156. doi: 10.1016/j.landurbplan.2018.09.017.
- Lonsdale D. 1999. The principles of tree hazard assessment and management (Research for Amenity Trees). London: The Stationery Office. (Technical Paper, NA-TP-03-03).
- Matheny NP, JR Clark. 1994. A photographic guide to the evaluation of hazard trees in urban areas. 2nd ed. Savoy, USA. International Society of Arboriculture. 85 p.
- Matthcek C, I Tesari. 2004. The mechanical self-optimization of trees. *WIT Transactions on Ecology and the Environment* 73(1): 197-206. doi: 10.2495/DN040201.
- Orłowski G, L Nowak. 2007. The importance of marginal habitats for the conservation of old trees in agricultural landscapes. *Landscape and Urban Planning* 79(1): 77-83. doi:10.1016/j.landurbplan.2006.03.005.
- Ramírez, JA, IT Handa, JM Posada, S. Delagrangre, C. Messier. 2018. Carbohydrate dynamics in roots, stems, and branches after maintenance pruning in two common urban tree species of North America. *Urban Forestry & Urban Greening* 30: 24-31.
- Reyes de la Barra J, MP Donoso, OV Barra, GD Mosquera, APC Duarte. 2018. Comparación de cuatro métodos de evaluación visual del riesgo de árboles urbanos. *Colombia Forestal* 21(2): 161-173. doi: 10.14483/2256201X.12604.
- Smiley ET. 2003. Does included bark reduce the strength of co-dominant stems? *Journal of Arboriculture* 29(2): 104-106.
- Smiley ET, N Matheny, S Lilly. 2012. Qualitative Tree Risk Assessment. *Arborist News* 20(6): 12-17.
- Terho M. 2009. An assessment of decay among urban *Tilia*, *Betula*, and *Acer* trees felled as hazardous. *Urban Forestry & Urban Greening* 8(2): 77-85. doi: 10.1016/j.ufug.2009.02.004.
- Urbinati C. 2015. Alberi e formazioni vegetali monumentali: caratteri dendrologici e metodi di rilevamento. *L'Italia Forestale e Montana* 70(6): 441-451. doi: 10.4129/ifm.2015.6.04.
- Vogt JM, RJ Hauer, BC Fischer. 2015. The costs of maintaining and not maintaining the urban forest: A review of the urban forestry and arboriculture literature. *Arboriculture & Urban Forestry* 41(6): 293-323.
- Zapponi L, G Mazza, A Farina, L Fedrigoli, F Mazzocchi, PF Roversi, GS Peverieri, F Mason. 2017. The role of monumental trees for the preservation of saproxylic biodiversity: re-thinking their management in cultural landscapes. *Nature Conservation* 19: 231-243. doi: 10.3897/natureconservation.19.12464

Recibido: 05/08/19

Aceptado: 25/09/19

Patrones de distribución de alturas de bosques antiguos siempreverde del centro-sur de Chile

Tree height distributions in the canopy of old-growth temperate rainforests of south-central Chile

Alejandro Oyarzún ^a, Pablo J Donoso ^a, Álvaro G Gutiérrez ^{b*}

^aUniversidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Instituto de Bosques y Sociedad, Valdivia, Chile, pdonoso@uach.cl.

*Autor de correspondencia: ^bUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales Renovables, Santiago, Chile, bosqueciencia@gmail.com

SUMMARY

Canopy structure is relevant to understand forests functioning and sustaining biodiversity. In Chile, old-growth temperate evergreen rainforests have been characterized by a multi-stratified canopy; however, it is uncertain the common number of strata formed in the canopy or how dynamic processes structure the forest canopy. In this study, we evaluated two alternative hypotheses to explain canopy structure in old-growth temperate evergreen rainforests of Chile, i) the increased density of shade-tolerant tree species along the succession should lead to a non-stratified canopy, and ii) the occurrence of disturbances (*e.g.* individual tree falls opening gaps in the canopy) would allow species with different life strategies to concentrate at specific canopy heights, leading to stratified canopies. We tested these hypotheses in four old-growth stands, where we measured tree height distributions and the degree of correlation among vertical variables. We found two to three well defined strata in the canopy made up of species groups with similar functional traits. These results support the second hypothesis and suggest that the pattern of crown aggregation may be explained by the life strategies of the species, adapted to the occurrence of canopy openings. The dynamics of canopy gaps favors a stable canopy stratification in these forests along the succession. This is relevant for the elaboration of sustainable management strategies and the conservation of the biodiversity of these ecosystems.

Key words: vertical distribution, stratification, heterogeneity, life strategies, dynamic processes.

RESUMEN

La estructura vertical del dosel es determinante en el funcionamiento de los bosques y el sostenimiento de la biodiversidad. En Chile, los bosques antiguos del tipo forestal siempreverde han sido caracterizados con una estructura de dosel multiestratificado, no obstante, no existe certeza del número de estratos que se forman, ni cómo los procesos dinámicos influyen en esta estructuración. En este estudio se exploraron dos hipótesis alternativas para explicar la estructuración del dosel en bosques antiguos siempreverdes, i) la densidad de especies arbóreas tolerantes a la sombra propician un dosel no estratificado, y ii) la ocurrencia de disturbios (*e.g.* caídas individuales de árboles), permitiría que especies con distintas estrategias de vida se concentren en alturas específicas del dosel, propiciando doseles estratificados. Se pusieron a prueba estas hipótesis en cuatro bosques antiguos del tipo forestal siempreverde, donde se midieron las distribuciones de alturas de árboles y el grado de correlación entre variables verticales. Se encontraron dos a tres estratos en el dosel, cada uno conformado por grupos de especies con similares rasgos funcionales. Estos resultados apoyan la segunda hipótesis y sugieren que el patrón de agregación de copas en estratos definidos, sería explicado por las estrategias de vida de las especies, adaptadas a la ocurrencia de claros en el dosel. La dinámica de claros favorece una estratificación estable del dosel de estos bosques a lo largo de su desarrollo, aspecto relevante a considerar para la elaboración de estrategias de manejo sostenible y la conservación de la biodiversidad de estos ecosistemas.

Palabras clave: distribución vertical, estratificación, heterogeneidad, estrategias de vida, procesos dinámicos.

INTRODUCCIÓN

El dosel del bosque tiene un rol fundamental sobre las funciones ecológicas de los ecosistemas forestales. La fotosíntesis de las plantas ocurre en el dosel del bosque, lo

que determina la productividad y captura de carbono en estos ecosistemas (Hardiman *et al.* 2013). El dosel también sostiene la biodiversidad a través de variados procesos ecológicos (*e.g.* interacciones planta-animal, polinización), y provee refugio para la flora y fauna de estos

ecosistemas (Díaz *et al.* 2005). Por lo tanto, comprender los factores que determinan la estructura del dosel es fundamental para la toma de decisiones respecto a la conservación y manejo de los bosques (Franklin *et al.* 2002).

La estructura del dosel está definida por la distribución vertical y espacial de los árboles, las dimensiones de sus copas y la arquitectura de las plantas que lo componen (*e.g.* árboles, arbustos, plantas epífitas, lianas). En el caso de la estructura vertical del dosel (*e.g.* distribución de las alturas de los árboles; Donoso 1993), existe un patrón funcional o fisiológico que determina el posicionamiento en altura de los árboles, donde las especies de mayor demanda lumínica ocupan la parte alta del dosel, y las especies de menor demanda de luz se posicionan en la parte baja del dosel (Terborgh 1985). Sin embargo, a lo largo de su desarrollo, los bosques presentan cambios estructurales (*e.g.* aberturas de dosel producidas por la muerte o caída árboles), que inciden en la intensidad lumínica a través del perfil del bosque (Oliver y Larson 1996, Franklin *et al.* 2002). El tipo y magnitud de estos cambios está determinado por la variabilidad espacial y temporal en la ocurrencia de claros que, entre otros factores, afecta la regeneración de especies arbóreas de distinta tolerancia a la sombra (Franklin y Van Pelt 2004, Gutiérrez *et al.* 2004). En consecuencia, el proceso de desarrollo del bosque y los procesos dinámicos que ocurren en él, producen el recambio de cohortes de árboles con distintos rasgos funcionales (*e.g.* tasas de crecimiento, alturas máximas, tolerancia a la sombra), que generan cambios en dos características importantes de la estructura vertical como lo son la estratificación y la heterogeneidad del dosel del bosque.

Se puede definir la estratificación vertical del dosel como la concentración de las copas de los árboles en una o varias alturas específicas dentro del dosel, que obedece a la formación de campos lumínicos al interior del bosque, donde las diferentes especies se posicionan para satisfacer sus necesidades biológicas (Terborgh 1985). Según Terborgh (1985) diversos factores influirían en la conformación de los estratos del dosel, tales como la composición de especies, densidad de individuos y la latitud donde se encuentra los bosques. Por otro lado, la heterogeneidad vertical, corresponde al grado de distribución o dispersión de los árboles a diferentes alturas dentro del dosel, la cual sufre cambios a medida que ocurre mortalidad de árboles y nuevos individuos acceden a doseles superiores del bosque (Franklin y Van Pelt 2004). De esta manera, doseles con presencia de individuos ubicados a variadas alturas dentro del perfil vertical (*i.e.* doseles no estratificados), son más heterogéneos que doseles con una gran cantidad de individuos ubicados a una altura similar dentro del perfil del bosque.

En Chile se han realizado escasos estudios enfocados en la estructura vertical del dosel, que sumado al tipo de estudio y amplio rango geográfico que existe entre estos, no permiten tener una certeza de los patrones de distribución vertical del dosel (*e.g.* número de estratos arbó-

reos), ni de cómo los procesos dinámicos participan en la configuración de este (*e.g.* influencia de disturbios). Por ejemplo, Donoso (1993) señala que los bosques del tipo forestal siempreverde de Chile poseen un dosel multiestratificado, sin embargo, esta definición no aclara cuantos estratos tienen efectivamente estos bosques. Lusk y Ortega (2003), exponen que en bosques secundarios de la zona centro sur de Chile, luego del restablecimiento de especies pioneras, se forman doseles monotípicos y unimodales, al cual van accediendo nuevas cohortes de especies tolerantes a la sombra que forman un segundo estrato arbóreo, que aportan al área basal del bosque. Además, estos autores sugieren que a medida que algunos árboles superan el dosel estos contribuyen a que los bosques tengan más alta biomasa, por ejemplo, debido al uso complementario de la luz. Por otra parte, contrariamente al concepto de dosel multiestratificado, Gutiérrez *et al.* (2004) reportan una distribución de dosel unimodal no estratificada en bosques antiguos de Chiloé, posiblemente propiciado por la ausencia de disturbios catastróficos, dando cuenta que los bosques en sucesión tardía pueden presentar este tipo de distribución. Estos resultados documentan la variabilidad de la estructura vertical de bosques siempreverdes de Chile y la necesidad de entender los patrones de distribución de altura de las copas de los árboles para diversos rodales de este tipo forestal. Esto es particularmente relevante de discernir en bosques adultos con escasa perturbación humana, ya que son ecosistemas diversos en especies, que aportan diversos servicios ecosistémicos, almacenan grandes cantidades de carbono y continúan capturando dióxido de carbono de la atmósfera (Watson *et al.* 2018).

Dado que el proceso de desarrollo del bosque aumenta la heterogeneidad vertical y una ocupación completa del dosel arbóreo por parte de especies tolerantes a la sombra, es posible que existan doseles no estratificados en bosques antiguos siempreverde. No obstante, bosques de sucesión tardía muy comúnmente presentan doseles con múltiples estratos de altura (Terborgh 1985, Ashton y Hall 1992, Oliver y Larson 1996). Ya que en los bosques existe la posibilidad de encontrar tanto doseles sin estratificación como doseles estratificados (Franklin y Van Pelt 2004), se exploraron dos hipótesis posibles que pueden explicar la presencia o no, de estratos diferenciados en el perfil vertical de los bosques antiguos siempreverde de Chile: i) la heterogeneidad de dosel generada por la dominancia de especies arbóreas tolerantes a la sombra propicia un dosel no estratificado; y ii) la ocurrencia de disturbios de diferente escala y magnitud, permite que árboles de especies con diferentes estrategias de vida se concentren en diferentes alturas del dosel propiciando estructuras con estratos definidos en el perfil vertical del bosque. Para explorar estas hipótesis, este estudio busca i) verificar si las distribuciones de alturas en bosques antiguos se encuentran o no estratificadas; y ii) determinar cómo los procesos dinámicos y las características verticales del bosque influyen en la estructuración del dosel.

MÉTODOS

Bosques estudiados. Se analizaron cuatro bosques antiguos del tipo forestal siempreverde ubicados en la zona centro sur de Chile (cuadro 1). Se buscaron signos en los bosques *in situ* para comprobar si los bosques no tenían evidencias de cortas (*e.g.* presencia de tocones) o incendios recientes (*e.g.* presencia de cicatrices de fuego), y que tuvieran atributos estructurales de un estado sucesional avanzado, tales como presencia de grandes árboles, dosel parchoso incluyendo claros, estructura en la que todas las clases de tamaño estaban representadas, entre otros (Gutiérrez *et al.* 2009).

Medición de la estructura vertical. En cada uno de los rodales se instalaron parcelas (cuadro 1), donde se midió el diámetro a 1,5 m de altura de fuste (dap), la altura total y de todos los árboles (incluido el registro de la especie) con $dap \geq 5$ cm, utilizando cinta diamétrica e hipsómetro de ultrasonido VERTEX Haflog®, respectivamente.

Análisis estadístico. Se ajustó un modelo de mixtura gaussiana a las distribuciones de alturas de cada rodal. Este método permite representar situaciones no paramétricas debido a su flexibilidad de modelamiento (McLachlan y Peel 2000, ecuación 1):

$$f(x) = \sum_{i=1}^k w_i \phi(x|u_i, \sigma_i) \quad [1]$$

Donde: $f(x)$ es una suma ponderada de k densidades normales, donde la proporción de mixtura o peso es w_i y $\phi(x_i | u_i, \sigma_i)$ es una densidad normal de media u_i y varianza σ_i^2 del i -ésimo componente con peso w_i .

Se estimaron los parámetros del modelo mediante el procedimiento de cadenas reversibles de Markov Monte-carlo (MCMC) y se determinó el número de modas por medio de la función propuesta por Xu *et al.* (2014). Para el ajuste se utilizó el paquete “mixAK” (Komárek 2009) del programa estadístico R (R Development Core Team 2017). Este modelo tiene el potencial de cuantificar objetivamente el número de modas del conjunto de datos analizado (Xu *et al.* 2014).

Características estructurales verticales. Posterior a la evaluación de la estratificación de los rodales, se determinaron los parámetros estructurales de altura máxima del dosel, altura promedio del dosel, altura de las posibles estratificaciones y heterogeneidad vertical del dosel. Para este último cálculo, en primer lugar se crearon grupos o clases de alturas (*e.g.* 0-6, 6-12, 12-18, etc.) los cuales se definieron por la siguiente división, $n/(Hmax/\sigma)$, donde n es número total de datos de la parcela, $Hmax$ es la altura máxima del dosel de la parcela y σ es la desviación estándar de la distribución de alturas de la parcela. Posteriormente, se utilizó el inverso del índice de diversidad (d) de Berger-Parker (Gutiérrez *et al.* 2009, ecuación 2). Este índice ha sido utilizado para analizar el nivel de heterogeneidad vertical en bosques siempreverdes, donde valores cercanos a 1 indican bosques con dosel homogéneo, por el contrario, valores cercanos a 3 indica doseles heterogéneos (Gutiérrez *et al.* 2009).

$$d = \frac{n}{Nmax} \quad [2]$$

Donde, n es el número total de individuos, y $Nmax$ es el número de individuos del grupo de datos más abundante (clase de altura con más individuos).

Cuadro 1. Características de los bosques antiguos estudiados.

Characteristics of the studied old-growth forests.

Características de sitio	Rodal			
	Correntoso	Llancahue A	Llancahue B	Puyehue
Coordenadas geográficas	41°30'59"S 72°39'10,02"W	39°50'21"S 73°07'46"W	39°50'19"S 73°08'03"W	40°38'60"S 72°10'60"W
Altitud (m s.n.m.)	384-470	360	326	448
Exposición	NE	NW	NW	SW
Pendiente (%)	10-30	10-30	10-40	10-30
Superficie medida (m ²)	3500	2025	3500	5000
N° de parcelas	7	3	7	8
Área basal (m ² ha ⁻¹)	102,3	79,9	108,4	140,8
N° árboles medidos	390	258	404	289
Altura dosel dominante (m)	22	23	25	33

El cálculo de los parámetros se realizó con la información de las 25 parcelas medidas, de modo que el valor de la variable en cada bosque se obtuvo a partir del promedio de los valores obtenidos de las parcelas muestreadas en cada uno de ellos. Además, se determinó el grado de estratificación de cada una de estas, y posteriormente, se analizó el grado de asociatividad entre un grupo de 20 variables estructurales por el método de correlación de Pearson, donde valores cercanos a 1 reflejan una relación positiva fuerte y valores cercanos a -1 una relación negativa fuerte, y se seleccionaron aquellas correlaciones que explicaran de mejor manera las variaciones estructurales verticales de los rodales.

Análisis de distribuciones de alturas de árboles por especie. Se realizó un análisis de agrupamiento o cluster jerárquico basado en las distribuciones de alturas de los árboles por especies, con el fin identificar los posibles grupos que se puedan formar en el dosel y que expliquen la distribución general de alturas del rodal. Para realizar

este análisis se construyó una matriz, donde por medio del test de Kruskal-Wallis se compararon las distribuciones de alturas de todas las especies con tamaño muestral mayor a 10 (cuadro 2). Las similitudes entre los valores de Kruskal-Wallis fueron calculadas mediante la correlación de Spearman y el clúster de datos con el algoritmo de distancia máxima. Luego, se testearon las agrupaciones que formaron las especies por medio del método K-means, con el número óptimo de clúster determinado por el método de Silhouette. Estos grupos se graficaron por medio de la función de densidad de *kernel*, calculando sus respectivos coeficientes de asimetría (Sk).

En este análisis se utilizó la base de datos completa, dado que todos los bosques tienen edades sucesionales similares (*sensu* Gutiérrez y Huth 2012) y comparten el mismo tipo forestal. Adicionalmente, en la fase de exploración de datos se verificó que las especies exhibieran rangos de distribuciones de altura de árboles que no presentaran diferencias evidentes entre los distintos bosques estudiados.

Cuadro 2. Tolerancia a la sombra de especies arbóreas según Gutiérrez *et al.* (2004, 2009). Especies con una muestra >10 individuos. Alturas máximas según datos recopilados para este estudio, y Gutiérrez y Huth (2012). Longevidad máxima según 1: Pollmann y Veblen (2004) 2: Gutiérrez y Huth (2012) y datos recopilados para este estudio. El cuadro esta ordenado según altura máxima de la especie.

Shade tolerance of tree species with a sample >10 trees according to Gutiérrez *et al.* (2004, 2009). Maximum heights according to data collected for this study, and Gutiérrez and Huth (2012). Maximum longevity according to 1: Pollmann and Veblen (2004) 2: Gutiérrez and Huth (2012) and data collected for this study. The table is sorted according to the maximum height of the species.

Especie	Tamaño muestral	Código	Tolerancia a la sombra	Altura máxima (m)	Longevidad máxima (años)
<i>Crinodendron hookerianum</i> Gay	12	Crho	Intermedio	11	Sin datos
<i>Myrceugenia exsucca</i> (DC.) O. Berg	10	Myex	Tolerante	11	Sin datos
<i>Rhaphithamnus spinosus</i> (Juss.) Moldenke	14	Rhsp	Tolerante-Intermedio	15	Sin datos
<i>Lomatia dentata</i> (Ruiz <i>et Pav.</i>) R. Br.	19	Lode	Tolerante	17	Sin datos
<i>Lomatia ferruginea</i> (Cav.) R. Br.	12	Lofe	Intermedio	22	Sin datos
<i>Gevuina avellana</i> Molina	30	Geav	Intermedio	24	Sin datos
<i>Amomyrtus luma</i> (Molina) D. Legrand <i>et Kausel</i>	109	Amlu	Tolerante	26	200 ²
<i>Caldcluvia paniculata</i> (Cav.) D. Don	52	Capa	Tolerante-Intermedio	26	117 ²
<i>Amomyrtus meli</i> (Phil.) D. Legrand <i>et Kausel</i>	27	Amme	Tolerante-Intermedio	26	Sin datos
<i>Myrceugenia planipes</i> (Hook. <i>et Arn.</i>) O. Berg	60	Mypl	Tolerante	29	260 ²
<i>Drimys winteri</i> J.R. Forst. <i>et G. Forst.</i>	102	Drwi	Intermedio-Intolerante	34	250 ²
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i> (Less.) Cabrera	35	Dadi	Intermedio-Intolerante	38	331 ²
<i>Saxegothaea conspicua</i> Lindl.	31	Saco	Tolerante	38	750 ²
<i>Aextoxicon punctatum</i> Ruiz <i>et Pav.</i>	177	Aepu	Tolerante	45	480 ²
<i>Laureliopsis philippiana</i> (Looser) Schodde	506	Laph	Tolerante	45	657 ²
<i>Nothofagus nitida</i> (Phil.) Krasser	19	Noni	Intolerante	52	600 ²
<i>Eucryphia cordifolia</i> Cav.	74	Euco	Intermedio-Intolerante	51	650 ²
<i>Nothofagus dombeyi</i> (Mirb.) Oerst.	19	Nodo	Muy Intolerante	53	780 ¹

RESULTADOS

Estructura vertical. Los resultados del ajuste del modelo de mixturas y test de multimodalidad arrojaron dos modas en las distribuciones de alturas para Correntoso, Llancahue A y B, mientras que Puyehue presentó tres modas (cuadro 3). Se observó que el modelo de mixtura gaussiana replicó razonablemente bien la distribución de alturas expresada por los histogramas (figura 1), potencialmente indicando que todos los bosques se encuentran estratificados.

