



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



Licenciatura en Ciencias Biológicas

**Tala selectiva en la selva misionera: Cambios en la
transferencia de materia orgánica al suelo y las
interacciones planta-microbioma**

Valentín Tadeo Amitrano Sciarrotta

Directora: Dra. María Virginia E. Díaz Villa

Codirectora: Dra. Vanesa Analía Silvani

Junio 2024

Valentín Tadeo
Amitrano Sciarrotta

María Virginia E.
Díaz Villa

Vanesa Analía
Silvani



Laboratorio de Ecología Funcional
Departamento de Ecología, Genética y
Evolución
Instituto de Ecología, Genética y
Evolución de Buenos Aires



Laboratorio de Microbiología del Suelo
Departamento de Biodiversidad y Biología
Experimental
Instituto de Biodiversidad y Biología
Experimental y Aplicada

Agradecimientos

En primer lugar, a mis docentes. Por la enorme cantidad de esfuerzo y amor que ponen a compartir lo que saben, por ponerse las materias al hombro y por dar lo mejor de sí. Y sobre todo por enseñarme a amar tanto esta carrera hermosa.

A mis directoras, Vir y Vane, por la paciencia y el entusiasmo. Por acompañarme y guiarme en este proyecto tan lindo y por haberme enseñado tanto. Y a Pie, por toda la ayuda y todas las sugerencias sin las que este trabajo no sería lo que es.

A Exactas, por ser mi segunda casa los últimos 6 años y medio. ¡Viva la educación pública, gratuita y de calidad! Y al 45 por no haberme fallado (casi) nunca.

A mis amigos, los de la facu y los de la vida. A Dani y Sofi por estar siempre y desde siempre.

A los Subconjuntos, por cada risa, cada juntada, cada abrazo y cada momento de catarsis (léase quejarse de la vida y sacarle el cuero a alguien). Y por haber adoptado ese nombre de grupo nacido de un chiste tan nerd.

Y a todos los amigos y grupitos que se fueron formando a lo largo de la carrera, por haber hecho de la cursada algo tan lindo, único y placentero.

Gracias a todos. Los quiero.

A todo el LEF por el ambiente tan hermoso, por la cálida bienvenida, por todo el apoyo, las oportunidades y todo lo aprendido. Y por permitirme conocer la selva.

Al labo de Micro del Suelo por abrirme las puertas, por la calidez, la buena onda, el humor y por la enorme ayuda para armar este hermoso proyecto.

A Alexandra Elbakyan por hacer que el acceso al conocimiento científico sea un poco más justo.

A la selva, por ser tan pero tan hermosa, tan llena de vida y de preguntas por hacerse y responder.

A toda mi familia, pero en especial a mis viejos y a Tomi. Por aguantarme siempre, hasta con la peor de mis ondas. Por escucharme cada día cuando llegaba con un dato curioso (interesante o no tanto) o las veces que les relaté de principio a fin alguna clase que me había gustado mucho. Por soportar todos mis “en realidad no es una flor...”, “es un ave, no un pájaro” y sus variantes a lo largo del árbol de la vida. Y por sobre todo, por amarme tanto. Soy todo lo que soy gracias a ustedes.

Y a Luc. Por ser mi compañero en cada paso y por ser todo lo que podría querer y un poquito más.

Índice

Abreviaturas	2
Resumen	3
Abstract	5
Introducción	7
El cambio climático y los bosques como sumideros de carbono	7
Ecología e importancia de los suelos	9
La selva misionera	11
La tala selectiva	13
Hipótesis y Objetivos	16
Materiales y métodos	18
Área de estudio	18
Diseño muestral	20
Procesamiento de muestras	21
Hojarasca	21
Análisis fisicoquímicos del suelo	22
Interacciones microbioma-vegetación	23
Análisis estadístico	24
Resultados	26
Biomasa y composición de la hojarasca	26
Parámetros fisicoquímicos del suelo	28
Nutrientes del suelo	30
Indicadores de calidad y estabilidad de la materia orgánica del suelo	31
Micorrización	32
Análisis multivariado	35
Discusión	39
Biomasa y composición de la hojarasca	39
Nutrientes del suelo	41
Indicadores de la calidad y estabilidad de la MOS	44
Micorrización	46
Conclusiones	48
Referencias bibliográficas	50
Anexo	61
Análisis descriptivo de atributos del suelo - Resultados numéricos	61
Curva calibración del método de Bradford	61
Análisis de presencia de otros endofitos de raíz	62
Soluciones de tinción de raíces y montaje de preparados:	63
Soluciones para la extracción de glomalina	63

Abreviaturas

BC	Bosque conservado
BE	Bosque bajo explotación maderera
BR	Bosque en recuperación
CE	Conductividad eléctrica
COS	Carbono orgánico del suelo
DA	Densidad aparente
GEI	Gases de efecto invernadero
GFE	Glomalina fácilmente extraíble
GLM	Modelo lineal generalizado
GLMM	Modelo lineal generalizado mixto
GRSP	Proteínas del suelo relacionadas a la Glomalina
HMA	Hongos micorrícicos arbusculares
LMM	Modelo lineal general mixto
MOAM	Materia orgánica asociada a la matriz mineral del suelo
MOP	Materia orgánica particulada
MOS	Materia orgánica del suelo
OER	Otros endofitos de raíz
OR	<i>Odds ratio</i>
OTBN	Ordenamiento Territorial de Bosque Nativo

Resumen

Los bosques son los más importantes sumideros terrestres de carbono (C), ya que albergan el 47% de sus reservas, principalmente como materia orgánica del suelo (**MOS**). Por lo tanto, el manejo adecuado de estos ecosistemas y sus suelos es crucial para controlar y mitigar las emisiones de CO₂ de origen antrópico. La captura de CO₂ a través de la fotosíntesis, y la posterior caída de hojarasca, son procesos claves para la incorporación y retención de C en los suelos. Los microorganismos del suelo cumplen un rol fundamental en la descomposición de la hojarasca y su incorporación a la MOS. Entre ellos destacan los hongos micorrícicos, que forman asociaciones simbióticas con la mayoría de las plantas y contribuyen a la estructura y estabilidad de los suelos, resultando en una mayor productividad primaria y una mayor retención de carbono orgánico del suelo (**COS**). La selva misionera es uno de los ecosistemas más biodiversos y amenazados a nivel global. Las actividades productivas, tales como el establecimiento de plantaciones en suelo deforestado y la tala selectiva, ponen en riesgo la integridad de este ecosistema y pueden afectar su capacidad de retener MOS. La tala selectiva favorece la expansión de bambúes, que poseen una menor calidad de hojarasca, lo que podría alterar el ciclo de carbono. En nuestro país no se han realizado suficientes estudios del impacto ambiental de esta actividad productiva. El objetivo general de este trabajo fue evaluar los cambios asociados a la tala selectiva en las propiedades del suelo, la transferencia de materia orgánica de la vegetación al suelo, y las interacciones microbioma-vegetación en la selva misionera. Para esto se tomaron muestras de hojarasca y de suelo de sitios con y sin tala selectiva. Se midieron diversos indicadores de calidad edáfica y de la hojarasca: la biomasa acumulada en el mantillo, la proporción y biomasa correspondiente a la hojarasca de bambú, la concentración de los macronutrientes más importantes (C, N y P) en el suelo, la relación C:N de la MOS y tres parámetros fisicoquímicos del suelo (pH, conductividad eléctrica y densidad aparente). A modo de indicadores de calidad edáfica, y dada su importancia en el funcionamiento de estos ecosistemas, también se midió el grado de micorrización de raíces y la concentración de glomalina, una glicoproteína producida por los hongos micorrícicos arbusculares asociada a la retención y estabilidad de COS. Se encontraron diferencias en la cantidad y calidad

de la hojarasca que perduran por al menos 30 años luego de la extracción de madera. También se encontraron diferencias en algunos indicadores de calidad edáfica, aunque éstos se recuperaron pasados los 15 años desde la extracción y alcanzaron valores similares a los de un bosque conservado luego de 30 años. Estos resultados resaltan la resiliencia ecosistémica de los suelos de la selva misionera, capaces de recuperarse y alcanzar un estado similar al de un bosque conservado luego de un disturbio como la tala selectiva. También resaltan la importancia de aplicar tiempos de descanso adecuados luego de la extracción de madera, ya que la recuperación de los indicadores estudiados se observó luego de los primeros 15 años. Por último, estos resultados sugieren un desacople entre los cambios en la producción y calidad de la hojarasca y los cambios en el funcionamiento y dinámica del suelo, ya que, si bien estos últimos se recuperan pasados los 30 años, las alteraciones en la calidad de hojarasca no parecen revertirse en el tiempo analizado.

Selective logging in Misiones rainforest: changes in organic matter transfer to the soil and plant-microbiome interactions

Abstract

Forests are the most important terrestrial carbon (C) sinks, storing 47% of its reserves, mainly as soil organic matter (MOS). Therefore, proper management of these ecosystems and their soils is crucial for controlling and mitigating anthropogenic CO₂ emissions. CO₂ uptake through photosynthesis, and subsequent litterfall, are key processes for the incorporation and retention of C in soils. Soil microorganisms play a crucial role in litter decomposition and its incorporation into MOS. Among them, mycorrhizal fungi stand out since they form symbiotic associations with most plants and contribute to soil structure and stability, resulting in an increased primary productivity and greater soil organic carbon (COS) retention. The Misiones rainforest is one of the most biodiverse and threatened ecosystems globally. Productive activities, such as the establishment of plantations on deforested lands and selective logging, endanger the integrity of this ecosystem and may affect its ability to retain MOS. Selective logging favors bamboo expansion, species characterized by a lower litter quality, which might lead to alterations in the C cycle. In our country, few studies surveyed the environmental impact of this productive activity. The main goal of this study was to assess changes associated with selective logging in soil properties, organic matter transfer from vegetation to soil, and microbiome-vegetation interactions in the Misiones rainforest. Litter and soil samples were collected from sites with and without selective logging. Various soil and litter quality indicators were measured: accumulated litter biomass, bamboo litter proportion and biomass, concentrations of macronutrients (C, N, P) in the soil, and three soil physicochemical parameters (pH, electrical conductivity and bulk density). As indicators of soil quality, and due to their importance in ecosystem functioning, root mycorrhization frequency and glomalin concentration (a glycoprotein produced by arbuscular mycorrhizal fungi associated with COS retention and stability) were also measured. Litter quantity and quality showed differences that persisted for at least 30 years post-timber extraction. Some soil quality indicators also showed differences, albeit with improvements after the first

15 years post-extraction, reaching values similar to a preserved forest after 30 years. These findings highlight the ecosystem resilience of Misiones rainforest soils, capable of recovering and reaching a state similar to that of a preserved forest after a disturbance like selective logging. Additionally, this study highlights the importance of implementing adequate resting periods, since most indicators only recovered after the first 15 years post-extraction. Lastly, these results suggest a decoupling between the changes in litter production and its quality, and the changes in soil functioning and dynamics, given that the latter recovered after 30 years but changes in litter quality did not improve within the analyzed time frame.

Introducción

El cambio climático y los bosques como sumideros de carbono

El contexto actual de cambio climático global supone un enorme desafío para la humanidad y resalta la importancia de comprender el funcionamiento de los ecosistemas naturales y el impacto que las actividades humanas tienen sobre ellos, así como los servicios ecosistémicos que estos brindan y el potencial de mitigación del cambio climático que proporcionan (Brockhoff et al., 2017; Deal et al., 2010). Las emisiones de gases de efecto invernadero (**GEI**) constituyen uno de los principales motores del cambio climático. Entre éstos el más importante por el volumen de las emisiones a nivel mundial, es el CO₂. Las actividades humanas son responsables de aproximadamente el 55,46% de las emisiones anuales de GEI, con la quema de combustibles fósiles y el cambio de uso de la tierra como las principales contribuciones antrópicas de CO₂ (Yue & Gao, 2018). Estudiar los cambios que las actividades humanas producen en los stocks de carbono a nivel global resulta crucial para el manejo de las emisiones de carbono y para el diseño de alternativas sustentables que reduzcan las emisiones de GEI y favorezcan el secuestro de carbono en la biomasa y el suelo.

Los bosques brindan una amplia gama de servicios ecosistémicos, entre los que destaca su capacidad de actuar como sumideros de carbono. Estos ecosistemas constituyen el mayor sumidero terrestre de carbono, almacenando aproximadamente el 40% del carbono orgánico del suelo (**COS**) y el 80% del carbono de biomasa aérea (Dixon et al., 1994), que en conjunto conforman el 47% del carbono terrestre total a nivel global (Malhi et al., 2002).

Los bosques secuestran carbono de la atmósfera y lo almacenan en los tejidos vegetales a través de la fotosíntesis. Una vez que las plantas o sus órganos mueren, el carbono almacenado en ellas es transferido al suelo tras la caída de la hojarasca (hojas y material leñoso) y su descomposición, mediada por los microorganismos del suelo. Este proceso de transferencia de materia orgánica (junto a otros como la rizodeposición y la descomposición de raíces muertas) es un paso fundamental en el ciclo de nutrientes en el ecosistema, y un determinante de la cantidad de carbono que será retenido en forma de COS (Figura 1).

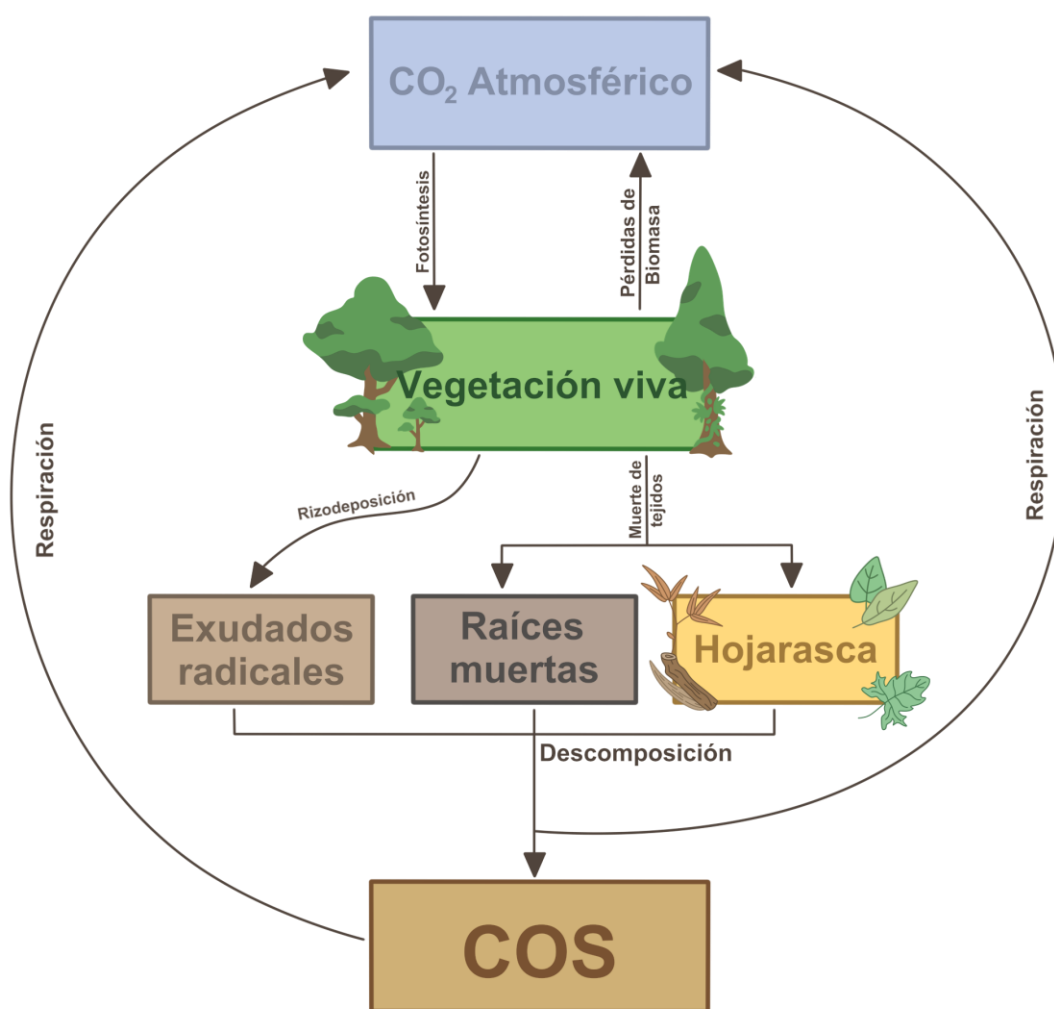


Figura 1: Esquema simplificado de los flujos de carbono en un bosque. **COS:** carbono orgánico del suelo.

Durante la descomposición del material vegetal parte del carbono es liberado a la atmósfera en forma de CO_2 , como producto de la respiración de los microorganismos, y otra parte es almacenada en el suelo en forma de subproductos de la descomposición, o bien al ser incorporado a la biomasa microbiana. La cantidad de materia orgánica que es incorporada a las reservas de COS depende, entre otras cosas, de la calidad del material en descomposición (Cotrufo et al., 2013). La calidad del material en descomposición está determinada por la cantidad de nitrógeno relativa a la cantidad de carbono (relación C:N) y por otros factores como la resistencia química o física a la degradación (Gentile et al., 2011; Strickland et al., 2009). De esta forma, la calidad de un sustrato será más alta mientras menor sea su relación C:N. Compuestos como la lignina y la celulosa se asocian a peores calidades de hojarasca (Herman et al., 2008; Talbot & Treseder, 2012). Los sustratos de baja calidad son

utilizados de manera menos eficiente por los microorganismos; por lo que una mayor proporción del carbono es mineralizado y liberado a la atmósfera, mientras que los sustratos de alta calidad son utilizados preferentemente para el crecimiento y producción de enzimas, resultando en una mayor proporción de carbono incorporado al COS (Figura 2).

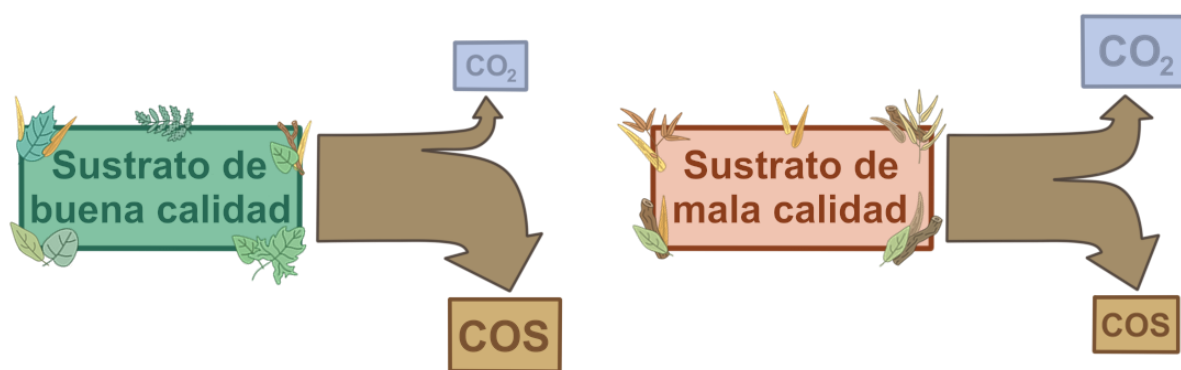


Figura 2: Las diferencias en la calidad del sustrato se traducen en diferencias en la eficiencia de descomposición por los microorganismos del suelo (entendida como la relación entre el C incorporado al Carbono orgánico del suelo (**COS**) y el C mineralizado hasta CO₂).

