

Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Patrones de cambios durante la recuperación de la  
vegetación en campos agropecuarios abandonados del  
Bosque Atlántico del Alto Paraná**

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos  
Aires en el área de Ciencias Biológicas

Autora: Silvia Cristina Holz

Directores de tesis: Ana Inés Malvarez

Rubén Darío Quintana

Director asistente: Luis Guillermo Placci

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Laboratorio de Ecología Regional

Buenos Aires, 2006

**Patrones de cambios durante la recuperación de la vegetación en campos  
agropecuarios abandonados del Bosque Atlántico del Alto Paraná**

## **Patrones de cambios durante la recuperación de la vegetación en campos agropecuarios abandonados del Bosque Atlántico del Alto Paraná**

### **Resumen**

Este trabajo fue desarrollado en la ecorregión Bosque Atlántico del Alto Paraná, en campos agropecuarios abandonados del norte de la provincia de Misiones (Argentina). El objetivo general fue analizar los patrones florísticos y estructurales generados a partir de la recuperación de sitios deforestados, con el fin de identificar los procesos de cambio involucrados a lo largo de la sucesión y evaluar cómo afectan los distintos usos del suelo a la regeneración de dicho bosque. Para ello, se consideró un enfoque multiescala integrando variables de paisaje con variables a escala de sitio, con el propósito de identificar cuáles son las más importantes en la determinación de la composición florística y estructura de los bosques secundarios. Se realizaron censos de vegetación en sitios con diferente tiempo de abandono e historia de uso, localizados en tres áreas del norte de Misiones. Las variables topo-edáficas consideradas (tipo de suelo y pendiente) fueron medidas en el campo y las de paisaje se obtuvieron a partir de la interpretación y procesamiento digital de imágenes satelitales Landsat ETM del año 2004. Los datos fueron analizados mediante métodos de clasificación y ordenamiento canónico. Los resultados mostraron que durante las primeras dos décadas de sucesión, las variables que más influyeron sobre las características de los bosques, fueron la edad y el uso histórico que tuvo cada uno de los sitios. En tanto que las variables de paisaje y topo-edáficas tuvieron menor importancia en la diferenciación de los mismos.

Posteriormente se analizaron las características florísticas y estructurales de los bosques en función de la edad y del uso histórico. Los bosques secundarios estudiados compartieron un gran número de especies, pero la importancia de las mismas varió de acuerdo al estadio sucesional, uso histórico y área geográfica en la cual se localizaban dichos bosques. Desde los inicios de la sucesión, se observó la presencia de renovales de árboles de diferentes grupos ecológicos. Las especies pioneras fueron las que se establecieron en mayor proporción durante los primeros años, siendo reemplazadas en forma secuencial por especies secundarias iniciales, tardías y climáticas. Si bien estas tendencias de reemplazo de especies se registraron en todos los sitios, los resultados mostraron que durante las primeras dos décadas de sucesión, los bosques secundarios presentaron mayores diferencias florísticas y estructurales que en estadios más avanzados y que estas diferencias estaban determinadas en gran medida por el uso histórico. Tanto el área basal como la densidad de individuos se incrementaron rápidamente durante las primeras dos décadas; y a partir de ese momento alcanzaron valores comparables a los de los bosques maduros. Luego de veinte años de sucesión ya no fue posible

diferenciar a los bosques, estructural o florísticamente, en función de la edad o del uso histórico. Los patrones identificados estuvieron determinados en gran medida por la vegetación presente en el momento de abandono de los campos (principalmente poáceas y plantas remanentes de yerba) y por el ciclo de vida de las especies establecidas en mayor abundancia durante las primeras etapas sucesionales. Ambos factores difirieron en función del uso previo de los sitios. La velocidad con la cual se recuperó el bosque a lo largo de la primer década, seguiría un gradiente en relación al tipo de uso histórico (cultivos anuales > pinares > yerbales > potreros), el que se relacionaría con una creciente dificultad para el establecimiento de individuos, debido a la presencia de altas coberturas de poáceas.

Por último, se analizó el efecto de las poáceas sobre especies de árboles nativos características de diferentes estadios sucesionales, con el fin de determinar si éstas, además de influir en el establecimiento de individuos en los campos abandonados, influyen también en su crecimiento. Para analizar estos aspectos, se realizó un experimento en un potrero donde se excluyó al ganado, se plantaron renovales de árboles de especies nativas y se manipuló la cobertura de pastos mediante limpiezas periódicas. Los resultados mostraron que los pastos ejercieron un efecto negativo sobre la supervivencia y crecimiento de renovales; también, que este efecto puede variar en intensidad, de acuerdo a las especies de poáceas dominantes en la matriz. El crecimiento de especies pioneras fue mayor que el de especies secundarias iniciales y tardías, independientemente de la presencia o ausencia de pastos. Estos resultados implican que, los menores valores de área basal encontrados durante los primeros años de sucesión en los campos abandonados dominados inicialmente por pastos, estarían dados no solamente por un menor establecimiento de individuos, sino también porque los pocos individuos que lograron establecerse crecieron más lentamente, debido a la presencia de una importante cobertura de pastos. Por otro lado, las diferencias en la respuesta de los renovales, en función del tipo de pastos presentes en la matriz, explicaría en parte los amplios rangos de variación que se registraron en los parámetros estructurales de los bosques generados en antiguos potreros.

De acuerdo a estos resultados, los caminos sucesionales que pueden seguir los bosques estudiados estarían influidos por múltiples factores, entre los cuales el uso histórico es el más importante durante los primeros años de sucesión. En los campos abandonados puede verse un “juego” entre facilitamiento e inhibición, producidos por la vegetación remanente y es el balance entre ambos procesos el que explicaría en gran medida las diferencias encontradas en función del uso que tuvieron los sitios. A medida que la vegetación inicial va desapareciendo, los bosques generados en sitios con distinto uso histórico e igual edad comienzan a parecerse entre sí. Esto, sumado al aumento en la riqueza de especies, disminución de la abundancia relativa de pioneras e incremento en la densidad absoluta de individuos, hace que con el transcurso del tiempo, los bosques menores a veinte años se

vayan pareciendo a los más antiguos y a partir de la segunda década, ya no sea posible diferenciarlos en función de ambas variables.

Debido a la rápida capacidad de regeneración que presentaron los bosques estudiados, los mismos cumplen un importante rol- desde los primeros años de sucesión- en un paisaje heterogéneo y antropizado como el de Misiones, contribuyendo al mantenimiento de la biodiversidad y de numerosos servicios ambientales, tales como: protección contra la erosión, recuperación de suelos agrícolas, protección de cuencas, producción de madera y leña, entre otros. Los trabajos de restauración de la cobertura boscosa y de rehabilitación de bosques, que es necesario realizar tanto en Misiones como en resto del Bosque Atlántico, podrían ser desarrollados estimulando la regeneración natural (no solamente realizando plantaciones). Los resultados de la presente tesis muestran que esto es factible y que si los bosques secundarios fueran manejados adecuadamente, podrían incrementar su productividad.

**Palabras claves:** bosques secundarios, sucesión, Bosque Atlántico del Alto Paraná, patrones sucesionales, regeneración, selva de Misiones.

# **Changing patterns during vegetation recovery in abandoned farming fields of the Upper Parana Atlantic Forest**

## **Summary**

This research project was developed in the Upper Parana Atlantic Forest ecoregion, in abandoned farming fields in the North of Misiones Province (Argentina). The general aim was to analyse the floristic and structural patterns generated by the recovery of deforested areas with the purpose of identifying the transformation processes involved throughout succession and evaluating how the forest regeneration is affected by different land uses. Thus, a multi-scale perspective that would integrate landscape and local scale variables was considered in order to identify which ones are more important in determining the floristic composition and structure of secondary forests. Vegetation censuses were carried out in three areas of northern Misiones, in places with different abandonment periods and land-use history. The considered topo-edaphic variables (soil type and slope) were measured in field, whereas landscape variables were obtained through the interpretation and processing of digital Landsat ETM satellite images from 2004. Data was analysed using canonical classification and ordering methods. Results proved that during the first two succession decades, both age of secondary forest and historical land-use were the most important variables influencing on forest characteristics. Landscape and topo-edaphic variables were less important in their differentiation .

Floristic and structural forest characteristics were also analysed taking into account their age and historical land-use. The studied secondary forests shared a great number of species whose importance varied according to their successional stage, historical land-use and geographical location. Since the initial stages of succession, tree saplings belonging to different ecological groups could be observed. Pioneer species appeared in a greater proportion during the first years and were sequentially replaced by secondary initial, and late species together with climax species. Although such species replacement trend was registered in every site, results proved that during the first two decades, the secondary forests presented greater floristic and structural differences than in more advanced stages. Besides, these differences were mainly determined by historical land-use. Both basal area and individual density rapidly increased during the first two decades. At that time, these values were similar to those of mature forests. After twenty years of succession it was impossible to differentiate both forests types in terms of floristic or structural features, regarding their age or historical land-use. Identified patterns were determined mainly by both, the current vegetation in the fields at the abandonment time (mainly Poaceae and remnants of yerba mate trees ) and the life-cycle of those species established in greater proportion during the first successional stages. Both factors differed according to the previous land-use. The recover speed of the forest over the first decade would follow a gradient linked to the

type of historical land-use (annual crops > pine forests > yerba mate crops > grazing fields), which is related with an increasing difficulty for the individuals establishment due to the presence of high cover of Poaceae.

Finally, Poaceae effect on native tree species was analysed considering different successional periods with the objective of determining if, besides influencing the establishment of individuals in abandoned fields, they would influence their growth as well. In order to analyse these aspects, an experiment was carried out in a grazing field where cattle was removed: native tree saplings were planted and grass covering was manipulated through regular clean-ups. Results showed that grass exerted a negative effect over the survival and growth of saplings and that the intensity of such effect could vary according to the dominant Poaceae species in the matrix. The growth of pioneer species was greater than that of secondary initial and late species, regardless the grass presence and proportion. These results imply that the lower values of the basal area found during the first succession years in abandoned fields initially dominated by grass would be the result not only of a lower establishment rate of individuals but also for the slower growth of the few establishes individuals because of the important grass cover. On the other hand, the observed differences in sapling growth due to the grass species would partly explain the wide variation range registered in the structural parameters of the forests generated in abandoned grazing fields.

According to these results, the possible successional paths of the studied forests would be influenced by multiple factors among which historical land-use was the most important during the first succession years. Abandoned fields evidence a “play” between facilitation and inhibition as a result of the remaining vegetation, and the balance between both processes would explain, to a great extent, these differences which are a result of the former land-use of these sites. As the initial vegetation begins to be vanished, the forests developed in places with different historical land-use and same age begin to look alike. This fact, added to an increase in the number of species, a decrease in the relative proportion of pioneers species and an increase of absolute density of individuals, will cause a similitude of those forests lesser than twenty years old with older ones. Therefore, since the second decade, it will make impossible to differentiate both forest types in terms of these variables.

Summarizing, the studied secondary forests, as those of other areas, showed a quick capacity of regeneration. Therefore, from the first succession years, they have an important role in a heterogeneous and anthropised landscape such as those of north Misiones, contributing to the biodiversity conservation and for the unkeep of a number of environmental services such as protection against erosion, farming land recovery, basin protection, wood and firewood production, among others. Restoration work in the forest covering and the forest rehabilitation needed both in Misiones as well as in the rest of the Atlantic Forest could be developed by stimulating natural regeneration (not

only through plantations). The results of the present thesis show that this is viable and that were secondary forests appropriately handled, their productivity would be increased.