La altura del estrato o moda inferior de los bosques en general se expresó entre los 9 y 12 m (cuadro 4), siendo más densa y menos variable que la moda superior, que se ubicó entre los 17 y los 35 m de altura (figura 1, cuadro 4). Solo en Puyehue se encontró un estrato intermedio a los 25 m de altura aproximadamente, siendo también el rodal de mayor altura promedio. En cuanto a la heterogeneidad, todos los bosques presentaron valores sobre 2,1, siendo Correntoso con un valor del índice de Berger-Parker de 2,5, el rodal con una mayor heterogeneidad vertical. El

Cuadro 3. Valores de probabilidad de número de modas en cada bosque. *Número de modas determinado por el máximo valor de probabilidad de la prueba de multimodalidad.

Probability values of number of modes in each forest. *Number of modes determined by the maximum probability value of the multimodality test.

Rodal	N	Modas				
		1	2	3	4	5
Correntoso	390	0,34	0,48*	0,15	0,03	0,01
Llancahue A	258	0,04	0,51*	0,30	0,13	0,04
Llancahue B	404	0,04	0,49*	0,31	0,12	0,04
Puyehue	289	0,01	0,14	0,47*	0,27	0,09

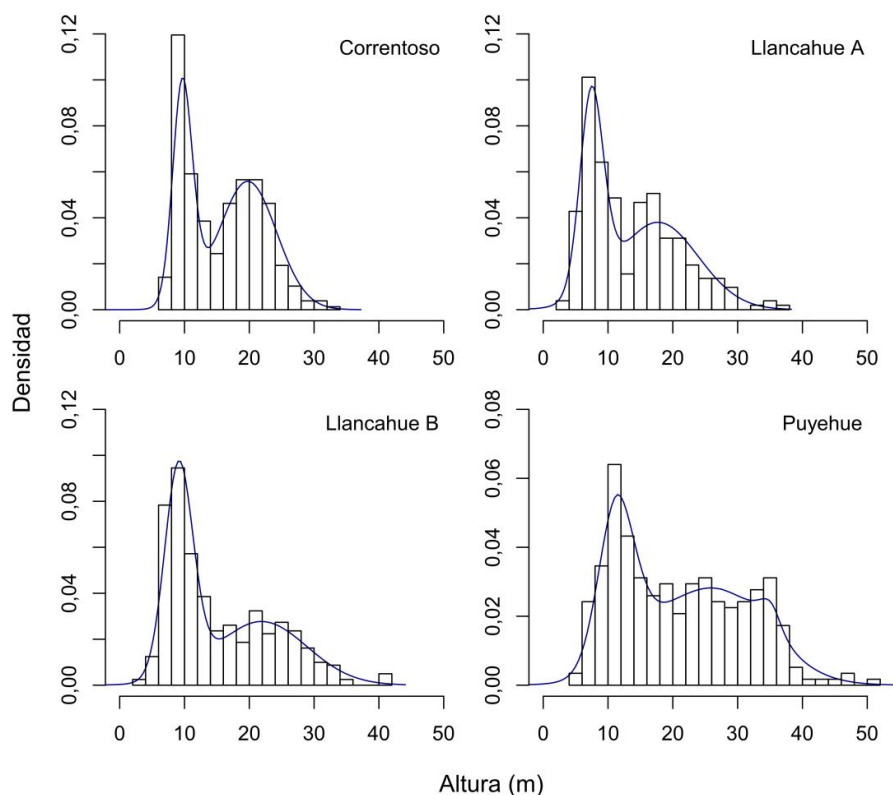


Figura 1. Distribuciones de alturas de los bosques estudiados. La línea indica la distribución del modelo de mixtura ajustado a los datos.
 Height distributions of the studied forests. The line indicates the distribution of the mixed model adjusted to the data.

porcentaje de árboles tolerantes a la sombra se encontró en todos los bosques alrededor del 80 %, siendo Llancahue B el rodal con mayor presencia de árboles tolerantes (87 %; cuadro 4). Por otra parte, el número de estratos se expresó de manera diferente a nivel de parcela que a nivel de rodal. A escala de las parcelas se observó que Puyehue no presentó tres estratos, mientras que en los demás bosques si se observaron parcelas con tres estratos arbóreos (cuadro 4).

Los resultados de la correlación de Pearson, arrojaron una relación negativa entre la heterogeneidad y el número de estratos (cuadro 5), indicando que existe un aumento en la heterogeneidad del dosel en función de la disminución del número de estratos (parcelas con tres estratos presentaron una media en el índice de Berger-Parker de 1,7). De la misma manera, se encontró una relación positiva entre el número de modas y el número de árboles emergentes, lo que significó que se observaran hasta tres estratos en función del aumento de árboles emergentes, aunque también dependió de que estos árboles fueran de gran altura y que sobrepasaran por más de 5 m al dosel dominante (figura 1). Por otro lado, se obtuvo una correlación negativa entre el

número de árboles emergentes y el porcentaje de árboles tolerantes a la sombra, indicando que existe una disminución de árboles emergentes a medida que aumenta el porcentaje de árboles tolerantes a la sombra. Finalmente, las alturas de las modas 1 y 2, variaron en función de la altura del rodal, ya que la moda 1 (inferior) significó un aumento de la altura en función de la altura de la moda 2 (superior), y a la variación de la tolerancia a la sombra de las especies que dominan el rodal.

Agrupación de especies. El análisis de clúster indicó que las especies formaron cuatro agrupaciones de acuerdo a la similitud de sus distribuciones de alturas (figura 2), aunque se observó una importante y primera diferenciación entre el grupo de las especies más intolerantes a la sombra (grupos c y d) y el grupo de especies con mayor tolerancia a la sombra (grupos a y b).

Complementariamente, los tipos de distribuciones de densidad de altura de los clústers de especies, dieron cuenta de las claras diferencias que existen entre ellos, ya que presentaron tipos de distribuciones de alturas que obede-

Cuadro 4. Valores de las variables estructurales del dosel de los rodales estudiados.

Values of the structural variables of the canopy in the studied stands.

Variabes estructurales	Correntoso	Llancahue -A	Llancahue -B	Puyehue
Berger-Parker (d)	2,4	2,2	2,1	2,3
Altura máxima del dosel (m)	29,7	31,9	35,9	42,3
Altura promedio del dosel (m)	16,2	13,8	15,4	21,3
Moda inferior rodal (m)	9,5	7,6	9,1	12,1
Moda media rodal (m)	-	-	-	25
Moda superior rodal (m)	20,5	16,3	23,5	35
Tolerantes (%)	74	78	87	82
Parcelas con 1 estrato	2	0	0	4
Parcelas con 2 estratos	5	2	5	4
Parcelas con 3 estratos	1	1	2	0

Cuadro 5. Valores de coeficiente de Pearson de variables verticales correlacionadas.

Pearson coefficient values of correlated vertical variables.

Variabes correlacionadas	Correlación de Pearson	P
Berger-Parker ~ N° modas	- 0,62	0,002 **
N° modas ~ N° emergentes	0,62	0,020*
N° emergentes ~ % tolerantes dominantes	- 0,51	0,004 **
Altura moda 1 ~ % tolerantes dominantes	0,61	0,004 **
Altura moda 1 ~ Altura moda 2	0,57	0,008 **
Altura moda 2 ~ Altura máxima	0,65	0,002 **

cen a los diferentes rasgos de tamaño, longevidad y tolerancia a la sombra de cada grupo y que consecuentemente determinan su posición en el dosel (tamaño + longevidad + tolerancia: $R^2 = 0,7$, $P = 0,0016$) (figura 3). En este sentido, las especies pertenecientes al dosel inferior (grupo "a"), funcionalmente tolerantes y medianamente tolerantes a la sombra, adoptaron distribuciones de asimetría positiva (Sk

cercanos a 1, figura 3). Las especies que se distribuyen en todo el dosel (grupo "b"), todas tolerantes a la sombra, presentaron una distribución bimodal en Correntoso, una distribución asimétrica negativa en Llancahue y una distribución normal en Puyehue (Sk cercano a 0). El grupo que se distribuye principalmente en el dosel superior (grupo "c"), se encontró compuesto mayoritariamente por

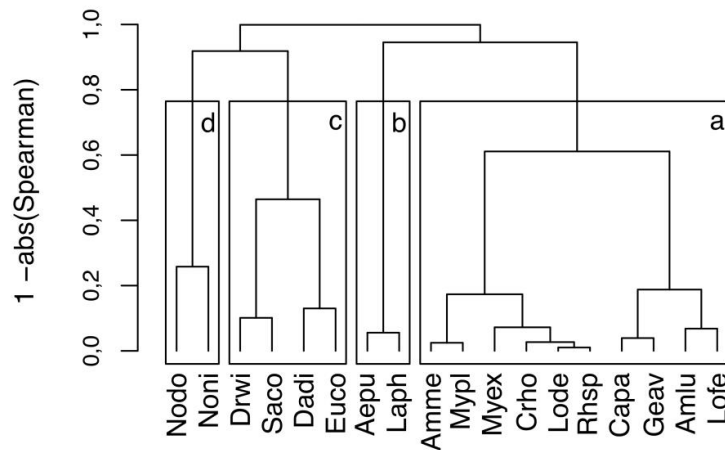


Figura 2. Dendrograma de las distribuciones de alturas de árboles de las especies de los bosques estudiados. Cuadros negros señalan número de grupos óptimos indicados por el método de Silhouette. El eje y corresponde a los valores absolutos de correlación Spearman ($abs(Spearman)$). Codificación de especies acorde al cuadro 2.

Dendrogram of the tree height distributions in the studied forests. Black tables show the number of optimal groups indicated by Silhouette's method. The y-axis corresponds to the absolute values of Spearman correlation ($abs(Spearman)$). Species coding according to table 2.

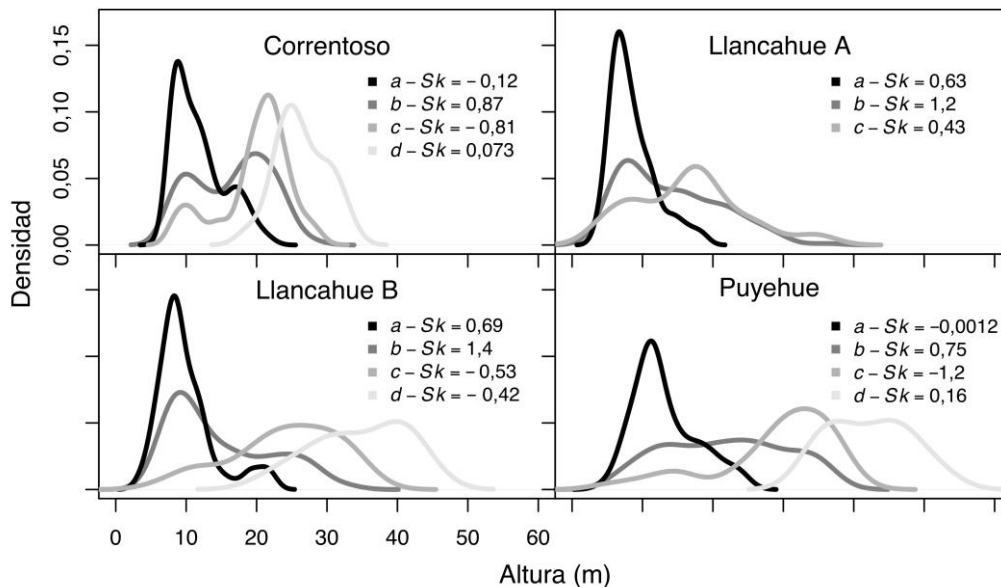


Figura 3. Distribuciones de densidad de alturas de los árboles agrupados según el análisis clúster de acuerdo a la similitud de sus distribuciones de alturas (ver también figura 2). Sk = valor de coeficiente de asimetría.

Density distributions of tree heights grouped using a cluster analysis according to the similarity of their distributions of heights (see also figure 2). Sk = value of asymmetry coefficient.

especies de tolerancia intermedia a intolerantes (excepto *Saxegothaea conspicua*), y se caracterizó por presentar distribuciones de asimetría negativa (Sk cercano a -1), con excepción de Llancahue-A donde presentó un valor de Sk cercano a 0. Finalmente las especies pioneras *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus nitida* (grupo "d"), se posicionaron a mayor altura que las demás distribuciones, siguiendo una distribución normal (Sk cercano a 0).

DISCUSIÓN

En este estudio se determinó la existencia de dos a tres estratos en el dosel en bosques antiguos siempreverde de Chile, concordando con resultados de estratificación en bosques templados en otras regiones del mundo (Terborgh 1985, Ashton y Hall 1992, Baker y Wilson 2000). Los resultados rechazan la hipótesis *i*, ya que la dominancia de especies tolerantes en el presente estudio no propició un dosel no estratificado (*i.e.* heterogéneo). Múltiples estratos en el dosel (*i.e.* tres estratos) solo se observaron de forma parchosa en el bosque (escala espacial de las parcelas) en sectores donde los árboles emergentes generan un tercer estrato. Estos árboles emergentes tienen densidad reducida en los rodales, y por lo tanto no conforman un estrato a nivel de rodal (figura 1). No obstante, los árboles emergentes aportan a la complejidad espacial del dosel (Franklin y Van Pelt 2004).

Los resultados de este trabajo no evidencian, a escala de rodal, que el mayor porcentaje de especies tolerantes a la sombra en los bosques estudiados propicien una distribución unimodal como la documentada por Gutiérrez *et al.* (2004). Sin embargo, es importante notar que si se observó este patrón a escalas espaciales de las parcelas. Se propone que la estructura de dosel descrita por Gutiérrez *et al.* (2004) difiere por las escalas espaciales de análisis, características de composición (*i.e.* presencia de un denso sotobosque de *Tepualia stipularis*), suelo (*i.e.* ñadis) y disturbios diferentes a la de los bosques analizados en este estudio. En este estudio el patrón de estratificación a escala de rodal ocurriría porque las distribuciones de alturas de los grupos de especies (figura 3) se diferenciaron claramente entre aquellas que ocupaban los estratos inferiores y superiores. En el caso específico de Puyehue, las especies que se agrupaban en la parte media del dosel, tenían marcadas diferencias funcionales de longevidad, tamaño máximo, y tolerancia a la sombra según los grupos de especies obtenidos del análisis clúster (cuadro 2, figura 3). A base de la hipótesis *i*, era esperable que en estos rodales se hubiera producido un recambio progresivo de las cohortes de especies pioneras, por cohortes de especies de mayor tolerancia a la sombra (Franklin *et al.* 2002, Franklin y Van Pelt 2004). Como ha sido observado en otros bosques templados, el aumento de individuos tolerantes provoca una reducción de estratos arbóreos (Baker y Wilson 2000). Por lo tanto, era razonable esperar que una mayor proporción de árboles tolerantes a la sombra propiciasen la for-

mación de distribuciones de alturas no estratificadas, ya que pueden posicionarse en casi cualquier altura del perfil vertical del bosque (Gutiérrez *et al.* 2004). No obstante, a escala de rodal, los resultados documentan la presencia de un grupo de especies dominantes y emergentes (grupo c y d en figura 2) que conforman un estrato bien definido en el dosel superior, y que a raíz de su longevidad (> 500 años), probablemente persistan en este estrato por un largo tiempo, hasta que se produzcan disturbios a escala de rodal (*e.g.* incendios, deslizamientos de tierra, volteo por viento), que permitan el restablecimiento de nuevas cohortes de especies pioneras (Pollmann y Veblen 2004). Adicionalmente, los disturbios de pequeña escala espacial dentro del bosque, producidos por la caída de uno o varios árboles, crearían condiciones de heterogeneidad de luz y otros recursos (White y Pickett 1985, Franklin y Van Pelt 2004), que influirían en la formación de los estratos inferiores, compuestos por especies de menor tamaño, mayor tolerancia a la sombra y ciclos de vidas más cortos (grupos a y b en figura 2), que dan cuenta de características de adaptación de las especies a los distintos tipos de disturbios.

En concordancia con lo anterior, se observa una consistente diferenciación entre los grupos de especies a base de su ubicación en el dosel y sus respectivos rasgos funcionales (figura 3), sugiriendo que los grupos de especies tienen diferentes estrategias de vida, desarrolladas a partir de su adaptación a los procesos dinámicos que afectan al bosque, y que permiten la formación de estratos y la coexistencia de especies (*sensu* Brokaw y Busing 2000). Consecuentemente, las cuatro agrupaciones de especies en el perfil vertical presentan tipos de distribuciones de frecuencia en directa relación con sus características funcionales. Por ejemplo, el grupo "c" (figura 3) en la mayoría de los casos, presentó una distribución con asimetría negativa, a raíz de las limitaciones de las especies de este grupo para regenerar bajo doseles con condiciones de luz restringida (Donoso 1993). Las especies localizadas en el estrato emergente (grupo d), conformado por las especies pioneras *N. dombeyi* y/o *N. nitida*, presentaron distribuciones de altura normales por sobre las demás especies, típicas de remanentes de cohortes coetáneas y que generan un importante aporte en área basal (Donoso y Lusk 2007). El grupo correspondiente a las especies tolerantes a la sombra, tales como *Aextoxicon punctatum* y *Laureliopsis philippiana* (grupo b en figura 2), no refleja un tipo definido de distribución, pero presenta una cantidad importante de individuos tanto en la parte alta como baja del dosel, lo que posibilitaría la existencia de una estructura vertical más heterogénea en función del reemplazo de especies intolerantes en ausencia de disturbios de gran escala espacial (Franklin *et al.* 2002, Franklin y Van Pelt 2004, Gutiérrez y Huth 2012). Esto se observó especialmente en Puyehue donde estas especies presentaron una tendencia a ubicarse en la parte media del dosel. Consecuentemente, estos resultados apoyan la hipótesis *ii* que la estratificación del dosel está asociada al proceso de dinámica de

claros ya que genera un recambio de cohortes de árboles con distintas alturas máximas y tolerancia a la sombra a lo largo de la sucesión (Franklin *et al.* 2002, Gutiérrez y Huth 2012). Asimismo, basado en los resultados, se sugiere que en etapas tardías de la sucesión, estos estratos arbóreos no desaparecerían a escala de rodal en bosques del tipo forestal siempreverde.

Los resultados de estratificación vertical en bosques antiguos del tipo forestal siempreverde del presente estudio (cuadro 3) sugieren que existe estabilidad estructural a escala de rodal, es decir que ciertas características estructurales se mantienen entre ciertos parámetros producto de la capacidad de resistencia y recuperación de los ecosistemas tras la ocurrencia de disturbios (Perry 1994). En etapas tempranas de la sucesión de los bosques siempreverdes descritos en Chile, se han encontrado distribuciones de alturas con dos estratos (Lusk y Ortega 2003), pero con la particularidad que la diferenciación de estratos ocurre entre especies dominantes y codominantes y no por la integración de nuevos cohortes de especies tolerantes a sombra (observación personal Pablo Donoso). En los bosques antiguos siempreverdes que aquí se estudiaron se encontraron dos estratos en el dosel (cuadro 3), lo que en conjunto con los resultados de Lusk y Ortega (2003) sugerirían que la estabilidad de estratos se alcanzaría en fases tempranas de la sucesión, y se mantendría a raíz de la adaptación de las especies a los disturbios que afectan al bosque (*e.g.* caídas individuales de árboles). Se propone que la ocurrencia y la escala espacial de los disturbios determinarían la heterogeneidad vertical a lo largo del desarrollo de los bosques de este tipo forestal, y la estabilidad estructural explicaría la mantención de la estratificación del dosel.

En este estudio se describe la estructura vertical de bosques siempreverde andinos y costeros que tienen diferencias climáticas, edáficas, distintas historias de disturbios (*e.g.* bosques andinos son afectados por actividad volcánica). Estas diferencias se expresan en diferentes composiciones, alturas máximas y áreas basales. A pesar de estas diferencias, tanto la estratificación como la conformación vertical de los grupos de especies, compartieron un patrón de estratificación común y concordante con las estratificaciones encontradas en otros bosques del mundo (Terborgh 1985, Ashton y Hall 1992, Baker y Wilson 2000). Futuras investigaciones podrían enfocarse en estudiar los patrones de estratificación del dosel utilizando sensores remotos como LiDAR (inglés: *Light Detection and Ranging* o *Laser Imaging Detection and Ranging*) para establecer si el patrón aquí documentado se comparte en otros bosques nativos chilenos y como estos patrones varían en detalle a través de diversas escalas espaciales. Utilizando esta tecnología también es posible estudiar la posible estratificación del sotobosque generada por arbustos y otras plantas que no fueron estudiadas en esta investigación. Este estudio aporta en avanzar en el entendimiento del patrón de estratificación y su vínculo

con la productividad aditiva que aportan árboles emergentes en este tipo forestal (Lusk y Ortega 2003), y sus implicancias para las decisiones del manejo forestal (*e.g.*, resiliencia a madereo selectivo; aptitud para silvicultura multietárea). Expandiendo esta investigación con análisis LiDAR aportaría en establecer la relación funcional (*e.g.* productividad) entre la distribución vertical de alturas de los árboles y la distribución del área foliar en estos bosques. Finalmente, los resultados de este estudio refuerzan la relevancia de la estructura del dosel para entender la provisión de múltiples hábitats en bosques antiguos, ya que se reconoce la directa relación que existe entre aves que ocupan diferenciadamente el dosel superior e inferior del bosque, y la importancia que implica para la fauna, la conformación de estos hábitats en el dosel (Díaz *et al.* 2005).