Aproximadamente dos tercios de todo el carbono almacenado en los bosques se encuentra en los depósitos de COS, y este representa la reserva terrestre de carbono más estable y duradera (Lal, 2005). Además, el suelo alberga la mayor diversidad de microorganismos del planeta, y resulta uno de los recursos naturales más vulnerables frente al cambio climático, la degradación y la pérdida de biodiversidad (Jie et al., 2002). Esto resalta la importancia de estudiar y comprender los procesos ecosistémicos que tienen lugar en los suelos, así como los efectos que las actividades humanas y el cambio climático tienen sobre ellos.

Ecología e importancia de los suelos

El ciclado de nutrientes en el suelo es un proceso de suma importancia a nivel ecológico, ya que en la mayoría de los ecosistemas terrestres, la producción primaria está limitada por la disponibilidad de nutrientes (Chapin et al., 2011; Dalling et al., 2016). Los microorganismos del suelo cumplen un rol fundamental en este proceso, controlando la descomposición de la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes, y además, están involucrados en diversas interacciones bióticas indispensables para el funcionamiento de los ecosistemas (Harper et al., 1996; Lladó

et al., 2017; Saccá et al., 2017). Estudiar las relaciones entre el microbioma edáfico y la vegetación resulta clave para entender estos procesos y evaluar el impacto de las actividades antrópicas sobre estos ambientes (Pugnaire et al., 2019).

En particular, las micorrizas, asociaciones simbióticas entre ciertos hongos del suelo y las raíces de la mayoría de las plantas, influyen en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres a través del intercambio de nutrientes, y el balance de carbono entre la biósfera y la atmósfera (Hawkins et al., 2023; Mohan et al., 2014; van der Heijden et al., 2015). Los hongos formadores de micorrizas arbusculares (**HMA**) forman estrechas relaciones con las raíces de las plantas huésped. Estos hongos del suelo pertenecientes al phylum Glomeromycota se caracterizan por formar estructuras intra-radicales especializadas llamadas arbusculos, a través de los cuales ocurre el intercambio de nutrientes entre ambos simbioses (Harrison, 1997). En esta asociación, la planta brinda fotosintatos al hongo para su crecimiento y reproducción, y el hongo aporta nutrientes (principalmente fósforo y nitrógeno) y agua a la planta a través de su red de micelio, que se desarrolla en el suelo más allá de la zona alcanzada por las raíces. Los HMA y su microbiota asociada son capaces de solubilizar y absorber nutrientes que no se encuentran disponibles para las raíces, mejorando considerablemente el estado nutricional de la planta, especialmente en condiciones edáficas de baja fertilidad (Wang et al., 2022). Además, las micorrizas arbusculares brindan otros beneficios a la planta como una mayor tolerancia frente a diversos estreses bióticos (frente a patógenos) y abióticos (salinidad, metales pesados, estrés hídrico) (Asmelash et al., 2016; Matos et al., 2022), e influyen en la diversidad, composición y productividad de los ecosistemas terrestres (Powell & Rillig, 2018).

Por otro lado, la presencia de HMA mejora la estructura y el estado hídrico del suelo, dado que sus hifas unen y cementan las partículas del suelo, favoreciendo la formación de microagregados y contribuyendo a la retención de agua en los mismos. En esta agregación del suelo interviene un grupo de glicoproteínas producidas en las paredes hifales de los HMA, conocido como glomalina (P. K. Singh et al., 2013) o proteínas del suelo relacionadas a la glomalina (**GRSP**, por sus siglas en inglés Glomalin-related soil proteins) por su definición operativa al momento de su extracción (Rillig, 2004b). Además, las GRSP son compuestos microbianos recalcitrantes, y como tales cumplen un rol importante en el ciclo de carbono contribuyendo al

secuestro de COS (Liu et al., 2022; A. K. Singh et al., 2022; Vasconcellos et al., 2016; J. Zhang et al., 2017).

La materia orgánica del suelo (**MOS**) puede ser dividida en dos fracciones: la materia orgánica particulada (**MOP**) y la materia orgánica asociada a la matriz mineral del suelo (**MOAM**) (Lavallee et al., 2020). La MOP consiste, a grandes rasgos, en materia orgánica poco degradada producto de la fragmentación de tejidos y la despolimerización, y constituye la fracción más lábil de la MOS. Por otro lado, la MOAM consiste en moléculas más sencillas, producto de una mayor descomposición, que se encuentran protegidas física y químicamente por asociaciones a la matriz mineral del suelo, y constituye la fracción más estable de la MOS (Cotrufo et al., 2013). La formación de microagregados, facilitada por los HMA y las GRSP, favorece la formación de MOAM, por lo que la concentración de glomalina en el suelo puede ser utilizada como indicador de la estabilidad de la MOS (Asmelash et al., 2016; Holatko et al., 2021).

La selva misionera

La selva misionera forma parte del Bosque Atlántico, una formación vegetal que se extiende a lo largo de la costa atlántica de Brasil, el sureste de Paraguay y la provincia de Misiones. Con una superficie original de aproximadamente 148 millones de km², el Bosque Atlántico es considerado una de las 5 regiones con mayor biodiversidad a nivel mundial, y también una de las más amenazadas (Myers et al., 2000). Se estima que casi el 85% de su superficie ha desaparecido debido a la deforestación asociada a las actividades productivas humanas, aunque en la actualidad, la provincia de Misiones conserva aproximadamente el 58% de la cobertura original de bosque (Campanello et al., 2021). La provincia cuenta con extensas áreas protegidas como Parques Nacionales, provinciales y reservas naturales, lo que representa una oportunidad excepcional para el estudio, manejo y conservación de este ecosistema tan valioso y amenazado.

Se trata de un bosque subtropical húmedo, con un dosel denso, varios estratos arbóreos y una gran diversidad de lianas y otras plantas epífitas, y es considerado un importante sumidero de carbono (Zhang et al., 2016). Una gran parte de las especies arbóreas (35-50%) pierde las hojas durante el invierno, por lo que la selva misionera

se clasifica como un bosque semideciduo. Cuenta con un frondoso sotobosque dominado por diversas especies de helechos, especies de los géneros *Olyra*, *Chusquea*, *Guadua* y *Merostachys*, que en este trabajo serán denominadas de forma genérica como **bambúes**, y plantas herbáceas de pequeño y gran porte. En algunas regiones se registran helechos arborescentes de los géneros *Alsophila* y *Dicksonia* (Campanello et al., 2021) (Figura 3).



Figura 3: Panel de fotos ilustrativas de la selva misionera. **A:** Vista de la selva desde el mirador de la Reserva de Usos Múltiples Guaraní. **B:** Vista del dosel. **C:** Ejemplar arbóreo de gran porte con su tronco altamente colonizado por lianas. **D:** Vista de la selva desde un camino interno de la Reserva Natural Cultural Papel Misionero. **E:** Sotobosque dominado por helechos. **F:** Sotobosque de helechos arborescentes de la especie *Dicksonia sellowiana* (Chachí manso). **G:** Sotobosque con presencia de cañas de *Chusquea ramosissima* (Takuarembó).

La selva misionera es un ambiente sumamente dinámico, que puede ser conceptualizado como un mosaico de parches en distintos estadios sucesionales. Un factor determinante de este dinamismo (y de la elevada biodiversidad que éste permite sostener) es la ocurrencia de disturbios de intensidad moderada, como la formación de claros por la caída de árboles muertos, que permite la coexistencia de

especies de distintos estadios sucesionales (Schnitzer & Bongers, 2002). Sin embargo, disturbios de mayor intensidad producidos por las actividades humanas pueden alterar este equilibrio dinámico y producir efectos negativos sobre atributos y procesos de la selva, como la diversidad de especies y la respuesta a nuevos disturbios (Macdougall et al., 2013).

La tala selectiva

Las principales actividades económicas que tienen lugar en la selva misionera son el establecimiento de plantaciones forestales de especies exóticas (como *Pinus* sp. y *Eucalyptus* sp.) en suelos deforestados, el cultivo de yerba mate y la tala selectiva (Ministerio de Economía, 2023).

La tala selectiva consiste en el ingreso a un bosque primario y la extracción de individuos de especies nativas con valor comercial (maderables). Representa una actividad forestal alternativa a la implantación de especies exóticas que evita la deforestación, por lo que muchas veces es presentada como una alternativa sustentable (Edwards et al., 2014; Putz et al., 2012). Sin embargo, son pocos los estudios que abordan el impacto ambiental de la tala selectiva sobre el ecosistema misionero y su funcionamiento; y por ende, el efecto que esta actividad podría tener sobre el sistema climático, todavía no ha sido claramente dilucidado.

La tala selectiva constituye un disturbio de alta intensidad, ya que durante la extracción de árboles se ingresa al bosque con maquinaria pesada y se abren caminos, lo que daña fuertemente el sotobosque. Además, la remoción de árboles de gran porte genera considerables daños en la vegetación remanente, y produce la apertura de múltiples claros de gran tamaño, generando un parche de dosel discontinuo y condiciones microambientales contrastantes con las observadas en sitios no disturbados. Estas condiciones favorecen el establecimiento de bambúes, que gracias a su alta capacidad de reproducción vegetativa colonizan los claros e inhiben la regeneración de especies arbóreas (Montti et al., 2014).

Estos cambios en la estructura de la vegetación podrían traducirse en cambios en la transferencia de materia orgánica al suelo, ya que las especies de bambú presentes en la selva poseen menores concentraciones de compuestos solubles, una mayor concentración de hemicelulosa y una menor tasa de descomposición (Montti

et al., 2011; Zaninovich et al., 2017). De esta forma, la tala selectiva podría tener un considerable impacto sobre el stock de COS y los ciclos de nutrientes en el suelo, dado que una disminución en la calidad de la hojarasca implica una menor eficiencia en su uso por parte de los microorganismos del suelo (Figura 4).

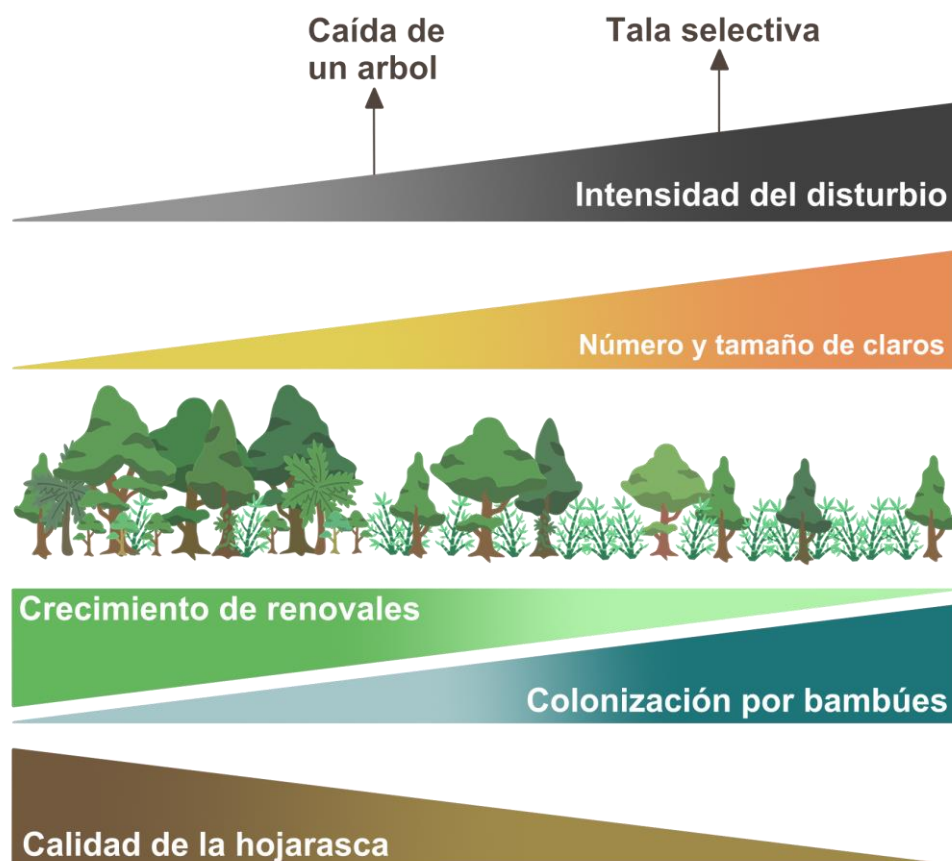


Figura 4: Los efectos de un disturbio sobre la estructura de la selva dependen de su intensidad. Los disturbios de baja intensidad permiten la regeneración de especies arbóreas mientras que los disturbios más intensos favorecen la expansión de las especies de bambú, alterando la estructura de la selva.

Por otro lado, trabajos previos muestran que la invasión por bambúes altera la composición de la comunidad microbiana del suelo (Tian et al., 2020), afectando principalmente a la comunidad fúngica. Hasta el momento se desconoce el efecto que la tala selectiva puede producir sobre las asociaciones micorrícicas en la selva misionera, y su implicancia en las comunidades de plantas y el suelo. En trabajos previos realizados en sistemas forestales, se ha empleado la concentración de glomalina y el nivel de micorrización como indicadores sensibles a los cambios

producidos por diversos disturbios (Kalinhoff et al., 2009; Vasconcellos et al., 2016). Uno de los primeros efectos de los disturbios sobre los HMA es la disminución drástica del número de propágulos infectivos en el suelo (Cuenca, 2015), lo que afecta el establecimiento de las asociaciones micorrícicas durante los primeros estadios de la sucesión post disturbio.

La importancia de los HMA en el funcionamiento ecosistémico y sus potenciales beneficios en la recuperación de sitios degradados (Matos et al., 2022; Rillig, 2004a) resaltan la necesidad de evaluar los efectos adversos que la tala selectiva pueda tener sobre ellos. Incorporar conocimientos sobre cómo estos organismos se ven afectados por las actividades humanas permitirá desarrollar mejores estrategias de manejo de los ecosistemas naturales.

Hipótesis y Objetivos

Dada la importancia de la tala selectiva como actividad productiva en la selva misionera, y el relativo desconocimiento sobre los efectos que ésta puede tener sobre el ecosistema, el **objetivo general** de esta tesis fue evaluar los cambios asociados a la tala selectiva en las propiedades del suelo, la transferencia de materia orgánica de la vegetación al suelo, y las interacciones microbioma-vegetación y cómo éstos varían en el tiempo, comparando una cronosecuencia de sitios con extracción maderera (de 0 a 15 años desde la última extracción) y sitios conservados (sin extracción).

La **hipótesis general** de este proyecto fue que el aumento en la abundancia de bambúes producto de la tala selectiva genera cambios en las interacciones micorrícicas y la composición y calidad de la hojarasca, que a su vez producen alteraciones de las características y procesos de los suelos de la selva, como los ciclos de nutrientes.

Los **objetivos específicos** planteados fueron:

- Evaluar los cambios asociados a la tala selectiva en la producción total de hojarasca, y en la proporción de hojarasca de bambúes como indicador de la calidad del material en descomposición.
- Evaluar la concentración de nutrientes (C, N y P) en el suelo según actividad productiva.
- Analizar la concentración de proteínas del suelo relacionadas a la glomalina (**GRSP**) y la relación C:N de la materia orgánica del suelo (**MOS**) como indicadores de la calidad y estabilidad de la MOS.
- Analizar el grado de micorrización como indicador de posibles cambios en las interacciones micorrícicas producto del disturbio.

A partir de esta hipótesis y objetivos, se plantean las siguientes **predicciones**:

1. Los sitios bajo explotación por tala selectiva presentarán una mayor proporción de hojarasca de bambú en relación a los sitios conservados.
2. En los sitios explotados se espera registrar un descenso en la concentración de nutrientes del suelo (C, N y P) producto de la menor calidad del material en descomposición.

3. Se espera observar un aumento de la relación C:N en los sitios explotados y una menor concentración de GRSP debido a los efectos negativos del disturbio sobre los hongos micorrícicos arbusculares y los cambios en la calidad de la hojarasca.
4. Se espera observar un menor grado de micorrización como resultado del disturbio que representa la tala selectiva.

Materiales y métodos

Área de estudio

Este proyecto se desarrolló en el centro-este de la provincia de Misiones, donde se instalaron 20 parcelas durante dos campañas de muestreo en agosto 2022 y julio 2023 (Figura 5). Del total de 20 parcelas, 12 corresponden a una cronosecuencia de sitios actualmente sometidos a tala selectiva (**BE**) ubicados en la Reserva de la Biósfera Yabotí, que fueron divididas en cuatro categorías según el tiempo transcurrido desde la última extracción de madera. Por otro lado, se instalaron 5 parcelas en sitios conservados (**BC**), ubicados en la Reserva Natural Cultural Papel Misionero y 3 parcelas ubicadas en la Reserva de Usos Múltiples Guaraní de la Universidad Nacional de Misiones (**UNaM**). Si bien en la actualidad esta reserva está destinada a la conservación y experimentación, hace algunas décadas se realizaron en ella ciclos de tala selectiva, siendo el más reciente en 1989 (UNaM, 2013). Dado que el tiempo de descanso que ha tenido la Reserva Guaraní desde este último evento de tala supera el tiempo entre ciclos de corta de las áreas actualmente aprovechadas (20 años), en este trabajo se optó por no incluirla dentro de los BE, y se la clasificó como un bosque en recuperación (**BR**). En total, se analizaron 6 categorías de bosques con 3 réplicas cada una (a excepción del BC que cuenta con 5 réplicas) (Tabla 1).

Tanto las parcelas de los sitios conservados como las pertenecientes a la Reserva Guaraní se encuentran dentro de las zonas designadas como Categoría I (muy alto valor de conservación) en el Ordenamiento Territorial de Bosque Nativo (**OTBN**) de la provincia de Misiones, realizado según la Ley 26.331. Mientras que los sitios explotados se encuentran en zonas de Categoría II de dicha ley (mediano valor de conservación), en las que se permite el aprovechamiento forestal sostenible, entre otras actividades.

Tabla 1: Distribución de parcelas en las categorías definidas para este trabajo. **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **BC:** Bosque conservado (sin extracción).