**Key words:** secondary forests, succession, Upper Parana Atlantic Forest, successional patterns, regeneration, Misiones forests.



## Agradecimientos

Mirando hacia atrás y pensando en el largo camino recorrido desde que comencé a esbozar este trabajo de tesis, puedo decir que son muchas las personas que de una u otra manera fueron haciendo posible el desarrollo del mismo.

Sin duda uno de los mayores agradecimientos se lo debo a los productores de Eldorado, Gral Belgrano y San Pedro, que no solamente me permitieron entrar en sus chacras para hacer los muestreos, sino que también me permitieron entrar en sus vidas, a través de las largas charlas, mates y asados compartidos. Su hospitalidad fue un ingrediente cotidiano durante el trabajo de campo, el cual no hubiera podido realizar sin su permanente colaboración. A pesar de mi familiaridad con la provincia de Misiones, por haber vivido algunos años de mi infancia allí y porque mis abuelos paternos fueron de esos primeros colonos europeos que la habitaron, no fue fácil llevar adelante las campañas. Sin embargo, más allá de las dificultades que implicaron, fue la etapa más enriquecedora de esta tesis. Todas las vivencias de ese período y principalmente el fuerte contacto con los pobladores locales, me ayudaron a comprender algunos de los procesos sociales que ocurrieron durante la colonización europea y también a comprender la cultura misionera. Mi enorme agradecimiento por todo esto. Puede ser que con el tiempo me olvide de las características de los bosques secundarios de cada chacra, pero difícilmente me olvide de los momentos compartidos con cada una de las personas que vivían en ellas. Un especial agradecimiento quiero expresarles a los productores de Santiago de Liniers, 9 de Julio y Eldorado, porque me ayudaron a re-construir la historia de regeneración de los bosques secundarios y también mi propia historia, contándome hechos y anécdotas acerca de mi padre y su familia.

Otro enorme agradecimiento se lo debo a Guillermo Placci, ya que sin su aliento y apoyo esta tesis no hubiera ni comenzado... fue quien me impulsó a empezarla y me orientó permanentemente en las constantes dudas y replanteos. Fue un director siempre atento a cómo iba mi trabajo y lo siguió con paciencia y con confianza. Creyó en mi en todo momento y con generosidad me brindó su amistad e importantes enseñanzas en lo académico y en lo personal. Las discusiones con Guillermo fueron (y son) de las que más me han “abierto la cabeza”, en numerosos aspectos. Supo darme lineamientos claves, que me sirvieron para orientar el trabajo, sin que por ello perdiera libertad y posibilidades de desarrollar mi propia creatividad. Por otro lado, poder contar con su presencia en Misiones fue importante también en lo logístico, ya que en numerosas ocasiones nos “rescató” personalmente, cuando se nos rompía el auto y quedábamos varados en sitios bastante inhóspitos y alejados de los centros urbanos.

A Inés Malvarez quiero agradecerle el infinito apoyo que me dio siempre, desde mis épocas de estudiante de grado y, por sobre todas las cosas, su cálida amistad. También el que me mostrara (como a tantos otros estudiantes) una manera diferente de investigar en ecología. Aprendimos con Inés a plantearnos un abordaje más integral de nuestros trabajos, desde una perspectiva interdisciplinaria. Siento que fue un modelo muy fuerte para muchos estudiantes y para quienes tuvimos la suerte de poder trabajar con ella, por su integridad personal y por su calidad como docente y como investigadora. Nos dejó mucho ... y espero, de todo corazón, que podamos “seguir construyendo” desde la base de sus enseñanzas.

Le agradezco a Rubén Quintana que haya aceptado seguir dirigiéndome en la tesis, luego del fallecimiento de Inés, con todo lo difícil que ello implicaba. Sus comentarios y sugerencias me ayudaron muchísimo a mejorar el trabajo. Con infinita paciencia y buena predisposición leyó y corrigió todos los manuscritos. Más allá del plano académico quiero agradecerle enormemente la calidez de su acompañamiento en la finalización de este trabajo.

El capítulo dos se lo debo a mi amiga Verónica Guerrero Borges. Le agradezco su invaluable apoyo en el desarrollo del mismo, así como en la elaboración de los mapas que aparecen en los diferentes capítulos. Los trabajos y las campañas compartidas con Vero en la tierra colorada fueron (y son) de las más productivos y divertidos (más allá de las múltiples peripecias...). Le agradezco también su solidaridad y predisposición desinteresada y constante, para brindar su ayuda en lo que haga falta.

A Justo Herrera debo agradecerle sus sabias enseñanzas para reconocer las especies arbóreas nativas usando diversas características vegetativas. Todavía hoy, cuando digo en voz alta el nombre científico de alguna especie, se me escapa la “rima asociada” a cada nombre ... con la cual nos reíamos bastante cuando trabajábamos en el palmital de la 101, con Sandra Chediack, en esa atmósfera llena de humor, que hacía que el trabajo no fuera tedioso. También a Sandra le agradezco sus enseñanzas, su paciencia y constante apoyo con la cual me acompañó (desde las tierras mexicanas) a lo largo de estos años .

Quiero expresar las gracias a Andrés Johonson por haberme ayudado a localizar varios de los sitios de muestreo para las cronosecuencias. Compartimos con el Gringo los más divertidos momentos en Misiones, los cuales ya forman parte del anecdotario de las reuniones de amigos. Le agradezco todos esos lindos momentos y el haberme ayudado a sobrellevar los que no fueron tan buenos...

Un agradecimiento enorme quiero darles a mi hermano Omar Holz, a mi cuñada Luisa Gonzalez y a mis sobrinos Paulo, Nahuel, Julián y Naomi, por toda su ayuda en diversos aspectos logísticos y por su infinito cariño. Si no fuera por la colaboración de mi hermano y de Luisa, no hubiera podido realizar

gran parte del trabajo de campo de esta tesis. La compañía de mis “sobris” como co-pilotos fue un ingrediente tierno y esencial durante las campañas.

A Mario Gonzalez- Espinosa y a Neptalí Ramirez-Marcial les agradezco las enriquecedoras discusiones que hemos tenido en diferentes momentos, algunas de las cuales fueron claves para varios puntos de la tesis. Pero por sobre todo, les agradezco su amistad, su permanente e incondicional apoyo y el ejemplo de su entereza.

A mi amiga Verónica Scalerandi le quiero agradecer su compañerismo, toda la ayuda que me dio en la logística del trabajo, sus enseñanzas sobre diversos aspectos antropológicos y el haberme “hecho meter” en nuevos caminos de investigación.

En el trabajo de campo colaboraron muchos estudiantes, en diferentes momentos. Le agradezco especialmente a Alexandra Razemberg, Lía Montti, Cecilia Blundo, Bernardo Holman y Anahí Fleck la gran ayuda que me brindaron. Con ellos realizamos la mayor parte de los muestreos de vegetación de esta tesis. Se bancaron largas campañas con calor, mosquitos, abejas, roturas de autos, barro ... de todo un poco. Fueron unos compañeros de trabajo entrañables, “una masa”, que con infinito entusiasmo todo lo querían aprender y conocer. Con su buena onda, el trabajo de campo fue de lo más llevadero. Quiero agradecer también, por la colaboración en los monitoreos de las parcelas experimentales, a Ruth Bauer, Tamara Yerssa, Nicolás Deyurka, Marcos Yeraide, Sergio Casertano, Alejandro Baladrón, Andrea Izquierdo, Alejandra Tauro, Fernanda Alvarez, y Diego Quesada. Muchísimas gracias a todos por el importante esfuerzo realizado a lo largo del trabajo.

A los guardaparques provinciales del Parque Provincial Urugua-i les agradezco la buena predisposición con que siempre nos recibieron y toda la ayuda brindada para localizar los sitios de muestreo dentro de dicho parque.

Otras personas a las que quiero también expresar mi agradecimiento son Sofía Ferrari, Daniela Rode, Paula Campanello, Genoveva Gatti, Guillermo Goldstein, Juan Garibaldi, Viviana Bensovsky y Celia Baldovino, por los momentos compartidos durante los años que viví en Misiones y la colaboración brindada en diferentes ocasiones.

Deseo agradecer los valiosos comentarios que realizaron, en diferentes etapas del trabajo, Marcelo Arturi, Paulo Kageyama, Mario Di Bitetti, Duncan Goliche, Ricardo Grau y Mitch Aide. Sus aportes permitieron mejorar el trabajo y/o evitaron que cometiera ciertos errores.

A mis compañeros del laboratorio Fabio Kalesnik, Nora Madanes, Roberto Bo, Patricia Kandus, Gabriela Trilla, María José Corriale, Santiago Arias, Ricardo Vicari, Silvina Malzof y a Elizabeth Astrada, quiero agradecerles su apoyo, su calidez y todos los momentos que compartimos cotidianamente.

Quiero agradecer a mi amiga Marina Panziera su meticulosa revisión del manuscrito final de la tesis. Si luego de la edición de Marina quedaron errores, es porque se me pasó corregir alguna de sus sugerencias ... sino es imposible que hayan quedado errores...!. También le quiero agradecer, al igual que a María Irasola y a Victor Morales, la constante protección y cariño a lo largo de los años que llevamos compartiendo el mismo camino, todas sus sabias enseñanzas y, en especial, “la mirada del mundo” que me transmitieron, que creo que se refleja en muchos pasajes de esta tesis.

A mi sobrina Brenda Ranieri, le agradezco su ayuda en el pasado de datos de las planillas de campo!. A Brenda y a mis demás sobrinos, Tatiana Ranieri, Ayelén, Leandro y Mailén Ibars, les agradezco sus constantes y divertidos “comentarios” y que sean unos soles. También a mi hermana, Miriam Holz, le agradezco su ayuda en el pasado de datos, su amistad, su integridad personal e infinito apoyo que me ha brindado desde siempre, en todos los aspectos.

A todos mis familiares y amigos quiero agradecerles su incondicional y cálido acompañamiento, que fue muy importante, a pesar de que muchas veces no tuvieran demasiada idea de lo que estaba haciendo en los bosques de la tierra colorada .... Gracias de corazón.

Finalmente, quiero expresar mi agradecimiento a las instituciones académicas que me brindaron la posibilidad de desarrollar mi formación de posgrado: la Universidad de Buenos Aires y El Colegio de la Frontera Sur (Chiapas, México). Agradezco al Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES) el apoyo logístico que me brindó durante las campañas realizadas en los departamentos de Iguazú y Gral. Belgrano. También quiero agradecer a las entidades que me brindaron apoyo financiero para implementar diferentes aspectos del trabajo de campo y para mi formación académica: Education for Nature Program (EFN-WWF), World Wildlife Fund (WWF), Fundación Vida Silvestre Argentina, United Nations Environmental Programme - World Conservation Monitoring Centre (a través del Proyecto BIOCORES - “Biodiversity, Conservation, Restoration and Sustainable Use in Fragmented Forest Landscapes”) y Programa de Cooperación Académica entre la Unión Europea y América Latina - ALFA (a través del Proyecto “Conservation and Restoration of Native Forest in Latin America”).

A todos, muchísimas gracias!!!.