CONCLUSIONES

El presente estudio demuestra que el patrón predominante de distribución de alturas de árboles en el dosel de bosques antiguos siempreverde es de dos a tres estratos de dosel. Los resultados documentan que especies arbóreas de diferentes grupos funcionales conforman cada uno de los estratos, debido a la adaptación de las especies a la constante ocurrencia de disturbios (*e.g.* caídas individuales de árboles), resultando en estratos dominados por especies arbóreas con distinta longevidad, tolerancia a la sombra y tamaño. Sin embargo, la demanda lumínica de las especies por sí sola no explicó la estratificación de los bosques estudiados. Se propone que la dinámica de claros y la estabilidad estructural a lo largo del desarrollo de los bosques explican los resultados de estratificación del dosel encontrados. Esto provee un marco conceptual para abordar cómo los mecanismos y procesos dinámicos del bosque influyen en la estructuración vertical del dosel, la conformación de estratos del dosel dominados por diferentes estrategias de vida de las especies, y la consiguiente coexistencia de estas. Los resultados documentados en este estudio, sobre los patrones de agregación de copas, aportan en el entendimiento de la distribución y estratificación del dosel arbóreo de los bosques antiguos del tipo forestal siempreverde, lo que tiene una potencial relevancia para el manejo sostenible y la conservación de la biodiversidad de estos ecosistemas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Ignacio Díaz-Hormazábal por asistencia en R, a Esteban Arias, Andrés Lara, Romina Novoa y Juan Pablo Cárdenas, por el apoyo en las campañas de recolección de datos. Además, PJD agradece al proyecto FONDECYT N° 1150496, y AGG al Fondo de Investigación del Bosque Nativo 27/2015. Agradecemos a dos revisores anónimos por sus constructivas revisiones para mejorar este trabajo.

REFERENCIAS

- Ashton PS, P Hall. 1992. Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology* 80: 459-481. DOI: [10.2307/2260691](https://doi.org/10.2307/2260691)
- Baker PJ, JS Wilson. 2000. A quantitative technique for the identification of canopy stratification in tropical and temperate forests. *Forest Ecology and Management* 127:77-86. DOI: [10.1016/S0378-1127\(99\)00118-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00118-8)
- Brokaw NV, RT Busing. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 183-188. DOI: [10.1016/S0169-5347\(00\)01822-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01822-X)
- Díaz IA, JJ Armesto, S Reid. 2005. Linking forest structure and composition: avian diversity in successional forests of Chiloe' Island, Chile. *Biological Conservation* 123: 91-101. DOI: [10.1016/j.biocon.2004.10.011](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.10.011)
- Donoso C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 483 p.
- Donoso PJ, CH Lusk. 2007. Differential effects of emergent *Nothofagus dombeyi* on growth and basal area of canopy species in an old-growth temperate rainforest. *Journal of Vegetation Science* 18: 675-684. DOI: [10.1111/j.1654-1103.2007.tb02581.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02581.x)
- Franklin JF, R Van Pelt. 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. *Journal of Forestry* 102: 22-28. DOI: [10.1093/jof/102.3.22](https://doi.org/10.1093/jof/102.3.22)
- Franklin JF, TA Spies, R van Pelt, A Carey, D Thornburgh, DR Berg, DB Lindenmayer, M Harmon, W Keeton, DC Shaw. 2002. Disturbances and the structural development of natural forest ecosystems with some implications for silviculture. *Forest Ecology and Management* 155: 399-423. DOI: [10.1016/S0378-1127\(01\)00575-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00575-8)
- Gutiérrez AG, A Huth. 2012. Successional stages of primary temperate rainforests of Chiloe' Island, Chile. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 243-256. DOI: [10.1016/j.ppees.2012.01.004](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.01.004)
- Gutiérrez AG, JJ Armesto, JC Aravena. 2004. Disturbance and regeneration dynamics of an old-growth North Patagonian rain forest in Chiloe Island, Chile. *Journal of Ecology* 92: 598-608. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00891.x>
- Gutiérrez AG, JJ Armesto, JC Aravena, NV Carrasco, DA Christie, MR Carmona, C Pérez, PM Peña, A Huth. 2009. Structural and environmental characterization of old-growth temperate rainforests of northern Chiloe Island, Chile: regional and global relevance. *Forest Ecology and Management* 258: 376-388. DOI: [10.1016/j.foreco.2009.03.011](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.011)
- Hardiman BS, CM Gough, A Halperin, K Hofmeister, LE Nave, G Bohrer, PS Curtis. 2013. Maintaining high rates of carbon storage in old forests: a mechanism linking canopy structure to forest function. *Forest Ecology and Management* 298:111-119. DOI: [10.1016/j.foreco.2013.02.031](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.02.031)
- Komárek A. 2009. A new R package for Bayesian estimation of multivariate normal mixtures allowing for selection of the number of components and interval-censored data. *Computational Statistics and Data Analysis* 53: 3932-3947. DOI: [10.1016/j.csda.2009.05.006](https://doi.org/10.1016/j.csda.2009.05.006)
- Lusk C, A Ortega. 2003. Vertical structure and basal area development in second-growth *Nothofagus* stands in Chile. *Journal of Applied Ecology* 40: 639-645. DOI: [10.1046/j.1365-2664.2003.00827.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00827.x)
- McLachlan G, D Peel. 2000. Finite Mixture Models. New York, USA. Wiley. 419 p.
- Parker GG. 1997. Canopy structure and light environment of an old-growth Douglas-fir/western hemlock forest. *Northwest Science* 71: 261-270.
- Perry DA. 1994. Forest ecosystems. Baltimore, USA. Johns Hopkins University Press. 649 p.
- Pollmann W, TT Veblen. 2004. *Nothofagus* regeneration dynamics in Southcentral Chile: A test of a general model. *Ecological Monographs* 74 (4): 615-634. DOI: [10.1890/04-0004](https://doi.org/10.1890/04-0004)
- Oliver CD, BC Larson. 1996. Forest Stand Dynamics. New York, USA. Wiley. 544 p.
- R Development Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.4.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Terborgh J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *American Naturalist* 126: 760-777. DOI: [10.1086/284452](https://doi.org/10.1086/284452)
- Watson, JM, T Evans, O Venter, B Williams, A Tulloch, C Stewart, I Thompson, JC Ray, K Murray, A Salazar, C McAlpine, P Potapov, J Walston, JG Robinson, M Painter, D Wilkie, C Filardi, WF Laurance, RA Houghton, S Maxwell, H Grantham, C Samper, S Wang, L Laestadius, RK Runting, GA Silva-Chávez, J Ervin, D Lindenmayer. 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 2(4): 599-610. DOI: [10.1038/s41559-018-0490-x](https://doi.org/10.1038/s41559-018-0490-x)
- White PS, STA Pickett. 1985. Natural disturbance and Patch dynamics: An introduction. In Pickett STA, PS White eds. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. San Diego, USA. Academic Press. p. 3-13.
- Xu L, EJ Bedrick, T Hanson, C Restrepo. 2014. A comparison of statistical tools for identifying modality in body mass distributions. *Journal of Data Science* 12: 175-196.

Recibido: 26/11/18
Aceptado: 09/10/19

Efecto de la gradiente altitudinal sobre la composición florística, estructura y biomasa arbórea del bosque seco andino, Loja, Ecuador

Effect of the altitudinal gradient in the floristic composition, structure and arboreal biomass of the Andean dry forest, Loja, Ecuador

Eduardo Cueva ^a, Deicy Lozano ^b, Celso Yaguana ^{b,c,*}

^a Naturaleza y Cultura Internacional, Loja, Ecuador, ecuevafcsf@hotmail.com

^b Universidad Estatal Paulista (UNESP), Departamento de Ciencia Forestal, Departamento de Suelos y Recursos Ambientales, São Paulo, Brasil, caroladeicylo@hotmail.com

*Autor de correspondencia: ^c Laboratório de Ecologia e Hidrologia, São Paulo, Brasil, tel.: 55-14-996778901, anibalya@hotmail.com

SUMMARY

Dry forests are fragile ecosystems, developed in extreme climatic conditions that harbor a wealth of flora and fauna due to the influence of the Andes mountain range. This study aimed at analyzing the influence of altitude in floristic composition, structure and aboveground biomass in the Andean dry forest. Three L-shaped conglomerates were established in different altitudinal gradients from 1,750 to 2,320 m a.s.l in the Andean dry forest of Natural Reserve of Pisaca, Loja. Where, trees with DBH ≥ 10 cm were measured in the 0.36 ha plot and individuals with DBH ≥ 5 cm in nested plots of 0.40 ha. Ecological parameters were calculated, and biomass was estimated by allometric equations generated for dry tropical forests. We identified a total of 2,012 individuals, belonging to 39 species and 1 morphotype distributed in 35 genera and 23 families. The families with the highest diversity and species richness were Asteraceae, Fabaceae and Myrtaceae. The most abundant species were *Myrcianthes* sp., *Lafoensia acuminata*, *Xylosma* sp., *Mauria heterophylla* and *Vachellia macracantha*. Forest mass has a basal area of 29.48 m², wood volume of 149.51 m³ and estimated biomass of 565.44 Mg ha⁻¹. We concluded that in the Andean dry forest, when altitude increases richness, structure and biomass increase. However, in the case of diversity, there is no correlation between altitude and diversity. Therefore, altitude is a relevant topographic variable in biodiversity studies.

Key words: tree diversity, carbon, biosphere reserve, Andes, altitude.

RESUMEN

Los bosques secos andinos son ecosistemas sensibles que se desarrollan en condiciones climáticas extremas y albergan alta riqueza de flora y fauna debido a la influencia de la cordillera de Los Andes. El objetivo de esta investigación fue analizar la influencia de la altitud en la composición florística, estructura y biomasa arbórea en el bosque seco andino. Se establecieron tres conglomerados a diferente altitud desde 1.750 m a 2.320 m s.n.m en el bosque seco andino de la Reserva Natural Pisaca, Loja. Fueron medidos los árboles con DAP ≥ 10 cm en parcelas de 0,36 ha; e individuos con DAP ≥ 5 cm en parcelas anidadas de 0,04 ha. Se calcularon parámetros ecológicos y dasométricos y fue estimada la biomasa mediante una ecuación alométrica generada para bosques tropicales secos. Se registraron 2.012 individuos, pertenecientes a 39 especies y un morfotipo distribuidos en 35 géneros y 23 familias. Las familias con mayor diversidad de especies fueron Asteraceae, Fabaceae y Myrtaceae. Las especies ecológicamente importantes fueron *Myrcianthes* sp., *Lafoensia acuminata*, *Xylosma* sp., *Mauria heterophylla* y *Vachellia macracantha*. La masa forestal presentó un área basal de 29,48 m², volumen de madera de 149,51 m³ y biomasa total de 565,44 Mg ha⁻¹. Se concluyó que, en el bosque seco andino conforme se incrementa la altitud aumenta la riqueza, estructura y la biomasa. Por tanto, la altitud es una variable topográfica relevante en los estudios sobre biodiversidad.

Palabras clave: diversidad arbórea, carbono, reserva de biosfera, Andes, altitud.

INTRODUCCIÓN

La región Andina incluye ecosistemas arbolados y no arbolados bajo regímenes bioclimáticos que van de xéricos hasta pluviales (Josse *et al.* 2009). La diversidad del bos-

que andino está de la mano con un conjunto heterogéneo de paisajes y regímenes de uso de la tierra que transforman los ecosistemas andinos (Jadan *et al.* 2017). También, los bosques andinos juegan un papel clave en la provisión de servicios ecosistémicos como mantenimiento de la biodi-

versidad, acumulación de biomasa y carbono, regulación y aseguramiento de la provisión hídrica (Garavito *et al.* 2012, Girardin *et al.* 2014).

En Ecuador existen 91 ecosistemas, 45 de ellos pertenecen a la región biogeográfica de Los Andes, que incluye el bosque seco andino (MAE y FAO 2014). Aguirre y Kvist (2005) y Aguirre *et al.* (2006) denominan a este ecosistema como la vegetación de bosque seco interandino del sur. En este estudio el área de investigación se denomina bosque seco andino.

Según Josse *et al.* (2009), los bosques secos andinos se distribuyen desde 600 a 3.100 m de altitud. En la provincia de Loja (área de estudio) estos bosques se ubican desde 1.600 a 2.200 m de altitud (MAE 2013). Esta característica torna a dichos bosques del sur de Ecuador particulares en su composición florística y estructura, cuando se compara con los bosques secos del norte del país.

Como lo menciona Scatena *et al.* (2010), en los bosques andinos los patrones de diversidad varían con la elevación. Por ejemplo, la estructura y composición florística de los bosques andinos en montañas tropicales desde 1.200 a 1.500 m de elevación son similares a ecosistemas de bosques tropicales de tierras bajas. Sin embargo, en los bosques andinos en altitudes mayores tanto la diversidad y la altura del dosel disminuye, y la comunidad de epifitas y musgos aumenta en diversidad y biomasa (Scatena *et al.* 2010).

Es así que, los atributos principales de la biodiversidad en los bosques andinos son el alto nivel de recambio en el gradiente altitudinal y su importancia en relación a riqueza y endemismo, a la limitada área que estos cubren (Cuesta *et al.* 2009). Sin embargo, los patrones de vegetación que se observan típicamente a lo largo de los gradientes altitudinales, son el resultado de complejas interacciones entre factores como: elevación, grado de exposición a la radiación solar y la posición en el relieve, entre otros factores que se observan en los bosques secos andinos de Ecuador (Girardin *et al.* 2014, Jadan *et al.* 2017, Cabrera *et al.* 2019).

A pesar de la importancia biológica de estos ecosistemas, específicamente los bosques secos andinos de la provincia de Loja por sus características geográficas particulares (altitud y pendiente) son un hábitat y refugio de una alta diversidad de flora y fauna, que ha sido poco estudiada. Adicionalmente, este ecosistema soporta presiones antrópicas como: la fragmentación debido a la ampliación de la frontera agrícola y la ganadería caprina, el incremento de índice poblacional, incendios forestales, extracción intensiva de leña y madera para construcción de viviendas. Jadan *et al.* (2017) manifestaron que han generado remanentes de vegetación natural en zonas topográficas irregulares, con pendientes abruptas y diferente grado de intervención. Estas características convierten estos fragmentos en áreas prioritarias de investigación y en una región clave para la conservación local y nacional.

Según Girardin *et al.* (2014), estudios sobre la influencia de la altitud en la composición florística y

estructura han sido reportados históricamente, pero en las últimas décadas han sido descritos contundentemente bajo procedimientos técnicos y científicos, lo cual es indispensable para entender los cambios de la vegetación en el espacio y el tiempo. Por ello, la presente investigación tiene los objetivos: 1) identificar la composición florística y estructura de la vegetación en la gradiente altitudinal desde 1.750 a 2.320 m de altitud del bosque seco andino; 2) comparar la cuantificación de biomasa arbórea de este tipo de bosque conforme la altitud. Se espera que la riqueza florística y biomasa disminuya progresivamente conforme se incrementa la gradiente altitudinal del bosque seco andino, con base de estudios similares realizados en la cordillera occidental de Los Andes ecuatorianos y en bosques tropicales (Homeier *et al.* 2010, Girardin *et al.* 2014, Jadan *et al.* 2017, Cabrera *et al.* 2019).

MÉTODOS

Descripción del área de estudio. El bosque seco andino de la Reserva Natural del Cerro Pisaca (RNCP) se localiza al suroccidente de la provincia de Loja, cantón Paltas, región biogeográfica de Los Andes ecuatorianos, desde 9.548.775 a 9.551.546 latitud norte y 652.454 a 656.003 de longitud este. Abarca una superficie de 39,87 hectáreas, presenta una temperatura media anual de 18,6 °C, con precipitación media anual de 899 mm y está ubicada desde 1.560 a 2.440 m de altitud. La formación vegetal de la RNCP corresponde al bosque seco andino (MAE y FAO 2014).

Para determinar los sectores y los puntos del área de estudio se usó el mapa de cobertura vegetal de la RNCP, escala 1:11.000 y el mapa de uso del suelo del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca escala 1:50.000. La selección e instalación de las áreas de muestreo se realizó con base en la estratificación de la vegetación y gradiente altitudinal en tres zonas de estudio: alta, media y baja (figura 1).

La zona alta fluctúa desde 2.160 a 2.320 m de altitud, se caracteriza por tener fragmentos de bosque nativo con elementos florísticos de la parte andina, presenta un microclima más húmedo en comparación con las zonas media y baja. La vegetación no ha sufrido cambios en su estructura y composición florística debido al difícil acceso, con pendientes que superan el 40 %. La zona media se encuentra en un área de transición entre el bosque seco y bosque andino desde 2.040 a 2.140 m de altitud, es susceptible a los incendios forestales. Y la zona baja se encuentra desde 1.750 a 1.850 m de altitud sobre pendientes onduladas y planas, estos fragmentos de bosque presentan elementos florísticos de vegetación decidua, gran parte de la cobertura boscosa se ha perdido debido a la explotación de madera para combustible y construcción de viviendas y por el cambio de uso de la tierra de bosques a cultivos y potreros.

Las unidades de muestreo para la toma de datos en campo fueron conglomerados permanentes, que consistieron en la instalación de tres parcelas de 60 x 60 m en forma

de L, cada conglomerado fue ubicado a 200 m de distancia (figura 1) (MAE y FAO 2014). En cada parcela de 3.600 m² fueron medidos todos los individuos con DAP \geq a 10 cm utilizando cinta diamétrica y altura estimada. También se estableció una parcela anidada de 20 x 20 m para medir la regeneración natural, individuos con DAP \geq 5 cm y DAP < 10 cm. Para la identificación de los individuos fue colectado material vegetal, el cual fue comparado, especialmente con muestras botánicas de zonas adyacentes a la RNCP y los ejemplares con estructuras reproductivas en buen estado fueron depositados en el Herbario “Reinaldo Espinosa” (LOJA).

Análisis de la composición florística y estructura. La composición florística en el bosque seco andino fue separada a través de un análisis de agrupamiento según el valor de cobertura y la altitud, utilizando el método de separación de Ward y la distancia de Bray Curtis. Para esto, se realizó una matriz de similitud con la abundancia y dominancia relativa (valor de cobertura) de las especies en cada parcela. Para verificar la diferencia estadística entre las zonas fue realizado un análisis de similitud (ANOSIM) utilizando la medida de similitud de Bray-Curtis y un total de 1.000 aleatorizaciones. Además, para observar la

interrelación entre las parcelas y la composición florística de las especies según la altitud fue realizado un análisis de ordenación por el método de escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS) y la distancia de Bray Curtis. Los valores de abundancia de especies y la altitud se ajustaron a los dos primeros ejes de la ordenación NMDS, se calculó el coeficiente de correlación cuadrado (r^2) y el valor empírico *P*-valor para el ajuste lineal. El análisis de agrupamiento fue realizado en el programa estadístico InfoStat/Profesional, versión 2011 (Di Rienzo *et al.* 2011), y el ANOSIM y la ordenación NMDS fueron realizados en el programa estadístico R con el paquete “vegan”.

En cada zona fue descrita la composición florística por las especies con mayor valor de importancia (VI), la riqueza fue analizada mediante curvas de rarefacción y la diversidad a través de los índices de Shannon y Simpson. La estructura en las zonas fue analizada por el área basal (m² ha⁻¹), densidad (número de individuos por hectárea) y distribución de individuos por clases diamétrica. Para comparar la diferencia estadística de la diversidad y estructura entre las zonas fue realizada un análisis de varianza (ANOVA), seguida de la prueba de Tukey al 5 % de significancia. Para relacionar la altitud con la riqueza y con la estructura fueron realizadas regresiones simples, los resultados fue-

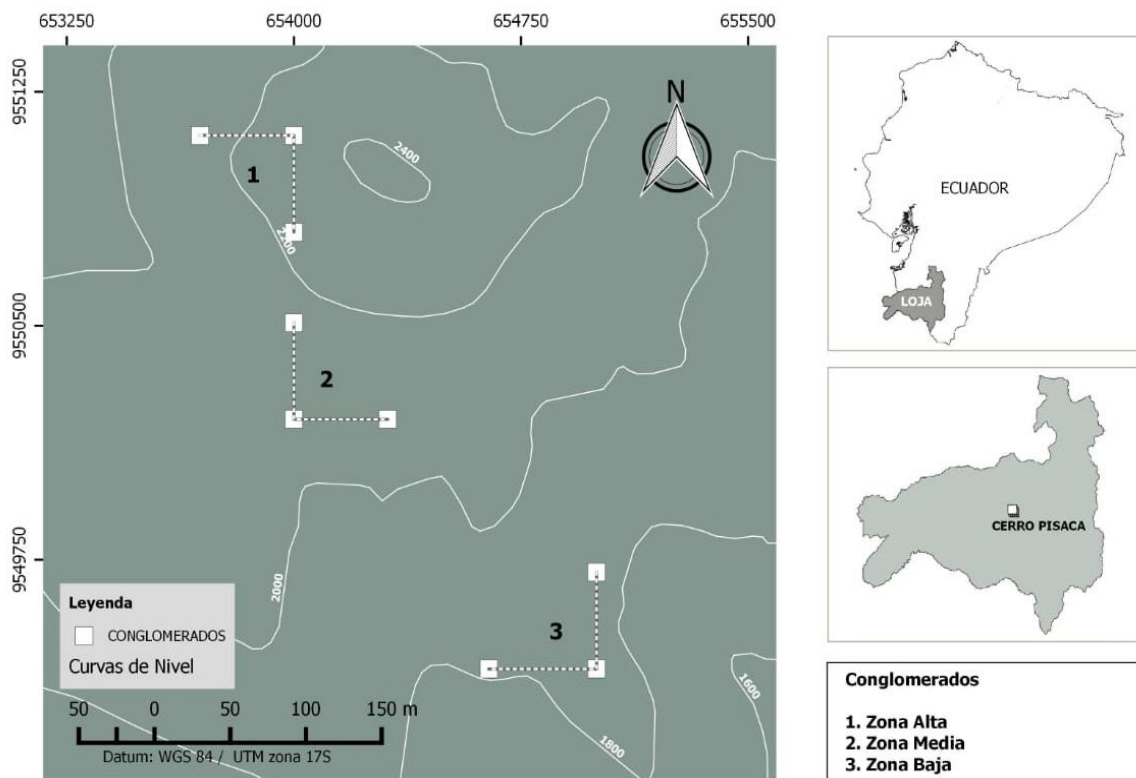


Figura 1. Ubicación del área de estudio y de los conglomerados en el bosque seco andino de la Reserva Natural Cerro Pisaca (RNCP), Loja, Ecuador.