Categoría	Predio	Tiempo desde última extracción (años)	Número de parcelas
BE-1	Lote 14, Puerto Laharrague S.A.	< 1	3
BE-5	Lote 10, Puerto Laharrague S.A.	1-5	3
BE-10	Lote 6, Puerto Laharrague S.A.	5-10	3
BE-15	Lote 9, Puerto Laharrague S.A.	10-15	3
BR	Reserva de Usos Múltiples Guaraní	> 30	3
BC	Reserva Natural Cultural Papel Misionero	-	5

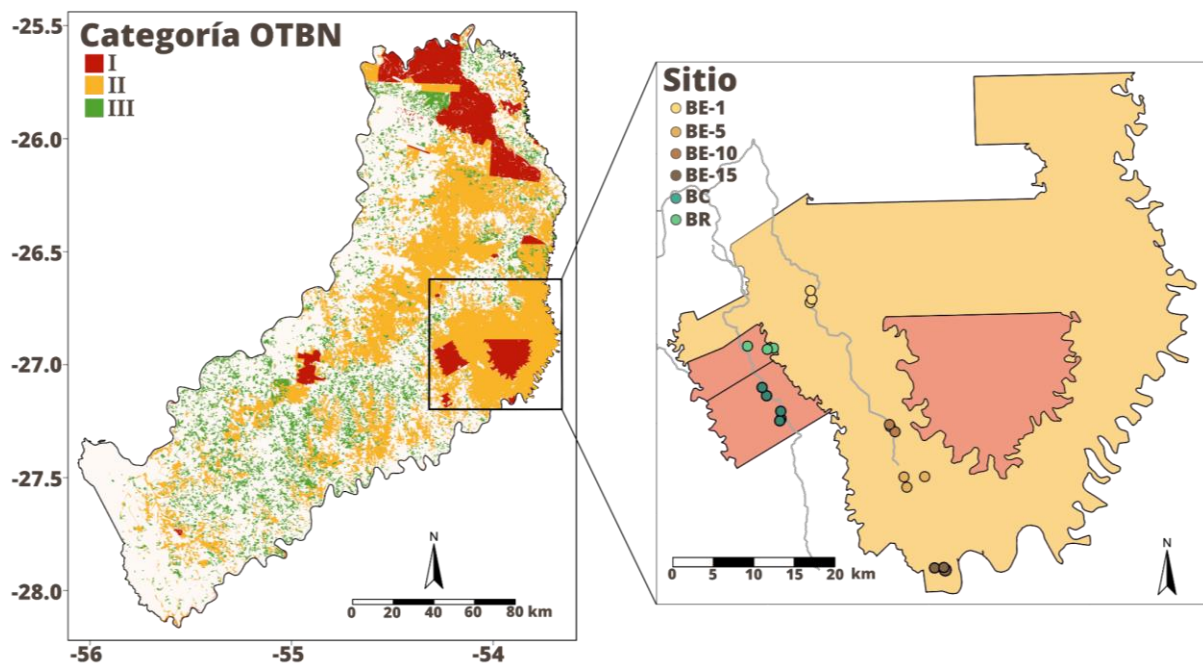


Figura 5: Área de estudio y ubicación de las parcelas en la Provincia de Misiones, y clasificación según el Ordenamiento Territorial de Bosque Nativo (OTBN). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **BC:** Bosque conservado (Sin extracción).

El área de estudio se caracteriza por un clima subtropical húmedo sin estación seca, con una temperatura media anual de 22 °C y precipitaciones anuales promedio que superan los 1800 mm. Al no presentar estacionalidad, los bosques de la zona no se encuentran limitados por la disponibilidad de agua en ningún momento del año (Campanello et al., 2021; Díaz Villa et al., 2022; Díaz Villa et al., 2023).

Según el sistema de taxonomía de suelos del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA, 1999), los suelos de la zona corresponden principalmente a Ultisoles, y la plataforma Soil Grids (Poggio et al., 2021) predice, según el sistema internacional de clasificación de suelos de la FAO (FAO, 2014), que los grupos de suelo más probables para el área estudiada son Ferrasoles, Acrisoles y Nitisoles. En todos los casos se trata de suelos arcillosos, bien drenados, de coloración rojiza dada por el alto contenido de óxidos de hierro, ácidos y pobres en nutrientes.

Diseño muestral

En cada uno de los sitios muestreados se estableció una parcela circular de 1000 m² siguiendo la metodología propuesta en el Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2, 2022), y se marcaron 4 subparcelas de 4 m de diámetro (N, S, E y O) en los extremos de la parcela principal (Figura 6).

En cada una de las subparcelas se recolectó la hojarasca depositada sobre el suelo utilizando un marco de 25 cm x 25 cm. Y en la parcela principal se tomaron al azar, utilizando un barreno cilíndrico, muestras simples de suelo (dentro de los primeros 20 cm del suelo), que luego se combinaron en una muestra compuesta de 1 kg, destinada a los análisis fisicoquímicos y microbiológicos. Además, se tomaron 6 muestras de suelo no disturbadas con cilindros de volumen conocido para la estimación de densidad aparente (**DA**) del suelo.



Figura 6: Esquema de muestreo y trabajo. Se detallan los sitios dentro de la parcela en los que se extrajeron las muestras, el procesamiento y análisis llevados a cabo.

Procesamiento de muestras

Hojarasca

Con el fin de evaluar posibles cambios en la producción de hojarasca (mediante la cuantificación de la hojarasca acumulada en el mantillo) y su composición, las muestras de hojarasca fueron separadas en 5 fracciones (hojas de bambú, hojas de otras especies, material leñoso, estructuras reproductivas y material no identificable), y se determinó su peso luego de ser secadas en estufa a 60°C utilizando una balanza de precisión de 0,0001 g en el laboratorio de uso común del IEGEBA (Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires). Cabe mencionar que las hojas de bambú no fueron identificadas al nivel de especie, ya que se los consideró un grupo funcional de especies.

Debido a la baja proporción de hojarasca correspondiente a estructuras reproductivas y a la naturaleza de la fracción de material no identificable (pequeños fragmentos cuyo origen no puede determinarse), se decidió no incluir estas fracciones en el análisis estadístico de la composición de la hojarasca.

Análisis fisicoquímicos del suelo

Se determinó la cantidad de COS mediante el método de pérdida de peso luego de ignición (Nelson & Sommers, 1996). Para ello se colocó 1 g de suelo en estufa a 105°C hasta alcanzar peso constante, registrando el peso seco de la muestra, y luego se incineró en una mufla a 700°C durante 3 hs. Una vez calcinada la muestra se registró el peso de las cenizas remanentes para calcular la proporción del peso seco del suelo correspondiente a COS. Esta determinación se realizó por duplicado a fin de evaluar la homogeneidad de las muestras.

Para la determinación de las concentraciones de fósforo asimilable y nitrógeno total se enviaron submuestras de suelo al Laboratorio de Suelos de INTA-Castelar. La concentración de Nitrógeno se obtuvo utilizando el método de Kjeldahl (Azcárate et al., 2017) y la concentración de Fósforo asimilable se obtuvo a partir del método de Olsen (FAO, 2021).

Los datos de DA fueron compartidos por la becaria doctoral Lic. Julieta Paronetto del Laboratorio de Ecología Funcional (IEGEBA, FCEN, UBA-CONICET) (datos no publicados). Para su cálculo se secaron las muestras en estufa a 105°C hasta alcanzar un peso constante y se registró el peso seco con una balanza de precisión de 0,001 g. La DA fue obtenida dividiendo este valor por el volumen del cilindro utilizado para la toma de muestras. Esta variable fue utilizada para relativizar la concentración de nutrientes y de glomalina (originalmente expresadas en g/g_{suelo seco}), de forma que sean expresadas como g/ha, y así facilitar la comparación entre sitios con densidades de suelo dispares.

A partir de los valores de COS y Nitrógeno total obtenidos, se calculó la relación C:N de la materia orgánica del suelo (**MOS**), parámetro indicador de la calidad de la MOS y su potencial descomponibilidad (Wan et al., 2015; Zinn et al., 2018).

Finalmente, se registró el pH y la conductividad eléctrica (**CE**) de las muestras de suelo utilizando un peachímetro portátil (modelo Hanna HI98130). Ambos parámetros se midieron en una solución de relación 1:2,5 (suelo:agua bidestilada), luego de 20 minutos de agitación y 1h de decantación. Los suelos fueron clasificados según su acidez, salinidad y nivel de compactación, siguiendo la clasificación del Soil Survey Manual del USDA (USDA, 2017), del ex Ministerio de Agricultura, Ganadería

y Pesca de la República Argentina (MAGyP, s. f.), y el INTA (INTA, 2017), respectivamente.

Interacciones microbioma-vegetación

Para estudiar posibles cambios en las interacciones entre la vegetación y los hongos micorrícicos arbusculares (**HMA**) se realizó un análisis del grado de micorrización de las raíces presentes en la muestra compuesta de suelo, ya que los fragmentos de raíces actúan como propágulos infectivos, y como tal podrían determinar la formación de nuevas asociaciones micorrícicas e influir en el proceso de sucesión del bosque (Bellgard, 1992). Además, se estimó la concentración de las proteínas del suelo relacionadas a la glomalina (**GRSP**), un grupo de glicoproteínas secretadas por los HMA, frecuentemente utilizadas como indicadores de estabilidad y calidad de la MOS. En las raíces teñidas para el análisis de micorrización también se registró la presencia de otros endofitos de raíz (**OER**), como los hongos septados oscuros.

Para el análisis de micorrización se utilizó un protocolo basado en el método de tinción de raíces e intersección (McGonigle et al., 1990). Para esto se sumergieron 0,5 g de raíces presentes en la muestra de suelo (previamente lavadas, secadas y pesadas) en una solución de KOH (10%, m/v) en un baño a 90°C por 10 a 15 min, a fin de vaciar y clarificar las raíces. Una vez que las raíces se encontraban clarificadas, se acidificaron en una solución 0,1N de HCl a temperatura ambiente por 3 min, y luego se sumergió en una solución de azul de tripan 0,05% (v/v) (colorante que se adhiere a las paredes de las células de los hongos) en un baño a 90°C por al menos 15 minutos. Finalmente, las raíces teñidas fueron almacenadas en una solución de ácido láctico y agua destilada (1:1, p/v) en oscuridad hasta su observación. En aquellas raíces muy pigmentadas se aplicó una solución blanqueadora fuerte de H₂O₂ 10% (1:1, p/v), previa a la tinción con el colorante.

Las raíces teñidas fueron montadas en portaobjetos utilizando polivinil-lacto-glicerol como medio de montaje permanente, y fueron observadas al microscopio (modelo Olympus BX51) a aumentos de 100x y 400x. Cada preparado contó con la mayor cantidad de fragmentos de raíz posible, a modo de garantizar la existencia de suficientes campos válidos para la medición. En cada campo observado se registró la presencia o ausencia de HMA y el tipo de estructura observada, hasta alcanzar un

total de 100 campos analizados por preparado. A las estructuras identificadas por McGonigle y colaboradores (1990) (arbuscúlos, hifas y vesículas) se sumaron dos nuevas categorías (enrollamientos hifales y esporas), ya que fueron identificadas en análisis exploratorios y se consideraron de interés para este estudio. Se registró también la presencia o ausencia de OER en cada uno de los campos. Debido al muy bajo número de campos positivos para 4 de las 5 estructuras observadas se optó por analizar únicamente el grado de micorrización total, sin discriminar por estructura.

El análisis de concentración de GRSP, se realizó siguiendo el protocolo propuesto por Rillig y colaboradores (Rillig et al., 2003). En este estudio se extrajo la fracción de glomalina fácilmente extraíble (**GFE**). Para ello, se tomó 1 g de suelo al que se agregaron 8 ml de buffer de citrato de sodio 20 mM y se llevó la solución resultante a un autoclave a 1,5 atm y 121 °C por 30 minutos. Una vez enfriada a 4 °C, la muestra se sometió a 15 minutos de centrifugado a 3000 rpm, y el sobrenadante fue diluido con el buffer de extracción hasta alcanzar un volumen final de 50 ml.

Para la cuantificación se tomó una alícuota de 2,5 ml del extraído diluido y se sometió a 15 minutos de centrifugado a 10.000 g. El sobrenadante fue utilizado para medir el contenido de proteína, a través del método de Bradford (Bradford, 1976), utilizando un espectrofotómetro (modelo Spectrum sp-2000UV) y midiendo a un λ de 595 nm. Se realizó una curva de calibración del método de Bradford (ver anexo, Figura A1), utilizando soluciones de concentración conocida de seroalbúmina bovina (solución madre 1 mg/10 mL). Se calculó el peso seco de las muestras de suelo al momento de realizar la extracción (registrando el peso de 1 g de suelo luego de ser secado en estufa a 105°C) para determinar la cantidad de GFE por gramo de suelo seco, y luego fueron normalizados por la DA de las muestras, tal como en el caso de los nutrientes del suelo.

Análisis estadístico

Para analizar la cantidad de hojarasca acumulada sobre el suelo se ajustó un modelo lineal general mixto (**LMM**), incorporando la parcela como variable de efectos aleatorios para respetar la estructura de anidamiento y submuestreo de los datos.

La proporción de la hojarasca perteneciente a bambú y las otras fracciones fueron analizadas ajustando modelos lineales generalizados mixtos (**GLMM**),

utilizando la variable de efectos aleatorios previamente mencionada, y utilizando una distribución de probabilidades de tipo Beta. Por otro lado, la biomasa seca correspondiente a las fracciones de hojarasca fue analizada aplicando GLMM con distribución de probabilidades de tipo Gamma.

La concentración de los nutrientes estudiados, así como la relación C:N y la concentración de GFE, fueron analizadas mediante modelos lineales generales (es decir, con distribución normal), exceptuando el caso de la concentración de fósforo asimilable que presentó problemas de ajuste y se optó por un modelo lineal generalizado (**GLM**) con distribución de probabilidades de tipo Gamma.

Para el análisis del grado de micorrización y presencia de otros endofitos de raíces se ajustaron GLM con distribución de probabilidades de tipo Beta-Binomial debido a la naturaleza de los datos y a la sobredispersión detectada al ajustar un modelo de regresión binomial. A partir de los odds ratio (**OR**) devueltos por el modelo se calculó el porcentaje de cambio de las comparaciones que resultaron significativas, siguiendo la fórmula:

$$\% \text{ de cambio} = (\text{OR} - 1) \cdot 100\%$$

Dichos modelos se realizaron utilizando las funciones `lm`, `lmer` y `glmmTMB` de las librerías “stats”, “lme4” y “glmmTMB” respectivamente. Para todos los modelos ajustados se evaluaron los supuestos utilizando los paquetes “performance” y “DHARMA”, y se realizaron comparaciones a posteriori mediante el método de Tukey (paquete “emmeans”), con un nivel de significancia del 95%.

Se analizaron las relaciones entre las variables medidas mediante pruebas de correlación, utilizando el índice de correlación de Pearson (utilizando las funciones `cor` y `cor_pmat` de las librerías “stats” y “rstatx”). A partir de los resultados obtenidos del análisis de correlación se realizó un análisis de componentes principales (**PCA**), a fin de realizar un análisis integrado de las distintas variables relevadas (utilizando la función `prcomp` de la librería “stats”).

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el lenguaje de programación R (R Core Team, 2022), en el programa Rstudio (Posit team, 2023).

Resultados

Biomasa y composición de la hojarasca

La cantidad de hojarasca acumulada en el mantillo presentó diferencias significativas entre los sitios ($\chi^2 = 109,36$; $p\text{-valor} < 2,2 \times 10^{-16}$), siendo máxima en el BC ($10,07 \pm 0,49$ tn/ha, media \pm error estándar) y mínima en los bosques bajo tala selectiva (promedios entre 3,86 y 4,86 tn/ha). En el BR se registró un valor intermedio ($7,13 \pm 0,63$ tn/ha) (Figura 7).

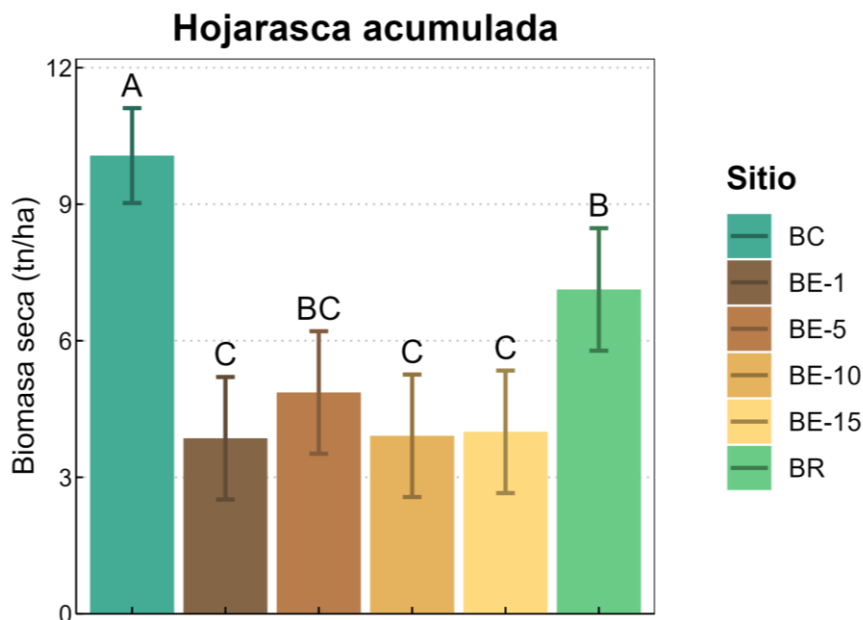


Figura 7: Comparación entre sitios de la biomasa seca (tn/ha) de hojarasca acumulada sobre la superficie del suelo. Se presentan las medias junto a su intervalo de confianza del 95%. Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

En la mayoría de los bosques la fracción de la hojarasca más abundante fue la de material leñoso (Figura 8), a excepción del BE-10 en el que fue superada por la hojarasca de bambú.