## Tabla de contenidos

Portada .....	i
Página de Jurado y calificaciones .....	ii
Página de título y resumen en castellano .....	iii
Página de título y resumen en inglés .....	vi
Agradecimientos .....	ix

## Capítulo 1. Introducción general

1.1. Introducción general .....	1
1.1.1. El concepto de sucesión vegetal .....	1
1.1.2. La importancia de la escala.....	3
1.2. Objetivo general de la Tesis Doctoral.....	4
1.3. Organización de la Tesis Doctoral .....	4

## Capítulo 2. Características del área de estudio

2.1. Ubicación del área de estudio en el contexto ecorregional .....	7
2.2. Clima.....	7
2.3. Geomorfología y suelos .....	8
2.4. Características de la vegetación .....	9
2.4.1. Los bosques secundarios .....	10
2.5. Aspectos históricos y socio-económicos relacionados con la colonización del área y la utilización de los bosques .....	11
2.5.1. Utilización histórica de los bosques.....	12
2.6. Características generales de los sistemas agropecuarios en los cuales regeneraron los bosques secundarios estudiados.....	13

## Capítulo 3. Efecto de variables históricas, topo-edáficas y de paisaje sobre la regeneración de los bosques secundarios

3.1. Introducción .....	20
3.1.1. Importancia de los bosques secundarios .....	21
3.2. Objetivo general.....	22
3.3. Hipótesis .....	22
3.4. Metodología .....	23
3.4.1. Área de estudio .....	23
3.4.2. Selección de sitios de muestreo .....	23
3.4.3. Diseño de muestreo.....	25
3.4.4. Censos de vegetación.....	25
3.4.5. Medición de variables ambientales.....	26
3.4.5.1. Variables de paisaje.....	26
3.4.5.2. Variables históricas .....	27
3.4.5.3. Variables topo-edáficas .....	28
3.4.6. Análisis de datos .....	28
3.4.6.1. Características del paisaje .....	28
3.4.6.2. Relación entre composición florística y variables ambientales.....	28
3.4.6.3. Relación entre riqueza y diversidad de especies y variables ambientales .....	30
3.5. Resultados .....	30
3.5.1. Características del paisaje .....	30

3.5.2. Relaciones entre composición florística y variables ambientales .....	31
3.5.2.1. Análisis de la categoría adultos .....	32
3.5.2.2. Análisis de la categoría juveniles .....	33
3.5.2.3. Análisis de la categoría juveniles sin considerar los individuos remanentes de yerba mate .....	34
3.5.2.4. Análisis de la categoría renovales .....	35
3.5.3. Relación entre riqueza y diversidad de especies de los bosques secundarios y las variables ambientales .....	35
3.6.1. Variables históricas .....	37
3.6.2. Variables de paisaje .....	38
3.6.3. Variables topo-edáficas .....	39
3.6.4. Variación no explicada en relación a las características florísticas .....	40
3.7. Conclusiones .....	42

## **Capítulo 4. Patrones estructurales y florísticos durante el proceso de regeneración de los bosques secundarios**

4.1. Introducción .....	68
4.2. Objetivo .....	70
4.3. Hipótesis .....	70
4.4. Metodología .....	71
4.4.1. Área de estudio .....	71
4.4.2. Censos de vegetación .....	72
4.4.3. Análisis de datos .....	72
4.4.3.1. Análisis florístico .....	73
4.4.3.2. Análisis de área basal y densidad de individuos en relación al tiempo de abandono y tipo de uso .....	73
4.4.3.3. Criterios de clasificación en grupos ecológicos .....	74
4.5. Resultados .....	74
4.5.1. Composición florística de los bosques .....	75
4.5.1.1. Categoría adultos .....	75
4.5.1.1.1. Análisis de clasificación .....	75
4.5.1.1.2. Análisis de ordenamiento .....	76
4.5.1.2. Categoría Juveniles .....	76
4.5.1.2.1. Análisis de clasificación .....	76
4.5.1.2.2. Análisis de ordenamiento .....	78
4.5.1.3. Categoría renovales .....	78
4.5.1.3.1. Análisis de clasificación .....	78
4.5.1.3.2. Análisis de ordenamiento .....	80
4.5.1.4. Bosques secundarios dominados por especies exóticas .....	80
4.5.1.5. Especies no arbóreas del sotobosque .....	80
4.5.2. Análisis del área basal y abundancia absoluta de individuos en relación al tipo de uso y edad de los bosques secundarios .....	81
4.5.2.1. Categoría adultos .....	81
4.5.2.2. Categoría juveniles .....	82
4.5.2.3. Categoría renovales .....	82
4.5.2.4. Comparación entre parámetros estructurales de bosques secundarios y primarios .....	83
4.6. Discusión .....	84
4.6.1. Patrones florísticos y estructurales a lo largo del proceso sucesional en campos agropecuarios abandonados .....	84
4.6.1.1. La vegetación presente en el momento de abandono de los campos .....	85
4.6.1.2. El ciclo de vida de las especies arbóreas establecidas en mayor abundancia durante las primeras etapas de sucesión .....	87

4.6.1.3. Características fisicoquímicas de los suelos.....	88
4.6.2. Bosques secundarios dominados por especies exóticas.....	88
4.6.3. Comparación de los bosques secundarios con respecto a los bosques primarios .....	89
4.7. Síntesis y conclusiones.....	90

## **Capítulo 5. Efecto de las herbáceas sobre el crecimiento de renovales de árboles nativos de diferentes grupos ecológicos**

5.1. Introducción.....	122
5.2. Objetivo.....	123
5.3. Hipótesis .....	123
5.4. Metodología .....	124
5.4.1. Área de estudio .....	124
5.4.2. Diseño experimental .....	124
5.4.3. Aplicación del tratamiento de limpieza de pastos.....	125
5.4.4. Medición de variables.....	125
5.4.5.1. Supervivencia y crecimiento de renovales plantados .....	125
5.4.5.2. Estimación de la cobertura de herbáceas.....	125
5.4.5.3. Medición de variables de suelo .....	126
5.4.5. Análisis de datos .....	126
5.5. Resultados .....	127
5.5.1. Características físico-químicas del suelo .....	127
5.5.2. Supervivencia de especies .....	127
5.5.3. Crecimiento de los renovales en los distintos tratamientos .....	129
5.6. Discusión.....	130
5.7. Conclusiones .....	132

## **Capítulo 6. Discusión final**

6.1. Influencia de variables históricas, topo-edáficas y de paisaje sobre la regeneración de los bosques secundarios.....	143
6.2. Patrones estructurales y florísticos durante el proceso sucesional, en campos abandonados que tuvieron diferente uso histórico.....	144
6.3. Efecto de las poáceas sobre la supervivencia y crecimiento de renovales de árboles nativos establecidos en campos agropecuarios abandonados.....	147
6.4. Modelización de la dinámica de recuperación del Bosque Atlántico del Alto Paraná en sistemas agropecuarios abandonados .....	147
6.5. Implicancias para el manejo, la rehabilitación y la restauración de bosques .....	148

<b>Anexo</b> .....	154
--------------------	-----

<b>Bibliografía</b> .....	159
---------------------------	-----

# Capítulo 1

## 1.1. Introducción general

Los patrones de paisaje y los procesos de cambios que se observan en la naturaleza, son producto de numerosos factores que interactúan a diferentes escalas de tiempo y espacio en forma relativamente jerárquica (Forman y Godron, 1986; McCook, 1994). Estos patrones y procesos han sido objeto de estudio de numerosas investigaciones, que sirvieron como base para desarrollar diferentes teorías sobre la sucesión ecológica. En este capítulo se realiza una breve revisión de las teorías clásicas sobre sucesión y de los paradigmas que se plantean actualmente sobre el tema y que brindan el marco teórico para esta tesis.

### 1.1.1. El concepto de sucesión vegetal

La *sucesión* puede definirse como el cambio continuo en la composición de especies de las comunidades naturales que tiene lugar como resultado del accionar de muchos procesos, particularmente del crecimiento y mortalidad de organismos que viven bajo condiciones ambientales cambiantes (Drury y Nisbet, 1973; Connell y Slatyer, 1977; Pickett y White, 1985; Miles, 1987; Martínez-Ramos et al., 1989; Guariguata, 1990; McCook, 1994). Estos cambios en el ambiente son impuestos por acción de los organismos en sí mismos y por procesos externos, como por ejemplo ciclos climáticos (Huston, 1994). La sucesión ocurre, con diferentes porcentajes y patrones, en todas las comunidades naturales y es el proceso fundamental de dinámica del paisaje (Pickett, 1976; Turner et al., 2001).

Las primeras teorías sobre sucesión consideraron que ésta sigue una serie de cambios que finaliza con un patrón similar para una región dada. Clements (1916) vio la sucesión como un proceso altamente ordenado y predecible, durante el cual las comunidades convergían hacia una vegetación clímax cuyas características serían controladas exclusivamente por el clima regional y las describía como “superorganismos” capaces de direccionar por sí mismas los cambios. Dicha teoría ha sido ampliamente criticada, pero es importante destacar que gran parte de las ideas que planteaba Clements aún se encuentran presentes en las teorías modernas de sucesión (Huston, 1994). El concepto de superorganismo se refleja en un principio central de los paradigmas actuales, que sostiene que un



ecosistema tiene propiedades que son más que la suma de sus partes, es decir que no puede ser comprendido simplemente sobre la base de sus organismos componentes (Huston, op.cit.).

Dentro de esta perspectiva holística de la sucesión, Margalef (1958; 1963; 1968) aplicó la teoría de la información a sistemas ecológicos como una forma de buscar y explicar patrones universales de cambios sucesionales. Argumentó que la sucesión representa una tendencia natural hacia la acumulación de mayor información en un ecosistema. Según su punto de vista, la sucesión constituye un proceso en el cual se parte de ecosistemas simples, los que son reemplazados por ecosistemas cada vez más complejos, con mayor número de niveles tróficos, de diversidad de especies y de formas de vida.

También Odum (1969) desarrolló una teoría de la sucesión que se encuadra dentro de la perspectiva holística. Propuso que ciertas características sucesionales en las comunidades (e.g., biomasa, diversidad) serían el resultado de tendencias del ecosistema a desarrollarse hacia una mayor homeostasis.

Tanto la teoría de Odum como la de Margalef consideran que los cambios sucesionales son consecuencia de interacciones dentro de la comunidad y que las influencias externas, como disturbios a mayores escalas, cambio climático o migración de nuevas especies, representan factores constantes que influyen a lo largo de la historia de las comunidades (Glenn-Lewin et al., 1992). De acuerdo con sus puntos de vista, el sitio físico y los recursos abióticos permanecen sin cambios por un largo período durante el cual hay un progresivo desarrollo hacia un determinado tipo de ecosistema. El manejo determinístico de fuerzas y tendencias hacia una mayor homeostasis -o máximo contenido de información- planteado por estos autores, es análogo al concepto superorganísmico realizado por Clements (Glenn-Lewin, op.cit.).

En contraposición a esta visión holística de superorganismo, surgieron numerosas hipótesis planteadas desde una perspectiva reduccionista, que argumenta que un ecosistema puede ser comprendido como la suma de sus partes (McIntosh, 1981; Glenn-Lewin et al., 1992). Entre estas hipótesis están las que consideran a la sucesión como gradientes en tiempo o disponibilidad de recursos (Gleason, 1939; Whittaker, 1967; Pickett, 1976; Tilman, 1988), la consecuencia de longevidad y otros procesos sucesionales (Egler, 1954; Peet y Christensen, 1980), el resultado de diferencias en las características de historia de vida (Drury y Nisbet, 1973; Connel y Slatyer, 1977) o como proceso estocástico (Horn, 1976). Desde esta perspectiva reduccionista se enfatiza la historia de vida e interacciones competitivas de las especies involucradas, más que las propiedades emergentes de la comunidad (Peet y Christensen, 1980).