Study area and plots in the Andean dry forest of Natural Reserve of Pisaca, Loja, Ecuador.

ron presentados en gráficos de dispersión de puntos con los coeficientes de determinación (R^2). También, se realizaron análisis de correlación de Pearson entre la altitud con la riqueza, estructura y diversidad del bosque seco andino. El ANOVA, las regresiones simples y el análisis de correlación fueron realizadas en el programa estadístico InfoStat/ Profesional, versión 2011 (Di Rienzo *et al.* 2011).

Estimación de la biomasa. La biomasa arbórea fue calculada aplicando la ecuación alométrica de Chave *et al.* (2005) [1], un método no destructivo para estimar la biomasa total de un árbol. Esta ecuación tiene como variables independientes la densidad de la madera por especie y el diámetro del árbol. Los valores de densidad de la madera fueron obtenidos de la Base de datos Global de densidad de madera Zanne *et al.* (2009).

$$B = (DM * \exp(-0,667 + 1,784 * (DAP) + 0,207 * \ln(DAP)^2 - 0,0281 * \ln(DAP)^3)) \quad [1]$$

Donde, B = Biomasa (kg). DM = Densidad de la madera ($g\ cm^{-3}$). Ln = Logaritmo natural. DAP = Diámetro a la altura del pecho (cm).

Para determinar la diferencia en la acumulación de biomasa entre las tres zonas los datos fueron sometidos a un ANOVA seguido de la prueba de Tukey al 5 % de significancia. Y para establecer la relación entre la cantidad de biomasa en las zonas del bosque seco andino fue realizado un análisis de agrupamiento (dendrogramas) aplicando el método de Ward y distancia de Bray-Curtis. Para realizar el ANOVA y el dendrograma fue usado el programa estadístico InfoStat/Profesional, versión 2011 (Di Rienzo *et al.* 2011).

RESULTADOS

Composición florística. En el bosque seco andino se contabilizaron 2.012 individuos, 1.731 individuos con $DAP \geq 10$ cm pertenecientes a 34 especies, 33 géneros, 21 familias y un morfotipo, y 281 individuos de regeneración natural distribuidos en 29 especies, 26 géneros, 19 familias y un morfotipo. Las familias con mayor número de especies arbóreas fueron: Asteraceae, Myrtaceae, Fabaceae, Bignoniaceae, Proteaceae, Rosaceae y Rubiaceae. Mientras que, el mayor número de elementos regenerantes fueron representantes de las familias Myrtaceae, Lytracae, Salicaceae, Asteraceae y Anacardiaceae. Las especies con mayor abundancia y dominancia fueron: *Myrcianthes* sp., *Lafoensia acuminata* (Ruiz *et Pav.*) DC., *Xylosma* sp., *Mauria heterophylla* Kunth, *Vachellia macracantha* (Humb. *et Bonpl.* ex Willd.) Seigler *et Ebinger*, *Fulcaldea laurifolia* (Bonpl.) Poir. y *Berberis loxensis* Benth.

El análisis de agrupamiento basado en la similitud de la composición florística por medio del valor de cobertura de

las especies separó las zonas alta, media y baja (figura 2). El análisis de similitud (ANOSIM) mostro que las zonas separadas fueron estadísticamente diferentes en términos de composición florística ($P = 0,004$).

El análisis de ordenación NMDS mostro que la composición florística de las parcelas de la zona alta y media presenta similitud de especies ubicadas a la izquierda del primer eje (figura 3). Opuestamente con mayor dispersión se ubicaron las parcelas de la zona baja, a la derecha del primer eje de la ordenación, por tanto, difiere florísticamente a las otras dos zonas. El valor de estrés del análisis NMDS fue de 4,85 %, que corresponde a una varianza explicada de 95,15 % indicando que el diagrama es adecuado para la interpretación de las zonas que explica la relación de la composición florística con la altitud. La altitud mostro significancia ($P = 0,015$) y correlación ($r^2 = 0,7712$) con los dos primeros ejes de la ordenación NMDS (NMDS1 = - 0,99087 y NMDS2 = -0,13483).

La composición florística en cada zona se describe a continuación:

- Zona alta: la densidad arbórea fue de 1.413 individuos arbóreos y arbustivos, representada por 26 especies, 24 géneros, 18 familias botánicas, una morfoespecie y un morfotipo. Las familias

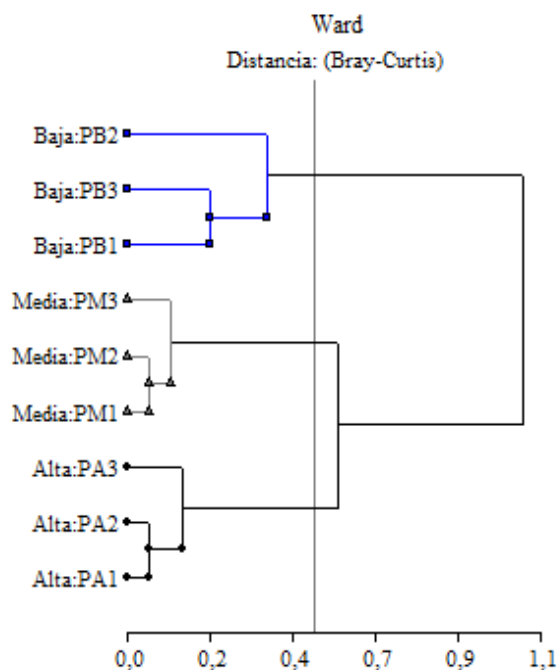


Figura 2. Dendrograma (método Ward y distancia Bray Curtis) de agrupamiento de las parcelas según el valor de cobertura de las especies y la altitud en las zonas: alta, media y baja del bosque seco andino, Loja, Ecuador.

Cluster (Ward method and Bray Curtis distance) of grouping plots according to the coverage value of species and the altitude in the zones: high, medium and low of the Andean dry forest, Loja, Ecuador.

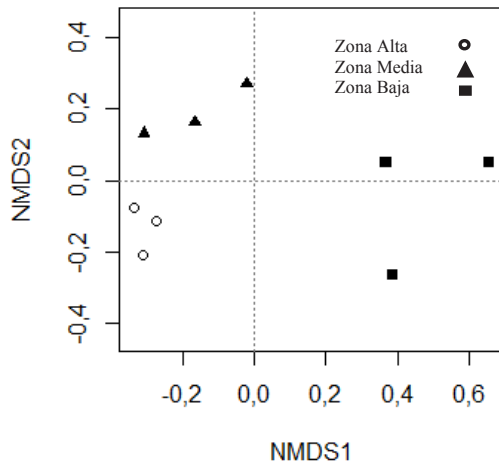


Figura 3. Diagrama de ordenación de escalonamiento multidimensional no métrico (NMDS) indicando la similitud en la composición florística de las parcelas en las zonas alta, media y baja en el bosque seco andino, Loja, Ecuador.

Non-metric multidimensional scaling analysis (NMDS) for indicating the similarity in the floristic composition in plots in the zones: high, medium and low of the Andean dry forest, Loja, Ecuador.

que presentan mayor número de especies fueron: Asteraceae y Myrtaceae con cuatro y tres especies respectivamente. Las especies con mayor valor de importancia (VI) fueron: *Myrcianthes* sp., *Xylosma* sp., *M. herophylla*, *L. acuminata* y *Myrcia fallax* (Rich.) DC., con un diámetro promedio de 12,84 cm y altura promedio de 7,82 m. Estas especies presentan tallos cubiertos de epifitas (especies indicadoras de humedad), con varias ramificaciones que empiezan antes de los 100 cm del suelo. La especie característica del estrato fue *Myrcianthes* sp., con 43,1 % de valor de importancia por su abundancia, dominancia y frecuencia (cuadro 1).

- Zona media: fueron contabilizados 495 individuos arbóreos y arbustivos, representados en 20 especies, 19 géneros, 16 familias botánicas, una morfoespecie y un morfotipo. Las familias que presentaron mayor diversidad fueron: Myrtaceae y Asteraceae con cuatro y dos especies respectivamente. Las especies con mayor valor de importancia fueron: *L. acuminata*, *Myrcianthes* sp., *Xylosma* sp., *M. herophylla* y *Roupala montana* Aubl. Estas especies en función a la abundancia, dominancia

Cuadro 1. Parámetros estructurales de las cinco especies (individuos con DAP ≥ 10 cm) con el valor de importancia más alto en las zonas alta, media y baja del bosque seco andino, Loja, Ecuador.

Ecological parameters of the five species (individuals with DBH ≥ 10 cm) with the highest importance value in the high, medium and low zones of the Andean dry forest, Loja, Ecuador.

Estratos (m s.n.m.)	U-VI	Nombre científico	Densidad relativa (%)	Dominancia relativa (%)	Frecuencia relativa (%)	Valor de importancia (%)
Alto (2.160 a 2.320)	1	<i>Myrcianthes</i> sp.	61,43	62,14	5,45	43,01
	2	<i>Xylosma</i> sp.	6,23	6,03	5,45	5,90
	3	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth	4,88	4,62	5,45	4,99
	4	<i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz et Pav.) DC.	3,40	5,69	5,45	4,85
	5	<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	4,18	4,00	5,45	4,54
Medio (2.040 a 2.140)	1	<i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz et Pav.) DC.	28,89	41,78	6,98	25,88
	2	<i>Myrcianthes</i> sp.	23,23	20,02	6,98	16,74
	3	<i>Xylosma</i> sp.	11,72	8,90	6,98	9,20
	4	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth	6,26	7,39	6,98	6,88
	5	<i>Roupala montana</i> Aubl.	3,43	2,37	6,98	4,26
Bajo (1.750 a 1.850)	1	<i>Vachellia macracantha</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Seigler et Ebinger	19,23	30,47	10,53	20,08
	2	<i>Fulcaldea laurifolia</i> (Bonpl.) Poir.	28,85	14,50	15,79	19,71
	3	Morfoespecieast.	19,23	15,25	10,53	15,00
	4	<i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz et Pav.) DC.	10,58	15,03	5,26	10,29
	5	<i>Duranta repens</i> L.	6,73	6,28	5,26	6,09

U-VI: Ubicación del valor de importancia.

y frecuencia, representan el 62,96 % del valor de importancia total de las especies (cuadro 1). El promedio de diámetro fue de 13,44 cm y altura de 7,03 m en este estrato

- Zona baja: Se contabilizaron 104 individuos arbóreos y arbustivos, constituidos por 11 especies, 11 géneros, nueve familias botánicas y dos morfoespecies. Fabaceae y Asteraceae fueron las familias más diversas. Entre las especies con mayor número de individuos, dominancia y frecuencia fueron registradas *V. macracantha*, *F. laurifolia*, morfoespecie de la familia Asteraceae, *L. acuminata* y *Duranta repens* L., estas especies presentaron un diámetro promedio de 10,49 cm y altura 5,09 m. Las dos primeras especies presentaron valores altos con relación al valor de importancia con 20,08 % y 19,71 %, respectivamente (cuadro 1). Debido a los frecuentes incendios forestales la vegetación ha sido sustituida por especies espontáneas, especialmente de la familia Asteraceae, Malvaceae, Fabaceae y Poaceae.

Las curvas de acumulación de especies mostraron valores estimados para la riqueza mayores y similares significativamente ($P < 0,05$) en las zonas alta y media (figura 4). Al comparar la riqueza entre las zonas, se observó que la zona alta y baja fue diferente significativamente con respecto a la zona media (cuadro 2). La diversidad, según los índices de Shannon y Simpson fue mayor en la zona media, pero no se evidenció diferencia significativa al compararla con las zonas baja y alta (cuadro 2).

Estructura y curva de distribución diamétrica. La densidad y el área basal de la vegetación arbórea y arbustiva en el bosque seco andino fue significativamente superior en la zona alta a diferencia de las otras dos zonas que fueron iguales (figura 5A y 5B). En el estrato alto fueron conta-

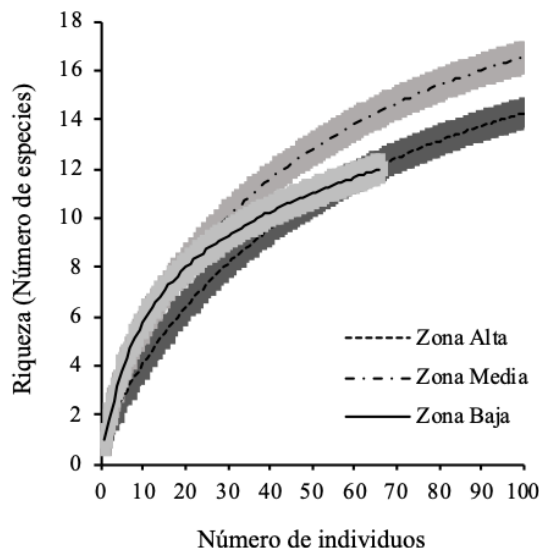


Figura 4. Curva de acumulación de especies con relación a 100 individuos registrados en las parcelas de 3.600 m² en el bosque seco andino, Loja, Ecuador.

Accumulation curve of species in relation to number of individuals registered in plots of 3600 m² in the Andean dry forest, Loja, Ecuador.

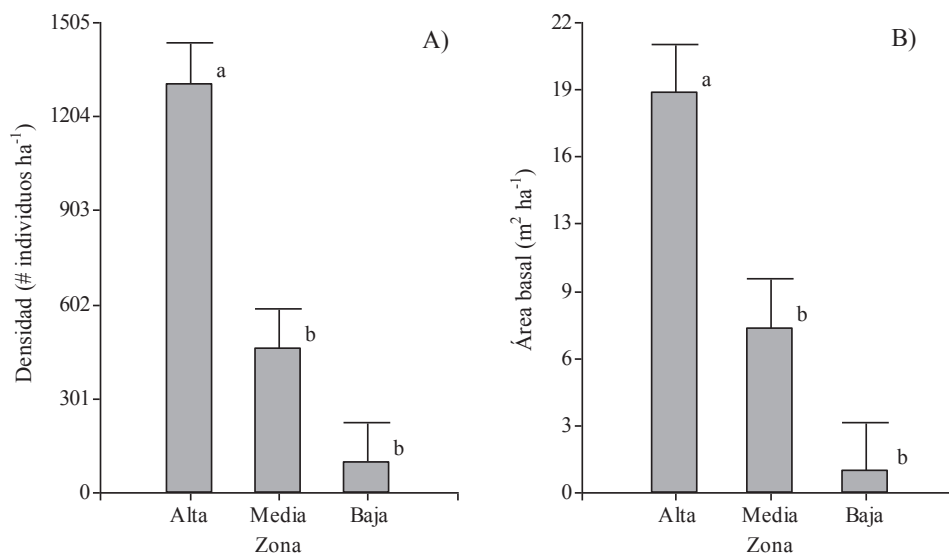


Figura 5. Promedio de la densidad (A) y área basal (B) registrados en las parcelas de 3600 m² en las zonas del bosque seco andino, Loja, Ecuador. Barras con letras iguales, en las comparaciones entre zonas, no difieren por la prueba de Tukey a 5 % de significancia.

Mean of density (A) and basal area (B) registered in plot of 3600 m² in the Andean dry forest areas, Loja, Ecuador. Bars with equal letters, in the comparisons between zones, do not differ by the Tukey test at 5 % significance.

bilizados en media 1.308 individuos por hectárea con un área basal de 18,67 m² ha⁻¹. Estrato medio fueron registrados 458 árboles con 7,67 m² ha⁻¹ de área basal. Finalmente, para el estrato bajo fueron contabilizados 96 individuos que representan un área basal de 1,02 m² ha⁻¹.

La curva de distribución diamétrica obtenida en los estratos del bosque seco andino declina conforme incrementa el tamaño y grosor de los individuos, adoptando un modelo exponencial negativo, la llamada “J invertida” característico de los bosques tropicales. Las tres zonas agruparon el mayor número de individuos en la primera clase diamétrica (5 cm a 15 cm de DAP) (figura 6). Las especies que aportaron con mayor masa forestal fueron: *Myrcianthes* sp., *L. acuminata*, *Xylosma* sp., *M. heterophylla*,

Asteraceae sp. y *M. fallax*. Así mismo, *Myrcianthes* sp., y *L. acuminata* fueron las especies que estuvieron presentes en las cuatro clases diamétricas.

La relación de la altitud con la riqueza y las variables de estructura como densidad y área basal fue positiva y significativa en el bosque seco andino (figura 7). También,

Cuadro 2. Media de riqueza e índices de diversidad de Shannon y Simpson, error estándar de la media (en paréntesis), para las tres zonas del bosque seco andino.

Mean richness and diversity index of Shannon and Simpson, standard error of the average (in parentheses), for the three zones of the Andean dry forest.

Índice	Zona		
	Alta	Media	Baja
Riqueza	18,00 (1,85) a*	14,33 (1,85) ab	6,33 (1,85) b
Shannon	1,57 (0,24) a	1,85 (0,24) a	1,35 (0,24) a
Simpson	0,61 (0,07) a	0,75 (0,07) a	0,66 (0,07) a

*Medias con letras diferente en la línea son significativamente diferente ($P < 0,05$).

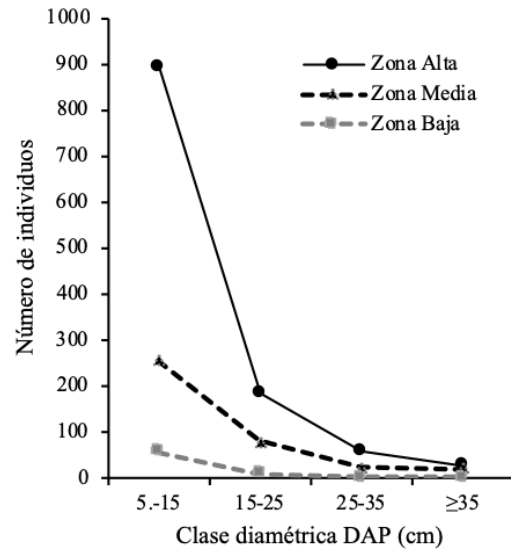


Figura 6. Curva de distribución diamétrica de los individuos con DAP ≥ 10 cm y regeneración natural en las zonas del bosque seco andino, Loja, Ecuador.

Diametric distribution curve of the individuals with DBH ≥ 10 cm and regenerating individuals in the zones of the Andean dry forest, Loja, Ecuador.

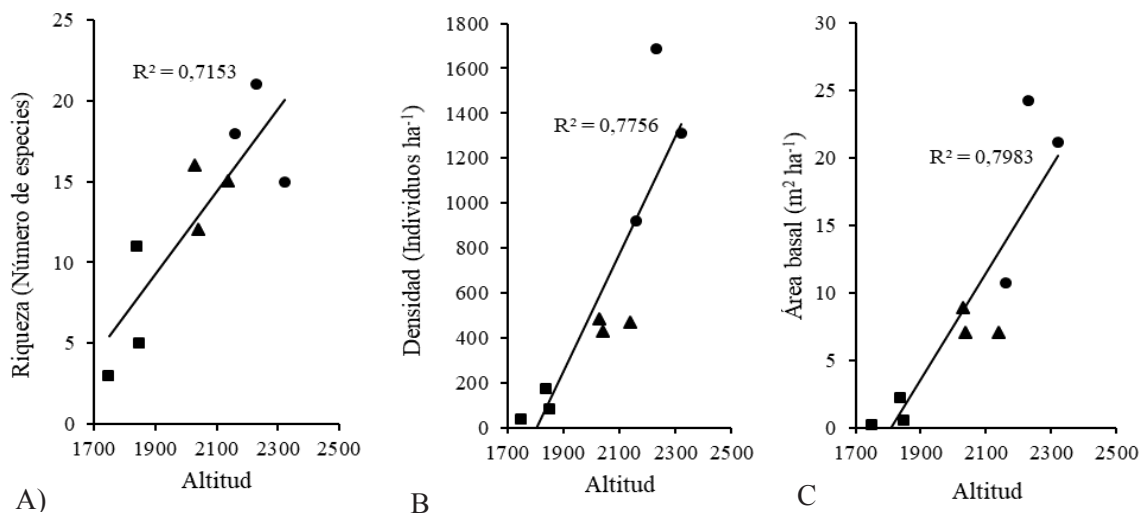


Figura 7. Relación entre la altitud con la riqueza (A), densidad (B) y área basal (C) en el bosque seco andino, Loja. Las líneas de regresión simple fueron significativas ($P < 0,05$), zona alta (círculos), zona media (triángulos) y zona baja (cuadros).

Relationship between altitude and richness (A), density (B) and basal area (C) in the Andean dry forest, Loja. The simple regression lines were significant ($P < 0.05$), high zone (circles), middle zone (triangles) and low zone (squares).

el análisis de correlación de Pearson mostró una correlación positiva y significativa entre la altitud y riqueza, altitud y las variables de estructura. Sin embargo, no se encontró correlación entre la altitud y la diversidad en el bosque seco andino analizado (cuadro 3).

Biomasa. La biomasa total en el estrato arbóreo fue estimada en 565,44 Mg ha⁻¹ en el bosque seco andino de la Reserva Natural Cerro Pisaca (cuadro 4). También, fue estimado 174,07 Mg ha⁻¹ de biomasa total en la regeneración natural (cuadro 4).