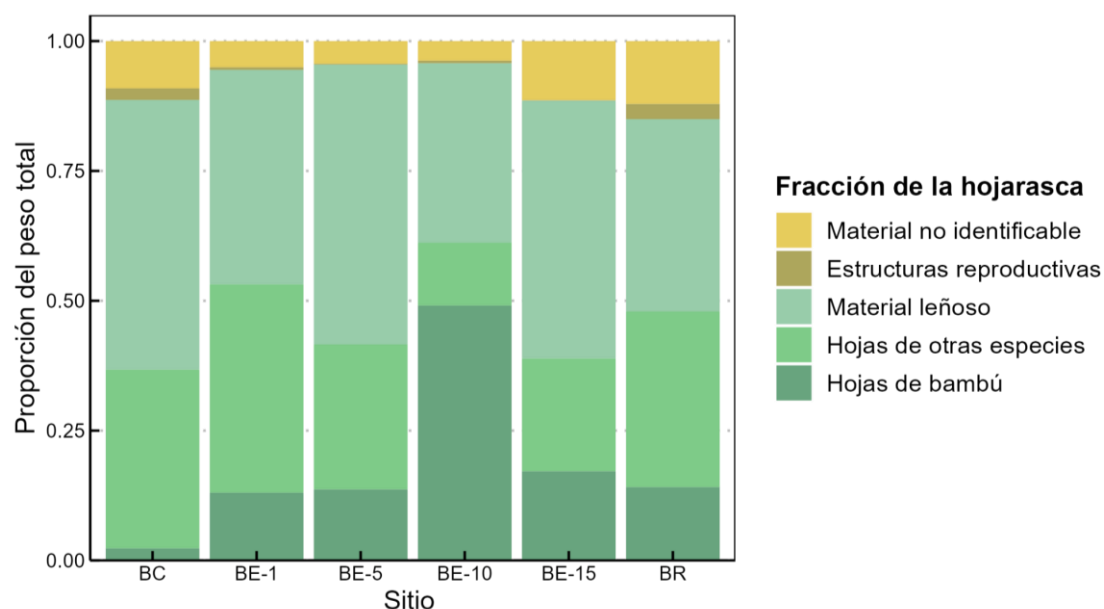


Figura 8: Composición de la hojarasca de los distintos bosques. Se presenta el promedio por sitio de la proporción correspondiente a cada una de las 5 fracciones de hojarasca identificadas. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

La proporción de hojarasca correspondiente a bambú presentó diferencias significativas entre sitios ($\chi^2 = 102,98$; $p\text{-valor} < 2,2 \times 10^{-16}$). Resultó mínima en el BC ($2,71 \pm 0,57$ % del peso total de la hojarasca), mientras que en el resto de los bosques se observaron valores promedio mayores al 10%. El valor máximo de esta variable se registró en el BE-10 ($47,38 \pm 6,98$ % del total). También se observaron diferencias significativas en la biomasa correspondiente a esta fracción ($\chi^2 = 44,42$; $p\text{-valor} = 1,9 \times 10^{-6}$), con un patrón similar pero menos marcado (Figura 9).

La proporción correspondiente a hojas de otras especies presentó también diferencias significativas entre sitios ($\chi^2 = 33,85$; $p\text{-valor} < 2,54 \times 10^{-6}$). Esta fracción de la hojarasca se mantuvo relativamente constante en los distintos bosques (con un valor promedio de entre 21 y 37 % aproximadamente) a excepción de BE-10 en el que se observó un valor significativamente menor ($12,20 \pm 2,29$ % del total). Al analizar la biomasa correspondiente a esta fracción se observaron diferencias significativas ($\chi^2 = 44,42$; $p\text{-valor} = 1,9 \times 10^{-8}$) con un patrón distinto al detallado anteriormente, ya que los bosques no aprovechados actualmente presentaron una mayor biomasa de hojas que los BE (Figura 9).

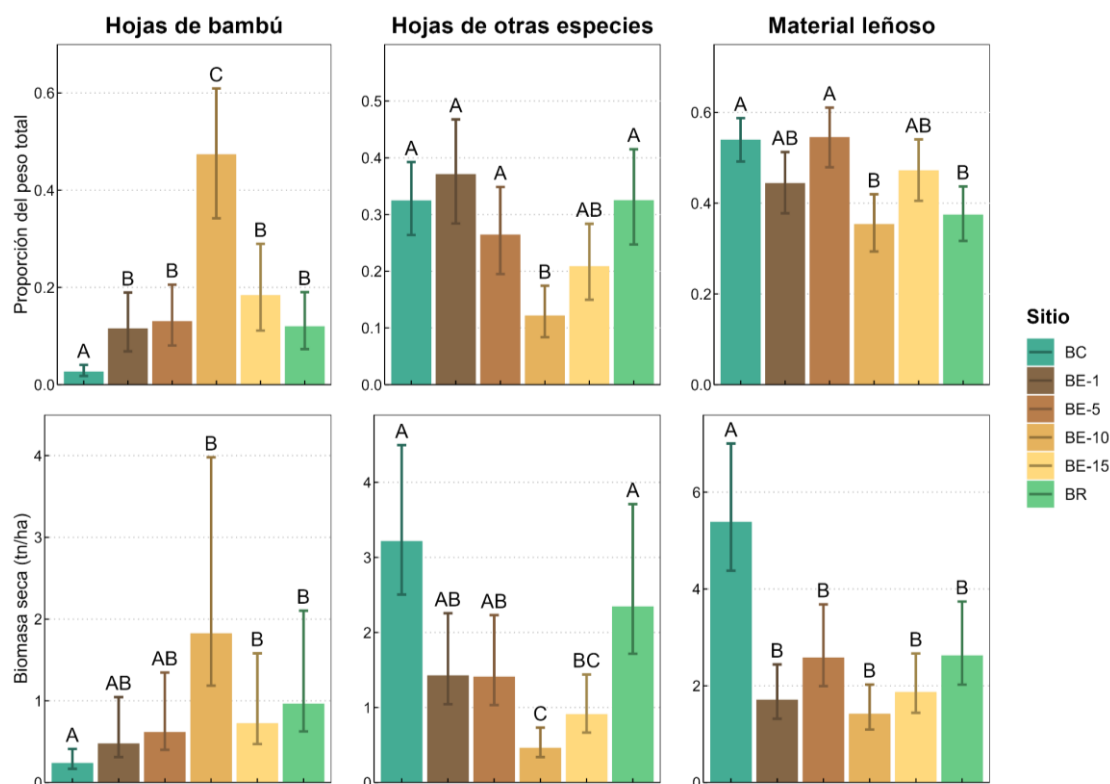


Figura 9: Comparación entre sitios de las tres fracciones de hojarasca analizadas. La fila superior corresponde a la proporción de la hojarasca de cada fracción y la fila inferior corresponde a la biomasa seca (tn/ha). Se presentan las medias junto a su intervalo de confianza del 95%. Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Se registraron diferencias significativas en la proporción correspondiente a material leñoso ($\chi^2 = 33,96$; $p\text{-valor} < 2,43 \times 10^{-6}$), cuyos valores variaron entre el 35% y el 54% sin observarse un patrón claro. Al analizar la biomasa de esta fracción se observaron diferencias significativas ($\chi^2 = 61,99$; $p\text{-valor} = 4,69 \times 10^{-4}$) con un marcado patrón; el BC presentó la mayor biomasa de material leñoso ($5,39 \pm 0,63$ tn/ha), lo que representa más del doble de la observada en el resto de los sitios (con promedios inferiores a 2,7 tn/ha) (Figura 9).

Parámetros fisicoquímicos del suelo

El área estudiada posee suelos ácidos y de bajo contenido de sales; los valores numéricos de estos parámetros se presentan en el anexo (Tabla A1). En particular, los BE presentaron suelos levemente ácidos a ácidos (pH entre 5,5 y 6,5), mientras

que los sitios no sometidos a tala selectiva poseen suelos de acidez ligeramente mayor (pH entre 5,25 y 5,85). Los valores de CE medidos se encuentran entre 0,15 y 0,40 mS/cm para todas las parcelas, lo que corresponde a suelos libres de sales, con excepción de BE-15.2, BC.5 y BE-1.1 que mostraron valores de CE mayores (0,48; 0,72 y 0,95 mS/cm, respectivamente), correspondientes a suelos levemente salinos. En líneas generales, los BE presentaron valores de CE ligeramente mayores (entre 0,31 y 0,48 mS/cm) a los sitios no sometidos a tala selectiva (entre 0,15 y 0,3 mS/cm) (Figura 10).

Los valores de DA de las muestras correspondientes a los BE (entre 0,67 y 0,88 g/cm³) fueron menores que los observados para el BC y BR (entre 1,03 y 1,28 g/cm³), a excepción de la muestra BC.4, que se encontraba en un terreno con elevada pendiente y mostró la menor DA de todas las muestras (0,4 g/cm³). Los valores observados en los BE corresponden a suelos con densidades apropiadas para el crecimiento vegetal, mientras que los valores de los otros sitios se encuentran en el rango de densidades que podrían afectar el crecimiento de raíces (Figura 10).

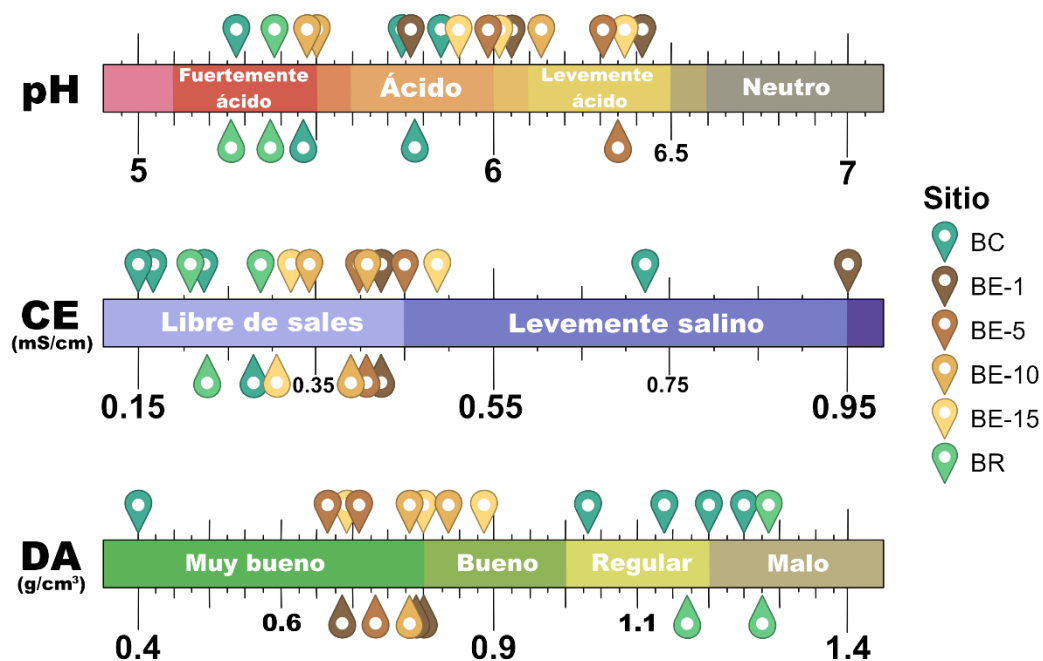


Figura 10: pH, conductividad eléctrica (CE) y densidad aparente (DA) de las distintas muestras de suelo. Se presentan los valores observados para cada parcela. Los datos de DA fueron compartidos por la Lic. Julieta Paronetto. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Nutrientes del suelo

El stock de carbono orgánico del suelo (**COS**) fue significativamente diferente entre los distintos bosques ($\chi^2 = 23,02$; p-valor < 0,0005), observándose una mayor concentración de COS en el BR ($14,83 \pm 0,92$ tn/ha) en comparación con los bosques bajo extracción maderera (con promedios entre 10 y 11 tn/ha aproximadamente), los cuales no difirieron significativamente entre sí. Se registró una concentración intermedia en el BC ($13,29 \pm 0,72$ tn/ha), la cual no difirió significativamente de la concentración de COS observada en ninguno de los otros bosques (Figura 11).

Se observaron diferencias significativas en la concentración de nitrógeno total (**N**) ($\chi^2 = 23,02$; p-valor < 0,0005). Se puede identificar una tendencia a la disminución de la concentración de N al aumentar el tiempo desde la última extracción durante los primeros 15 años, y una posterior recuperación. De esta manera, se observa una concentración de N mínima en el BE-15 ($0,21 \pm 0,01$ tn/ha) y máxima en el BR ($0,46 \pm 0,03$ tn/ha) (Figura 11).

En cuanto a la concentración de fósforo asimilable (**P**), se encontraron diferencias significativas ($\chi^2 = 83,44$; p-valor < $2,2 \times 10^{-16}$) y un patrón general similar al observado para la concentración de N, a excepción del BR que presenta una concentración de P muy elevada ($2,61 \pm 0,44$ kg/ha). Se observó una concentración mayor en el BC ($1,17 \pm 0,15$ kg/ha) que en los bosques con extracción, y en estos últimos se registró una tendencia decreciente con el aumento del tiempo desde la última extracción, llegando a un mínimo en BE-15 ($0,39 \pm 0,07$ kg/ha) (Figura 11).

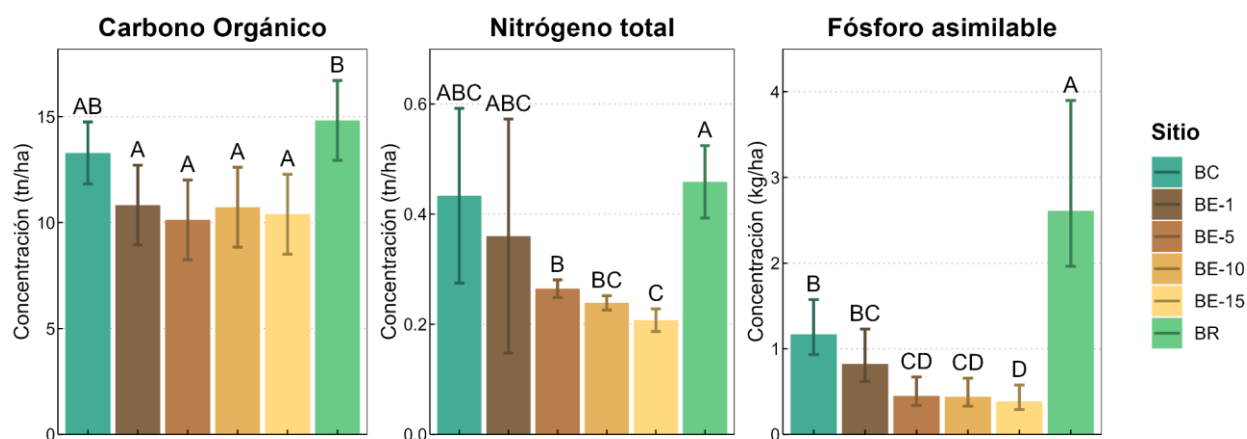


Figura 11: Comparación entre sitios de la concentración de nutrientes en los primeros 20 cm del suelo. Se presentan las medias junto a su intervalo de confianza del 95%. Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:**

Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5**: Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10**: Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15**: Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR**: Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Indicadores de calidad y estabilidad de la materia orgánica del suelo

La relación C:N de los suelos varió significativamente entre los sitios ($F = 4,52$; $p\text{-valor} = 0,01159$), y se pudo observar un patrón de aumento progresivo de la relación C:N en los BE, con valores de entre 32 y 33 para BC, BR y BE-1 y un valor máximo en BE-15 ($50,29 \pm 3,64$) (Figura 12).

Se observaron diferencias significativas en la concentración de GFE entre sitios ($\chi^2 = 29,34$; $p\text{-valor} < 1,99 \times 10^{-5}$), y se observó un patrón de disminución de GFE en los BE, aunque con una elevada dispersión (Figura 12). Los valores más altos de GFE se registraron en BC y BR (promedios de aproximadamente 1,11 mg/ha), y los valores mínimos se registraron en BE-5 y BE-10 (promedios menores a 0,65 mg/ha).

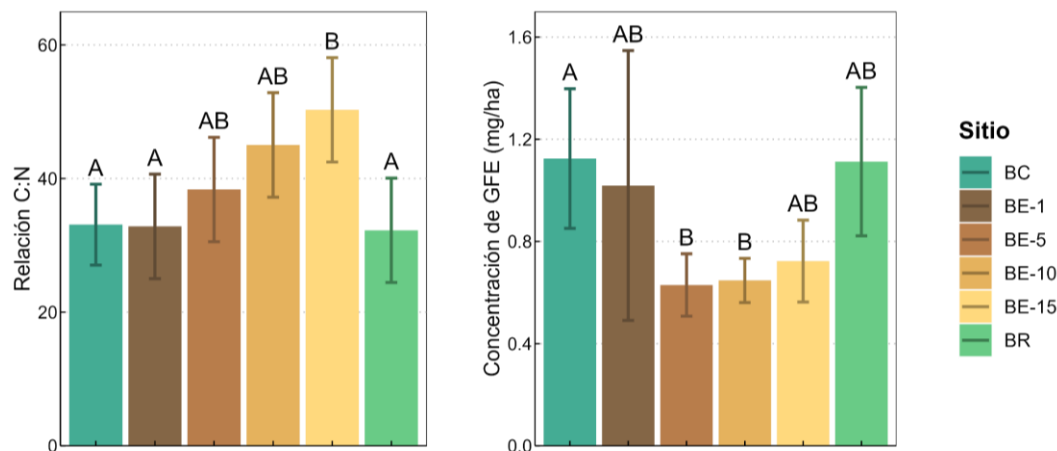


Figura 12: Comparación entre sitios de la relación C:N de la MOS (panel izquierdo) y la concentración de GFE en los primeros 20 cm del suelo (panel derecho). Se presentan las medias junto a su intervalo de confianza del 95%. Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). **BC**: Bosque conservado (sin extracción). **BE-1**: Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5**: Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10**: Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15**: Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR**: Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Micorrización

El grado de micorrización de las raíces presentes en las muestras de suelo fue significativamente diferente entre sitios ($\chi^2 = 16,06$; $p\text{-valor} = 0,0067$). El grado de micorrización más bajo fue registrada en BE-1 ($4,35 \pm 2,93\%$ de los campos observados), seguido por BE-5 ($20,96 \pm 6,80\%$), aunque este no difiere significativamente del resto de los bosques. Las restantes cuatro categorías de bosques presentaron grados de micorrización más elevados, con promedios entre $32,77\%$ y $42,71\%$ de los campos colonizados por HMA (Figura 13).

La comparación entre BC y BE-1 tuvo un *odds ratio* (OR) de 14, es decir que los *odds* de presencia de HMA en BC son, en promedio, 1300% mayores que los de BE-1. Además, BE-5 presentó valores intermedios entre el BE-1 y el resto de los bosques, lo que sugiere una tendencia de aumento en el grado de micorrización a medida que aumenta el tiempo desde la extracción. Los OR de las 4 comparaciones que resultaron significativas se presentan en la Tabla 2.