En líneas generales, se puede decir que desde mediados de la década de los '70 dos grandes tendencias conceptuales tendieron a dominar las investigaciones sobre dinámica de la sucesión. Por un lado, comenzaron a cobrar mayor importancia las explicaciones reduccionistas y mecanísticas y, a la vez, hubo un reemplazo de los paradigmas de equilibrio hacia paradigmas de no equilibrio (Glenn-Lewin et al., 1992).

De acuerdo con el punto de vista mecanicista, durante el proceso sucesional existen numerosos mecanismos que interactúan en diferentes escalas. Se considera como “mecanismo de sucesión” a toda interacción que contribuye al cambio sucesional (Pickett et al., 1987). Por lo tanto, qué interacción será identificada como “mecanismo” dependerá del nivel de organización considerado. A nivel comunidad, un mecanismo puede ser un proceso ecológico general o interacción, como por ejemplo competencia, depredación y establecimiento; en niveles de organización bajos se pueden considerar como mecanismos, por ejemplo, la fisiología de captación de nutrientes o la distribución de recursos dentro de las plantas (Pickett et al., op.cit.).

Las predicciones generadas en el marco de estas tendencias, derivan del conocimiento empírico de los mecanismos que producen cambios en la vegetación en situaciones particulares, en lugar de ser derivadas de una teoría universalmente aplicable (Pickett et al. 1987; Glenn-Lewin et al., 1992). Es decir, que las generalizaciones acerca de la importancia relativa de diferentes patrones y mecanismos de dinámica de la vegetación, son el resultado de inducción más que de deducción. En esta visión contemporánea, los ecólogos comenzaron a ver los cambios en la vegetación como consecuencia de poblaciones interactuando dentro de condiciones ambientales fluctuantes. Es así que actualmente el estudio de la sucesión es inseparable del estudio de los disturbios, puesto que es un disturbio el que inicia la sucesión e influye en las condiciones bajo las cuales ocurre la misma (Huston, 1994).

En las últimas décadas se han desarrollado numerosos trabajos que apoyan la idea de que el proceso de sucesión en un área determinada puede seguir múltiples caminos y que sostienen la teoría del no-equilibrio, de acuerdo a la cual no hay necesariamente un clímax o punto estable de sucesión (Drury y Nisbet, 1973; Pickett y White, 1985; Terborgh et al., 1996; Jackson y Bartolomé, 2002; Johnstone y Chapin, 2003). Con base en dichos trabajos se han desarrollado modelos de trayectorias sucesionales múltiples, que se acomodan mejor a ambientes con perturbaciones frecuentes (Noble y Slatyer, 1980).

### **1.1.2. La importancia de la escala**

En el estudio de la dinámica sucesional, resulta necesario definir claramente las escalas temporales y espaciales adecuadas para los objetivos propuestos, ya que tanto los patrones observados en la

naturaleza como los procesos de cambio, son producidos por la acción de factores que actúan a diversas escalas (Forman y Godron, 1986; McCook, 1994; Turner et al. 2001). Desde el punto de vista temporal se pueden identificar procesos a corto plazo (denominados fluctuaciones), procesos a largo plazo (que implican milenios) y procesos a mediano plazo (que ocurren en el lapso en el cual, generalmente, se estudia la sucesión) (Glenn-Lewis y van der Maarel, 1992). Por otro lado, desde el punto de vista espacial se puede considerar la dinámica de la vegetación tanto como un proceso regional o como el cambio de vegetación a escala de paisaje, o solamente considerar la sucesión que tiene lugar en pequeñas áreas. La interpretación de los patrones espaciales permite entender los cambios en la comunidad, así como también integrar las diferentes escalas, puesto que lo que parece una fluctuación en una pequeña escala, puede ser al mismo tiempo parte de un mosaico cambiante sobre una escala mayor (Hubbell y Foster, 1986; Pickett et al., 1987; Glenn-Lewis y van der Maarel, op.cit.; Grau, 2002).

## **1.2. Objetivo general de la Tesis Doctoral**

El objetivo general de la presente tesis es analizar los patrones florísticos y estructurales que se generan durante la recuperación de sitios deforestados del Bosque Atlántico del Alto Paraná, en el norte de Misiones (Argentina), con el fin de identificar los procesos de cambio involucrados a lo largo de la sucesión y la manera en que afectan los distintos usos del suelo la regeneración de dicho bosque. Para ello, se ha considerado un enfoque multiescala integrando variables de paisaje con variables a escala de sitio.

## **1.3. Organización de la Tesis Doctoral**

Esta tesis está organizada en seis capítulos. El capítulo 1 apunta a brindar un marco teórico general de la temática abordada. En el capítulo 2 se realiza una descripción general del área de estudio, incluyendo los condicionantes más importantes en el modelado del paisaje actual, como son los aspectos históricos relacionados con el proceso de colonización, la utilización de los bosques y los diferentes usos de la tierra en esta provincia.

El capítulo 3 se centra en el estudio de los diferentes factores que influyen sobre el proceso de regeneración de los bosques secundarios. Se analizan variables históricas, topo-edáficas y de paisaje, en relación con las características florísticas de los bosques secundarios.

En el capítulo 4 se analizan las características florísticas y estructurales de los bosques en proceso de recuperación, en función de las dos variables que más influyen sobre la regeneración de los mismos (identificadas en el capítulo 3): edad de los bosques y uso histórico de los sitios en los cuales regeneran.

En el capítulo 5 se evalúa si los pastos presentes en altas densidades en los campos abandonados, además de afectar el establecimiento de renovales (efecto identificado en el capítulo anterior) influyen sobre el crecimiento de los individuos que se van estableciendo. También se evalúa si este efecto es similar sobre los grupos de especies características de diferentes estadios sucesionales.

Por último, en el capítulo 6, se discuten los aspectos principales del trabajo de tesis y sus implicancias para el manejo de los bosques secundarios.

## Capítulo 2

### Características del área de estudio

#### 2.1. Ubicación del área de estudio en el contexto ecorregional

El Bosque Atlántico del Alto Paraná forma parte del complejo de ecorregiones denominado Bosque Atlántico, que recorre la costa de Brasil y se extiende hacia el oeste por Paraguay y noreste de Argentina (Myers, 2000; Di Bitetti et al., 2003). Al Igual que otros ecosistemas naturales, ha sufrido una fuerte reducción durante las últimas décadas y actualmente subsiste solamente el 7 % de la cobertura boscosa original en un paisaje altamente fragmentado (Di Bitetti op. cit.). Si bien en la provincia de Misiones (Argentina) se mantiene la mayor superficie continua de este bosque (aproximadamente el 50 % del área original), el cual cubre principalmente las altas cuencas de los arroyos, en muchos sectores la fragmentación espacial es muy acentuada, poniendo en riesgo la conectividad entre los grandes parches de bosque (Holz y Placci, 2003). En la Figura 1 se muestra el proceso de deforestación de la ecorregión que tuvo lugar a lo largo del último siglo.

Este trabajo de tesis se desarrolla en la zona norte de la provincia de Misiones, en los departamentos de Iguazú (Parque Nacional Iguazú), General Belgrano (Municipios de Andresito y San Antonio) y Eldorado (Municipios de Eldorado, Santiago de Liniers y 9 de Julio) (Figura 2). A continuación se realiza una síntesis de las principales características históricas y del medio natural de las áreas de estudio, la cual sirve como base para interpretar los patrones de vegetación identificados en las mismas.

#### 2.2. Clima

El clima de Misiones ha sido caracterizado como subtropical húmedo sin estación seca marcada (Crespo, 1982). La temperatura media durante los meses de invierno oscila entre 10 y 15° C, con mínimas absolutas que llegan a - 4,9° C y suelen registrarse heladas durante los mismos; en tanto que en los meses de verano la temperatura media está entre los 30 y 35 °C, con máximas absolutas que

alcanzan los 40 °C (Servicio Meteorológico Nacional, 2006). Las precipitaciones tienen lugar durante todo el año, alcanzando un promedio anual de 1.800 mm, (Servicio Meteorológico Nacional, 2006).

### 2.3. Geomorfología y suelos

Misiones constituye el reborde meridional del macizo de Brasilia, formado por varias capas de basalto de diferente edad con intercalaciones de areniscas cuarzosas (Teruggi, 1970; Iriondo, 1991). Presenta una serranía central que gana altura hacia el nordeste y actúa como divisoria de aguas de los ríos Paraná y Uruguay (INTA, 1990) (Figura 3). La zona sur de la provincia es un pediplano con pendientes medias, con escasa vegetación arbórea y con predominio de pastizales. En el valle del Paraná se ha desarrollado un relieve ondulado con lomas bien definidas y sectores escarpados con pendientes cortas hacia los cursos de agua, configurando un paisaje medianamente estabilizado (Lighier et al., 1988). El resto de la provincia presenta un relieve relativamente escarpado, donde se intercalan zonas de pendientes suaves y medias con procesos erosivos (principalmente fluviales) de gran importancia. Las áreas de estudio se encuentran ubicadas en dos regiones geomorfológicamente diferentes: el valle del Paraná-Iguazú (áreas de estudio Andresito e Iguazú) y el ecotono entre este valle y las serranías con pendientes fuertes y lomadas (áreas de estudio Eldorado, Santiago de Liniers, 9 de Julio y San Antonio) (Lighier, 2000).

Los actuales suelos de la provincia se han desarrollado a partir de la meteorización de las diferentes capas de basaltos (Teruggi, 1970). En las áreas de estudio, así como también en el resto de la provincia, predominan tres tipos de suelos: de tierra colorada, pedregosos con poca pendiente y pedregosos con mucha pendiente, cada uno de los cuales representa complejos de suelos, denominados 9, 6A y 6B, respectivamente (CARTA, 1964).

De acuerdo a las descripciones realizadas para Misiones, en las cuales se relacionan variables topográficas, edáficas, geomorfológicas y grandes unidades de paisaje (CARTA, 1964; Malvárez, 1978; Gross Braun et al., 1979; Ligier et al., 1988; Ligier, 2000), los suelos del complejo 9 son profundos y se encuentran en zonas de poco relieve, predominando en el valle del Paraná-Iguazú. Los suelos pedregosos del complejo 6A son más jóvenes, menos evolucionados y al encontrarse en sectores de escasa pendiente son poco susceptibles a la erosión, aunque tienen limitaciones para el uso agrícola debido a que presentan fragmentos de basalto. Los suelos del complejo 6B se ubican en sectores donde el relieve es más enérgico, por lo que son más susceptibles a la erosión y presentan limitaciones para el uso agropecuario, por ser poco profundos y tener una gran cantidad de fragmentos de basalto. En las áreas planas, bajas y deprimidas que reciben los aportes de agua y sedimentos

provenientes de otras áreas, se encuentran suelos hidromórficos, los cuales ocupan una superficie relativamente menor que los descriptos anteriormente.

## 2.4. Características de la vegetación

La vegetación predominante en la provincia de Misiones ha sido caracterizada por Cabrera y Willink (1973) como una selva con varios estratos de árboles y abundantes lianas y epífitas. Dichos autores establecen diferencias entre selvas y bosques considerando que en estos últimos generalmente hay un solo estrato arbóreo y escasas lianas y epífitas, en tanto que en una selva habría más de un estrato y las lianas y epífitas serían abundantes. Otros autores no han establecido este tipo de diferencias y han considerado como “bosques” a toda vegetación con predominio de árboles (Foster y Brokaw, 1990; ITTO, 2002; Galindo-Leal y Gusmão Câmara, 2003). Dado que el término “bosque” implica un concepto más general y a que ha sido ampliamente adoptado en la bibliografía internacional, en este trabajo se lo utilizará para referirse a las formaciones vegetales estudiadas. En los casos en que se citen descripciones realizadas por otros autores que estudiaron la vegetación de la provincia, se respetarán las denominaciones originales utilizadas por los mismos.