Biomasa en las zonas alta, media y baja. En el bosque seco andino, la biomasa total estimada fue diferente en las zonas alta y baja ($F = 7,99$; $P < 0,0278$) según la gradiente altitudinal como se indica en la figura 8. En la zona alta fueron registrados 1.251 árboles que acumulan en promedio 128,14 Mg ha⁻¹ de biomasa. En el estrato medio fueron registrados

409 árboles que almacenan en promedio 55,17 Mg ha⁻¹ de biomasa y en la zona baja fueron identificados 71 árboles que reservan en promedio 7,61 Mg ha⁻¹ de biomasa (figura 8).

El dendrograma de similitud de la acumulación de biomasa del bosque seco andino separó en dos grupos las parcelas, el primer grupo formado por las parcelas de la zona alta y media, y el segundo grupo formado por las parcelas de la zona baja (figura 9). La acumulación de la biomasa en las especies de la zona alta y media fueron más similares en comparación con las especies de la zona baja.

Biomasa por especie y familias en la zona alta, media y baja. En la zona alta, *Myrcianthes* sp. fue la especie que acumuló la mayor cantidad de biomasa con 254,31 Mg ha⁻¹, solo esta especie reserva el 66 % de la biomasa total estimada en esta zona. En la zona media, *L. acuminata* con 80,53 Mg ha⁻¹ y *Myrcianthes* sp. con 33,17 Mg ha⁻¹ fueron las especies que acumularon la mayor cantidad de biomasa, en conjunto estas dos especies acumulan el 68,7 % de la biomasa total de la zona media. En la zona baja, las especies *V. macracantha* y *L. acuminata* acumularon la mayor cantidad de biomasa con 6,05 y 3,27 Mg ha⁻¹, respectivamente, representando el 59,98 % de la biomasa total de la zona (cuadro 5).

Cuando se analizó la media de biomasa total por clase diamétrica en cada estrato del bosque seco andino, fueron constatados valores desde 0,18 Mg ha⁻¹ (clase I) a 3,11 Mg ha⁻¹ por especie (clase IV) para la zona alta. Valores desde 0,18 Mg ha⁻¹ (clase I) a 3,81 Mg ha⁻¹ por especie (clase IV) para la zona media y valores desde 0,12 Mg ha⁻¹ (clase I) a 1,40 Mg ha⁻¹ por especie (clase III) para la zona baja (figura 10). Para las tres zonas se verificó el incremento de biomasa con aumento del diámetro. En la zona media fue encontrada la mayor biomasa en la clase IV y la menor cantidad de biomasa fue determina en la clase I de la zona baja.

Cuadro 3. Correlación entre la altitud y variables estructura y diversidad del bosque seco andino, Loja.

Correlation between the altitude and variables structure and diversity of the Andean dry forest, Loja.

Variables	r-Pearson	P
Riqueza	0,85*	0,0041
Densidad (individuos ha ⁻¹)	0,88*	0,0017
Área basal (m ² ha ⁻¹)	0,90*	0,0010
Shannon	0,23	0,5497
Simpson	-0,19	0,6248

* Correlación de Pearson significativa $P < 0,05$.

Cuadro 4. Biomasa aérea total y media estimada por zonas en el bosque seco andino, Loja, Ecuador (individuos de DAP ≥ 10 cm e individuos con $5 \leq \text{DAP} < 10$ cm).

Total and mean aboveground biomass stocks estimated by zone in the Andean dry forest, Loja, Ecuador (individuals with DBH ≥ 10 cm and individuals with $5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$).

Zona (m s.n.m.)	Biomasa (Mg ha ⁻¹)					
	Total	Media	Desvío estándar	Error estándar	Valor mínimo	Valor máximo
Individuos de DAP ≥ 10 cm						
Alta (2.160 a 2.320)	384,42	128,14	53,19	30,71	67,30	165,89
Media (2.040 a 2.140)	165,50	55,17	6,66	3,84	50,01	62,68
Baja (1.750 a 1.850)	15,52	7,76	7,61	5,38	2,38	13,15
Individuos con $5 \leq \text{DAP} < 10$ cm						
Alta (2.160 a 2.320)	106,39	35,46	1,27	0,73	34,36	36,85
Media (2.040 a 2.140)	52,02	17,34	1,87	1,08	15,63	19,34
Baja (1.750 a 1.850)	15,67	5,22	3,44	1,98	1,44	8,16

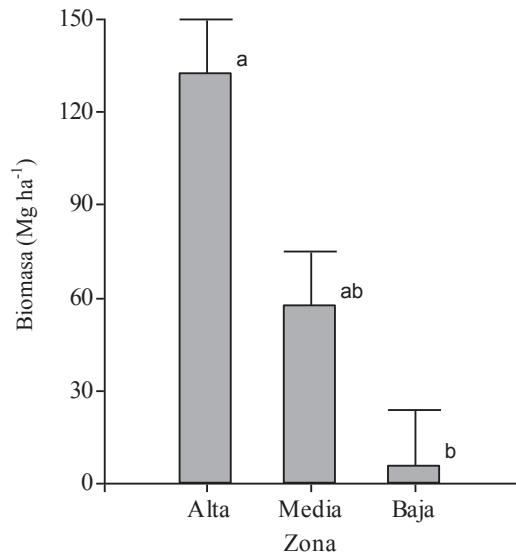


Figura 8. Acumulación de biomasa en las zonas: alta (2.160 a 2.320 m s.n.m), media (2.040 a 2.140 m s.n.m) y baja (1.750 a 1.850 m s.n.m) del bosque seco andino. Barras con letras iguales, en las comparaciones entre zonas, no difieren por la prueba de Tukey a 5 % de significancia.

Accumulation of biomass in the zones: high (2160 to 2320 m), medium (2040 to 2140 m) and low (1750 to 1850 m) of the Andean dry forest. Bars with equal letters, in the comparisons between strata, do not differ by the Tukey test at 5 % of significance.

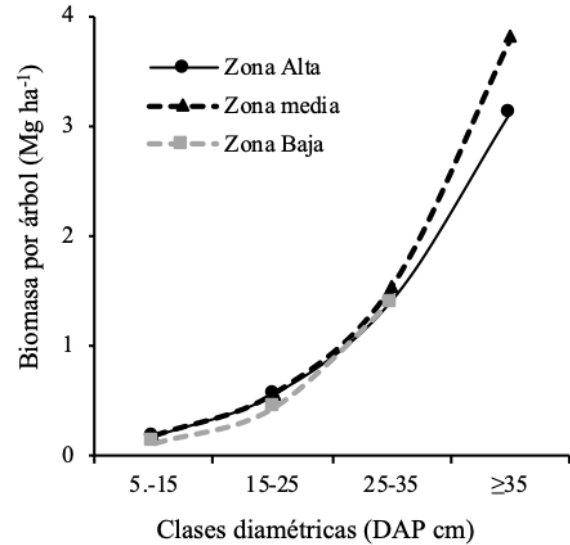


Figura 10. Biomasa aérea media por clase diamétrica de las especies muestreadas en el bosque seco andino de la Reserva Natural Cerro Pisaca, Loja, Ecuador.

Mean aboveground biomass by diametric class of the species sampled in the Andean dry forest of the Natural Reserve of Pisaca, Loja, Ecuador.

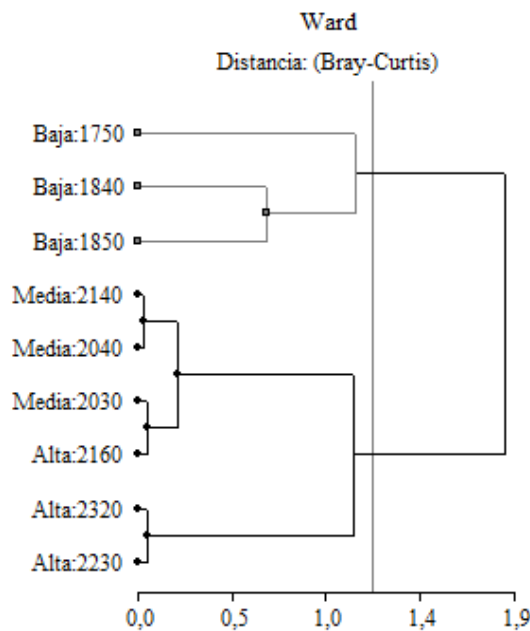


Figura 9. Dendrograma de similitud de la biomasa aérea en las parcelas según el gradiente altitudinal del bosque seco andino, aplicando el método de Ward y distancia de Bray Curtis.

Cluster of similarity of aboveground biomass in the plots according to the altitudinal gradient of the Andean dry forest, applying the method of Ward and distance of Bray Curtis.

DISCUSIÓN

Composición florística. El resultado del análisis de agrupamiento según el valor de cobertura de especies permitió evidenciar las tres zonas con base en la similitud de la composición florística en las parcelas del bosque seco andino (figura 2). Se comprobó la separación de las tres zonas de estudio según el gradiente altitudinal. Resultado que corrobora el planteamiento de Cabrera *et al.* 2019, que indican que la altitud es el primer factor jerárquico responsable de la división de grupos estructurales y florísticos en bosques montañosos andinos de la región sur de Ecuador.

También, la gráfica de escalonamiento multidimensional no métrico (figura 3) indicó una diferenciación espacial entre las zonas, en donde se evidencia mayor similitud en la composición florística entre la zona alta y media, diferenciadas de la zona baja. Este resultado demuestra que la composición florística está relacionada con el gradiente altitudinal y geomorfológico (litología y paisaje) en las montañas del bosque tropical andino como afirma Cabrera *et al.* (2019). Sin embargo, existen tres especies compartidas en las tres zonas *E. micranta*, *L. acuminata* y *M. andina*.

La formación vegetal correspondiente al bosque seco andino comparte elementos florísticos del ecosistema del sector de los valles secos como *V. macracantha*, *C. trychistandra* y del matorral seco montano como *Myrcianthes* sp., *L. acuminata*, *F. laurifolia* (MAE 2013), tal como lo muestran los resultados encontrados en la presente investigación (cuadro 1). Así mismo, en el bosque seco andino

Cuadro 5. Biomasa aérea media y total por especie en las zonas alta, media y baja del bosque seco andino de la Reserva Natural Cerro Pisaca, Loja, Ecuador.

Mean and total aboveground biomass stocks by species in the high, medium and low zones in the Andean dry forest of Natural Reserve of Pisaca, Loja, Ecuador.

U-TB	Familia	Nombre científico	Media (Mg ha ⁻¹)	Total (Mg ha ⁻¹)	%
Zona alta					
1	Myrtaceae	<i>Myrcianthes</i> sp.	0,32	254,31	66,15
2	Lythraceae	<i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz et Pav.) DC.	0,56	26,86	6,99
3	Saliaceae	<i>Xylosma</i> sp.	0,25	20,57	5,35
4	Myrtaceae	<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	0,52	14,96	3,89
5	Anacardiaceae	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth	0,24	14,85	3,86
6	Asteraceae	Morfoespecie	0,29	11,43	2,97
7	Rosaceae	<i>Prunus opaca</i> (Benth.) Walp.	0,31	6,16	1,60
8	Grossulariaceae	<i>Escallonia micranta</i> Mattf.	0,97	5,84	1,52
9	Melastomataceae	<i>Miconia lutescens</i> (Bonpl.) DC.	0,26	5,78	1,50
10	Berberidaceae	<i>Berberis loxensis</i> Benth.	0,15	4,61	1,20
Zona media					
1	Lythraceae	<i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz et Pav.) DC.	0,63	80,53	48,66
2	Myrtaceae	<i>Myrcianthes</i> sp.	0,32	33,17	20,04
3	Saliaceae	<i>Xylosma</i> sp.	0,27	11,50	6,95
4	Anacardiaceae	<i>Mauria heterophylla</i> Kunth	0,37	10,39	6,28
5	Fabaceae	<i>Vachellia macracantha</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Seigler et Ebinger	0,31	4,02	2,43
6	Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	0,28	3,58	2,16
7	Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	0,26	3,40	2,05
8	Myrtaceae	<i>Myrcianthes discolor</i> (Kunth) McVaugh	0,28	3,13	1,89
9	Rosaceae	<i>Prunus opaca</i> (Benth.) Walp.	0,44	3,07	1,86
10	Grossulariaceae	<i>Escallonia micranta</i> Mattf.	0,49	2,47	1,49
Zona baja					
1	Fabaceae	<i>Vachellia macracantha</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Seigler et Ebinger	0,30	6,05	38,94
2	Lythraceae	<i>Lafoensia acuminata</i> (Ruiz et Pav.) DC.	0,30	3,27	21,04
3	Asteraceae	Morfoespecie	0,14	1,79	11,50
4	Asteraceae	<i>Fulcaldea laurifolia</i> (Bonpl.) Poir.	0,18	1,24	8,00
5	Verbenaceae	<i>Duranta repens</i> L.	0,12	0,86	5,54
6	Grossulariaceae	<i>Escallonia micranta</i> Mattf.	0,18	0,54	3,47
7	Primulaceae	<i>Myrsine andina</i> (Mez) Pipoly	0,16	0,47	3,06
8	Malvaceae	<i>Ceiba trichistandra</i> (A. Gray) Bakh.	0,40	0,40	2,59
9	Meliaceae	<i>Trichilia</i> sp.	0,31	0,31	2,01
10	Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.	0,22	0,22	1,43

U-TB: Ubicación total de biomasa.

de la RNCP se registraron 18, 16 y 9 familias botánicas en las zonas alta, media y baja respectivamente, donde las familias Asteraceae, Myrtaceae y Fabaceae tienen mayor diversidad de especies, lo cual indica similitud en el patrón taxonómico de familias del bosque seco andino.

Es importante mencionar que este patrón, también es observado en los bosques secos tropicales de Sudamérica y particularmente en el sur de Ecuador donde las familias de mayor importancia son Fabaceae, Bignoniaceae, Anacardiaceae, Caricaceae, Rubiaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, y Verbenaceae como lo reportan en sus estudios García-Villacorta (2009) y Muñoz *et al.* (2014). Los resultados obtenidos en este estudio confirman esta particularidad en la zona baja a 1.750 m de altitud cuya área es más próxima de este tipo de ecosistema. En las zonas alta y media desde 2.040 a 2.320 m de altitud las familias Myrtaceae y Asteraceae son las más abundantes, característica del bosque seco andino (MAE 2013).

Al analizar la diversidad y riqueza de especies, en el bosque seco andino se encontró que la zona alta presentó mayor riqueza en comparación a la zona baja, sin embargo, no existe diferencia estadística en cuanto a la diversidad según los índices de Shannon y Simpson en las tres zonas (cuadro 2), así como, no se evidenció correlación entre la altitud y la diversidad (cuadro 3). Estos resultados sugieren que el bosque seco andino la riqueza se incrementa conforme aumenta la altitud entre 1.700 y 2.500 m s.n.m (figura 7A), este resultado difiere con el estudio de Girardin *et al.* 2014 quien reportó que entre 1.500 y 3.500 existe una disminución en el número de individuos a nivel de familias, géneros y especies. Ante estos resultados, según Cabrera *et al.* 2019 indican que la elevación de los Andes produjo la aparición de ambientes particulares, convirtiéndose en una región única con una enorme heterogeneidad ambiental y complejos patrones de distribución de diversidad y ecosistemas, esta es una de las razones detrás de los procesos de adaptación y especiación en zonas boscosas tropicales, especialmente los que se encuentran en Los Andes tropicales.

En el bosque seco andino se registró 39 especies en total, esta riqueza es mayor que la reportada por Muñoz *et al.* (2014) en el bosque seco El Chilco y a la presentada por Josse *et al.* (2009) en un bosque seco semidecíduo y secundario en el sur oeste del Ecuador, en estos estudios registraron 21 especies en promedio. Estos estudios fueron desarrollados en bosques secos del sur de Ecuador ubicados a 350 m de altitud, y la presente investigación se desarrolló desde 1.750 a 2.320 m de altitud, este resultado indica una particularidad en este ecosistema de Loja al sur de Ecuador, que la riqueza se incrementó en la zona alta, ubicada a mayor altitud. Es interesante mencionar que en el bosque seco andino de la RNCP muestra alta riqueza de especies, esto se debe a la influencia de la formación biogeográfica de Los Andes. Según Wadsworth (2000), la alta riqueza registrada en cerros de bosques secos podría deberse a la influencia de zonas de transición (ecotono) de

bosque pluviestacional seco a montano, lo cual determina la composición florística y estructura de los ecosistemas secos andinos.

También, este contraste en la composición florística de bosques montañosos andinos ubicados en diferentes altitudes se deben a gradientes ecológicos (altitud) y geomorfológicos (litología y paisaje) (Cabrera *et al.* 2019). Sin embargo, se podrían presentar cambios locales de precipitación, humedad y velocidad del viento, que también pueden explicar la variación de diversidad y composición con un cambio de altitud cada 200 m (Siles *et al.* 2017). Lo cual fue evidenciado en la diversidad del bosque seco andino de la RNCP, donde la zona media fue el área con mayor diversidad, pero esta área no presenta diferencia estadística con respecto a la diversidad de las otras dos zonas.

Estructura diamétrica. Los resultados encontrados indican que los mayores valores de densidad y área basal fueron para la zona alta (figura 5), lo cual indica una tendencia en la estructura del bosque seco andino de Loja, que conforme se incrementa la altitud se incrementan la densidad y área basal en el bosque. Estos resultados coinciden con el estudio de Jadan *et al.* (2017) para el bosque andino de Azuay, quienes encontraron los mayores valores de área basal en la comunidad forestal ubicada a mayor altitud. No obstante, los resultados difieren con los obtenidos en otros estudios realizados en bosques andinos por Homeier *et al.* (2010), Girardin *et al.* (2014) quienes registraron los mayores valores en riqueza de especies y área basal en sitios de menores altitudes.

Al analizar la distribución de los individuos en las clases diamétrica, se evidencia que la estructura diamétrica del bosque seco andino de la RNCP, presenta una distribución en forma de “J” invertida en las tres zonas (figura 6). En las tres zonas se evidencia la concentración de individuos en las primeras clases diamétricas (5 - 15 cm de DAP) mientras que en las clases mayores (25 - \geq 35 cm de DAP) el número de individuos se reduce considerablemente. Estos resultados concuerdan con los reportados por Muñoz *et al.* (2014) para el bosque tropical seco de Loja, quienes reportaron que las primeras clases diamétricas presentan las frecuencias más altas, por ello sugieren que los bosques están en proceso de recuperación.

También, Durigan (2012) indica que este tipo de estructura es típica para un bosque que ha sido intervenido y que se encuentra en proceso de recuperación ecológica, tal como se evidenció con los resultados de la estructura diamétrica del bosque seco andino de la RNCP. Sin embargo, según Rozendaal *et al.* (2019), los bosques secundarios se recuperan notablemente rápido en la riqueza de especies, pero lentamente en la composición, los bosques secundarios tardan una mediana de cinco décadas en recuperar la riqueza de especies del bosque antiguo (recuperación del 80 % después de 20 años) y la recuperación completa de la composición de las especies lleva siglos (solo el 34 % de recuperación después de 20 años).

Cuando se analiza las especies presentes en cada clase diamétrica se observó que, en la zona alta, el género *Myrcianthes* está presente en todas las clases diamétricas. En la zona media, los géneros *Lafoensia* y *Myrcianthes* se encuentran presentes en el 85 % de las clases diamétricas, y en la zona baja, el género *Fulcaldea* se concentra en la primera clase diamétrica y el género *Ceiba* tiene representatividad únicamente en la última clase diamétrica. Este comportamiento, ausencia o presencia de las especies en las diferentes clases diamétricas tiene una estrecha relación con las características maderables y el aprovechamiento forestal de la población local, con algunas especies de valor comercial. Este suceso, comprueba el grado de intervención y selectividad de recursos maderables al cual fue sometida la vegetación del bosque seco andino de la RNCP en años anteriores. Sin embargo, el crecimiento encontrado en la estructura del bosque muestra su recuperación ante estas presiones antrópicas.

Biomasa. Los resultados encontrados en el bosque seco andino de la RNCP evidenciaron que la cantidad de biomasa en la zona alta fue mayor en comparación con la zona baja (menor altitud) (figura 8), o sea, la biomasa aumentó conforme aumentó la altitud (cuadro 4). Estos resultados difieren con los estudios de biomasa aérea en transectos de elevación tropical en Ecuador (Girardin *et al.* 2014) que sugieren que la biomasa disminuye a medida que aumenta la elevación. Este incremento de la biomasa en el bosque seco andino, en la zona alta se debe a la dominancia (área basal) de las especies.

También, a que esta área está influenciada por la cordillera de Los Andes, la cual presenta condiciones edáficas, topográficas y climáticas que influyen en la tasa de rendimiento, y dependiendo de la capacidad de respuesta que presentan las especies (Cuesta *et al.* 2009), tendrá efecto en el almacenamiento de biomasa. Comparando la reserva de biomasa del bosque seco andino de los árboles vivos con $DAP \geq 10$ cm con otros sitios de países neotropicales y con sitios en el Ecuador, se encuentra que las reservas de biomasa en bosque seco andino se encuentran por debajo del rango sugerido por el IPCC (2006) que ronda entre 200 y 410 $Mg\ ha^{-1}$, pero se asemeja a bosques secos secundarios jóvenes de Costa Rica que almacenan 102,2 $Mg\ ha^{-1}$ (Cifuentes-Jara 2008).

El análisis de similitud de la biomasa permitió separar dos grupos de especies según la acumulación de biomasa en la gradiente altitudinal del bosque seco andino de la RNCP (figura 9), el primer grupo está formado por las especies de la zona alta y media que acumulan en promedio la mayor cantidad de biomasa y el segundo grupo la zona baja que acumula la menor cantidad de biomasa. En el primer grupo la acumulación mayor de biomasa se debe a la densidad y área basal de las especies que aumento con la altitud (figura 5). Girardin *et al.* (2014) indican que la densidad aumenta significativamente con la elevación, sin embargo, no existe una tendencia en el área basal con la

elevación, en este estudio se observa una tendencia en las dos variables lo cual incide en la acumulación de biomasa.