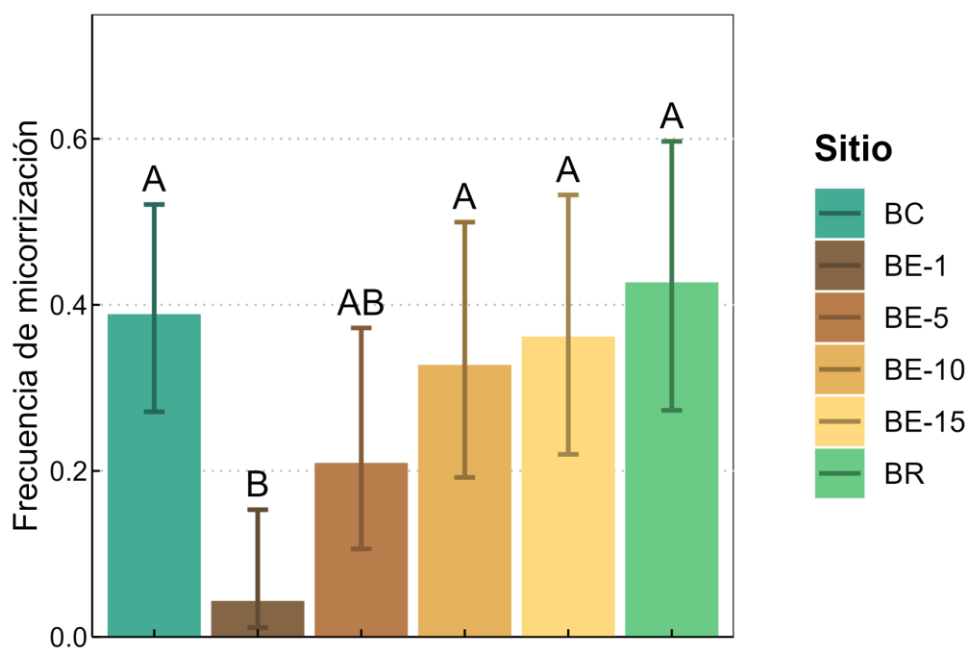


Figura 13: Comparación entre sitios del grado de micorrización. Se presentan las medias junto a su intervalo de confianza del 95%. Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Tabla 2: Comparaciones significativas en el análisis de micorrización. Se presenta el *odds ratio* (OR) junto a su intervalo de confianza del 95% (IC 95%) y el porcentaje de cambio respecto a BE-1. **BE-1:** Bosque con última extracción hace menos de 1 año. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **BC:** Bosque conservado (sin extracción).

Comparación	OR	IC 95%	Porcentaje de cambio respecto a BE-1
BC/BE-1	14,00	1,63 - 120,06	+1300%
BR/BE-15	16,41	1,75 - 154,10	+1541%
BE-10/BE-1	10,73	1,13 - 102,16	+973%
BE-15/BE-1	12,47	1,33 - 117,39	+1247%

El análisis de presencia de otros endofitos de raíz arrojó diferencias significativas ($\chi^2 = 11,42$; p-valor = 0,04362), aunque no se observó ningún patrón claro (ver anexo, Figura A2). Estos microorganismos fueron identificados en un total de 177 campos. Su frecuencia de aparición fue máxima en BE-15 ($16,24 \pm 4,01\%$ de los campos) y mínima en el BC ($3,91 \pm 1,55\%$ de los campos).

Las estructuras intra-radicales de HMA más frecuentemente observadas en las raíces fueron las hifas, presentes en 565 de los 2000 campos analizados (28,25% del total), mientras que las esporas y vesículas, estructuras de reserva y propagación de ciertas especies de HMA, fueron observadas en menor frecuencia, con solo 5 y 9 campos positivos (0,25% y 0,45% del total, respectivamente). A su vez, los arbúsculos fueron observados en el 0,45% de los campos (9 campos positivos), mientras que los enrollamientos hifales en el 1,05% (21 campos positivos), ambas estructuras constituyen sitios principales de liberación de P desde el hongo a la planta hospedera (van Aarle et al., 2005). Las raíces de los sitios BE-1 y BE-10 presentaron la mayor cantidad de arbúsculos (Figura 14).

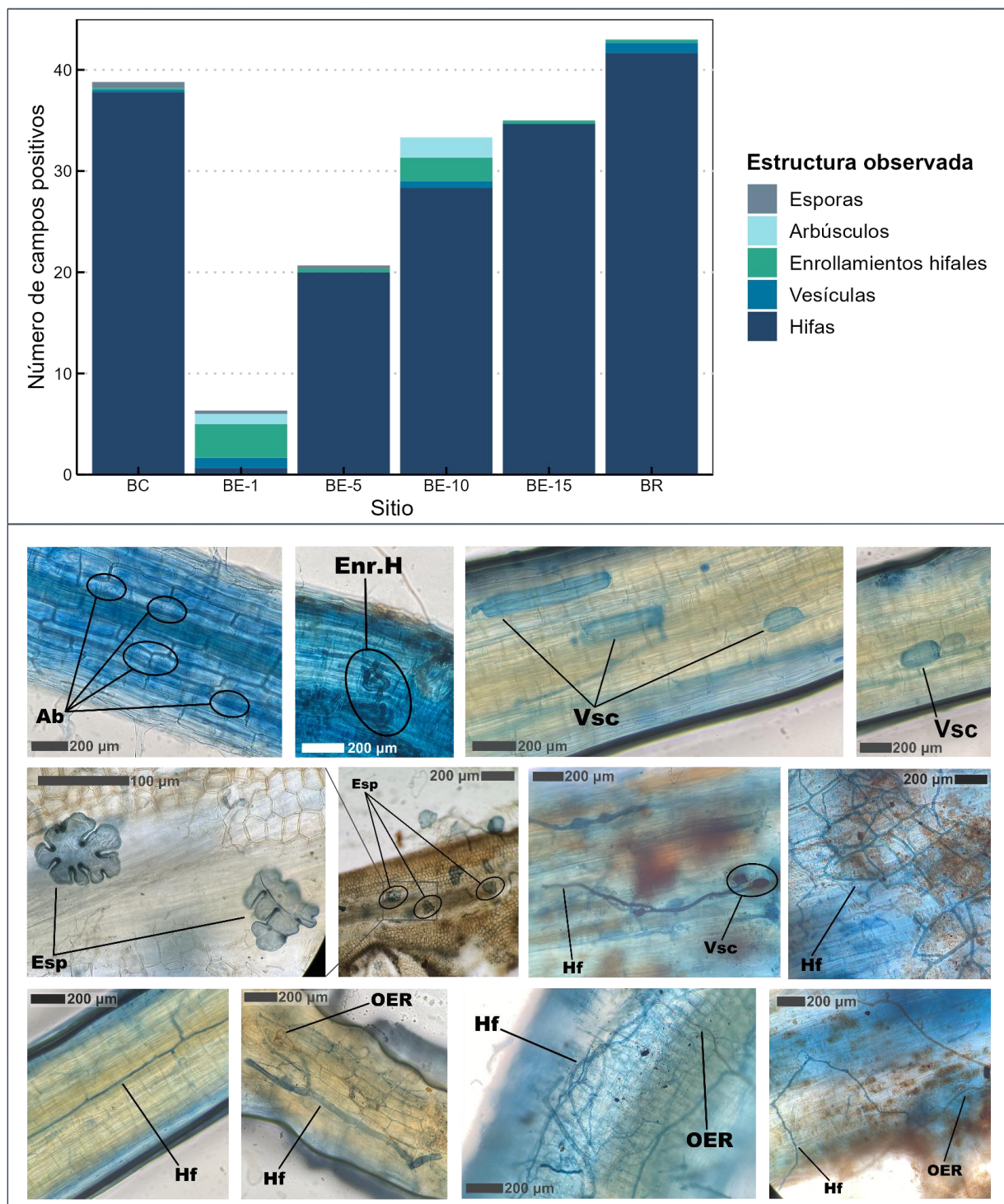


Figura 14: Panel superior: Número de campos positivos para HMA. Se presenta el promedio por sitio y por estructura identificada. **Panel inferior:** Imágenes ilustrativas de las estructuras identificadas. **Ab:** Arbúsculo. **Enr. H:** Enrollamientos hifales. **Vsc:** Vesícula. **Esp:** Espora. **Hf:** Hifas. **OER:** Otros endofitos de raíz (no HMA).

Análisis multivariado

En primer lugar, se realizó un análisis de correlación entre las distintas variables relevadas a fin de analizar posibles relaciones entre la cantidad y calidad de la hojarasca, los nutrientes del suelo, el pH, y la calidad y estabilidad de la MOS. Se encontraron correlaciones estadísticamente significativas entre 9 de las variables inicialmente incluídas en el análisis (Figura 15). Se encontró una fuerte correlación entre la concentración de GFE y las concentraciones de COS y N ($r = 0,81$ y $0,9$ respectivamente), y una correlación moderada entre GFE y la concentración de P ($r = 0,62$).

La proporción de la hojarasca correspondiente a bambú presentó una débil a moderada correlación positiva con la relación C:N del suelo ($r = 0,45$), y una correlación negativa de igual intensidad con la concentración de GFE ($r = -0,45$). También se observó una fuerte correlación negativa entre la proporción de hojas de bambú y la proporción de hojas de otras especies ($r = -0,77$).

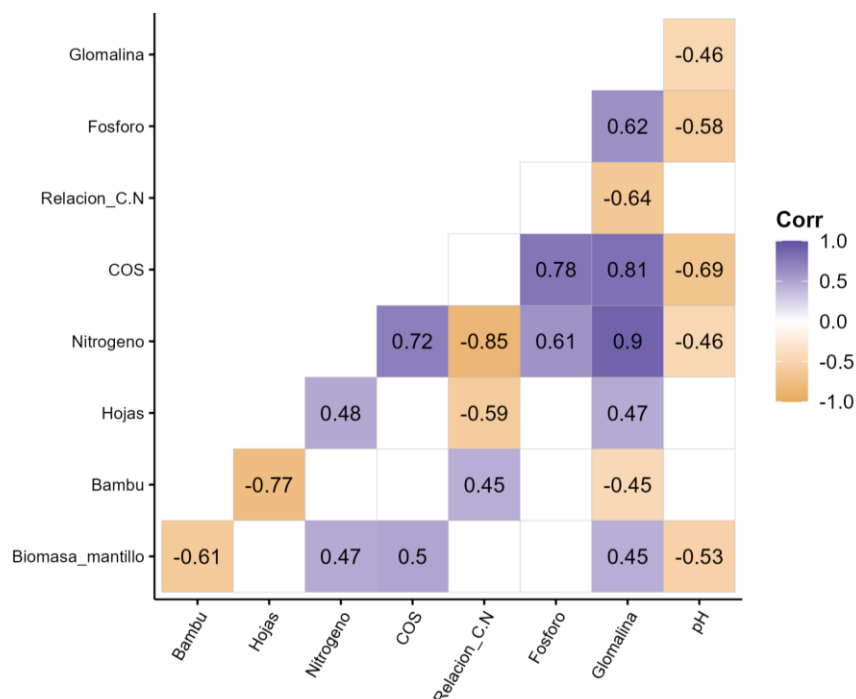


Figura 15: Matriz de correlación de las variables seleccionadas. Las celdas en blanco corresponden a correlaciones que no resultaron significativas ($\alpha > 0,05$).

Los primeros tres componentes del análisis de componentes principales (**PCA**) explicaron el 85,91% de la varianza total al incluir las principales 8 variables del análisis anterior (se excluyó la proporción de hojas no correspondientes a bambú). El

primer componente (**PC1**) explicó el 58,6% de la variabilidad, mientras que el segundo (**PC2**) y el tercero (**PC3**) explicaron el 15,85% y 11,46%, respectivamente.

Al analizar las contribuciones de cada variable a los ejes del PCA (Figura 16) se observó que el PC1 está compuesto principalmente por las concentraciones de los tres nutrientes estudiados y la concentración de glomalina, mientras que el PC2 está compuesto mayoritariamente por la proporción de hojarasca de bambú y el pH del suelo, y el PC3 por la biomasa del mantillo y la relación C:N de la MOS. Considerando esta información, los ejes del PCA podrían interpretarse como un eje de calidad edáfica (PC1), un eje de calidad de la hojarasca (PC2) y un eje de producción de hojarasca (PC3).

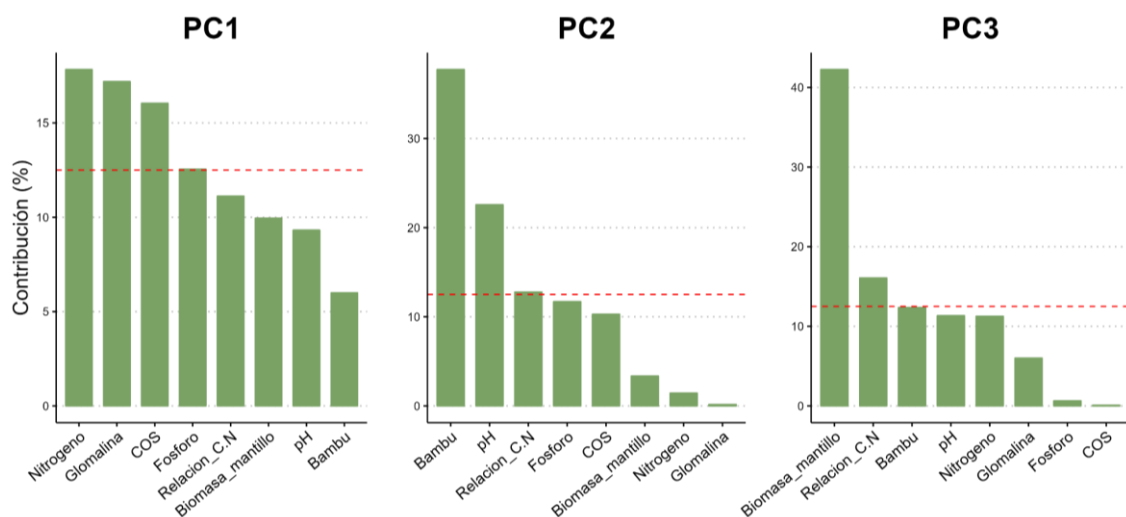


Figura 16: Contribución por variable (en porcentaje) a cada uno de los primeros 3 ejes del PCA. La línea punteada roja señala el porcentaje correspondiente a una contribución equitativa de las ocho variables.

El eje de calidad edáfica (PC1) permitió distinguir dos grandes grupos, uno correspondiente a los bosques sin tala selectiva (BC y BR) y otro correspondiente a los bosques explotados (BE). Cabe destacar que una de las parcelas de BE-1 no fue agrupada junto a las demás parcelas sometidas a tala selectiva, y que al graficar los PC1 y PC2 se observan dos parcelas por fuera de los grupos propuestos (Figura 17).

El grupo de los bosques no explotados se ubicó hacia los valores positivos del PC1, lo que se asocia a mayores niveles de glomalina y los tres nutrientes estudiados, y a una mayor biomasa del mantillo de hojarasca, mientras que el grupo de los BE se encuentra ubicado hacia los valores negativos del PC1, lo que se asocia a una mayor proporción de hojarasca de bambú, un pH del suelo menos ácido y una mayor

relación C:N (Figura 17). Estos resultados son consistentes con lo ya expuesto en las secciones anteriores.

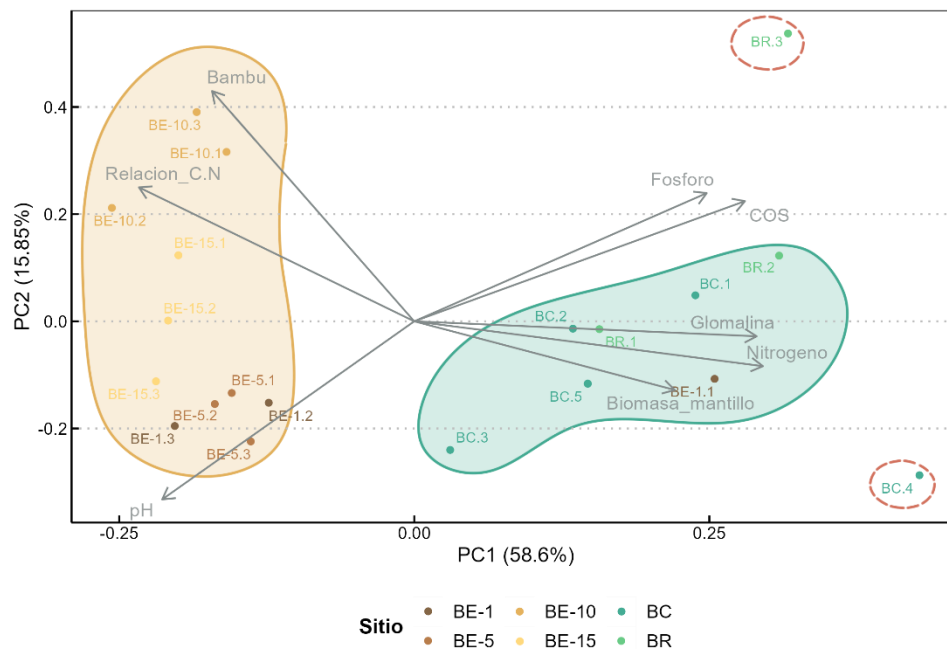


Figura 17: Diagrama de ordenamiento (PCA) de las parcelas en función de los PC 1 y 2. Se señalan los dos grupos propuestos y las dos parcelas no pertenecientes a ninguno de los dos grupos. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

El eje de calidad de hojarasca (PC2) permitió identificar 3 subgrupos dentro del gran grupo de los BE (Figura 17). Hacia los valores más altos de este eje se encuentran las parcelas de BE-10, caracterizadas principalmente por su elevada proporción de hojarasca de bambú. Los bosques de explotación más reciente se ubican hacia los valores más negativos de este eje, y se caracterizan por poseer suelos de pH más elevado. Finalmente, entre medio de estos subgrupos se ubican los BE-15, caracterizados por poseer la menor concentración de N y GFE.

De forma similar a lo observado para el PC2, al graficar el PC1 y el PC3 (Figura 18), este último nos permite identificar dos subgrupos, aunque en este caso son en el grupo de los bosques no sometidos a tala selectiva. Estos subgrupos corresponden (a excepción de BC.4 y BR.1) a un subgrupo de BC, caracterizado por una mayor biomasa del mantillo, y un subgrupo de BR, caracterizados principalmente por la elevada concentración de nutrientes y glomalina.