Desde el punto de vista fitogeográfico, los bosques de la provincia de Misiones se encuentran ubicados dentro de la Región Neotropical, en la Provincia Paranaense del Dominio Amazónico (Cabrera y Willink, 1973). De acuerdo a Cabrera (1976), en Misiones se pueden identificar dos distritos: a) *Distrito de las Selvas Mixtas*, que ocupa casi toda la provincia y b) *Distrito de los Campos*, que se extiende por el sudeste de Misiones. Este mismo autor considera que la composición florística de las selvas es relativamente similar en todo Misiones, pero que existen diferencias en cuanto a la mayor abundancia y/o presencia de ciertas especies, por lo cual distingue cuatro tipos de selvas ubicadas en diferentes áreas geográficas:

- 1) “*Selvas con laurel y guatambú*”, que ocupan la mayor parte del Distrito.
- 2) “*Selvas con laurel, guatambú y palo rosa*”, limitadas al extremo norte de Misiones. La composición florística es similar a las selvas anteriores pero la diferencia está dada por la presencia de *Aspidosperma polyneuron* (palo rosa) y por los palmitales de *Euterpe edulis* (palmito) que aparecen en forma de manchones en numerosos sitios.
- 3) “*Selvas con laurel, guatambú y pino*”, que ocupan el extremo oriental de la provincia, donde el terreno es más elevado. Representan un ecotono entre las Selvas Mixtas y los bosques de pino del Planalto del sur de Brasil. La composición florística de estas selvas es similar a las anteriores, pero aparece en ellas *Araucaria angustifolia* (pino Paraná). Antiguamente, otra especie frecuente en estas selvas fue *Ilex paraguarensis* (yerba mate).

4) “*Selvas con urunday*”, las cuales forman una faja irregular en el sur de Misiones, entre las Selvas de laurel y guatambú y el Distrito de los Campos.

La descripción fitogeográfica realizada por Martínez-Croveto (1963) difiere parcialmente con Cabrera (1976), en cuanto a los límites de la provincia Paranaense y a los diferentes tipos de selvas existentes en Misiones. Actualmente, la descripción más aceptada es la realizada por Cabrera. Si bien los trabajos de estos dos autores son los más importantes realizados a escala fitogeográfica, se han realizado en la provincia otros estudios en escalas menores, los cuales han sido compilados recientemente en un trabajo realizado por Rodríguez et al. (2004).

En esta tesis se seguirá la clasificación fitogeográfica propuesta por Cabrera (1976) por considerarse que representa una descripción más apropiada de las formaciones boscosas de la provincia. Los bosques estudiados corresponden a los tres primeros grupos de selvas propuestos por dicho autor. En cuanto a la clasificación de bosques en relación al uso humano, se ha adoptado, tanto para bosques primarios como para secundarios, la realizada por ITTO (2002) (Cuadro 1 del Anexo).

#### **2.4.1. Los bosques secundarios**

Los bosques generados en sitios deforestados, donde las tierras fueron utilizadas para actividades agropecuarias y posteriormente abandonadas, se denominan *bosques secundarios*. Localmente, cuando estos bosques están en proceso de regeneración relativamente reciente (pocos años de abandono) se los denomina “capueras”. Si se encuentran en estadíos sucesionales más avanzados se los denominan “capuerones” y “bosques de segunda generación” si ya han alcanzado la estructura de un bosque relativamente maduro.

Estas formaciones han sido descritas en forma general en estudios realizados por Devoto y Rotkugel (1936), Cabrera (1976) y Martínez-Croveto (1963). Deschamps y Ochoa Ferreira (1987) realizaron un estudio más detallado sobre la sucesión secundaria en los bosques de la provincia, aunque en sus análisis no consideraron el efecto de los distintos tipos de uso histórico sobre la regeneración y propusieron un único camino sucesional posible. En estudios más recientes, Pícolo et al. (2002) y Vaccaro et al. (2003) analizaron la importancia ecológica de los bosques secundarios como fijadores de CO<sub>2</sub> y la recuperación de la biomasa y las características químicas de los suelos durante el proceso sucesional, en sitios utilizados para distintos usos agropecuarios.



## **2.5. Aspectos históricos y socio-económicos relacionados con la colonización del área y la utilización de los bosques**

Las áreas del Bosque Atlántico pertenecientes a los diferentes países difieren entre sí en cuanto a los factores socioeconómicos que históricamente han incidido en el desarrollo de cada una, lo cual explica muchos de los patrones de paisaje que se observan actualmente (Holz y Placci, 2003). En Brasil, la expansión agropecuaria avanzó sobre el Bosque Atlántico desde la costa hacia el interior, produciéndose extensas deforestaciones en sucesivas etapas, relacionadas con los ciclos de expansión de diferentes cultivos extensivos (algodón, azúcar, soja). En Paraguay, el polo de desarrollo comenzó en Asunción y desde allí la frontera agropecuaria siguió avanzando hasta alcanzar el límite con Argentina. En tanto que en Argentina, la provincia de Misiones tuvo una colonización tardía, de sur a norte, que se basó originalmente en la explotación de los recursos de la selva y no en la conversión para la producción agropecuaria (Holz y Placci, 2003).

Hasta fines del siglo XIX la provincia de Misiones estaba prácticamente despoblada (Bartolomé, 1969), lo que representaba un problema. Para solucionarlo, a partir de 1897 empieza a implementarse una fuerte política de colonización y desarrollo agrícola, destinada a habitar el territorio misionero con el fin de consolidar los límites fronterizos (Schiavoni, 1995). Al igual que en el resto de Argentina, en Misiones se produjo una importante inmigración europea. La primera fase de colonización promovida por el Estado en las tierras públicas, comenzó a partir de 1897 y se prolongó hasta 1914, mientras que la segunda se desarrolló entre 1916 y 1921 (Holz y Placci, 2003). Las vías de colonización fueron básicamente dos: una a lo largo del río Paraná y otra sobre el planalto (Figura 2).

La colonización en tierras privadas a través de “compañías colonizadoras” (empresas privadas) se inicia a partir de 1919. Se desarrolla principalmente a lo largo del valle del río Paraná y las tierras son adquiridas por inmigrantes alemanes, polacos, suizos, japoneses e ingleses (Schiavoni, 1995). Es durante esta etapa que se coloniza Eldorado, uno de los departamentos en los cuales se desarrolla el trabajo de campo de esta tesis.

Hacia 1940 las mayores extensiones de tierras sin asentamientos humanos estaban en los departamentos de 25 de Mayo, Guaraní, San Pedro y General Belgrano (Holz y Placci, 2003). Las pocas comunidades guaraníes que lograron persistir luego de la colonización, fueron quedando dispersas en distintas áreas de la provincia y en condiciones de extrema pobreza (Martínez Sarasola, 1992).

En la década del '70 surge una creciente preocupación estatal por la frontera, debido al explosivo crecimiento demográfico registrado en el área noreste. El poblamiento y la ocupación agrícola, son

asociados con la penetración de brasileños que ocupan ilegalmente tierras, y se resta importancia a la migración desde otras zonas de la provincia, producto de la crisis económica de esa época (Schiavoni, 1995). Con el fin de poblar el área de frontera para evitar el continuo ingreso de brasileños, se lanzan dos planes de colonización promovidos por el Estado, dirigidos a productores capitalizados: el Plan de Colonización de Andresito, ubicado en el departamento de General Belgrano, y el Plan de Colonización de la Sección II de San Pedro (Holz y Placci, 2003). Es recién a partir de 1980 que se coloniza Andresito, otra de las áreas en las que se desarrolló esta tesis. En tanto las zonas correspondientes a los actuales Parque Nacional Iguazú y Parque Provincial Urugua-í, donde también se realizaron muestreos para esta tesis, permanecen hasta el presente con escasa población.

### **2.5.1. Utilización histórica de los bosques**

La explotación de yerba mate y de maderas de árboles nativos ha sido la base de la economía de la provincia. En el período comprendido entre 1810 y 1880, se otorgaron concesiones de yerbales naturales y para explotación de maderas nativas basado en un modelo de desarrollo extractivo (Schiavoni, 1995). Este tipo de extracción terminó con todas las poblaciones naturales de yerba que originalmente formaban grandes parches dentro del bosque (Devoto y Rotkugel, 1936; Amable y Rojas, 1989). Hoy en día son escasos los árboles de yerba mate que se pueden encontrar en los bosques nativos. Los Jesuitas fueron los primeros en establecer monocultivos de yerba mate fuera del bosque, lo cual sigue siendo actualmente una de las principales actividades productivas de la provincia (Manzi, 1999).

Por otra parte, la extracción de maderas nativas fue llevada a cabo inicialmente por grandes empresas madereras; el obraje forestal fue la base de la economía regional hasta 1920 (Laclau, 1994). Durante la primera mitad del siglo XX se explotaban comercialmente solamente cuatro especies: Cedro (*Cedrela fissilis*), lapacho negro (*Tabebuia heptaphylla*), peteribí (*Cordia trichotoma*) e incienso (*Myrocarpus frondosus*). Al no existir una buena planificación de la extracción, los bosques eran explotados sucesivas veces sin respetar el tiempo necesario entre una extracción y la siguiente. Luego se estableció el sistema de “tendidas”, que consistía en parcelar las tierras a explotar con el fin de realizar la extracción de manera ordenada y controlada (Devoto y Rotkugel, 1936).

Estos bosques “obrajados” pasaron con el tiempo a manos de los colonos, quienes continuaron la explotación de los mismos, o los talaron para utilizar las tierras para cultivos o ganadería (Holz y Placci, 2003). Al igual que en el resto de los bosques del mundo, con el proceso de mecanización de la explotación maderera, la intensidad de extracción de madera nativa aumentó. A partir de mediados del siglo XX, muchas zonas de difícil acceso hasta ese momento pudieron ser explotadas, y la extracción

de madera se extendió a casi todos los bosques de la provincia (Holz y Placci, op. cit.). Es decir que, los bosques que se analizan en esta tesis han sido explotados de manera selectiva durante más de un siglo, con la consecuente modificación de las abundancias relativas que originalmente tenían las especies arbóreas.

A partir de la década del '60 se incentivó la actividad forestal, impulsada por el Estado mediante créditos y subsidios. Entre 1960 y 1969, la superficie forestada con plantaciones de especies exóticas se cuadruplicó en la provincia (Schiavoni, 1995). Es decir que, tanto en el área de estudio como en el resto de la provincia, las plantaciones de exóticas (principalmente pinos) son relativamente recientes.

## **2.6. Características generales de los sistemas agropecuarios en los cuales regeneraron los bosques secundarios estudiados**

En esta tesis se estudian los bosques secundarios generados en campos agropecuarios abandonados, los cuales fueron antiguamente utilizados para establecer **especies anuales, cultivos de yerba mate**, forestaciones de **pinos** y **potreros** (sitios utilizados para la cría de ganado). A continuación se realiza una breve descripción de estos tipos de uso, puesto que es necesaria para poder interpretar los diferentes patrones florísticos y estructurales que serán abordados en los capítulos siguientes.