Respecto a la biomasa por clase diamétrica, observando particularmente en las tres zona alta y media que los árboles de la última clase diamétrica acumulan la mayor cantidad de biomasa (figura 10). Ante estos resultados, Granados-Victorino *et al.* (2017) indican tres características a medida que el bosque madura, primero, la densidad de los tallos y la abundancia de las especies pioneras disminuye, segundo, se acumula mayor cantidad de biomasa (mayor diámetro de los tallos y altura del dosel) y tercero, la estructura de la vegetación alcanza mayor complejidad diamétrica y florística.

Al analizar la acumulación de biomasa por especies en las tres zonas (cuadro 5), se evidencia que las especies que acumulan la mayor cantidad de biomasa son aquellas que tienen un alto valor de importancia (VI). En la zona alta la especie que acumula la mayor cantidad de biomasa total es *Myrcianthes* sp. con 254,31 $Mg\ ha^{-1}$, la cual se destaca por su abundancia y dominancia, así mismo esta especie es la que presenta el mayor VI con 43,01 %. En la zona media *L. acuminata* es la especie que almacena la mayor cantidad de biomasa, con 80,53 $Mg\ ha^{-1}$, así como, es la especie con mayor VI con 25,88 % debido a la dominancia de la especie en esta área. En la zona baja *V. macracantha* acumulan la mayor cantidad de biomasa total con 6,05 $Mg\ ha^{-1}$, así mismo, es la especie que tienen el VI más alto 20,08 %.

Estos resultados coinciden con los estudios de biomasa realizados por Chave *et al.* (2005) y Álvarez *et al.* (2012) en bosques secos tropicales, que evidencian una alta relación entre la acumulación de biomasa y el valor de importancia de las especies. Los resultados encontrados, tanto de la relación de la biomasa con la altitud, asociadas a las características estructurales y florísticas en el bosque seco andino, evidencia una tendencia positiva con la altitud, por tanto, esta es una variable importante cuando se analiza la diversidad y biomasa de un ecosistema andino. Según, Siles *et al.* (2017) la gradiente de altitud influencia drásticamente en la composición florística, riqueza de especies, densidad de individuos, área basal y volumen de fustes, lo cual incide en la biomasa, esto fue corroborado con los resultados encontrados en el bosque seco andino. Además, Girardin *et al.* (2014) mencionan que los bosques tropicales andinos son un laboratorio ideal para comprender las interacciones entre los ecosistemas forestales y los parámetros ambientales como la elevación.

CONCLUSIONES

La composición florística y la estructura del bosque seco andino están asociadas con la altitud. Sin embargo, no hay correlación entre la altitud y diversidad. La mayor riqueza y biomasa se registra en la zona de mayor altitud, lo cual es un patrón atípico en la vegetación andina, cuando se compara con los bosques de la cordillera occidental de Los Andes ecuatorianos y de los bosques tropicales de

tierras bajas. La diversidad no presenta diferencia significativa entre las zonas, lo cual indica que no existe una asociada con la altitud. En la composición florística, la diversidad de especies de la familia Myrtaceae es otro patrón atípico que se encontró en el bosque seco andino del sur de Ecuador, debido a que el patrón típico de los bosques secos andinos es reportar a las familias Asteraceae y Fabaceae como características de estos ecosistemas. Por lo tanto, la altitud es una variable geográfica que incide en cambios significativos en la composición florística y estructura de la vegetación, lo cual influye en la acumulación de biomasa.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de la comunidad del Pisaca por la conservación de los fragmentos boscosos de la Reserva Natural Cerro Pisaca. También, agradecemos a los técnicos del Herbario “Reinaldo Espinosa” (LOJA). Se agradece el apoyo financiero y técnico de la ONG “Naturaleza y Cultura Internacional” de Ecuador por el presupuesto anual para la investigación.

REFERENCIAS

- Álvarez E, A Duque, J Saldarriaga, K Cabrera, G de Las Salas, I del Valle, A Lema, F Moreno, L Orrego, L Rodríguez. 2012. Tree above-ground biomass allometries for carbon stocks estimation in the natural forests of Colombia. *Forest Ecology and Management* 267: 297-308. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.013>
- Aguirre Z, LP Kvist. 2005. Composición florística y estado de conservación de los bosques secos del sur-occidente del Ecuador. *Lyonia* 8(2): 41-67.
- Aguirre Z, LP Kvist, R Linares. 2006. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa* 13(2): 324-350.
- Cabrera O, Á Benítez, N Cumbicus, C Naranjo, P Ramón, F Tinitana, A Escudero. 2019. Geomorphology and Altitude Effects on the Diversity and Structure of the Vanishing Montane Forest of Southern Ecuador. *Diversity*, 11: 2-15. DOI: <https://doi.org/10.3390/d11030032>
- Cifuentes-Jara M. 2008. Aboveground biomass and ecosystem carbon pools in tropical secondary forests growing in six life zones of Costa Rica. Dissertation Doctor of Philosophy. Corvallis, United States of America. Faculty in the Environmental Sciences Graduate Program, Oregon State University. 195 p.
- Cuesta F, M Peralvo, N Valarezo. 2009. Los bosques montanos de los Andes Tropicales. Quito, Ecuador. ECOBONA. 73 p.
- Chave J, C Andalo, S Brown, MA Cairns, JQ Chambers, D Eamus, H Fölster, F Fromard, N Higuchi, T Kira, JP Lescure, BW Nelson, H Ogawa, H Puig, B Riéra, T Yamakura. 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0100-x>
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. 2011. InfoStat, versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Durigan G. 2012. Estrutura e diversidade de comunidades florestais. In Martins S. ed. *Ecologia de floresta tropicais do Brasil*. Viçosa, Minas Gerais, Brasil. UFV, p. 294-325.
- García-Villacorta R. 2009. Diversidad, composición y estructura de un hábitat altamente amenazado: los bosques estacionalmente secos de Tarapoto, Perú. *Revista Peruana de Biología* 16: 81-92.
- Garavito N, E Álvarez, S Arango Caro, A Araujo Murakami, C Blundo, TE Boza Espinoza, MA Cuadros, J Gaviria, N Gutiérrez, PM Jørgensen, B León, R López Camacho, L Malizia, BB Millán, M Moraes, S Pacheco, JM Benayas, C Reynel, M Timaná de la Flor, C Ulloa, O Vacas Cruz, AC Newton. 2012. Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Revista Ecosistemas* 21: 148-166.
- Girardin C, W Farfan-Rios, K Garcia, KJ. Feeley, PM. Jørgensen, A Murakami, L Cayola Pérez, R Seidel, N Paniagua, AF Fuentes Claros, C Maldonado, M Silman, N Salinas, C Reynel, DA Neill, M Serrano, CJ Caballero, MA Cuadros, MJ Macía, TJ Killeen, Y Malhi. 2014. Spatial patterns of above-ground structure, biomass and composition in a network of six Andean elevation transects. *Plant Ecology & Diversity* 7: 161-171. DOI: <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.820806>
- Granados-Victorino RL, A Sánchez-González, D Martínez-Cabrera, P Octavio-Aguilar. 2017. Estructura y composición arbórea de tres estadios sucesionales de selva mediana subperennifolia del municipio de Huautla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 122-135. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.01.024>
- Homeier J, SW Breckle, S Günter, RT Rollenbeck, C Leuschner. 2010. Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. *Biotropica* 42(2): 140-148. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00547.x>
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change, JP). 2006. Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme. In Eggleston HS, L Buendia, K Miwa, T Ngara, K Tanabe eds. *Agriculture, Forestry and other land use*. Hayama, Japan. Global Environmental Strategies-IGES. p. 1-83.
- Josse C, F Cuesta, G Navarro, V Barrena, E Cabrera, E Chacón-Moreno, W Ferreira, M Peralvo, J Saito, A Tovar. 2009. Ecosistemas de Los Andes del Norte y Centro. Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Lima, Perú. Secretaría General de la Comunidad Andina. 93 p.
- Jadan O, C Toledo, B Tepán, H Cedillo, Á Peralta, P Zea, P Castro, C Vaca, C. 2017. Comunidades forestales en bosques secundarios alto-andinos (Azuay, Ecuador). *Bosque* 38(1): 141-154. DOI: <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002017000100015>
- MAE (Ministerio del Ambiente del Ecuador, EC). 2013. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental, Subsecretaría del Patrimonio Natural. Quito, Ecuador. Subsecretaría de Patrimonio Natural, Proyecto Mapa de Vegetación. 143 p.
- MAE (Ministerio del Ambiente del Ecuador, EC), FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, IT). 2014. Resultados de la Evaluación Nacional Forestal, Subsecretaría del Patrimonio Natural. Ecu-

- dor, Quito. MAE-FAO. 316 p.
- Muñoz J, S Erazo, D Armijos. 2014. Composición florística y estructura del bosque seco de la quinta experimental “El Chilco” en el suroccidente del Ecuador. *Cedamaz* 4: 53-61.
- Rozendaal DM, F Bongers, TM Aide, E Alvarez-Dávila, N Ascarunz, P Balvanera, S Calvo-Rodriguez. 2019. Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances* 5(3): 3114. DOI: [10.1126/sciadv.aau3114](https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114)
- Siles P, P Talavera, F Andino Rugama, L Alaniz, W Ortiz González. 2017. Composición florística, estructura y biomasa de los bosques de pino-encino en la reserva Santa Rosa, Tisey, Estelí, Nicaragua. *Revista de Biología Tropical* 65(2): 763-775. DOI: <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v65i2.22928>
- Scatena FN, LA Bruijnzeel, LS Hamilton. 2010. Setting the stage. In Bruijnzeel LA, FN Scatena, LS Hamilton eds. *Tropical Montane cloud Forests*. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 3-13.
- Wadsworth F. 2000. Los bosques primarios y su productividad. In Wadsworth F. ed. *Producción Forestal para América Tropical*. Washington, Estados Unidos. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos-USDA. p. 69-76.
- Zanne AE, G Lopez-Gonzalez, DA Coomes, J Ilic, S Jansen, SL Lewis, RB Miller, NG Swenson, MC Wiemann, J Chave. 2009. Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366. Dryad Digital Repository. DOI: <https://doi.org/10.5061/dryad.234>.

Recibido: 02/08/19
Aceptado: 28/10/19

NOTAS

Vertical stratification of ant assemblage in Brazilian Savanna phytophysiognomies**Estratificación vertical de ensamble de hormigas en fitofisionomías de sabana brasileña**

**Camila Alves Rodrigues^b, Márcio Silva Araújo^{a*}, Ednaldo Cândido Rocha^a,
Denise Alves Silva^a, Nilza Maria Martinelli^c, Jacques Hubert Charles Delabie^{d,e}**

*Corresponding author: ^a State University of Goiás, Campus Ipameri, Ipameri, 75780-000, Brazil, marcio.araujo@ueg.br

^b Goiano Federal Institute, Campus Ceres, Ceres, 76300-000, Brazil.

^c São Paulo State University, Department of Plant Protection, Jaboticabal, 14884-900, Brazil.

^d Cocoa Research Center (CEPEC-CEPLAC), Itabuna, 45600-000, Brazil.

^e State University of Santa Cruz, Ilhéus, 45662-900, Brazil.

SUMMARY

Spatial distribution of arthropods in forests has crucial implications for biodiversity conservation and forest management. In this environment, ants represent a good model for studies on vertical stratification of fauna. They are abundantly found in soil and well distributed in all vegetation strata. Factors determining the diversity and distribution of ant communities have deserved attention for years due to the essential role of these insects in many ecological processes such as nutrient cycling, energy turnover, herbivory, seed dispersal and seed predation. The aim of this study was to compare the richness and structure of ant assemblages among vertical strata (soil, shrubs and trees) in two phytophysiognomies of the Brazilian Savanna. The capture of ground-dwelling ants and arboreal ants was carried out with traps containing attractive baits. Sixty-six ant species were identified, and in both phytophysiognomies. Soil (litter) showed higher richness of ant species when compared to the others (Jackknife 1). There was a distinction between soil and canopy (shrubs/trees) strata, shown in the composition and capture frequency of ant species (ANOSIM, $P = 0.001$), therefore, evidencing the vertical stratification of the ant assemblage.

Key words: myrmecofauna, arboreal ants, epigeic ants, similarity, richness.

RESUMEN

La distribución espacial de artrópodos en los bosques tiene implicaciones cruciales para la conservación de la biodiversidad y la gestión forestal. En este ambiente, las hormigas representan un buen modelo para los estudios de estratificación vertical de la fauna. Se encuentran abundantemente en el suelo y están bien distribuidos en todos los estratos de la vegetación. Los factores que determinan la diversidad y distribución de las comunidades de hormigas han merecido atención durante años debido al papel esencial de estos insectos en muchos procesos ecológicos, como el ciclo de nutrientes, el recambio de energía, la herbivoría, la dispersión de semillas y la depredación de semillas. El objetivo del presente trabajo fue comparar la riqueza y la estructura del ensamble de hormigas entre los estratos verticales (suelo, arbustos y árboles) en dos fitofisionomías de la sabana brasileña. La captura de hormigas que viven en el suelo y hormigas arbóreas se llevó a cabo con trampas que contenían cebos atractivos. Se identificaron sesenta y seis especies de hormigas, y en ambas fitofisionomías, el estrato del suelo (epigeo) mostró una mayor riqueza de especies de hormigas en comparación con los otros (Jackknife 1). Se encontró una distinción entre los estratos de suelo y dosel (arbustos/árboles), que se muestran en la composición y frecuencia de captura de las especies de hormigas (ANOSIM, $P = 0,001$), lo que evidencia la estratificación vertical de los ensambles de hormigas.

Palabras clave: mirmecofauna, hormigas arbóreas, hormigas epigeas, similitud, riqueza.

INTRODUCTION

Brazilian Cerrado as a whole, is not exactly a synonym of savanna since forests (for instance, gallery forest, dry forest and Cerradão), as well as pure field, are merged with pure grasslands. Cerradão has flora formed by a mixture of

elements from savanna and forest formations. Its trees reach up to 20 meters, with the degree of canopy cover varying from 30 to 60 %. Cerrado *stricto sensu* is a savanna woodland physiognomy, with the degree of canopy cover varying from 10 to 60 % (frequently below 30 %) at a site with trees reaching up to seven meters high (Eiten 1994, Felfili 2002).

The different phytophysiognomies of Brazilian Cerrado contain extremely rich and diverse flora and fauna (Strassburg *et al.* 2017, Tibcherani *et al.* 2018). It has a significant number of endemic species and is considered a hotspot for the conservation of biodiversity in Brazil (Myers *et al.* 2000). Recent estimates indicate that in Cerrado biome there are approximately 13,140 species of plants, although its invertebrate fauna is not very well known (Fernandes 2016). Invertebrates are of fundamental importance for terrestrial ecosystem processes, according to Kuchenbecker and Fagundes (2018), which accounts for the growing number of studies on invertebrate communities and the use of this data for the formulation and testing of different hypothesis.

Tropical savannas are structurally complex and show significant vertical stratification in the quality and quantity of resources. Canopy contains complex tree architecture, flowering and fruiting phenology, while at the ground-level woody debris, decaying leaves, fruits, flowers, dung and carrion accumulate (Grimbacher and Stork 2007). Information of presence and abundance of species and the structure of their assemblages can be easily biased when relying on data not taking into account vertical stratification (Wilkie *et al.* 2010, Procházka *et al.* 2018). Kaspari *et al.* (2015) emphasize the considerable thermal heterogeneity existing in different latitudes (with different niche spaces) of the forest ecosystem. Yamazaki *et al.* (2016) and Conceição *et al.* (2019) report that the mosaic of arboreal ants is continuously restructured by specificities of the host plant (*e.g.* plants age), seasonal periods and also local microclimatic conditions.

Classical hypotheses suggest that communities become more vertically stratified with increasing species richness, owing to reduced competition or finer niche subdivision (Oliveira and Scheffers 2018). Even though stratification of the ant assemblage is not so evident in Cerrado, some species may have become specialized in foraging or nesting in the soil and elsewhere in the vegetation, promoting high species diversities, as well as allowing their coexistence (Campos *et al.* 2008).

The number of studies of arthropod vertical stratification in tropical forests is still rather limited. The present study identified and compared the diversity of ant species among vertical strata (on the soil, shrubs and trees) in two phytophysiognomies in Brazilian Savanna (seasonal forest, known in Brazil as Cerradão and Cerrado *stricto sensu*).

METHODS

Experimental area. The sampling of ant was carried out in an area known as “Morro do Microondas”, located in Ipameri, state of Goiás, Brazil (Lat. 17°39' S; Long. 48°10' W). This region has continuous native vegetation of Cerrado with an area of around six thousand hectares. The ants were collected in two phytophysiognomies: Cerradão and Cerrado *stricto sensu*. The climate of the region is classi-

fied as Aw (Köppen), with annual precipitation of approximately 1,600 mm, being characterized by two distinct seasons: a dry season during the winter, and a rainy season during the summer, with average temperature of 23 °C (Alvares *et al.* 2013). A list of common arboreal and shrub species can be found in Medeiros (2011). A floristic and phytosociological study of the arboreal community in our experimental area can be consulted in Vaz *et al.* (2015). In this region, the Fabaceae, Vochysiaceae and Dilleaceae families are predominant. The most frequent species are *Davilla elliptica* A.St.-Hil., *Tachigali rugosa* (Mart. ex Benth.) Zarucchi *et* Pipoly. and *Qualea parviflora* Mart.

Sampling and identification of ants. In each phytophysiognomies, two 100-meter parallel transects were drawn, about 10 meters apart. In one of these areas, 30 ant sampling sites were randomly placed in the soil. In the second transect, 30 plants were also randomly selected for ant sampling.

In each site selected, baited pitfall traps were placed on the soil. The trap consisted of a plastic cup (200 mL) fixed in the soil by a metal clamp, containing sardine, biscuits and honey, to attract the ants, following the methodology adapted from Rodrigues *et al.* (2008). Depending on the plants, the capture of ants was done directly on the trunk or branches with the same traps used for the soil, attached on plants, at 1.0 m from the ground surface (16 trees and 14 shrubs in Cerradão and in Cerrado *stricto sensu*, 11 trees and 19 shrubs). All traps (soil and plants) were operated for one hour during the morning, as recommended by Rodrigues *et al.* (2008). Prolonged exposure times of attractive baits to capture ants should be avoided, since some species recruit nest mate more quickly, thus dominating the space occupied by the bait. Ant sampling was repeated monthly for one year. The ants were identified by the last author (JHCD) and vouchers of the ants were deposited in the collection of the Myrmecology Laboratory in Cocoa Research Center, Ilhéus, BA, Brazil under the number #5705.

Statistical analyses. The ant species richness per sampled stratum was estimated by Jackknife 1 estimator, using the software EstimateS version 9.1 (Colwell 2013). The data obtained were summarized using the Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS), aiming at ordering the samples based on the similarity concerning the composition of species in each stratum. To test if there was significant difference between the groups formed in the ordination [soil and canopy (shrubs/trees)] ANOSIM (Analysis of Similarities) was applied. The statistical analyses of the data were carried out with the aid of software R version 3.4 (R Core Team 2017).

RESULTS

In both physiognomies studied in Brazilian Cerrado, 66 ant species were identified, divided into 23 genera and seven subfamilies (appendix 1). Even taking into account

the use of attractive baits in the sampling in the canopy, the highest richness was found in the soil (figure 1). It was observed that the canopy (shrubs and trees) in both physiognomies presented similar estimated species richness according to the confidence intervals overlap with the richness average. However, such overlap has not been noted between the soil and the canopy, thus, one can infer that soil presented higher richness of ant species than that presented by shrubs and trees (figure 1).

The formation of two well-defined groups was clear through the NMDS analysis, one aggregating soil samples and the other, canopy samples (shrubs and trees) (figure 2). ANOSIM analysis, based on the composition and the frequency of occurrence of ant species, indicated that both groups formed (canopy and soil strata) presented significant difference in both areas: Cerradão ($R = 0.883$; $P = 0.001$), and also in Cerrado *stricto sensu* ($R = 0.752$; $P = 0.01$). In Cerradão and Cerrado *stricto sensu*, richness and community composition of arboreal ants were not significantly influenced by plant size (trees or shrubs) (figures 1 and 2).

DISCUSSION

The highest richness of ant species in the soil may be related to its higher environmental complexity, which

provides more food resources and nesting sites in the soil rather than in trees or shrubs (Campos *et al.* 2008). Dantas *et al.* (2011) also observed higher ant richness in the epigeic stratum, when compared to the soil (soil without litter) and tree in a transition zone between Cerrado and the biome Caatinga. Another explanation for this result may be the fact that about 50 % of the myrmecofauna is associated with leaf-litter (on the surface of the soil) in tropical forests (Delabie and Fowler 1995). For this reason, studies of the ant assemblages of this stratum generally present high richness of species.

The specificity of some ant species concerning the areas of foraging and nesting may also explain the high occurrence of ants at the soil surface, as well as the formation of two distinct groups in this study, soil and canopy, in both phytophysiognomies. *Acromyrmex*, *Atta*, *Cyphomyrmex* and *Trachymyrmex* are genera exemplifying such, whose ants are known for fungi cultivation and nesting in the soil, which were predominant in this stratum. The same has occurred with other species such as *Odontomachus bauri*, *Odontomachus chelifer* and *Gnamptogenys sulcata*. This amplitude in the use of different habitats may be understood when considering that a wide number of ant species have a great capacity to adapt to all types of environments and feeding sources (Wilkie *et al.* 2010).