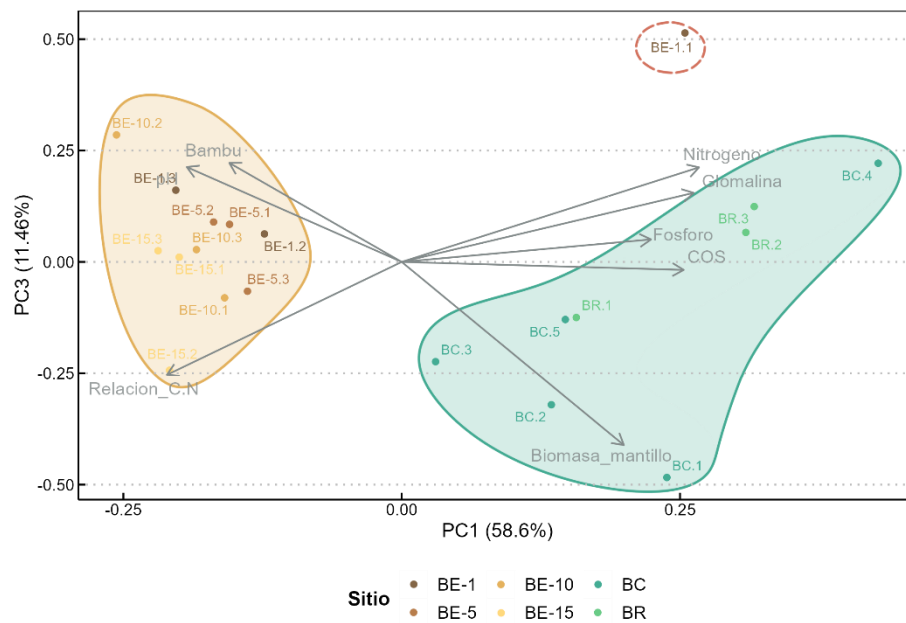


Figura 18: Diagrama de ordenamiento (PCA) de las parcelas en función de los PC 1 y 3. Se señalan los dos grupos propuestos y la parcela no perteneciente a ninguno de los dos grupos. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Discusión

Este estudio permite ampliar el conocimiento sobre el efecto que la tala selectiva ejerce sobre la selva misionera y algunos de sus procesos claves, como la transferencia de materia orgánica de la vegetación hacia el suelo y el ciclado de nutrientes, así como también sobre las interacciones entre las plantas y sus microorganismos asociados. Se observaron diferencias entre los sitios con y sin extracción de madera en la mayoría de las variables relevadas, y las diferencias identificadas son, en líneas generales, consistentes con lo planteado en la hipótesis y predicciones de este estudio y lo observado en trabajos previos realizados en la región y en otros sistemas boscosos subtropicales (Campanello et al., 2021; Díaz Villa et al., 2022; Zaninovich et al., 2017; Zaninovich & Gatti, 2020). Se detectó una fuerte asociación entre la actividad productiva y el aumento del aporte de hojarasca de bambú, así como una alteración de las concentraciones de nutrientes del suelo, la calidad de la MOS y la presencia y actividad de HMA en los 15 años posteriores a la extracción.

Biomasa y composición de la hojarasca

Los resultados de este estudio permitieron identificar una disminución en la biomasa de hojarasca acumulada en el suelo asociada a la tala selectiva. Esto podría deberse a la disminución en la cantidad y densidad de árboles producto de la remoción de ejemplares (Díaz Villa et al., 2022). Además, este efecto se mantiene, por lo menos, durante los 15 años posteriores a la extracción de árboles maderables. Esto podría explicarse por la colonización de bambúes y el consecuente impedimento de la regeneración de especies arbóreas (Campanello et al., 2021).

El aumento en la proporción y biomasa de la hojarasca correspondiente a bambú, y el descenso en la biomasa correspondiente a material leñoso y hojas de otras especies, fueron consistentes con la invasión de bambúes reportada en la bibliografía luego de ciclos de tala (Campanello et al., 2021). Resulta interesante notar que se observaron estos cambios tanto en los BE como en el BR, lo que implica que los cambios en la estructura de la vegetación y la composición de la hojarasca persisten en el tiempo al menos durante 30 años. Estos resultados son consistentes

con la primera predicción planteada para este trabajo. El aumento en la proporción de hojarasca de bambú fue acompañado por un aumento en la biomasa de esta fracción; lo que indica que el aumento en la proporción de bambú no se debe únicamente a una disminución de la hojarasca de otros tipos, sino que en estos bosques existe un aporte significativamente mayor de hojas de bambú al material en descomposición.

El elevado aporte de hojarasca de bambú al mantillo en el BE-10 no siguió el patrón observado para los sitios con mayor o menor tiempo de descanso. Esto puede deberse a particularidades de las parcelas relevadas. Una posible explicación es que las parcelas hayan sido establecidas en lo que se denomina “áreas de planchada”, zonas en la que los operarios de las empresas forestales se instalan durante el ciclo de extracción. En estas zonas se remueven todos los árboles y el paso de maquinaria pesada es más frecuente que en otras zonas explotadas, por lo que representarían parches de selva fuertemente disturbados. Sin embargo, es difícil identificar estas zonas pasado cierto tiempo desde la extracción, debido a que el crecimiento de la vegetación produce el cierre del claro. Otra posible explicación para el aporte inusualmente alto de hojarasca de bambú en el BE-10 yace en el ciclo de vida de los bambúes. Muchas especies de bambú leñoso, incluidas las presentes en la selva misionera, presentan patrones de floración sincronizada, en la que una gran proporción de la población florece simultáneamente y luego muere (Guerreiro & Vega, 2023; Montti, Campanello, & Goldstein, 2011). La proporción de individuos que florecen y mueren, así como el tiempo que separa las floraciones, son característicos de cada especie (Zheng et al., 2020). Una floración reciente de los bambúes en estos bosques explicaría la elevada proporción de hojarasca de bambú, por lo que resultaría interesante corroborar esta posible explicación. Vale destacar, sin embargo, que no se identificaron restos de estructuras reproductivas de bambúes en las muestras analizadas. Se debería aumentar el número de réplicas para poder concluir de forma más confiable sobre el efecto de la tala pasado este tiempo. Por lo tanto, esta categoría no fue incluida en lo que resta de la discusión sobre la composición del mantillo de hojarasca.

Las diferencias en el aporte de hojarasca de bambú resultaron significativas, y los BE y BR presentaron un aumento de la proporción de bambú superior al 300% respecto al BC. Sin embargo, esta fracción de la hojarasca es la minoritaria incluso en los BE, representando menos del 20% de la biomasa total. Además, la fracción

mayoritaria en todos los bosques fue la de material leñoso (representando entre el 38 y el 55% del total), compuesta por tejidos enriquecidos en lignina, lo que los convierte en un sustrato de mala calidad y lenta descomposición (Talbot et al., 2012). Por lo tanto, el aumento en la cantidad y proporción de bambú podría estar compensado por un descenso de la proporción de otro material de mala calidad (Figura 19). En futuros trabajos sería interesante estudiar de manera directa la calidad de la hojarasca, a través de la medición de su relación C:N en los distintos sitios, para así poder relacionar de manera más confiable este parámetro con cambios en los procesos ecosistémicos de la selva.

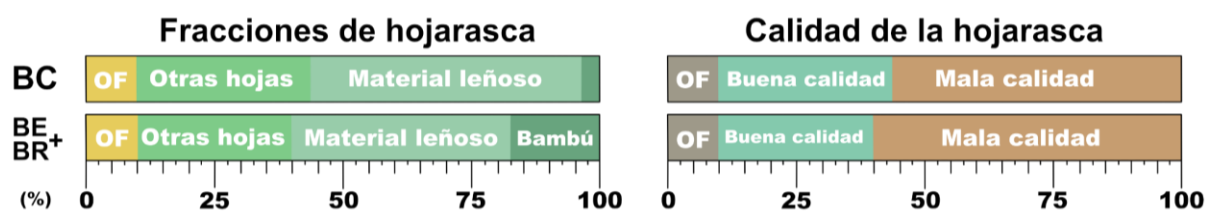


Figura 19: Panel izquierdo: Composición de la hojarasca en bosques que han sufrido tala selectiva en el pasado y bosques conservados. **Panel derecho:** Proporción de la hojarasca que es de buena y mala calidad, considerando al material leñoso y la hojarasca de bambú como sustratos de mala calidad, y a las hojas de otras especies como sustrato de buena calidad. **OF:** Otras fracciones. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE:** Bosque con extracción. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años).

Nutrientes del suelo

De acuerdo a la segunda predicción, se esperaba observar un descenso en la concentración de los tres nutrientes en los sitios con explotación por tala selectiva. Esta predicción se cumplió parcialmente, ya que no se registraron cambios significativos para el COS.

Los valores de carbono orgánico del suelo (COS) obtenidos fueron similares a los reportados en un trabajo previo (Zaninovich et al., 2017) para otras zonas de la provincia de Misiones. Sin embargo, Zaninovich y Gatti (2020) reportaron diferencias significativas en los stocks de carbono entre parches de dosel abierto y parches sin intervención, y una concentración de COS en los parches sin intervención mayor a la registrada en este trabajo. Si bien las diferencias entre BC y BE no resultaron significativas, puede notarse una tendencia a una menor concentración de COS en los BE, que sí difiere de la concentración observada en BR, que presentó la mayor

concentración. Estos resultados podrían indicar que el COS, de verse afectado, se recupera a valores similares a los de un BC luego de 30 años desde la extracción. La tendencia a la disminución del COS luego del aprovechamiento forestal representa una pérdida, en promedio, del 20,84% del total. Estos resultados indican que si se aprovechara la totalidad de la Reserva de la Biósfera Yabotí (182.130 ha), se perderían un total de 504.353,94 tn de carbono a la atmósfera en los primeros 15 años post-extracción.

En este trabajo sólo fue posible analizar de manera directa la concentración total de carbono, pero en un futuro sería interesante profundizar el análisis de la MOS. Para esto podría estudiarse la relación entre la materia orgánica particulada (**MOP**) y la materia orgánica asociada a la matriz mineral del suelo (**MOAM**), que constituyen, respectivamente, las fracciones más lábiles y recalcitrantes del COS (Cotrufo et al., 2013; Lavallee et al., 2020). De esta manera podrían identificarse cambios en la estabilidad y la potencial permanencia del COS que, si bien dependen principalmente de la calidad del material en descomposición, podrían no verse reflejados en cambios en el stock de carbono total.

Por otro lado, sería interesante evaluar otras posibles causas de cambios en la dinámica del COS, ya que no depende únicamente del cambio en la calidad de la hojarasca. Otra fuente importante de COS es la rizósfera, a través de la rizodeposición y la degradación de raíces muertas (Finzi et al., 2015; Zhao et al., 2022). De todas las fuentes de COS, los exudados radicales tienen la mayor eficiencia de formación de MOAM, la fracción más estable de la MOS (Villarino et al., 2021). De esta forma, cambios en la rizósfera asociados a la tala selectiva, dados por la disminución de ejemplares de árboles y el recambio de especies por la invasión de bambúes, podrían ser importantes motores de alteración en el ciclo del carbono en estos bosques.

También resultaría interesante explorar en mayor profundidad los efectos de la tala selectiva sobre la comunidad de microorganismos del suelo (más allá de las interacciones micorrícicas), ya que estos son fundamentales para el ciclado de nutrientes en el ecosistema, a través de la degradación de la hojarasca, el aporte al COS que su propia biomasa representa, y otros procesos clave como la solubilización de fósforo, la nitrificación y la captura de N₂ atmosférico (Tate, 2020). Trabajos previos en otros sistemas forestales reportaron que la tala selectiva impactó negativamente

la biomasa y la diversidad de la comunidad microbiana del suelo (Chen et al., 2019; Olusola & Adeduntan, 2014; Song et al., 2015), así como su actividad, las tasas de descomposición de la hojarasca y las concentraciones de nutrientes (Hasegawa et al., 2008; Mello Ivo et al., 1996; Moreno et al., 2023; Pérez et al., 2009). Con este fin, podrían realizarse ensayos de descomposición para analizar posibles diferencias en las tasas de descomposición de la hojarasca en los distintos bosques; ensayos de cuantificación de fosfatasas ácidas del suelo (enzimas secretadas por microorganismos del suelo que solubilizan P, el nutriente limitante en ambientes selváticos) y aislamientos de microorganismos para la determinación de la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad microbiana del suelo.

Los valores de P asimilable son similares a los reportados en un trabajo previo del Laboratorio de Ecología Funcional en el norte de la provincia de Misiones (Díaz Villa et al., 2022), pero no así la concentración de N total, que resultó mucho más baja para las áreas estudiadas en esta tesis, a pesar de haber utilizado la misma metodología para su determinación. La menor concentración de N observada en este trabajo puede ser producto de un gran número de factores bióticos y abióticos que controlan su disponibilidad (Griffi, 2008), como la composición de la comunidad vegetal, la actividad microbiana y las condiciones ambientales. Sin embargo, también podría deberse a particularidades del método utilizado y la textura de los suelos. Según la plataforma Soil Grids, los suelos del área de estudio corresponden a suelos de textura arcillosa, y en suelos arcillosos la materia orgánica asociada a los microagregados y las arcillas dificulta la oxidación completa del N, lo que podría resultar en subestimaciones de las concentraciones (Jackson, 1973). Si bien esto no explica las diferencias entre los valores obtenidos en este trabajo y los registrados para el norte de la provincia (ya que se trata de zonas con suelos de características similares y la metodología utilizada en ambos casos fue la misma), podría indicar que esta metodología no es la más adecuada para el sistema de estudio. En trabajos futuros, resultaría interesante comparar estos resultados con otros métodos para la determinación de la concentración de N, para poder determinar si estas diferencias se deben a la metodología utilizada o a diferencias entre los ambientes.

Los valores excepcionalmente altos de P asimilable en el BR se deben a una de las 3 parcelas instaladas en este bosque, en la que se registró el doble de P asimilable (4,1 kg/ha en BR.3 frente a 1,82 y 1,92 kg/ha en las otras dos parcelas de este

bosque). Si se excluyera esta parcela del análisis, el valor promedio de P asimilable sería mucho más cercano al observado en el BC (1,87 kg/ha para el BR y 1,17 kg/ha para el BC). En el año previo a la toma de muestras, la Reserva Guaraní sufrió un incendio forestal, lo que podría haber generado un aumento en la disponibilidad de P en los suelos (Agbeshie et al., 2022). Si bien al analizar el área afectada por los incendios (Figura 20) se puede observar que BR.3 es la parcela más alejada de la zona afectada, existe la posibilidad de que las cenizas hayan sido transportadas por el viento, concentrando este nutriente en zonas no afectadas por el incendio.

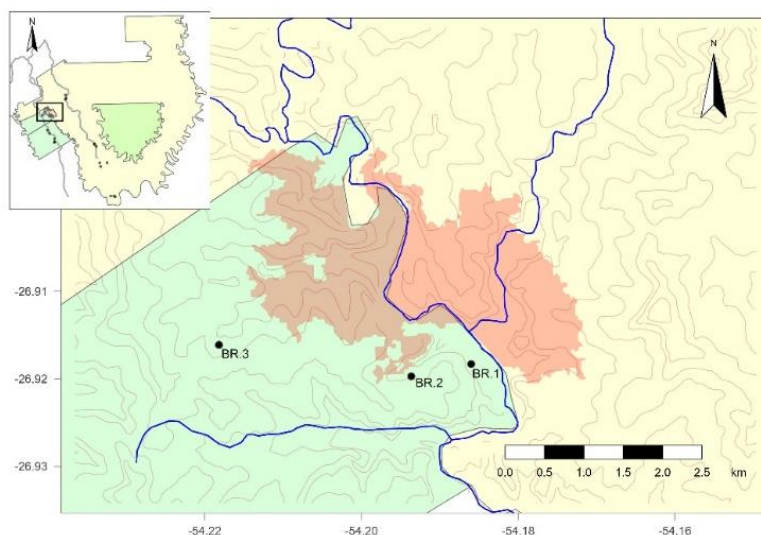


Figura 20: Zona afectada por el incendio (en rojo) y ubicación de las tres parcelas instaladas en la Reserva de Usos Múltiples Guaraní.

Indicadores de la calidad y estabilidad de la MOS

Los resultados del análisis de la relación C:N de la MOS y la concentración de GFE son consistentes entre sí, y muestran una progresiva disminución en la calidad y estabilidad de la MOS conforme aumenta el tiempo desde la extracción, y una posterior recuperación de ambos parámetros hacia los 30 años, momento en el cual la calidad y estabilidad de la MOS no difiere de la de un BC. Estos resultados son consistentes con lo planteado en la tercera predicción de esta tesis.

En este trabajo se observó que la concentración de GFE comienza a recuperarse entre los 10 y 15 años posteriores a la extracción, mientras que la relación C:N lo hace de manera más lenta, ya que en los primeros 15 años desde la extracción no fue posible observar una disminución en este parámetro.

Estos resultados son un indicio indirecto de que la calidad, estabilidad y la dinámica de las fracciones de la MOS se ven alteradas por la tala selectiva, y que la extracción maderera favorece la producción de compuestos menos estables y más susceptibles a ser mineralizados. Al igual que lo observado para la concentración de nutrientes del suelo, estos parámetros resaltan la capacidad de la selva de volver a valores similares a los de un sitio no disturbado luego de un tiempo de descanso adecuado desde el aprovechamiento maderero. En el PCA, los BR se agruparon junto a los BC, lo que indica que un bosque aprovechado, luego de 30 años de reposo, es más similar, en los parámetros analizados en este trabajo, a un bosque que nunca fue intervenido que a un bosque con intervención reciente.

En un estudio previo en la región brasileña del Bosque Atlántico se han reportado valores de GFE ligeramente mayores que los observados en este trabajo (Vasconcellos et al., 2016). En concordancia con los resultados de esta tesis, los autores reportaron una disminución de este parámetro en los bosques secundarios, aunque no registraron ninguna mejora luego de 20 años de la reforestación. Otros trabajos realizados en bosques húmedos subtropicales reportaron un aumento de la concentración de glomalina con el tiempo de recuperación de la vegetación (Qiao et al., 2019), similar al aumento y recuperación total de la concentración de GFE observada en este estudio. Por otro lado, se ha reportado que aumentos en la concentración de glomalina se relacionan fuertemente con aumentos en la acumulación de MOS y mejoras en la fertilidad de los suelos (Matos et al., 2022), procesos clave para la recuperación de estos ecosistemas. De manera similar, en este trabajo se detectó una fuerte correlación entre la concentración de GFE y las concentraciones de COS, N total y P asimilable (con índices de correlación de Pearson de 0,81; 0,9 y 0,62; respectivamente), lo que resalta la importancia y la utilidad de analizar la concentración de esta glicoproteína como indicador de la estabilidad de la MOS y la calidad edáfica.

Es importante destacar que los resultados obtenidos para la relación C:N de la MOS son inusualmente altos, siendo más del doble de los obtenidos para ambientes similares en otras zonas de Misiones y en Brasil (Díaz Villa et al., 2022; Toledo et al., 2018; Zinn et al., 2018). Esto podría deberse, en parte, a las muy bajas concentraciones de N detectadas en este estudio, por lo que resultaría pertinente

corroborar si este resultado se debe a un artefacto de la técnica utilizada para su medición, o si refleja fielmente una característica de este ecosistema.

Micorrización

Tal como se planteó en la cuarta predicción, se observó un menor grado de micorrización luego del disturbio que representa la tala selectiva. Sin embargo, los resultados de grado de micorrización no siguieron el patrón observado para los demás indicadores. Mientras que la concentración de nutrientes, GFE y la relación C:N de la MOS parecen tener efectos que surgen con un cierto retardo, perduran en el tiempo y en ocasiones se acentúan en los primeros 15 años, el grado de micorrización registra un fuerte impacto inmediatamente después del disturbio, y una lenta y progresiva recuperación en los años posteriores, alcanzando valores similares a los del BC dentro de los primeros 15 años.