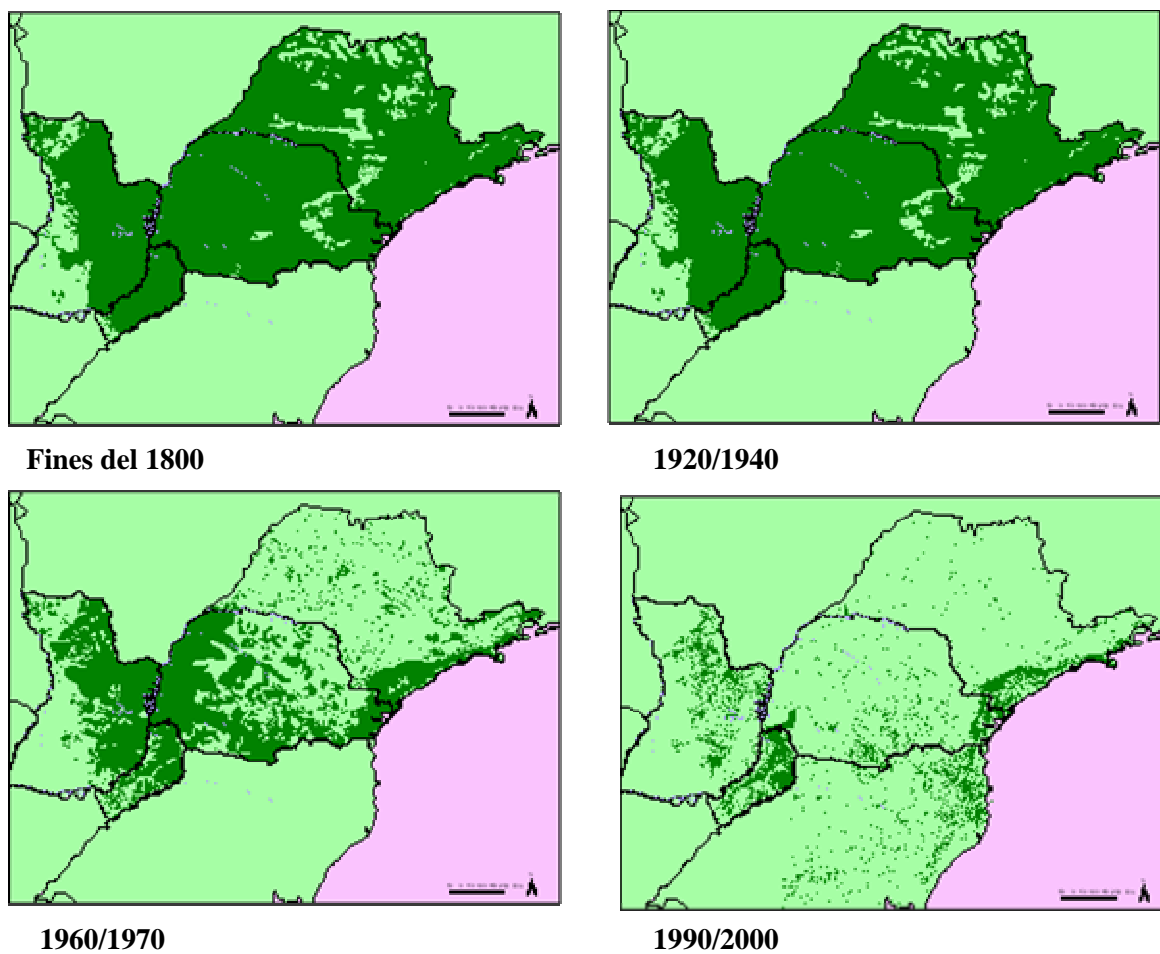
En los sitios utilizados para **cultivos de especies anuales**, generalmente cuando se deforesta se quema la biomasa remanente (agricultura de tumba y quema) (Figura 4). En las áreas de estudio se cultiva en pequeñas parcelas, muchas veces en forma mixta, maíz, porotos, mandioca, zapallo, sandía y tabaco, que los agricultores utilizan para consumo propio y también para la venta (principalmente de tabaco) (Figura 5). Generalmente, las tierras son utilizadas durante períodos de 3 a 10 años y luego se dejan descansar durante un tiempo para permitir la recuperación del suelo. Al igual que la yerba mate, en el norte de la provincia el cultivo de especies anuales es realizado en pequeña escala por medianos y pequeños productores.

Como se planteó en los puntos anteriores, la yerba mate ha sido históricamente la actividad agropecuaria más importante en la provincia, aunque en las últimas décadas también han cobrado gran importancia el cultivo de especies exóticas y la ganadería (Holz y Placci, 2003). La **yerba mate** es plantada como cultivo monoespecífico en densidades promedio de 1.900 individuos/ha. Las plantaciones se realizan en líneas y las yerbas son mantenidas como arbustos de aproximadamente 1,5 m de altura. Anualmente, se cortan las ramas para extraer las hojas para la producción de yerba y se podan las ramas que no fueron cortadas. En estos yerbales crecen herbáceas espontáneamente (principalmente pastos), las cuales son removidas en forma manual (con asada y machete), con

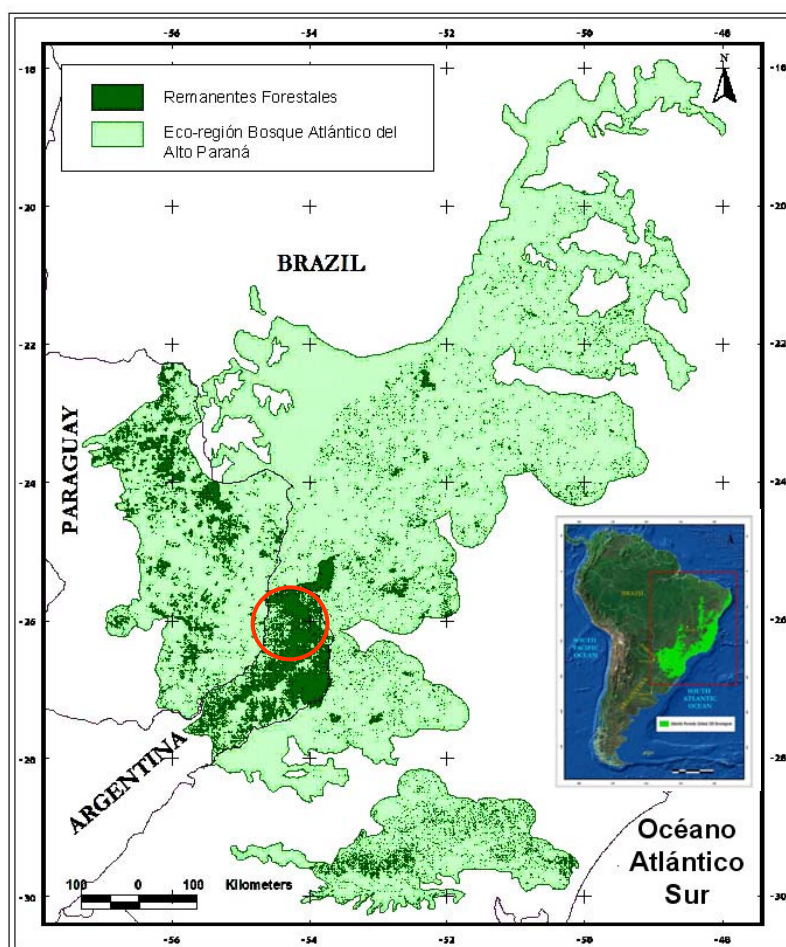
maquinaria (pasando rastra) o utilizando herbicidas (Figuras 6 y 7). La cobertura de herbáceas es mayor en las entrelíneas de yerba que en las líneas de la plantación. Al igual que en el caso anterior, en el norte de la provincia este tipo de cultivo es realizado por pequeños y medianos productores, en superficies que en general están en el rango de 5 a 25 has.

Las plantaciones de **pinos** (especies exóticas) tienen un período de 15-20 años entre cortes, sin que suela haber un período de descanso, ya que en general a los pocos meses se realizan nuevas plantaciones de pinos (Figura 8). Durante el proceso de crecimiento de la plantación, en el sotobosque de un pinar se establecen de manera natural numerosas especies de árboles nativos y algunos de estos individuos llegan a tener tamaño de árboles adultos. Durante la extracción de los pinos, los árboles establecidos naturalmente son aplastados y cortados. Si bien en el área de estudio existen grandes superficies cultivadas con pinos, los sitios antiguamente ocupados por pinares muestreados para este trabajo, corresponden a pequeñas plantaciones realizadas por medianos productores.

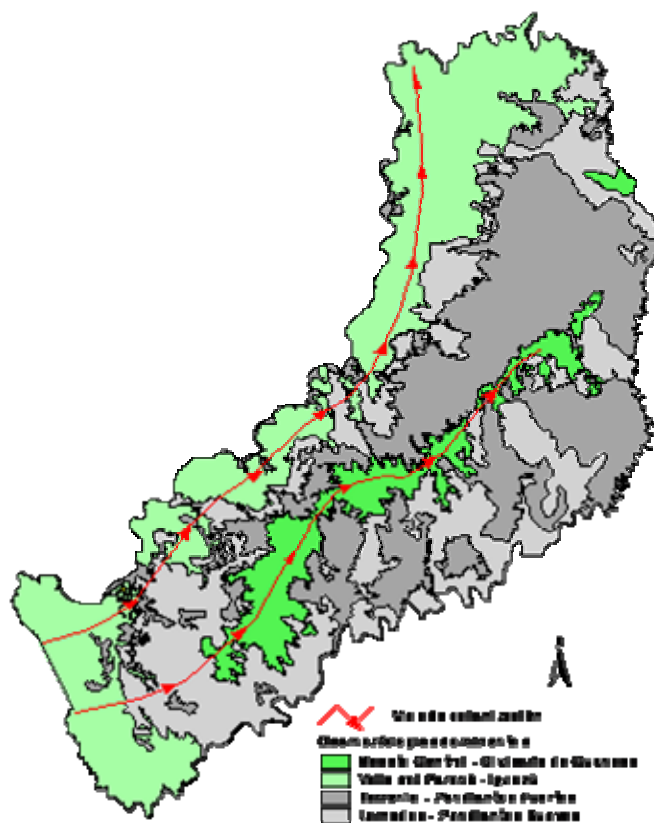
En los sitios utilizados como **potreros** de cría de vacas y cebúes, los productores plantan diversas especies de poáceas, como *Axonopus compressus* (pasto jesuita) y *Paspalum urvillei* (vasey grass) y *Urochloa brizantha* (pasto africano) (Figura 9). La carga de ganado que se utiliza es muy variable y en general se hace ganadería extensiva sin rotaciones. En estos potreros se suelen dejar algunos árboles en pie, con el fin de proveer sombra para el ganado en las épocas de altas temperaturas. Los sitios muestreados correspondientes a este tipo de uso, fueron pequeñas superficies ubicadas en chacras de pequeños y medianos productores.



**Figura 1.** Evolución del proceso de reducción y fragmentación de Bosque Atlántico desde fines del 1800 hasta el presente (Holz y Placci, 2003).



**Figura 2.** Localización del Bosque Atlántico y de la zona del norte de Misiones (Argentina), en la cual se desarrolló este estudio.



**Figura 3.** Mapa geomorfológico de la provincia de Misiones y principales vías de avance de la colonización (Holz y Placci, 2003, modificado de Ligier, 2000).



**Figura 4.** Sitio en el cual se realizó tumba y quema de árboles con el fin de establecer cultivos.



**Figura 5.** Cultivos de mandioca (*Manihot esculenta*) y mamón (*Carica papaya*) en Andresito.



**Figura 6.** Cultivo monoespecífico de yerba mate (*Ilex paraguariensis*) en el que no ha sido eliminada la cobertura de hierbas.