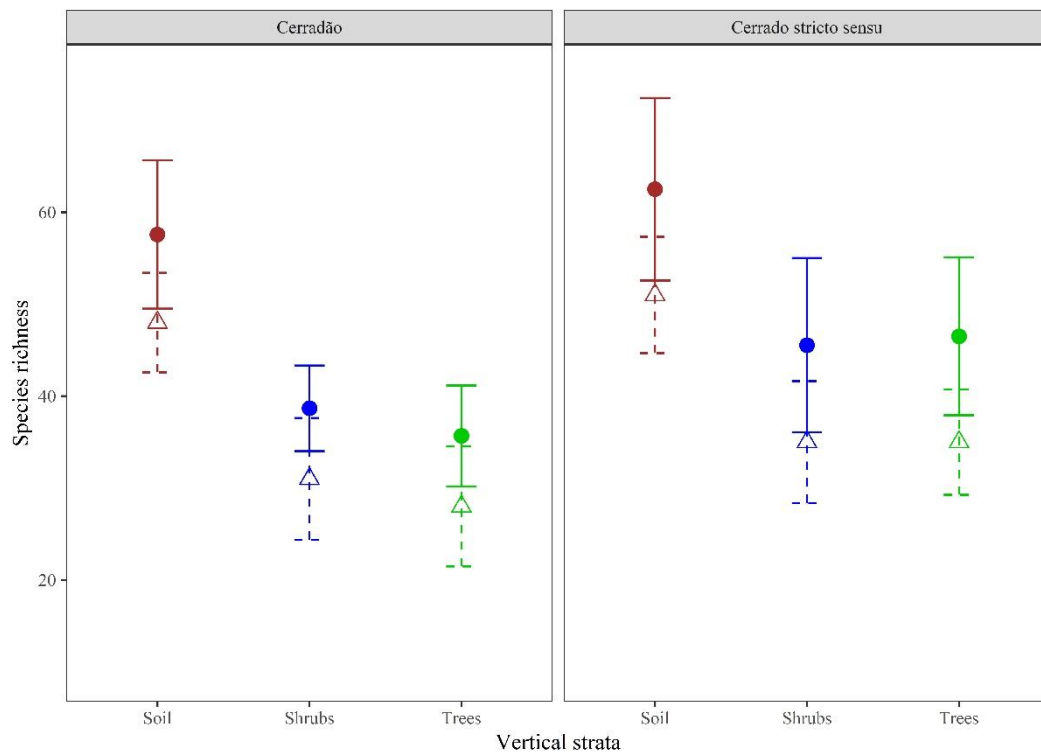


Figure 1. Richness of species observed (triangles) and estimated (dots) in the three strata sampled in Cerradão and Cerrado *stricto sensu*. The bars represent their respective confidence intervals (Jackknife 1).

Riqueza de especies observadas (triángulos) y estimadas (puntos) en los tres estratos muestreados en Cerradão y Cerrado *stricto sensu*. Las barras representan sus respectivos intervalos de confianza (Jackknife 1).

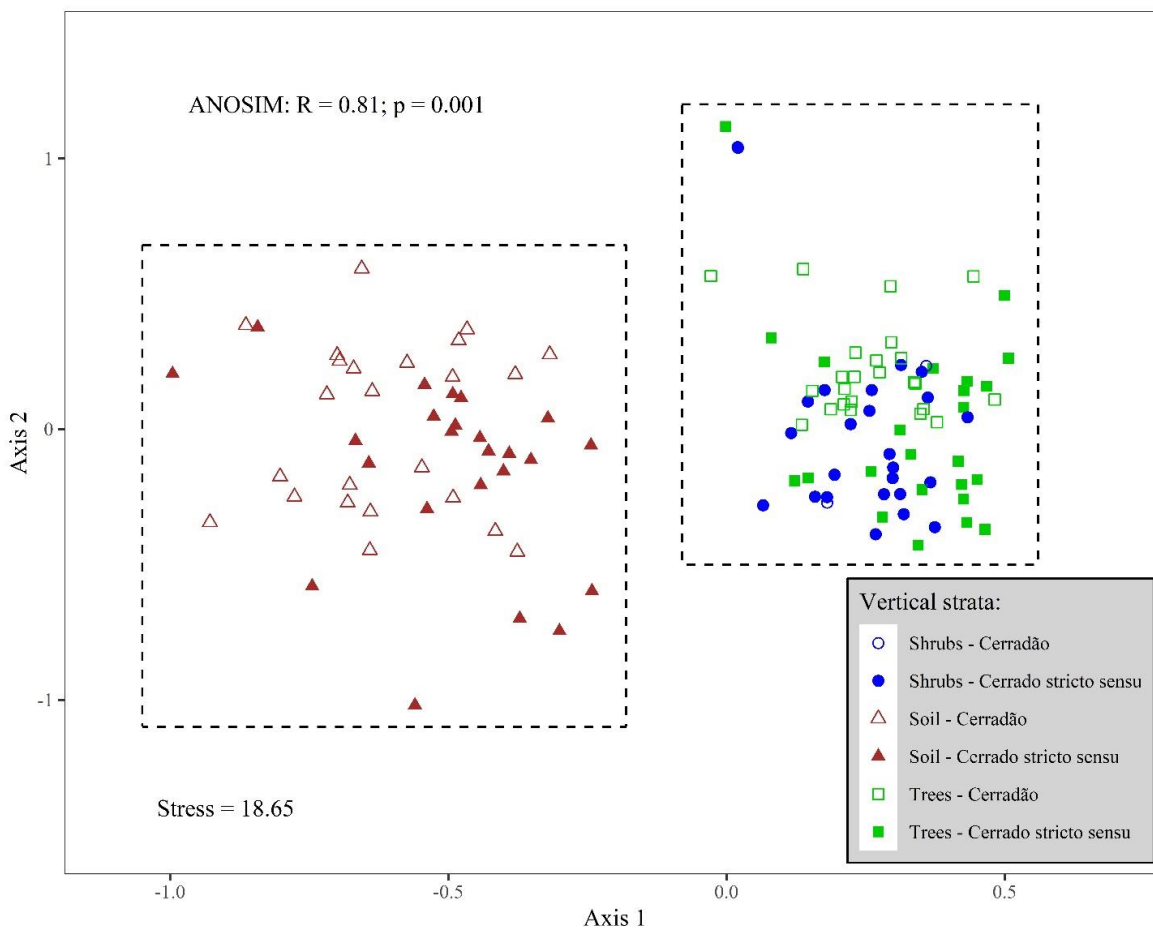


Figure 2. Ordination of the resulting analysis scores nonmetric multidimensional scaling (NMDS) of the data of composition and frequency of ants in the strata in Cerradão and Cerrado *stricto sensu*. The dotted lines represent the confidence intervals for the soil strata *versus* shrubs/trees which were compared by the similarity test-ANOSIM.

Ordenación de las puntuaciones de análisis resultantes escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de los datos de composición y frecuencia de las hormigas en los estratos de Cerradão y Cerrado *stricto sensu*. Las líneas de puntos representan los intervalos de confianza para los estratos del suelo *versus* arbustos/árboles que se compararon mediante la prueba de similitud ANOSIM.

The genera *Ectatomma* and *Pseudomyrmex* are examples of this diversification regarding the use of habitats, and are the most representative in this study, in all strata. Unlike *Pogonomyrmex*, which is a typical granivore that builds its nest in the soil (Baccaro *et al.* 2015). Wilkie *et al.* (2010) mention the genus *Pheidole* as dominant in soil and *Camponotus* as dominant in canopy. In our study, the genus *Pheidole* occurred predominantly in ground and *Camponotus* did not present prominence by strata. Some species such as *Camponotus bladus*, *Camponotus novograndensis*, *Camponotus renggeri* and *Camponotus senex* were captured in all strata, also indicating the ability of this group of ants to explore all types of environmental. In general (see appendix 1), only 25.75 % of the identified species were found in all extracts of Cerradão and Cerrado *stricto sensu*.

According to Izzo and Vasconcelos (2005), the size and ages of the tree can modify the richness and composi-

tion of arboreal ants. For these authors, a reduction of the number of species in older plants can be due to demarcation of territories by colonies, established for longer periods of time and, in opposite situation, young plants would have species still in competition, trying to establish their territory. However, in our study, richness and composition of ant communities were not significantly different for tree and shrub. The size of trees not influencing the richness of ant species was mentioned by Rodrigues *et al.* (2008).

This study demonstrates clearly the vertical stratification of ant assemblages, especially in Cerradão, suggesting local specificity for foraging of some groups of ants. It also corroborates the hypothesis that richness and diversity of ants in the soil extract are higher than in the tree extract. By improving our understanding of the diversity of ants, we can advance our knowledge of the causes that maintain biodiversity in exceptionally rich savanna habitats.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for the fellowship grant to the first and last authors of this manuscript. We also thank Goiás State University (Program BIP/UEG) and São Paulo State University for financial support.

REFERENCES

- Alvares CA, JL Stape, PC Sentelhas, JLM Gonçalves, G Sparovek. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711-728. DOI: [10.1127/0941-2948/2013/0507](https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507)
- Baccaro F B, RM Feitosa, F Fernández, IO Fernandes, TJ Izzo, LP Souza, R Solar. 2015. Guia para gêneros de formigas no Brasil. INPA, Manaus, Brazil. Consulted 09 Mar. 2019. Available in <http://doi.org/10.5281/zenodo.32912>.
- Campos RI, CT Lopes, WCS Magalhães, HL Vasconcelos. 2008. Estratificação vertical de formigas em Cerrado *stricto sensu* no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás, Brasil. *Iheringia* 98: 311-316. Consulted 08 Mar. 2019. Available in <http://dx.doi.org/10.1590/S0073-47212008000300004>
- Colwell RK. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Consulted 09 Mar. 2017. Available at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>
- Conceição ES, TMC Della Lucia, AO Costa-Neto, ES Araujo, EBA Koch, JHC Delabie. 2019. Ant community evolution according to aging in brazilian cocoa tree plantations. *Sociobiology* 66: 33-43. DOI: [10.13102/sociobiology.v66i1.2705](https://doi.org/10.13102/sociobiology.v66i1.2705)
- Dantas KSQ, ACM Queiroz, FS Neves, R Reis-Júnior, M Fagundes. 2011. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) em diferentes estratos numa região de transição entre os biomas do Cerrado e da Caatinga no norte de Minas Gerais. *MG-Biota* 4:17-31.
- Delabie JHC, HG Fowler. 1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahia cocoa plantations. *Pedobiologia* 39: 423-433.
- Eiten G. 1994. Vegetação. In Pinto MN ed. Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas. Brasília, Brasil. UnB. p. 17-74.
- Felfili JM. 2002. Padrões de diversidade do Cerrado do Centro-Oeste brasileiro. In Araújo EL, AN Moura, ESB Sampaio, LMS Gestinari, JMT Carneiro eds. Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil. Recife, Brasil. UFPE. p. 58-61.
- Fernandes GW, F Pedroni, M Sanchez, A Scariot, LMS Aguiar, G Ferreira, R Machado, ME Ferreira, S Diniz, R Pinheiro, JAS Costa, R Dirzo, F Muniz. 2016. Cerrado: em busca de soluções sustentáveis. Rio de Janeiro, Brasil. Vozes. 211 p.
- Grimbacher PS, NE Stork. 2007. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetles assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology* 32: 77-85. DOI: [10.1111/j.1442-9993.2007.01735.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01735.x)
- Izzo TJ, HL Vasconcelos. 2005. Ants and plant size shape the structure of the arthropod community of *Hyrtella myrmecophila*, a amazonian ant plant. *Biological Entomology* 30: 650-656.
- Kaspari M, NA Clay, J Lucas, S Pyanoviak, A Kay. 2015. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Global Change Biology* 21: 1092-1102. DOI: [10.1111/gcb.12750](https://doi.org/10.1111/gcb.12750)
- Kuchenbecker J, M Fagundes. 2018. Diversity of insects associated with two common plants in the Brazilian Cerrado: Responses of two guilds of herbivores to bottom-up and top-down forces. *European Journal of Entomology* 115: 354-363. DOI: [10.14411/eje.2018.035](https://doi.org/10.14411/eje.2018.035)
- Medeiros JD. 2011. Guia de campo: vegetação do Cerrado - 500 espécies. Brasília, Brasil, MMA/SBF. 532 p.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, GAB Fonseca, J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858. Available in <https://www.nature.com/articles/35002501.pdf>
- Oliveira BF, BR Scheffers. 2018. Vertical stratification influences global patterns of biodiversity. *Ecography* 41: 1-10. DOI: [10.1111/ecog.03636](https://doi.org/10.1111/ecog.03636)
- Procházka J, L Cizek, J Schläghamerský. 2018. Vertical stratification of scoliine beetles in temperature forests. *Insect Conservation and Diversity* 11: 534-544. DOI: [10.1111/icad.12301](https://doi.org/10.1111/icad.12301)
- R Development Core Team, 2017. A Language and environment for statistical computing, Version 3.2. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Consulted 11 Jun. 2018. Available in <http://www.R-project.org>
- Rodrigues CA, MS Araújo, PID Cabral, R Lima, L Bacci, MA Oliveira. 2008. Comunidade de formigas arbóricolas associadas ao pequiheiro (*Caryocar brasiliense*) em fragmento de cerrado goiano. *Pesquisa Florestal Brasileira* 57: 39-44.
- Strassburg BBN, T Brooks, R Feltran-Barbieri, A Iribarrem, R Crouzeilles, R Loyola, AE Latawiec, FJB Oliveira Filho, CAM Scaramuzza, FR Scarano, B Soares-Filho, A Balmford. 2017. Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution* 1(99):1-3. DOI: [10.1038/s41559-017-0099](https://doi.org/10.1038/s41559-017-0099)
- Tibcherani M, VAF Nacagava, R Aranda, RL Mello. 2018. Review of ants (Hymenoptera: Formicidae) as bioindicators in the Brazilian Savanna. *Sociobiology* 65 (2): 112-129. DOI: [10.13102/sociobiology.v65i2.2048](https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i2.2048)
- Vaz ACR, IM Pereira, JM Rios. 2015. Estudo florístico e fitossociológico em área de Cerrado de sentido restrito no morro do micro-ondas em Ipameri-Goiás. In II Congresso florestal no Cerrado e IV Simpósio sobre eucaliptocultura. Goiânia, Brasil. 6 p.
- Wilkie KTR, AL Mertl, JFA Traniello. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PloS ONE* 5(10): 1-12. Consulted 01 May 2018. Available in <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013146>
- Yamazaki L, J Dambroz, E Meurer, VF Vindica, JHC Delabie, MI Marques, LD Battirola. 2016. Ant community (Hymenoptera: Formicidae) associated with *Callisthene fasciculata* (Spr.) Mart. (Vochysiaceae) canopies in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. *Sociobiology* 63(2): 735-743. DOI: <http://dx.doi.org/10.13102/sociobiology.v63i2.824>

Recibido: 27/06/19

Aceptado: 07/11/19

Appendix 1. Ant species collected in three strata (soil, shrubs and trees) in Cerradão and Cerrado *stricto sensu*. Goiás, Brazil.
 Especies de hormigas recolectadas en tres estratos (suelo, arbustos y árboles) en Cerradão y Cerrado *stricto sensu*. Goiás, Brasil.

Taxa	Cerradão			Cerrado <i>stricto sensu</i>		
	Soil	Shrubs	Trees	Soil	Shrubs	Tree
Myrmicinae						
<i>Acromyrmex balzani</i> (Emery, 1890)	x	-	-	x	-	-
<i>Acromyrmex niger</i> (Smith, 1858)	x	x	-	x	-	-
<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	x	-	-
<i>Cephalotes depressus</i> (Klug, 1824)	-	x	x	-	x	x
<i>Cephalotes pinelii</i> (Guérin-Méneville, 1844)	x	x	x	x	x	x
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	-	x	x	-	x	x
<i>Crematogaster stollii</i> (Forel, 1885)	x	x	x	x	x	x
<i>Crematogaster victima</i> (Smith, 1858)	x	-	-	x	-	-
<i>Crematogaster</i> sp.A	-	-	-	x	-	-
<i>Cyphomyrmex transversus</i> (Emery, 1894)	x	-	-	x	-	-
<i>Pogonomyrmex naegelii</i> (Forel, 1878)	-	-	-	x	-	-
<i>Pheidole diligens</i> (Smith, 1858)	x	x	x	x	x	x
<i>Pheidole midas</i> (Wilson, 2003)	-	-	-	x	-	-
<i>Pheidole obscurithorax</i> (Naves, 1985)	x	x	x	x	x	x
<i>Pheidole radoszkowskii</i> (Mayr, 1884)	x	-	x	x	-	x
<i>Pheidole valens</i> (Wilson, 2003)	x	-	-	x	-	-
<i>Pheidole wallacei</i> (Mann, 1916)	x	-	x	-	-	x
<i>Pheidole tristis</i> Group sp.A	x	-	x	-	-	x
<i>Pheidole fallax</i> Group sp.B	x	x	x	x	-	x
<i>Pheidole fallax</i> Group sp.C	x	-	-	x	x	-
<i>Pheidole flavens</i> Group sp.D	x	-	-	-	-	-
<i>Pheidole</i> near <i>terribilis</i>	-	-	-	x	-	-
<i>Solenopsis substituta</i> (Santschi, 1925)	x	-	x	x	x	-
<i>Solenopsis</i> sp.A	-	x	x	-	x	-
<i>Trachymyrmex fuscus</i> (Emery, 1834)	x	-	-	x	-	-
<i>Xenomyrmex</i> sp.A	x	x	x	x	x	x
Formicinae						
<i>Brachymyrmex heeri</i> (Forel, 1874)	x	x	x	x	x	x
<i>Brachymyrmex patagonicus</i> (Mayr, 1868)	x	x	x	x	x	x
<i>Brachymyrmex</i> sp.A	-	x	x	x	-	-
<i>Brachymyrmex</i> sp.B	x	x	-	-	-	x
<i>Brachymyrmex</i> sp.C	x	x	x	x	x	x
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858)	x	x	x	x	x	x
<i>Camponotus cingulatus</i> (Mayr, 1862)	x	x	-	x	-	-
<i>Camponotus leydigi</i> (Forel, 1886)	-	x	x	-	x	-
<i>Camponotus melanoticus</i> (Emery, 1894)	x	x	x	x	-	-
<i>Camponotus novogranadensis</i> (Mayr, 1870)	x	x	x	x	x	x
<i>Camponotus renggeri</i> (Emery, 1894)	x	x	x	x	x	x
<i>Camponotus senex</i> (Smith, 1858)	x	x	x	x	x	x
<i>Camponotus sericeiventris</i> (Guérin-Méneville, 1838)	-	x	-	-	-	-

Continue

Continue Appendix 1

<i>Camponotus vittatus</i> (Forel, 1904)	x	-	x	x	x	-
<i>Camponotus (Hypercolobopsis)</i> sp.A	-	x	x	-	-	x
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.B	-	-	-	-	x	-
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.C	-	-	-	x	x	-
<i>Nylanderia</i> sp.A	x	-	-	x	-	-
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille, 1802)	x	-	-	-	-	-
Ectatomminae						
<i>Ectatomma brunneum</i> (Smith, 1858)	x	x	x	x	x	x
<i>Ectatomma opaciventre</i> (Roger, 1861)	x	x	x	x	-	x
<i>Ectatomma permagnum</i> (Forel, 1908)	x	-	-	x	-	-
<i>Ectatomma planidens</i> (Borgmeier, 1939)	x	-	-	-	-	-
<i>Ectatomma suzanae</i> (Almeida, 1986)	x	-	-	-	-	-
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	x	x	x	x	x	x
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith, 1858)	-	-	-	x	-	-
Pseudomyrmecinae						
<i>Pseudomyrmex curacaensis</i> (Forel, 1912)	x	x	x	x	x	x
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	x	x	x	x	x	x
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, 1855)	x	x	x	x	x	x
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	x	-	-	-	-	-
<i>Pseudomyrmex urbanus</i> (Smith, 1877)	x	x	-	x	x	x
<i>Pseudomyrmex pallidus</i> Group sp.A	x	-	-	-	-	-
Dolichoderinae						
<i>Dorymyrmex goeldii</i> (Forel, 1904)	x	x	x	x	x	x
<i>Dorymyrmex pyramicus</i> (Roger, 1863)	x	x	x	x	x	-
<i>Forelius maranhaoensis</i> (Cuezzo, 2000)	x	-	-	x	-	-
<i>Linepithema cerradense</i> (Wild, 2007)	x	x	x	x	x	x
Ponerinae						
<i>Odontomachus bauri</i> (Emery, 1892)	x	-	-	x	-	-
<i>Odontomachus chelififer</i> (Latreille, 1802)	x	-	-	x	-	-
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	x	x	x	-	x	x
Dorylinae						
<i>Neivamyrmex carettei</i> (Forel, 1913)	x	-	-	-	-	-

Instrucciones para los autores de la revista Bosque, proceso de publicación y políticas para los árbitros

Actualización de fecha: agosto 2011

Instrucciones para los autores

Bosque es una revista científica que publica trabajos originales relacionados con el manejo y producción de recursos forestales, ciencias y tecnología de la madera, silvicultura, ecología forestal, conservación de recursos naturales y desarrollo rural asociados con los ecosistemas forestales. Las fechas de publicación son en abril, agosto y diciembre de cada año. Las contribuciones podrán ser en las modalidades de artículos, revisiones, notas u opiniones, en castellano o inglés.