En esta instancia es importante resaltar las limitaciones que tuvo el análisis de micorrización realizado. Al tomar raíces de las muestras compuestas de suelo resultó imposible determinar la especie a la que estas raíces pertenecían, lo que podría introducir sesgos y alterar la interpretación de los resultados. Existen especies vegetales que no son colonizadas por los HMA (Brundrett & Tedersoo, 2018), y aquellas que sí lo son pueden presentar diferencias en la probabilidad de colonización. De esta forma, los cambios observados podrían ser producto de diversos factores como:

1. Cambios en la infectividad de los HMA por efecto del disturbio sobre el inóculo del suelo.
2. Diferencias en la composición florística de los sitios, es decir, la presencia o ausencia de plantas susceptibles a la colonización (micotróficas) y diferencias en su respuesta a la asociación micorrícica.
3. Variaciones en la composición y abundancia de especies de HMA, las cuales difieren en su habilidad para colonizar raíces.

Sin embargo, el análisis de micorrización a partir de raíces recolectadas del suelo puede ser un claro indicador del efecto del disturbio y del estadio sucesional de la vegetación. Las raíces micorrizadas pueden actuar como propágulos infectivos que establecen nuevas relaciones simbióticas en plantas cercanas. Por lo tanto, si se

produce un cambio en la colonización de las raíces, el potencial infectivo de los HMA podría verse afectado, así como la dinámica de la formación de la simbiosis en etapas sucesionales del establecimiento de la vegetación. La mayoría de las raíces analizadas presentaron abundantes hifas y pocos arbuscúlos (mayoritariamente vistos en los sitios BE-1 y BE-10). Los arbuscúlos son estructuras efímeras que funcionan durante 2 a 8 días, luego comienzan a senescer y se degradan (Luginbuehl & Oldroyd, 2017), por lo que la escasez de arbuscúlos en este estudio podría deberse al estado de las raíces analizadas. Por otra parte, las estructuras de los HMA (arbuscúlos, enrollamientos hifales, vesículas y esporas) podrían estar indicando la presencia de determinadas especies en el suelo con determinadas estrategias de colonización (Klironomos & Hart, 2002). Algunas familias con estrategias r, presentes en suelos disturbados como los BE y fuertemente asociadas a las especies de bambú (Sánchez-Matiz & Díaz-Ariza, 2023), forman vesículas y esporas intra-radicales, mientras que especies de familias con estrategias k carecen de esas estructuras (Chagnon et al., 2013). El aumento de arbuscúlos y enrollamientos hifales en las raíces de los sitios BE-1 y BE10 y su disminución en BC y BR podría estar relacionado con una alta demanda de fósforo de especies sucesionales tempranas como el bambú, las cuales requieren mantener altas tasas de crecimiento en comparación con las especies de un bosque maduro (Kalinhoff et al., 2009).

Para obtener mayor información sobre el efecto de la tala selectiva en las interacciones micorrícicas se podrían tomar muestras de raíces registrando las especies vegetales, e idealmente seleccionar especies presentes en todos los sitios. Asimismo, sería interesante analizar las comunidades de HMA en los sitios bajo tala selectiva y en los bosques conservados con el fin de comprender mejor el efecto del disturbio sobre las interacciones simbióticas en estos ecosistemas.

Conclusiones

En este trabajo fue posible identificar alteraciones del funcionamiento del ecosistema utilizando indicadores frecuentemente aplicados para la evaluación del impacto de otras actividades forestales, como el desmonte y la implantación de especies maderables, destacando la sensibilidad de la concentración de nutrientes como P y N en el suelo y el rol de HMA a través de la producción de glomalina. A pesar de haber obtenido resultados consistentes con las predicciones planteadas, éstos parecen indicar que el efecto de la tala selectiva sobre el ciclado de nutrientes y el funcionamiento del ecosistema no está mediado (o al menos no exclusivamente) por cambios en la calidad del material en descomposición. Esto se puede deducir ya que bosques que no presentan diferencias en los indicadores edáficos sí presentan diferencias en la composición de la hojarasca (BC y BR) (Figura 21).

Considerando los resultados de este trabajo, la tala selectiva podría conceptualizarse como un disturbio que actúa en dos escalas y tiempos distintos. Por un lado, tiene un efecto inmediato sobre la comunidad de HMA, posiblemente a causa del ingreso de maquinaria, la muerte de raíces por la remoción de vegetación y la exposición del suelo a condiciones adversas (como una mayor radiación solar y menor protección al impacto de precipitaciones). Por otro lado, tiene un efecto a mayor plazo en el funcionamiento del ecosistema y el ciclado de nutrientes, ya que las reservas subterráneas no se ven directamente impactadas, sino a través de alteraciones en las dinámicas de entradas y salidas de la MOS y su descomposición, por lo que el efecto se ve en años posteriores a la cosecha.

Si bien solo se analizaron atributos relacionados a la transferencia de materia orgánica y al funcionamiento del suelo, este trabajo presenta evidencias a favor de la tala selectiva como una opción de manejo sustentable en la selva misionera, ya que se encontró que la gran mayoría de los atributos analizados regresan a valores similares a los de un bosque sin intervención luego de 30 años. Sería importante realizar otros estudios que exploren otros aspectos del ecosistema para corroborar estos hallazgos. Es importante resaltar que los tiempos de descanso adecuados son cruciales para la recuperación del ambiente, ya que los efectos detectados comienzan a revertirse únicamente luego de los 15 años post-extracción. Los resultados de este trabajo resaltan la resiliencia ecosistémica de los suelos de la selva misionera, que

son capaces de recuperarse luego de un disturbio de alta intensidad como la tala selectiva y volver a niveles similares a los de un bosque no intervenido.

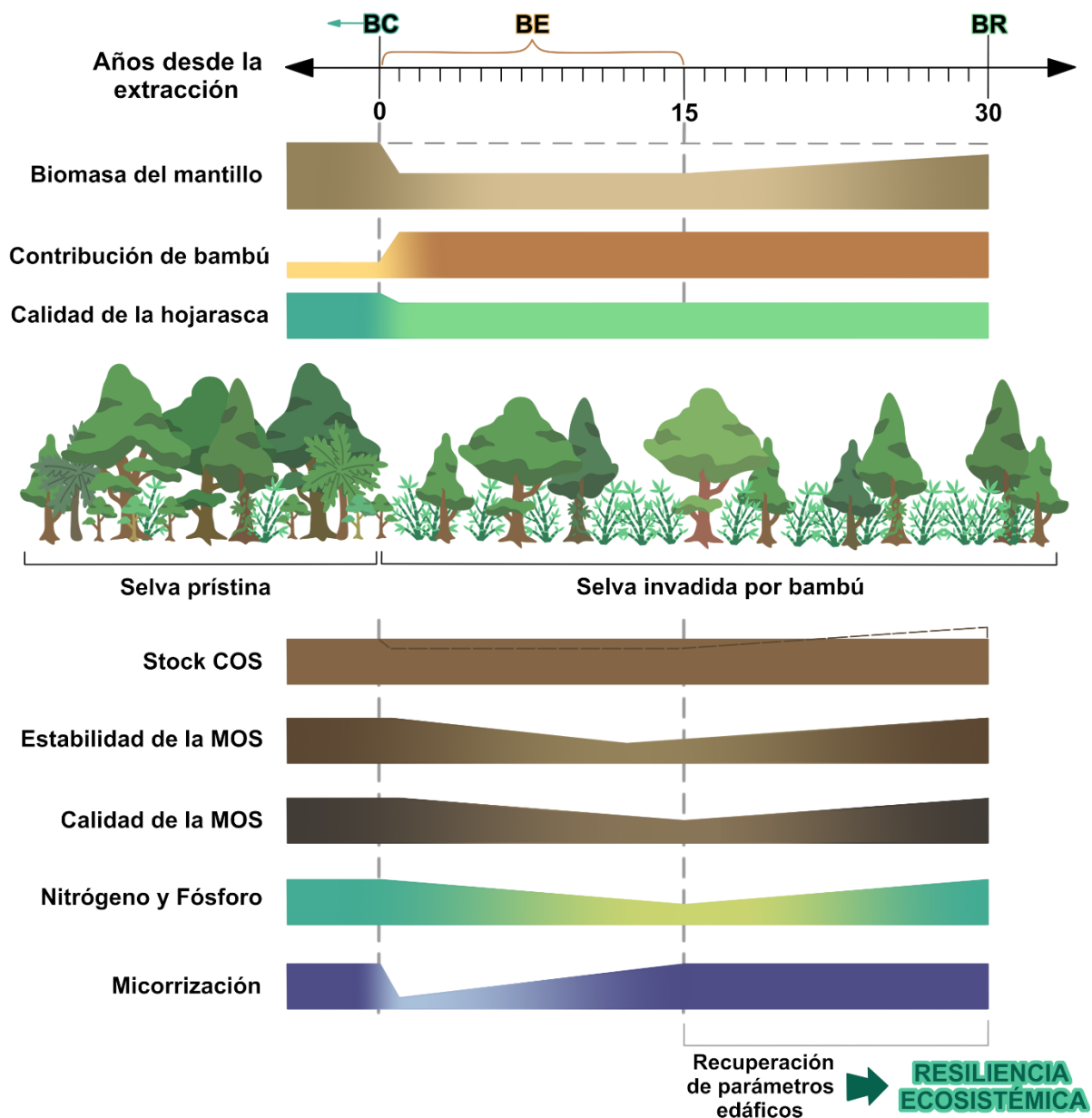


Figura 21: Resumen de los resultados y discusión. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BE:** Bosque con extracción. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **COS:** Carbono Orgánico del Suelo. **MOS:** Materia orgánica del Suelo.

Referencias bibliográficas

- Agbeshie, A. A., Abugre, S., Atta-Darkwa, T., & Awuah, R. (2022). A review of the effects of forest fire on soil properties. *Journal of Forestry Research*, 33(5), 1419-1441. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01475-4>
- Asmelash, F., Bekele, T., & Birhane, E. (2016). The potential role of arbuscular mycorrhizal fungi in the restoration of degraded lands. *Frontiers in Microbiology*, 7(JUL). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01095>
- Azcárate, P., Baglioni, M., Brambilla, C., Brambilla, E., Fernández, R., Kloster, N., Noellemeyer, E., Ostinelli, M., Pérez, M., Quiroga, A., & Savio, M. (2017). *Métodos de análisis e implementación de Calidad en el Laboratorio de Suelos* (N. Kloster, Ed.). INTA Ediciones.
- Bellgard, S. E. (1992). The propagules of vesicular-arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi capable of initiating VAM infection after topsoil disturbance. *Mycorrhiza*, 1, 147-152. <https://doi.org/10.1007/BF00203288>
- Bradford, M. M. (1976). A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Analytical Biochemistry*, 72, 248-254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Brockhoff, E. G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D. I., Gardiner, B., González-Olabarria, J. R., Lyver, P. O. B., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I. D., van der Plas, F., & Jactel, H. (2017). Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation*, 26(13), 3005-3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- Brundrett, M. C., & Tedersoo, L. (2018). Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity. *New Phytologist*, 220(4), 1108-1115. <https://doi.org/10.1111/nph.14976>
- Campanello, P., Hilgert, N. I., Pinazo, M., Barth, S., Di Bitetti, M., von Below, J., Arturi, M., Goya, J., Cockle, K., Giombini, M., Villagra, M., Cristiano, P., di Francescantonio, D., García, D., Trentini, C., Díaz Villa, V., Rodríguez, S., Medina, M., Ritter, L., ... Fassola, H. (2021). Selvas en Misiones. En P. L. Peri,

- G. Martinez Pastur, & T. Schlichter (Eds.), *Uso sostenible del bosque* (pp. 218-367). Presidencia de la Nación. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Chagnon, P. L., Bradley, R. L., Maherali, H., & Klironomos, J. N. (2013). A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. *Trends in Plant Science*, 18(9), 484-491. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.001>
- Chapin, F. S. I., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (Second Edition). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-9504-9>
- Chen, J., Xu, H., He, D., Li, Y., Luo, T., Yang, H., & Lin, M. (2019). Historical logging alters soil fungal community composition and network in a tropical rainforest. *Forest Ecology and Management*, 433, 228-239. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.005>
- Cotrufo, M. F., Wallenstein, M. D., Boot, C. M., Denef, K., & Paul, E. (2013). The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: Do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4), 988-995. <https://doi.org/10.1111/gcb.12113>
- Cuenca, G. (2015). *Las micorrizas arbusculares. Aspectos teóricos y aplicados*. Ediciones IVIC.
- Dalling, J. W., Heineman, K., Lopez, O. R., Wright, S. J., & Turner, B. L. (2016). Nutrient Availability in Tropical Rain Forests: The Paradigm of Phosphorus Limitation. En *Tropical Tree Physiology* (pp. 261-273). https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_12
- Deal, R. L., Raymond, C., Peterson, D. L., & Glick, C. (2010). Ecosystem Services and Climate Change: Understanding the Differences and Identifying Opportunities for Forest Carbon. En *Integrated Management of Carbon Sequestration and Biomass Utilization Opportunities in a Changing Climate* (pp. 9-26). <http://www.fs.fed.us/rmrs>
- Díaz Villa, M. V. E., Bruzzone, O. A., Goldstein, G., & Cristiano, P. M. (2022). Climatic determinants of photosynthetic activity in humid subtropical forests under different forestry activities. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 26. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2022.100735>

- Díaz Villa, M. V. E., Cristiano, P. M., De Diego, M. S., Rodríguez, S. A., Efron, S. T., Bucci, S. J., Scholz, F., & Goldstein, G. (2022). Do selective logging and pine plantations in humid subtropical forests affect aboveground primary productivity as well as carbon and nutrients transfer to soil? *Forest Ecology and Management*, 503. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119736>
- Díaz Villa, M. V. E., Cristiano, P. M., Easdale, M., & Bruzzone, O. A. (2023). Archetypal classification of vegetation dynamics of a humid subtropical forest region from North-East Argentina. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 30. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2023.100966>
- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C., & Wisniewski, J. (1994). Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science*, 263, 185-190. <https://doi.org/10.1126/science.263.5144.185>
- Edwards, D. P., Tobias, J. A., Sheil, D., Meijaard, E., & Laurance, W. F. (2014). Maintaining ecosystem function and services in logged tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(9), 511-520. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.003>
- FAO. (2014). *World reference base for soil resources 2014: international soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. FAO.
- FAO. (2021). *Standard operating procedure for soil available phosphorus*. Olsen Method. <http://www.wipo.int/amc/en/mediation/rules>
- Finzi, A. C., Abramoff, R. Z., Spiller, K. S., Brzostek, E. R., Darby, B. A., Kramer, M. A., & Phillips, R. P. (2015). Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles. *Global Change Biology*, 21(5), 2082-2094. <https://doi.org/10.1111/gcb.12816>
- Gentile, R., Vanlauwe, B., & Six, J. (2011). Litter quality impacts short-but not long-term soil carbon dynamics in soil aggregate fractions. *Ecological Applications*, 21(3), 695-703. <https://doi.org/10.1890/09-2325.1>
- Griffi, T. S. (2008). Nitrogen Availability. En J. S. Schepers & W. R. Raun (Eds.), *Nitrogen in Agricultural Systems*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, and Soil Science Society of America.
- Guerreiro, C., & Vega, A. S. (2023). Muerte por reproducción sexual: El caso (sin resolver) de la floración de los bambúes. *Ecología Austral*, 33(1), 255-272. <https://doi.org/10.25260/EA.23.33.1.0.1976>

- Harper, J. L., Townsend, C. R., & Verhoef, H. A. (1996). Roles of experimental microcosms in the study of ecosystem processes. *Source: Ecology*, 77(3), 685-690.
- Harrison, M. J. (1997). The Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. En *Plant-Microbe Interactions*.
- Hasegawa, M., Ito, M. T., & Kawaguchi, T. (2008). The Influence of Selective Logging to Decomposition of Leaf Litter in Tropical Forest. En *Sustainability and Biodiversity Assessment on Forest Utilization Options*.
- Hawkins, H. J., Cargill, R. I. M., Van Nuland, M. E., Hagen, S. C., Field, K. J., Sheldrake, M., Soudzilovskaia, N. A., & Kiers, E. T. (2023). Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Current Biology*, 33(11), R560-R573. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
- Herman, J., Moorhead, D., & Berg, B. (2008). The relationship between rates of lignin and cellulose decay in aboveground forest litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 40(10), 2620-2626. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.07.003>
- Holátko, J., Prichystalova, J., Hammerschmiedt, T., Datta, R., Swaroop Meena, R., Sudoma, M., Pecina, V., Elbl, J., Kintl, A., Kucerik, J., Danish, S., Fahad, S., LAtal, O., & Brtnicky, M. (2021). Glomalin: A Key Indicator for Soil Carbon Stabilization. En *Soil Carbon Stabilization to Mitigate Climate Change* (pp. 47-81). Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-981-33-6765-4>
- INBN2. (2022). *Informe Nacional Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos (INBN2)*. <https://www.argentina.gob.ar/ambiente/bosques/segundo-inventario-nacional->
- INTA. (2017). *Manual de indicadores de calidad del suelo para las ecorregiones de Argentina* (M. G. Wilson, Ed.; 1a edición). INTA Ediciones.
- Jackson, M. L. (1973). *Soil Chemical Analysis*. Prentice Hall of India Pvt. Ltd.
- Jie, C., Chen, J.-Z., Tan, M.-Z., & Gong, Z.-T. (2002). Soil degradation: a global problem endangering sustainable development. *Journal of Geographical Sciences*, 12(2), 243-252. <https://doi.org/10.1007/BF02837480>
- Kalinhoff, C., Cáceres, A., & Lugo, L. (2009). Cambios en la biomasa de raíces y micorrizas arbusculares en cultivos itinerantes. *Interciencia*, 34(8), 571-576.