**Figura 7.** Yerbatal en el que se eliminó la cobertura herbácea de manera mecánica, pasando rastra.



**Figura 8.** Plantación de pinos realizada recientemente, ubicada rodeando a remanentes de bosques primarios en Wanda.



**Figura 9.** Potrero activo ubicado en Santiago de Liniers.





## Capítulo 3

### Efecto de variables históricas, topo-edáficas y de paisaje sobre la regeneración de los bosques secundarios

#### 3.1. Introducción

Durante el proceso de regeneración de la vegetación se observan una serie de cambios florísticos y estructurales generados por múltiples mecanismos, que actúan a diferentes escalas de tiempo y espacio (McCook, 1994; Fastie, 1995). En este sentido, se consideran como “mecanismos” a todas aquellas interacciones que contribuyen a los cambios sucesionales, las cuales son definidas en función del nivel de organización abordado (Pickett et al., 1987). Los mecanismos constituirían la “fuerza impulsora” de los cambios que se producen durante la sucesión vegetal.

La investigación contemporánea sobre sucesión se desarrolló, en gran medida, tomando como marco conceptual la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967; Hanski, 1999; Mouquet y Loreau, 2003) y el modelo de tres trayectorias (tolerancia, facilitación e inhibición) propuesto por Connell y Slatyer (1997). Este último modelo ha sido sumamente útil como esquema teórico para poner a prueba hipótesis, pero con el tiempo se fue demostrando que las trayectorias sucesionales son más complejas y que, en realidad, los tres caminos propuestos por estos autores son el resultado de la interacción de numerosos mecanismos (Glenn-Lewin y van del Maarel, 1992; del Moral et al., 1995; Fastie, 1995). Las perspectivas actuales de sucesión incluyen dentro de los factores involucrados en este proceso, tanto los relacionados con la disponibilidad de espacio (e.g., tamaño del sitio, dispersión) como aquellos que tienen que ver con la disponibilidad diferencial de especies (e.g., dispersión, disponibilidad de recursos) y las características propias de las mismas (e.g., ecofisiología, historia de vida) (Pickett et al., 1987; Johnson, 2000).

Pickett et al. (1987) propusieron una estructura jerárquica que incorpora las causas, procesos y factores modificadores de la sucesión y sirve como referencia para analizar e interpretar a los múltiples mecanismos que actúan a diferentes escalas (Tabla 1). Por ejemplo, la estructura del paisaje, es decir los elementos físicos dentro del mismo y sus interrelaciones espaciales, pueden influir en los organismos en diversos sentidos (Wallace y Gray, 2002; Pearson, 2002), como, por ejemplo,

facilitando o impidiendo la movilidad de animales dispersores desde un sitio a otro (Pearson, 2002; With, 2002). Los organismos, a su vez, pueden crear nuevas estructuras en el paisaje o modificar las existentes (McNaughton, 1984). Uno de los cambios en la estructura del paisaje debido particularmente a las actividades humanas es la fragmentación del hábitat, la cual interrumpe la conectividad dentro del mismo y puede interferir con la dispersión de las especies, dando como resultado que las poblaciones se encuentren más aisladas y, por lo tanto, que sean más sensibles a la extinción (Laurance et al., 1997; With, 2002). El uso de la tierra es uno de los principales factores que modifican la estructura del paisaje (Turner et al., 2001) y tiene un efecto directo sobre la sucesión al afectar, entre otras variables, a la disponibilidad de semillas, vegetación remanente, predación de renovales y características físicas y químicas de los suelos (Uhl, 1987; Reiners et al., 1994; Sun et al., 1995; Vieira et al., 1994; Nepstad et al., 1996).

El interés en analizar los procesos sucesionales integrando diferentes escalas se ha incrementado en la últimas décadas (Foster, 1992; Grau y Veblen, 2000; Gerhardt y Foster, 2002). Se ha sugerido que la importancia de las variables que influyen sobre la regeneración de los bosques depende de la escala temporal en la cual se analice el proceso, puesto que la misma va cambiando a lo largo del tiempo (Christensen y Peet, 1984). Muchos estudios han demostrado que los disturbios ocasionados por el uso agropecuario, juegan un papel clave en la determinación de la estructura y composición de los bosques secundarios (Foster, 1992; Reiners et al., 1994; Nepstad et al., 1996; Holl, et al., 2000; Ferguson et al., 2001) y que su efecto es más importante durante los primeros cien años (Whitney y Foster, 1988; Mottskin et al., 1999; China y Helmer, 2003). En otros trabajos se ha propuesto que en los estadios sucesionales más avanzados, van adquiriendo mayor importancia otras variables, tales como las fisiográficas (Gerhardt y Foster, 2002), la estructura del paisaje, el tamaño de los parches y la distancia a las fuentes de semillas (Cook et al., 2005).

### **3.1.1. Importancia de los bosques secundarios**

Numerosos autores han señalado la creciente necesidad de profundizar en la comprensión de la dinámica de recuperación de estos bosques y en los servicios ambientales que brindan, con el fin de establecer pautas de manejo apropiadas que permitan la conservación del sistema a largo plazo (Brown y Lugo, 1990; Aide, 2000; Guariguata y Ostertag, 2001; Feldpausch et al., 2004; Frangi et al., 2003). Este tipo de bosques cubre aproximadamente 350.000 ha de la provincia de Misiones (Kozarik y Díaz Benetti, 1997) y, a pesar de los numerosos servicios que brindan, generalmente se los desvaloriza (principalmente durante las primeras etapas sucesionales) ya que son percibidos como “tierras improductivas”. Por lo tanto, hay una fuerte tendencia a deforestar estas tierras.

Los bosques secundarios son valiosos por numerosas razones: 1) Contienen una gran cantidad de especies que la gente emplea como medicinales, rituales o alimentarias (Sabhasri, 1978; Toledo et al., 1995). Esto significa que, manejados de manera sustentable, podrían satisfacer muchas de las necesidades de productos no maderables que tienen las poblaciones locales (Lovejoy, 1985; ITTO, 2002). 2) Su productividad es mayor que la de los bosques primarios (Brown y Lugo, 1990), es decir, que son una importante fuente de madera (Finegan, 1992) y sumideros de CO<sub>2</sub> (Fearnside y Guimaraes, 1996; Silver et al., 2000). 3) Cuando los campos agropecuarios son abandonados, la regeneración del bosque en los mismos permite la recuperación de los suelos (Brown y Lugo, 1990; Frangi et al., 2004). Por otro lado, más allá del uso directo para cubrir necesidades humanas, funcionan como protectores de cuencas (de Paula Lima y Zakia, 2000), previenen la erosión de los suelos (Szott et al., 1991) y sirven como refugio de la biodiversidad (Budowski, 1965; Lebrón, 1980; Lovejoy, 1985; Lamb et al., 1997). Todas éstas, son importantes funciones que permiten mantener el funcionamiento de los ecosistemas.

### **3.2. Objetivo general**

Analizar la influencia de diferentes variables históricas, topo-edáficas y de paisaje sobre la composición florística y diversidad de los bosques secundarios en el norte de la provincia de Misiones, los cuales representan la distribución más austral del conjunto de Bosques Atlánticos de América del Sur.

### **3.3. Hipótesis**

**Hipótesis 1.** Durante los primeros años de sucesión, las variables que más influyen sobre la composición florística de los bosques secundarios son el tipo de uso histórico y los años de abandono.

**Predicción 1.1.** Se espera que durante los primeros años de sucesión, la composición florística pueda ser diferenciada en función de la edad de los bosques (años desde el abandono) y el tipo de uso que tuvo el sitio en el cual regeneran. Los ordenamientos de censos de especies deben discriminar los sitios con diferente edad y tipo de uso y, por lo tanto, la composición de especies deberá estar correlacionada principalmente con dichas variables.

**Hipótesis 2.** En etapas más avanzadas de sucesión, el uso histórico va siendo menos importante en la determinación de la composición florística.

*Predicción 2.1.* Se espera que la composición florística de los bosques secundarios más maduros, ya no pueda ser discriminada en función del tipo de uso. En los ordenamientos de censos realizados en bosques de mayor edad, no se podrán identificar tendencias de agrupamientos en función de dichas variables.

**Hipótesis 3.** La riqueza y diversidad de especies se incrementa durante los primeros años de sucesión en todos los sistemas, pero la tasa de incorporación de nuevas especies y la diversidad son diferentes según el uso histórico.

*Predicción 3.1.* Durante los primeros años de sucesión, el aumento en riqueza y diversidad de especies deberá estar correlacionado con el tiempo de abandono de los campos. Los ordenamientos, considerando riqueza y diversidad de especies, deben discriminar los grupos de sitios con diferente edad y tipo de uso.

### **3.4. Metodología**

#### **3.4.1. Área de estudio**

El trabajo de campo fue desarrollado en tres áreas, una de ellas ubicada en el extremo norte de Misiones en el municipio de Andresito (Departamento de General Belgrano), otra en San Antonio (en el Parque Provincial Urugua-í, Departamento de General Belgrano) y la otra abarcando los municipios de Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers (Departamento de Eldorado) (Figura 1, Tabla 1 del Anexo). Se seleccionaron estas tres áreas por tener diferencias en la composición florística de los bosques (Cabrera, 1976) y estar ubicadas en zonas relativamente accesibles y con pobladores locales asentados desde hace mucho tiempo, lo cual permitió averiguar las historias de uso de los sitios muestreados. Esto último es importante, dado que en zonas con migraciones humanas recientes resulta difícil o imposible poder inferir la historia de uso del sitio.

#### **3.4.2. Selección de sitios de muestreo**

Para el muestreo se identificaron campos agropecuarios con distinta edad de abandono (cronosecuencias), ubicados en tierras privadas pertenecientes a pequeños y medianos productores. Las

cronosecuencias son uno de los medios más utilizados para analizar y describir la recuperación de la vegetación en amplios períodos de tiempo y formular modelos descriptivos o hipótesis acerca de los mecanismos que determinan los cambios durante la sucesión (Pickett, 1989; Gleen-Lewin y van de Maarel, 1992). Para ello, se buscaron campos abandonados que estuvieron sometidos a las principales actividades agropecuarias de la región: **cultivos de yerba mate**, **plantaciones de pinos** (forestaciones con *Pinus* spp. y posterior extracción de madera), **ganadería** (implantación de pasturas y forrajeo de ganado) y **cultivos anuales** (tumba y quema de bosque y establecimiento de cultivos de mandioca, maíz, zapallos, porotos o tabaco). En el norte de Misiones, muchas veces estas actividades son realizadas en una misma chacra, por lo tanto a escala de paisaje existe un mosaico muy diverso de parcelas de distinto tamaño y con diferente uso histórico.

Tal como se señaló en el capítulo anterior, los distintos tipos de bosques de Misiones comparten la mayoría de las especies leñosas. Dentro de los bosques estudiados, los de la zona de Andresito e Iguazú presentan mayores densidades de palmito (*E. edulis*) y palo rosa (*A. polyneuron*) (Martínez-Crovetto, 1963; Cabrera, 1976; Holz *et al.*, 2001). Estas dos especies se encuentran en menor densidad en la zona de San Antonio y prácticamente no aparecen en Eldorado; de acuerdo a testimonios de pobladores locales, antiguamente hubo poblaciones de palmitos en dichas zonas, pero fueron desapareciendo como consecuencia de la intensa explotación que tuvieron.

En cada área de trabajo se trató de obtener para cada tipo de uso, sitios representativos de un amplio rango de edades de abandono. Para ciertos tipos de uso esto no fue posible, debido a las características socioeconómicas específicas de cada área.