- *Artículos.* Informan acerca de investigaciones inéditas de carácter científico que proyectan el conocimiento actualizado en un campo particular contemplado en los ámbitos de la revista y están sustentados en datos procedimentales propios o generados a partir de otros estudios publicados. La extensión máxima de los manuscritos será de 8.000 palabras, considerando todo su contenido (incluye todos los archivos del manuscrito con sus contenidos completos).
- *Revisiones.* Síntesis y discusión de la información científica más actual con respecto a un tema relevante en el ámbito de la revista. La extensión máxima de los manuscritos será de 8.000 palabras, considerando todo su contenido.
- *Opiniones.* Analizan, desde un punto de vista personal o con apoyo bibliográfico, un tema de actualidad relacionado con el carácter de la revista. La extensión máxima de los manuscritos será de 3.000 palabras, considerando todo su contenido.
- *Notas.* Describen metodologías o técnicas nuevas en el ámbito de la revista, o bien informan acerca de investigaciones en desarrollo, con resultados preliminares. La extensión máxima de los manuscritos será de 3.000 palabras, considerando todo su contenido.

Estructura de los manuscritos

La organización de artículos y notas debe seguir la siguiente estructura:

- *Título.* El título debe ser preciso y conciso. Elegir con mucho cuidado todas las palabras del título; su asociación con otras palabras debería ser cuidadosamente revisada. Debido al acceso internacional de la revista, se recomienda incluir en el título información relevante sobre la localización geográfica del estudio cuando corresponda.

- *Autores.* Indicar el nombre y apellido de todos los autores con letras minúsculas, con las letras iniciales en mayúscula. Separar los autores con coma. Ordene cada dirección mencionando los datos necesarios, primero la institución matriz (por ejemplo, la universidad) y luego las dependencias dentro de aquella en orden decreciente (por ejemplo, facultad, departamento, laboratorio); a continuación indique la ciudad y el país de residencia del autor. Aplique el formato del siguiente ejemplo:

Nombre1 Apellido1^a, Nombre2 Apellido2^{b*}, Nombre3 Apellido3^{a,b}

^aUniversidad Uuu, Facultad Ffff, Departamento de Dddd, Ciudad, País.

*Autor de correspondencia: ^bInstituto de Iiiii, Departamento de Dddddd, Nombre de calle y número, Ciudad, País, tel.: 56-63-2221056, correo@electronico.cl

- *Resumen.* Debe contener el planteamiento del problema, el objetivo, fundamentos metodológicos, resultados y conclusiones más relevantes, con un máximo de 250 palabras. Evite descripciones largas de métodos y no incluya citas bibliográficas ni los niveles de significancia estadística.
- *Palabras clave.* Como máximo cinco palabras (puede incluir una o dos frases breves de un máximo de tres palabras) que identifiquen claramente el tema del trabajo. Se sugiere usar nuevas palabras no incluidas en el título del manuscrito.
- *Introducción.* Comprende planteamiento del problema, importancia del tema, hipótesis si compete, objetivos, alcances del trabajo y limitaciones para su desarrollo, si es que las hubo. En este capítulo se realizará una síntesis e interpretación de la literatura relacionada directamente con el título y objetivos del trabajo.
- *Métodos.* Proveerá información suficiente y concisa de manera que el problema o experimento pueda ser reproducido o fácilmente entendido por especialistas en la materia. Deberán señalarse claramente las especificaciones técnicas y procedencia de los materiales usados, sin describir materiales triviales. Los organismos bióticos deberán ser convenientemente identificados de acuerdo con las normas internacionales que correspondan. En los métodos empleados se deberá señalar claramente el procedimiento experimental o de captación de datos y los métodos estadísticos, así

como los programas computacionales. Si el método no fuese original, se indicará bibliográficamente; si fuera original o modificado se describirá convenientemente. En cualquier caso, la presentación de varios métodos será cronológica.

- **Resultados.** Incluye la presentación sintética, ordenada y elaborada de la información obtenida. Entrega resultados en forma de texto escrito con apoyo de cuadros y figuras, si corresponde, conjuntamente con análisis e interpretación de los datos. Se deberá evitar tanto la repetición de detalles dados en otros capítulos como la descripción de aquello que sea evidente al examinar los cuadros o figuras que se presenten.
- **Discusión.** Incluye la interpretación integrada de los resultados y, cuando corresponda, la comparación de ellos con los de publicaciones previas. Es un análisis crítico de los resultados de acuerdo con los objetivos y la hipótesis, si fuera el caso. Debe comentarse el significado y la validez de los resultados, de acuerdo con los alcances definidos para el trabajo y los métodos aplicados. En este capítulo no deberán repetirse los resultados obtenidos.
- **Conclusiones.** Podrán ser incluidas en un capítulo único de conclusiones o bien integradas en la discusión. En caso de presentarlas como un capítulo, se incluirán allí en forma precisa y concisa aquellas ideas más relevantes que se deriven directamente de lo aportado por el trabajo. Deben dar respuesta a las hipótesis o a los objetivos planteados en la introducción. Deben redactarse en forma clara y objetiva sin incluir citas bibliográficas. Pueden incluir recomendaciones para trabajos futuros.
- **Agradecimientos.** En este acápite se deberán mencionar brevemente a personas e instituciones que contribuyeron con financiamiento u otro tipo de colaboración para la realización del trabajo.
- **Referencias.** Se indicarán las referencias de todas las citas bibliográficas señaladas en el texto, ordenadas alfabéticamente. La precisión y la veracidad de los datos entregados en las referencias bibliográficas son responsabilidad del o los autores de las contribuciones y deben corresponder a publicaciones originales. El número máximo de referencias será de 25 para artículos, notas y opiniones, y de 40 para revisiones. Utilice literatura moderna, relevante y directamente relacionada con su trabajo. Por lo menos 2/3 de las referencias deberán corresponder a revistas científicas de corriente principal.

Para las modalidades de revisión y opinión no se exige seguir la estructura indicada anteriormente. En todo caso, deben contener las secciones de título, autores, resumen, palabras clave, introducción, el desarrollo del trabajo adecuadamente dividido en capítulos, agradecimientos y referencias.

Estilo y formato

En general, el resumen, métodos y resultados del manuscrito deberán estar redactados en tiempo pasado, y la introducción, discusión y conclusiones en tiempo presente. Use tiempo presente cuando se refiera a resultados publicados previamente, esto ayuda a diferenciar entre los hallazgos de su estudio (tiempo pasado) y los hallazgos de otros estudios. En el texto no utilice acrónimos ni abreviaturas, escriba el nombre completo de las cosas; las excepciones que se pueden utilizar son aquellas de dominio global como, por ejemplo, ADN, pH, CO₂ y muy pocas otras. Tampoco utilice en el texto los símbolos de los elementos químicos. Acate las reglas gramaticales en todo el manuscrito, incluidos cuadros y figuras.

El trabajo debe estar escrito en hojas tamaño carta (279 x 216 mm), con márgenes de 2 cm por lado, interlineado a espacio y medio, letra Times New Roman, tamaño 12 puntos, con numeración de página en el extremo inferior derecho y número de línea correlativo para todo el trabajo, a la izquierda. Separar los párrafos a renglón seguido y con sangría de ocho caracteres a la izquierda de la primera línea. Debe presentarse en archivos electrónicos con procesador de texto Word o formato RTF.

El título principal se escribirá con letras minúsculas y negritas, centrado. En él deberá omitirse la mención de los autores de nombres científicos, los que, sin embargo, se presentarán la primera vez que se mencionen en el texto a partir de la introducción. En el encabezado superior derecho de cada página debe incluirse un título abreviado con un máximo de 60 caracteres y espacios.

Las ecuaciones se numerarán en el margen derecho con paréntesis cuadrados “[]”; en el texto se mencionarán de acuerdo con esta numeración.

Las unidades de medidas deberán circunscribirse al Sistema Internacional de unidades (SI). En la notación numérica, los decimales deberán ser separados por coma (,) y las unidades de miles por punto (.). En los textos en inglés, los decimales separados por punto y las unidades de miles por coma. Usar cero al comienzo de números menores a una unidad, incluyendo valores de probabilidad (por ejemplo, $P < 0,001$).

La descripción de los resultados de cada prueba estadística en el texto debe incluir el valor exacto de probabilidad asociado P . Para valores de P menores que 0,001, indique como $P < 0,001$. En cuadros y figuras usar asteriscos para señalar el nivel de significancia de las pruebas estadísticas: * = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; *** = $P < 0,001$; ns = no significativo.

Debe indicarse el nombre científico de todos los organismos biológicos que aparezcan en el texto, de acuerdo con la nomenclatura internacional respectiva. Si un nombre común es usado para una especie, la primera vez que cite en el texto, a partir de la introducción, se debe dar a continuación su nombre científico en cursiva entre paréntesis, por ejemplo, coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.))

Oerst.). Citas posteriores pueden aparecer con el nombre del género abreviado seguido del adjetivo del nombre científico (por ejemplo, *N. dombeyi*), siempre y cuando no produzca confusiones con otras especies citadas en el manuscrito. Al iniciar una oración con el nombre de una especie, escriba su género completo y no lo abrevie con su inicial. En el resumen y en el título no mencione los autores de nombres científicos.

En los cuadros se deben incluir los datos alfanuméricos ordenados en filas y columnas, escritos con fuente Times New Roman de 12 puntos (mínimo 9 puntos de tamaño), sin negritas. Sólo los encabezamientos de las columnas y los títulos generales se separan con líneas horizontales; las columnas de datos deben separarse por espacios y no por líneas verticales. En las figuras se incluyen otras formas de presentación de datos o información, como gráficos, dibujos, fotografías y mapas. En cuadros y figuras se deben incluir los títulos auto explicativos en castellano e inglés numerados en forma consecutiva (cuadro 1., cuadro 2., ...; figura 1., figura 2., ...). Las figuras llevan el título en el margen inferior y los cuadros en el margen superior. Los cuadros y figuras deben tener una resolución tal que permitan ser reducidos sin perder legibilidad. Sólo se trabaja en blanco, negro y tonos de grises. Sin embargo, podrán usarse colores en las figuras si ello es imprescindible para su comprensión. La inclusión de figuras con colores deberá acordarse previamente con el editor. El espacio que ocupen cuadros y figuras en el trabajo deberá ser menor al 50 % del total del impreso. Incluya en el archivo de texto principal los cuadros con sus respectivos títulos, ubicándolos lo más próximo posible después de haberlos citado por primera vez en el texto. Los cuadros deben estar en el formato de tablas (editables, no como imágenes). Las figuras deben ser entregadas en un archivo aparte, con un formato editable; su ubicación en el texto principal debe ser informada, incluyendo su título, al igual que los cuadros.

En las figuras todos los rótulos y leyendas deben estar escritos con letra Times New Roman de tamaño 9 a 12 puntos, sin negrita y respetando la gramática y normas de escritura de la revista. Las figuras pequeñas deberán estar diseñadas con un ancho máximo de 8 cm (una columna en la revista) y las grandes con un máximo de 16 cm de ancho (dos columnas en la revista). Excepcionalmente, una figura podrá tener 23 cm de ancho (y máximo 14 cm de alto) para presentarla en formato apaisado. Organice las figuras reuniendo en una sola aquellos objetos afines (por ejemplo, gráficos de un mismo tipo de información) e identifíquelos con una letra mayúscula (A, B, C...), la que se explicará en el título de la figura.

Los manuscritos en castellano deben incluir en un archivo separado las respectivas traducciones al inglés de:

- Título del manuscrito.
- Summary: debe ser equivalente en contenido al resumen en castellano.

- Key words: equivalentes a las palabras clave en castellano.
- Títulos de cuadros y de figuras.

En el caso de manuscritos en inglés, se debe incluir el respectivo texto en castellano.

Citas y referencias

Las citas bibliográficas se indicarán en el texto por el apellido del o los autores, seguido del año de publicación. Algunos ejemplos de citas bibliográficas más frecuentes son:

- Citas bibliográficas de uno y dos autores:

Santamaría (2010) constata que el crecimiento...
... están influidos por el sitio en cuestión (Santamaría 2010, López y Castro 2011).

- Citas bibliográficas de más de dos autores:

Barría *et al.* (2009) señalan como factor más importante...
... entre otros, el diámetro y la altura (Barría *et al.* 2009, Morán *et al.* 2010).

- Citas bibliográficas de un mismo autor, publicadas en un mismo año:

Rodríguez (2009abd) observa que en cada unidad de muestreo...
... lo que es coincidente con estudios anteriores (Rodríguez 2009ab, Morán *et al.* 2010acd).

- Citas de más de una publicación a la vez, se ordenan cronológicamente:

Cerón (2007), García y Villanueva (2009) y Suárez *et al.* (2010) analizan los componentes edafoclimáticos...

En el capítulo de referencias, las referencias bibliográficas deben incluir apellido paterno e inicial del o los nombres de todos los autores, el año de publicación, el título y la información complementaria que permita localizar la fuente del documento en cuestión; si cuentan con DOI, debe agregarlo al final de la respectiva referencia. Algunos ejemplos de los formatos de las referencias bibliográficas más frecuentes son:

- Referencias de artículos en revistas periódicas (escriba con cursiva los nombres completos de las revistas, sin abreviar):

Guddants S. 2008. Replicating sawmill sawing with top-saw using CT images of a full-length hardwood log. *Forest Products Journal* 48(1): 72-75.

Kogan M, C Alister. 2010. Glyphosate use in forest plantations. *Chilean Journal of Agricultural Research* 70(4):652-666. DOI: 10.4067/S0718-58392010000400017.

Karzulovic JT, MI Dinator, J Morales, V Gaete, A Barrios. 2009. Determinación del diámetro del cilindro central defectuoso en trozas podadas de pino radiata (*Pinus radiata*) mediante atenuación de radiación gamma. *Bosque* 26(1):109-122.

- Referencias de libros como un todo:

Morales EH. 2005. Diseño experimental a través del análisis de varianza y modelo de regresión lineal. Santiago, Chile. Andros. 248 p.

CONAF (Corporación Nacional Forestal, CL). 2007. Estadísticas de visitantes e ingresos propios de áreas silvestres protegidas de la Décima Región de Los Lagos. 52 p. (Informe Estadístico N° 47).

- Referencias a partes o capítulos de libros:

Gutiérrez B, R Ipinza. 2010. Evaluación de parámetros genéticos en *Nothofagus*. In Ipinza R, B Gutiérrez, V Emhart eds. Domesticación y mejora genética de raulí y roble. Valdivia, Chile. Exion. p. 371-390.

- Referencias a memorias, tesis, seminarios de titulación o trabajos de titulación:

Emhart V. 2006. Diseño y establecimiento de un huerto semillero clonal de *Eucalyptus nitens* (Deane et Maiden) con fines de producción, investigación y docencia. Tesis Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 79 p.

Aparicio J. 2008. Rendimiento y biomasa de *Eucalyptus nitens* con alternativas nutricionales para una silvicultura sustentable en suelo rojo arcilloso. Tesis Magister en Ciencias. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 234 p.

- Referencias a documentos en internet:

De Angelis JD. 2009. European pine shoot moth. Oregon State University Extension (Urban Entomology Notes). Consultado 10 jul. 2009. Disponible en <http://www.ent.orst.edu/urban/home.html>.

Para mayor información respecto de otros casos específicos relacionados con las citas bibliográficas y referencias bibliográficas, se pueden consultar los documentos que a continuación se señalan. No obstante, el orden y la tipografía de los elementos constituyentes de las citas y referencias bibliográficas deberán ajustarse a la reglamentación de la revista Bosque.

Biblioteca Conmemorativa Orton (IICA/CATIE). 2011. Normas para citar referencias bibliográficas en artículos científicos 4 ed. Consultado 13 abr. 2011. Disponible en http://biblioteca.catie.ac.cr/index.php?option=com_content&task=view&id=18&Itemid=50

The Council of Biology Editors (CBE). 1994. Scientific style and format: The CBE manual for authors, editors, and publishers. 6 ed. Cambridge, New York. Cambridge University Press. 704 p.

Carta de envío

Los autores deberán acompañar su manuscrito con una carta de envío que indique que el trabajo es original, no ha sido publicado previamente y no está siendo considerado para publicación en otro medio de difusión. También deberán declarar cualquier posible conflicto de intereses que pudiesen tener. Se deberá señalar el tipo de contribución del manuscrito (artículo, revisión, opinión, nota). La carta deberá ser firmada al menos por el autor líder del manuscrito.

Envío de documentos

Los archivos deberán ser nombrados según el tipo de información contenida en el archivo. Por ejemplo, los archivos digitales del manuscrito se etiquetarán de la siguiente forma:

Texto.doc: texto principal del trabajo (incluye cuadros).

Figuras.doc: figuras con sus títulos en castellano.

Ingles.doc: textos en inglés con el siguiente orden: título del trabajo, summary, key words, títulos de cuadros y de figuras.

Carta: carta de presentación y envío del manuscrito.

Los archivos digitales del manuscrito deben ser remitidos por correo electrónico a revistabosque@uach.cl. El autor de correspondencia recibirá una carta de acuse de recibo del Editor.

Proceso de publicación

El cabal cumplimiento de las instrucciones para los autores se refleja en menores tiempos del proceso editorial. El comité editor revisa el manuscrito para verificar la pertenencia al ámbito de la revista y el cumplimiento de las instrucciones para los autores. Cuando no se cumplen tales condiciones, el manuscrito es devuelto al autor de correspondencia, informándole su situación. Cuando se ha verificado el cumplimiento de dichas condiciones, se registra esa fecha como recepción del manuscrito y el comité editor envía el manuscrito a un mínimo de dos árbitros o revisores externos, en un sistema de doble ciego. A los árbitros se les solicita declinar la revisión de un manuscrito cuando sientan que presentan conflictos de interés o que no podrán realizar una revisión justa y objetiva. Los

árbitros evalúan el manuscrito de acuerdo con la pauta que proporciona la revista. Si los árbitros o el comité editor lo estiman pertinente, podrán solicitar a los autores, a través del editor, información adicional sobre el manuscrito (datos, procedimientos, etc.) para su mejor evaluación. La respuesta de los árbitros puede ser: publicar con modificaciones menores, publicar con modificaciones mayores o no publicar. Las observaciones de los árbitros son evaluadas por el comité editor, el cual informa por escrito al autor de correspondencia la decisión de continuar o no en el proceso de publicación y si su manuscrito deberá ser nuevamente evaluado por árbitros. Cuando el manuscrito es aceptado, el comité editor envía al autor de correspondencia una carta de aceptación de su manuscrito, indicando el tipo de modificación necesaria. En no más de ocho semanas el autor de correspondencia debe devolver una versión modificada a la revista, para que el comité editor analice el manuscrito corregido. El comité editor decide el orden en que aparecerán los trabajos publicados en cada número. Una contribución puede ser rechazada por el comité editor en cualquiera de las instancias del proceso de publicación, ya sea por cuestiones de fondo o de forma que no cumplan con las instrucciones para los autores. Ante sospecha de conducta poco ética o deshonesto por parte de los autores que han sometido su manuscrito al proceso de edición, el editor se reserva el derecho de informar a las instituciones patrocinadoras u otras autoridades pertinentes para que realicen la investigación que corresponda.

Los trabajos publicados en Bosque están bajo licencia Creative Commons Chile 2.0.

Ante cualquier duda se sugiere contactarse con el editor (revistabosque@uach.cl) o revisar la información adicional de nuestra página web www.revistabosque.cl

La versión electrónica de libre acceso de los trabajos completos publicados por Bosque se encuentran en: <http://mingaonline.uach.cl/scielo.php>, <http://www.scielo.cl>, y <http://redalyc.uaemex.mx/>.

Políticas para los árbitros

Los árbitros o revisores de los manuscritos son integrantes clave del proceso editorial de la revista. Tienen la misión de contribuir a que la ciencia avance a través de su aporte en garantizar la alta calidad de los trabajos antes que estos se publiquen. Su trabajo es altruista y anónimo con respecto a los autores de los manuscritos.

El editor envía cada manuscrito a por lo menos dos árbitros que considera idóneos para el tema y así el comité editor puede considerar diversas opiniones de especialistas para decidir sobre el proceso editorial.

La responsabilidad de los árbitros es la de evaluar rigurosamente los manuscritos dentro del plazo propuesto por la revista.

Los árbitros deberán declinar la revisión del manuscrito cuando sientan que presentan conflictos de interés o que no podrán realizar una revisión justa y objetiva, los árbitros deberán declinar la revisión del manuscrito. Un arbitraje apropiado incluye virtudes y debilidades del manuscrito, sugerencias para su mejoramiento, preguntas precisas para que los autores puedan responderlas y orientaciones para que el trabajo sea de mejor calidad y mayor aceptación por los futuros lectores. Los árbitros deben mantener la confidencialidad de los manuscritos que reciben para revisión y nunca utilizar o difundir datos o información de ellos; el hacerlo es una conducta reñida con la ética. Los árbitros deberán abstenerse de solicitar la inclusión de aspectos que el manuscrito no busca responder, como también de insinuar que sean citados sus propios trabajos.

Frente a la revista, los árbitros deberán velar por la calidad y rapidez de sus revisiones y evitar los conflictos de intereses. Los árbitros deben cumplir los plazos y formatos solicitados por la revista. Cuando ello no sea posible, deberán declinar oportunamente el arbitraje. Cuando requieran de un tiempo adicional para la revisión de un manuscrito, deberán informar al editor. Si un árbitro presenta conflicto de intereses con respecto a un manuscrito, deberá abstenerse de realizar la revisión, informando al editor. Cuando un árbitro propone no publicar un manuscrito o hacerlo sólo después de cambios mayores, podrá recibir una nueva versión corregida por los autores que haya acogido las sugerencias de mejoramiento. El arbitraje es una herramienta eficaz para mejorar la calidad de los trabajos.

El editor podrá difundir informes de arbitrajes entre los revisores (conservando el anonimato) para promover el buen desempeño, resolver controversias y mejorar el proceso de edición.

Los árbitros serán informados del destino del manuscrito que revisaron. Como una forma de retribuir sus valiosos aportes, el editor les enviará una carta de agradecimiento por cada arbitraje y publicará sus nombres a inicios del año siguiente a su colaboración.



**UNIVERSIDAD AUSTRAL
DE CHILE FACULTAD DE
CIENCIAS FORESTALES Y
RECURSOS NATURALES**