- Klironomos, J. N., & Hart, M. M. (2002). Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza*, 12(4), 181-184. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0169-6>
- Lal, R. (2005). Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 220(1-3), 242-258. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.015>
- Lavallee, J. M., Soong, J. L., & Cotrufo, M. F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 26(1), 261-273. <https://doi.org/10.1111/gcb.14859>
- Liu, S., Wang, Q., Qian, L., Zhang, B., Chen, X., Hong, H., Wu, S., Liu, J., Yan, C., & Lu, H. (2022). Mapping the scientific knowledge of glomalin-related soil protein with implications for carbon sequestration. *Ecosystem Health and Sustainability*, 8(1). <https://doi.org/10.1080/20964129.2022.2085185>
- Lladó, S., López-Mondéjar, R., & Baldrian, P. (2017). Forest Soil Bacteria: Diversity, Involvement in Ecosystem Processes, and Response to Global Change. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 81(2). <https://doi.org/10.1128/mmb.00063-16>
- Luginbuehl, L. H., & Oldroyd, G. E. D. (2017). Understanding the Arbuscule at the Heart of Endomycorrhizal Symbioses in Plants. *Current Biology*, 27(17), R952-R963. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.042>
- Macdougall, A. S., McCann, K. S., Gellner, G., & Turkington, R. (2013). Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse. *Nature*, 494(7435), 86-89. <https://doi.org/10.1038/nature11869>
- MAGyP. (s. f.). *Valores de referencia para el diagnóstico de análisis de suelos*. Recuperado 8 de abril de 2024, de https://magyp.gob.ar/brechaproductiva/_pdf/valores-de-referencia-para-diagnostico-de-suelos.pdf
- Malhi, Y., Meir, P., & Brown, S. (2002). Forests, carbon and global climate. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 360(1797), 1567-1591. <https://doi.org/10.1098/rsta.2002.1020>

- Matos, P. S., da Silva, C. F., Damian, J. M., Cerri, C. E. P., Pereira, M. G., & Zonta, E. (2022). Beneficial services of glomalin and arbuscular mycorrhizal fungi in degraded soils in Brazil. *Scientia Agricola*, 79(5). <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2021-0064>
- McGonigle, T. P., Miller, M. H., Evans, D. G., Fairchild, G. L., & Swan, J. A. (1990). A new method which gives an objective measure of colonization of roots by vesicular—arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 115(3), 495-501. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00476.x>
- Mello Ivo, W., Ferreira, S., Biot, Y., & Ross, S. (1996). Nutrients in soil solution following selective logging of a humid tropical «terra firme» forest north of Manaus, Brazil. *Environmental Geochemistry and Health*, 18, 69-75.
- Ministerio de Economía. (2023). *Informe productivo provincial. Misiones. Año 8 - N°43 - Abril 2023*.
- Mohan, J. E., Cowden, C. C., Baas, P., Dawadi, A., Frankson, P. T., Helmick, K., Hughes, E., Khan, S., Lang, A., Machmuller, M., Taylor, M., & Witt, C. A. (2014). Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: Mini-review. *Fungal Ecology*, 10(1), 3-19. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.01.005>
- Montti, L., Campanello, P. I., Gatti, M. G., Blundo, C., Austin, A. T., Sala, O. E., & Goldstein, G. (2011). Understory bamboo flowering provides a very narrow light window of opportunity for canopy-tree recruitment in a neotropical forest of Misiones, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 262(8), 1360-1369. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.06.029>
- Montti, L., Campanello, P. I., & Goldstein, G. (2011). Flowering, die-back and recovery of a semelparous woody bamboo in the Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, 37(4), 361-368. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.04.004>
- Montti, L., Villagra, M., Campanello, P. I., Gatti, M. G., & Goldstein, G. (2014). Functional traits enhance invasiveness of bamboos over co-occurring tree saplings in the semideciduous Atlantic Forest. *Acta Oecologica*, 54, 36-44. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.03.004>

- Moreno, M. L., Bedano, J. C., Rivera, L., & Politi, N. (2023). Does logging affect soil biodiversity and its functions? A review. *Soil Organisms*, 95(3), 179-194. <https://doi.org/10.25674/so95iss3id330>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *NATURE*, 403, 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Nelson, D. W., & Sommers, L. E. (1996). Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter. En *Methods of Soil Analysis. Part 3. Chemical Methods* (pp. 961-1010).
- Olusola, J. A., & Adeduntan, S. A. (2014). Effect of Logging Activities on Soil Microorganisms in Selected Forest Reserve of Ondo State. *Journal of Biodiversity and Ecological Sciences*, 4, 4.
- Pérez, C. A., Carmona, M. R., Fariña, J. M., & Armesto, J. J. (2009). Selective logging of lowland evergreen rainforests in Chiloé Island, Chile: Effects of changing tree species composition on soil nitrogen transformations. *Forest Ecology and Management*, 258(7), 1660-1668. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.026>
- Poggio, L., De Sousa, L. M., Batjes, N. H., Heuvelink, G. B. M., Kempen, B., Ribeiro, E., & Rossiter, D. (2021). SoilGrids 2.0: Producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty. *SOIL*, 7(1), 217-240. <https://doi.org/10.5194/soil-7-217-2021>
- Posit team. (2023). *RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL <http://www.posit.co/>*.
- Powell, J. R., & Rillig, M. C. (2018). Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi and ecosystem function. *New Phytologist*, 220(4), 1059-1075. <https://doi.org/10.1111/nph.15119>
- Pugnaire, F. I., Morillo, J. A., Peñuelas, J., Reich, P. B., Bardgett, R. D., Gaxiola, A., Wardle, D. A., & Van Der Putten, W. H. (2019). Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Sci. Adv*, 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz1834>
- Putz, F. E., Zuidema, P. A., Synnott, T., Peña-Claros, M., Pinard, M. A., Sheil, D., Vanclay, J. K., Sist, P., Gourlet-Fleury, S., Griscom, B., Palmer, J., & Zagt, R. (2012). Sustaining conservation values in selectively logged tropical forests: The

- attained and the attainable. *Conservation Letters*, 5(4), 296-303. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2012.00242.x>
- Qiao, L., Li, Y., Song, Y., Zhai, J., Wu, Y., Chen, W., Liu, G., & Xue, S. (2019). Effects of vegetation restoration on the distribution of nutrients, glomalin-related soil protein, and enzyme activity in soil aggregates on the Loess Plateau, China. *Forests*, 10(9). <https://doi.org/10.3390/f10090796>
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rillig, M. C. (2004a). Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem processes. *Ecology Letters*, 7(8), 740-754. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00620.x>
- Rillig, M. C. (2004b). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84(4), 355-363. <https://doi.org/10.4141/S04-003>
- Rillig, M. C., Ramsey, P. W., Morris, S., & Paul, E. A. (2003). Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change. *Plant and Soil*, 253(2), 293-299. <https://doi.org/10.1023/A:1024807820579>
- Saccá, M. L., Barra Caracciolo, A., Di Lenola, M., & Grenni, P. (2017). Ecosystem Services Provided By Soil Microorganisms. En *Soil Biological Communities and Ecosystem Resilience* (pp. 9-24). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-63336-7_2
- Sánchez-Matiz, J. J., & Díaz-Ariza, L. A. (2023). Glomeromycota associations with bamboos (Bambusoideae) worldwide, a qualitative systematic review of a promising symbiosis. *PeerJ*, 11. <https://doi.org/10.7717/peerj.16151>
- Schnitzer, S. A., & Bongers, F. (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 17(5), 223-230. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02491-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02491-6)
- Singh, A. K., Zhu, X., Chen, C., Wu, J., Yang, B., Zakari, S., Jiang, X. J., Singh, N., & Liu, W. (2022). The role of glomalin in mitigation of multiple soil degradation problems. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 52(9), 1604-1638. <https://doi.org/10.1080/10643389.2020.1862561>

- Singh, P. K., Singh, M., & Tripathi, B. N. (2013). Glomalin: An arbuscular mycorrhizal fungal soil protein. *Protoplasma*, 250(3), 663-669. <https://doi.org/10.1007/s00709-012-0453-z>
- Song, P., Ren, H., Jia, Q., Guo, J., Zhang, N., & Ma, K. (2015). Effects of historical logging on soil microbial communities in a subtropical forest in southern China. *Plant and Soil*, 397(1-2), 115-126. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2553-y>
- Strickland, M. S., Osburn, E., Lauber, C., Fierer, N., & Bradford, M. A. (2009). Litter quality is in the eye of the beholder: Initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology*, 23(3), 627-636. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01515.x>
- Talbot, J. M., & Treseder, K. K. (2012). Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry-decay relationships. *Ecology*, 93(2), 345-354. <https://doi.org/10.1890/11-0843.1>
- Talbot, J. M., Yelle, D. J., Nowick, J., & Treseder, K. K. (2012). Litter decay rates are determined by lignin chemistry. *Biogeochemistry*, 108(1-3), 279-295. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9599-6>
- Tate, R. L. (2020). *Soil Microbiology* (Third edition). John Wiley & Sons, Incorporated. <https://doi.org/10.1002/9781119114314>
- Tian, X. K., Wang, M. Y., Meng, P., Zhang, J. S., Zhou, B. Z., Ge, X. G., Yu, F. H., & Li, M. H. (2020). Native bamboo invasions into subtropical forests alter microbial communities in litter and soil. *Forests*, 11(3). <https://doi.org/10.3390/f11030314>
- Toledo, D. M., Arzuaga, S. A., Galantini, J. A., & Vazquez, S. (2018). Indicadores e índices biológicos de calidad de suelo en sistemas forestales. *Ciencia del suelo*, 36(2), 1-12.
- UNaM. (2013). *Plan de manejo: Reserva de Uso Múltiple Guaraní. (R.U.M.G.) Misiones - Argentina.*
- USDA. (1999). *Soil Taxonomy A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys* (Second Edition).
- USDA. (2017). Examination and Description of Soil Profiles. En *Soil Survey Manual* (pp. 83-233).

- van Aarle, I. M., Cavagnaro, T. R., Smith, S. E., Smith, F. A., & Dickson, S. (2005). Metabolic activity of *Glomus* intraradices in Arum- and Paris-type arbuscular mycorrhizal colonization. *New Phytologist*, 166(2), 611-618. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01340.x>
- van der Heijden, M. G. A., Martin, F. M., Selosse, M. A., & Sanders, I. R. (2015). Mycorrhizal ecology and evolution: The past, the present, and the future. *New Phytologist*, 205(4), 1406-1423. <https://doi.org/10.1111/nph.13288>
- Vasconcellos, R. L. F., Bonfim, J. A., Baretta, D., & Cardoso, E. J. B. N. (2016). Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Glomalin-Related Soil Protein as Potential Indicators of Soil Quality in a Recuperation Gradient of the Atlantic Forest in Brazil. *Land Degradation and Development*, 27(2), 325-334. <https://doi.org/10.1002/ldr.2228>
- Villarino, S. H., Pinto, P., Jackson, R. B., & Piñeiro, G. (2021). Plant rhizodeposition: A key factor for soil organic matter formation in stable fractions. *Science Advances*, 7, 3176-3190. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd3176>
- Wan, X., Huang, Z., He, Z., Yu, Z., Wang, M., Davis, M. R., & Yang, Y. (2015). Soil C:N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous and broadleaf forest plantations. *Plant and Soil*, 387(1-2), 103-116. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2277-4>
- Wang, F., Zhang, L., Zhou, J., Rengel, Z., George, T. S., & Feng, G. (2022). Exploring the secrets of hyphosphere of arbuscular mycorrhizal fungi: processes and ecological functions. *Plant and Soil*, 481(1-2), 1-22. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05621-z>
- Yue, X. L., & Gao, Q. X. (2018). Contributions of natural systems and human activity to greenhouse gas emissions. *Advances in Climate Change Research*, 9(4), 243-252. <https://doi.org/10.1016/j.accre.2018.12.003>
- Zaninovich, S. C., & Gatti, M. G. (2020). Carbon stock densities of semi-deciduous Atlantic forest and pine plantations in Argentina. *Science of the Total Environment*, 747. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141085>
- Zaninovich, S. C., Montti, L. F., Alvarez, M. F., & Gatti, M. G. (2017). Replacing trees by bamboos: Changes from canopy to soil organic carbon storage. *Forest*

- Ecology and Management*, 400, 208-217.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.047>
- Zhang, J., Tang, X., Zhong, S., Yin, G., Gao, Y., & He, X. (2017). Recalcitrant carbon components in glomalin-related soil protein facilitate soil organic carbon preservation in tropical forests. *Scientific Reports*, 7(1).
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-02486-6>
- Zhang, Y.-J., Cristiano, P. M., Zhang, Y.-F., Campanello, P. I., Tan, Z.-H., Zhang, Y.-P., Cao, K.-F., & Goldstein, G. (2016). Carbon Economy of Subtropical Forests. *En Tree Physiology* (Vol. 6). <http://www.springer.com/series/6644>
- Zhao, X., Tian, P., Sun, Z., Liu, S., Wang, Q., & Zeng, Z. (2022). Rhizosphere effects on soil organic carbon processes in terrestrial ecosystems: A meta-analysis. *Geoderma*, 412, 115739. <https://doi.org/10.1016/J.GEODERMA.2022.115739>
- Zheng, X., Lin, S., Fu, H., Wan, Y., & Ding, Y. (2020). The Bamboo Flowering Cycle Sheds Light on Flowering Diversity. *Frontiers in Plant Science*, 11.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00381>
- Zinn, Y. L., Marrenjo, G. J., & Silva, C. A. (2018). Soil C:N ratios are unresponsive to land use change in Brazil: A comparative analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 255, 62-72. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.12.019>

Anexo

Análisis descriptivo de atributos del suelo - Resultados numéricos

Tabla A1: pH, conductividad eléctrica (**CE**) y densidad aparente (**DA**) de los distintos bosques. Se presentan las medias por categoría junto a su desvío estándar. Los datos de DA fueron compartidos por la Lic. Julieta Paronetto. Los valores en negrita acompañados de un asterisco corresponden a categorías en las que se identifica un *outlier*, la fila inferior a estos corresponde a los valores retirando dichos *outliers*. **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años.

Categoría	pH	CE (mS/cm)	DA (g/cm ³)
BE-1	6,08 ± 0,33	0,60 ± 0,31*	0,75 ± 0,06
		0,42 ± 0,00	
BE-5	6,21 ± 0,20	0,42 ± 0,03	0,70 ± 0,03
BE-10	5,70 ± 0,37	0,38 ± 0,04	0,80 ± 0,03
BE-15	6,09 ± 0,24	0,79 ± 0,10	0,79 ± 0,10
BR	5,34 ± 0,07	0,24 ± 0,04	1,24 ± 0,06
BC	5,62 ± 0,24	0,31 ± 0,24*	1,00 ± 0,35*
		0,20 ± 0,06	1,16 ± 0,09

Curva calibración del método de Bradford

La curva de calibración del método de Bradford para la cuantificación de GFE se realizó midiendo la absorbancia a 595 nm de 1 ml de soluciones de seroalbúmina bovina de concentraciones conocidas (10 concentraciones equiespaciadas entre 1 µg/ml y 10 µg/ml) más un blanco sin proteína. Se ajustó una regresión lineal, cuyo R² fue de 0,9806.

A partir de la expresión del ajuste lineal se obtuvieron los valores de GFE en µg, (Figura A1), y luego estos fueron transformados considerando las sucesivas

diluciones del método, la humedad de las muestras y la densidad aparente de los suelos, obteniendo un resultado final en unidades de mgGFE/ha .

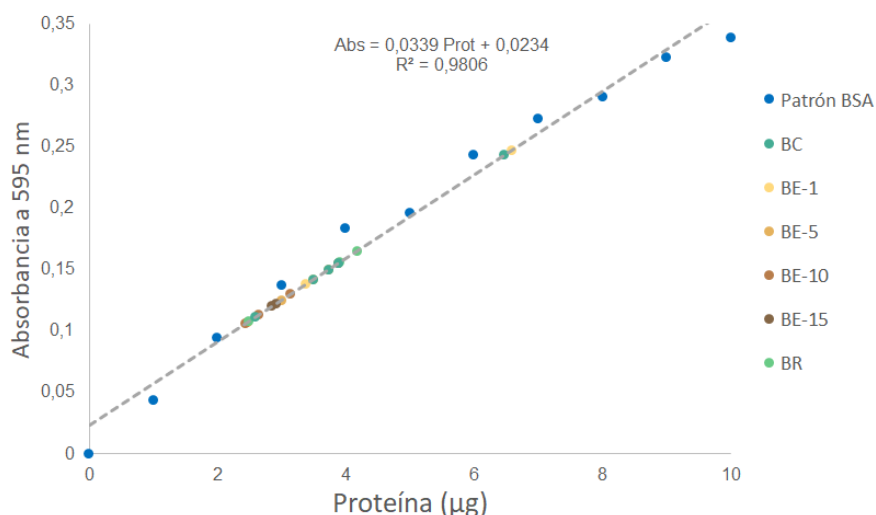


Figura A1: Curva de calibración del método de Bradford. **BSA:** seroalbúmina bovina. **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años. **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **BC:** Bosque conservado (sin extracción).

Análisis de presencia de otros endofitos de raíz

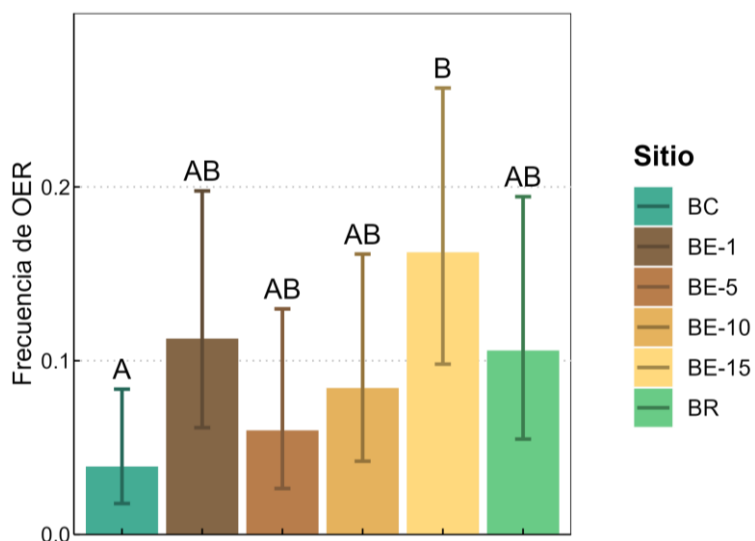


Figura A2: Comparación entre sitios de la frecuencia de otros endofitos de raíz (**OER**). Se presentan las medias junto a su intervalo de confianza del 95%. Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha = 0,05$). **BC:** Bosque conservado (sin extracción). **BR:** Bosque en recuperación (con extracción hace más de 30 años). **BE-1:** Bosque con extracción hace menos de un año. **BE-5:** Bosque con última extracción entre 1 y 5 años. **BE-10:** Bosque con última extracción entre 5 y 10 años. **BE-15:** Bosque con última extracción entre 10 y 15 años.

Soluciones de tinción de raíces y montaje de preparados:

KOH 10% (v/v):

KOH: 10g

Agua destilada: 100 ml

HCL 1N (v/v):

Ácido clorhídrico: 0,84 ml

Agua destilada: 100 ml

AZUL DE TRIPAN 0.02% (p/v):

Ácido láctico: 100 ml

Azul de tripán: 1g

PVLG:

Agua destilada: 100 ml

Ácido láctico: 100 ml

Glicerol: 10 ml

Polivinil alcohol: 16.6 g

Soluciones para la extracción de glomalina

Buffer de citrato de sodio 20 mM

Citrato de Sodio: 5,88 g

Agua destilada: 1000 ml

(llevar a pH 7 con HCl)

Reactivo de Bradford

Azul de Coomassie: 100 mg

Etanol 95%: 50 ml

Ácido fosfórico 85%: 100 ml

Agua destilada: 850 ml