Los pinos comenzaron a plantarse en el norte de Misiones en la década del '70, por lo tanto no fue posible encontrar sitios para el muestreo con más de 15 años de abandono. En tanto que en el área de Eldorado, no fue posible encontrar potreros recientemente abandonados y en la zona de Andresito (que fue colonizada en la década del '80), fue difícil encontrar sitios con muchos años de abandono.

En ningún área se encontraron yerbales abandonados muy antiguos, ya que la producción de yerba mate siempre fue una actividad intensamente practicada. Las plantaciones suelen ser abandonadas en las épocas en que la yerba tiene un precio muy bajo, pero cuando aumenta su valor vuelven a ser utilizadas.

Por estos motivos, uno de los aspectos más difíciles de solucionar en este trabajo y que insumió muchísimo tiempo, fue justamente la búsqueda de sitios de muestreo adecuados. En el análisis de datos e interpretación de resultados, se ha tenido en cuenta este desbalance en las cronosecuencias, en relación a los usos y áreas de estudio.

### 3.4.3. Diseño de muestreo

En cada sitio seleccionado se realizaron censos de vegetación mediante transectas de 10x100m, subdivididas en subparcelas de 5x5 m para el cálculo de frecuencia y para mediciones de regeneración (Figura 2). En el área de estudio los fragmentos de bosques secundarios suelen ser sitios relativamente pequeños, inmersos en una matriz de cultivos y/o bosques; por lo tanto, se utilizó un muestreo preferencial para establecer las transectas dentro de los parches y uno sistemático para establecer las sub-parcelas de regeneración (Gauch, 1982; Matteucci y Colma, 1982). En los parches muy pequeños (menores a 1 hectárea) se estableció una única transecta y en los de mayor superficie se establecieron dos. Estas transectas fueron ubicadas en el centro de los parches censados, a fin de evitar el efecto borde (puesto que no es el objetivo de este trabajo analizar la dinámica de los bordes).

### 3.4.4. Censos de vegetación

Se realizaron un total de 34 censos (Tabla 1 del Anexo), en los cuales se identificaron y midieron los individuos de las especies arbóreas, considerando tres categorías de tamaño, las que fueron definidas en función de los resultados de trabajos previos realizados en el área (Holz *et al.*, 2001): 1) individuos mayores o iguales a 10 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho: 1,3 m), a los cuales de aquí en adelante se denominará “**adultos**”; 2) individuos que tuvieron un DAP entre 3 y 10 cm, a los cuales se denominará “**juveniles**”; 3) individuos con una altura mayor o igual a 50 cm y con un DAP menor a 3 cm, a los que se denominará “**renovales**”. Los individuos menores a 50 cm de altura no fueron considerados en los censos, ya que su densidad en cada sitio, tanto espacial como temporalmente, es sumamente variable (Holz *et al.*, 2001). Las altas tasas de mortalidad que se registran en esta categoría están fuertemente condicionadas por las interacciones biológicas (intra e interespecíficas) y por las variaciones climáticas (Martínez Ramos y Alvarez-Buylla, 1995), por lo tanto para identificar tendencias en renovales muy pequeños, sería necesario trabajar a escalas de mayor detalle que las que se plantea este estudio.

Los individuos adultos fueron medidos en la totalidad de la transecta y para cada individuo se registró la especie a la que pertenecía, la altura y el DAP. Los individuos de la categoría juveniles, fueron medidos en 16 subparcelas de 5 x 5 m y para cada uno se registró DAP y altura. En tanto que los renovales, fueron medidos en 8 subparcelas de 5x5 m., registrándose la altura de cada uno.

La identificación de plantas fue realizada a campo y en gabinete. Los ejemplares que no pudieron ser reconocidos, fueron coleccionados y enviados al Instituto de Botánica “Darwinion” para su posterior identificación. Las especies de la familia Mirtaceae presentaron especial dificultad para ser

identificadas, debido a que en estadios tempranos de desarrollo, presentan escasas características vegetativas que pueden ser útiles para tal fin, por lo que muchas de ellas solo pudieron ser identificadas a nivel de familia.

### **3.4.5. Medición de variables ambientales**

Se consideraron tres grupos de variables: históricas, topo-edáficas y de paisaje, las que se describen en la Tabla 2.

#### *3.4.5.1. Variables de paisaje*

Las variables de paisaje se obtuvieron a partir de la interpretación y procesamiento digital de seis bandas espectrales (bandas 1, 2, 3, 4, 5 y 7), con resolución de 30m de imágenes satelitales Landsat ETM del año 2004. Las mismas fueron georreferenciadas a partir de recorridos y puntos tomados en el terreno en coordenadas geográficas, utilizando un sistema de posicionamiento global (GPS), y transformadas al sistema de proyección de Gauss Kruger. Estas coordenadas sirvieron para posicionar el punto exacto de cada sitio muestreado y las trazas de los caminos y rutas circundantes.

Las imágenes satelitales fueron interpretadas utilizando el software Erdas 8.5 y el análisis consistió en una clasificación supervisada para la obtención de mapas de usos/coberturas del suelo, utilizando el modelo de máxima probabilidad. La clasificación supervisada consiste, en una primer etapa, en la selección de píxeles que representen entidades homogéneas reconocibles de cobertura de suelo, o que puedan identificarse con ayuda de otras fuentes de información, como fotografías aéreas, puntos de control en el campo o mapas. El reconocimiento de las clases deseadas es previo a la clasificación. La regla de decisión de máxima probabilidad, se basa en la probabilidad de que un píxel pertenezca a una clase en particular. La ecuación básica asume que estas probabilidades son equivalentes para todas las clases y que las bandas de entrada de las imágenes utilizadas (seis en este caso) siguen una distribución normal. En este caso, las categorías de usos/coberturas del suelo, definidas para la clasificación de las imágenes fueron: bosque mixto primario, cañaveral (bosque ribereño con alta cobertura de bambúseas), bosque secundario, uso agrícola, uso ganadero, suelo recientemente deforestado (sin uso agropecuario) y plantaciones forestales (monocultivos de especies arbóreas). Las interpretaciones realizadas fueron posteriormente corroboradas a campo, a fin de validar las categorías previamente asignadas en el análisis de las imágenes.

Una vez obtenido el mapa de usos/coberturas del suelo, se obtuvieron a partir de él diferentes métricas del paisaje. Turner (1989) define al paisaje como áreas espacialmente heterogéneas, al menos en un



factor de interés; en su acepción geográfica o espacial, se lo puede definir también como el conjunto de elementos de un territorio ligados por relaciones de interdependencia (González Bernáldez, 1981). El resultado de esas interacciones se manifiesta, de forma más o menos directa, en la estructura espacial de los elementos, existiendo diferentes clases de heterogeneidad de paisajes de acuerdo a la escala de análisis.

Las muestras del paisaje se definieron en función de un círculo alrededor de cada sitio censado. Para ello, cada sitio fue posicionado sobre la imagen satelital y se lo utilizó como centroide de dicho círculo. Variando el radio del mismo se definieron tres escalas: 500, 1000 y 3000 metros alrededor de cada sitio censado, lo que equivale a muestras de paisaje de 78,53 ha, 314,15 ha y 2.827,43 ha, respectivamente. Esto permitió evaluar cada variable en función de la escala analizada. El objetivo de tomar tres radios diferentes fue identificar un tamaño de muestra que permitiera discriminar los sitios de las diferentes áreas en función de características del paisaje.

Los píxeles (30x30m de resolución espacial) fueron agrupados por categoría conformando las unidades o clases, para lo cual se utilizó un método de agrupamiento. Por último, se calcularon las métricas del paisaje para cada muestra, las que fueron calculadas con el módulo Patch Analys en un entorno ArcView.

Para seleccionar las variables de paisaje a utilizar, se evaluó la autocorrelación de las mismas y el aporte de variabilidad de cada una, a partir de un análisis de componentes principales y matrices de correlación. Se seleccionaron aquellas variables que estuvieron menos correlacionadas y explicaron mayor variación, las que se describen en la Tabla 2.

#### *3.4.5.2. Variables históricas*

Se registró la historia de uso y edad de abandono de cada sitio, mediante entrevistas a los propietarios de los campos, la mayoría de los cuales fueron los primeros dueños o heredaron las tierras de sus padres, puesto que las áreas seleccionadas para este estudio fueron colonizadas a partir de 1920 (ver capítulo 2). Dado que para las áreas analizadas no se cuenta con fotografías aéreas secuenciadas a lo largo de las últimas décadas, no se pudieron utilizar métodos de fotointerpretación para la selección de sitios.

### 3.4.5.3. Variables topo-edáficas

En cada sitio se determinó el porcentaje de pendiente y el tipo de suelo. La pendiente fue medida utilizando clinómetro y el tipo de suelo fue determinado de acuerdo a la nomenclatura propuesta por CARTA (1964).

## 3.4.6. Análisis de datos

### 3.4.6.1. Características del paisaje

Se aplicó un análisis de ordenamiento, con el fin de evaluar la posición de los censos a lo largo de ejes que resumieran la información de las diferentes variables. Se utilizó el análisis de componentes principales (ACP), el cual comprende un procedimiento matemático que transforma un conjunto de variables correlacionadas, en un conjunto menor de variables no correlacionadas llamadas “componentes principales”; a partir de los mismos, se obtienen gráficos de dispersión de observaciones y/o variables que permiten visualizar los datos e identificar asociaciones entre los mismos (Johnson, 1998).

Para obtener agrupaciones de sitios que fueran relativamente similares en cuanto a las características del paisaje, se realizó un análisis de agrupamiento utilizando la distancia Euclídea para construir la matriz de distancias y el método de Ward para el agrupamiento (Ward, 1963). En este método, la distancia entre dos agrupamientos se define como el cuadrado de la distancia entre las medias de esos agrupamientos, dividida entre la suma de los recíprocos de la cantidad de puntos que se encuentran dentro de cada uno de ellos; es decir, que calcula la distancia entre agrupamientos y, cuando los une, realiza una ponderación (por el tamaño de cada grupo) de todos los agrupamientos participantes, minimizando de esta manera la pérdida de información que ocurre en cada unión.

Para ambos análisis, se utilizaron los valores de las variables de paisaje descritas en la Tabla 2, los que fueron transformados mediante logaritmo en base 10 y estandarizados.

### 3.4.6.2. Relación entre composición florística y variables ambientales

Para cada censo se calcularon los siguientes parámetros estructurales:

- área basal total y por especie para la categoría adultos
- IVI (índice de valor de importancia) para la categoría adultos = área basal + densidad relativa + frecuencia relativa
- densidad total y por especie para todas las categorías de tamaño

Los datos de composición florística fueron explorados inicialmente mediante análisis de correspondencia (AC; Greenacre, 1994). Esta es una técnica que permite representar gráficamente filas y columnas de una tabla de dos vías de variables categorizadas, como puntos en un espacio Euclídeo. Para la matriz de desviaciones por celda se obtiene un conjunto de autovectores y autovalores, que son usados para construir un subespacio óptimo para la representación de los perfiles fila y columna ponderados por sus respectivos pesos. Los ejes son extraídos en relación a la desviación Chi cuadrado explicada por cada uno y la proporción de inercia total explicada por cada eje es usada como criterio de selección del número de ejes necesarios para la representación (inercia es el valor de Chi cuadrado dividido por el gran total de la tabla). Los gráficos de los resultados permiten explorar e interpretar relaciones entre los datos e identificar valores extremos y tendencias.

La relación entre las variables ambientales y la composición florística de los bosques fue evaluada mediante análisis de correspondencia canónica (ACC; ter Braak, 1986, 1995). Esta técnica selecciona las combinaciones lineales de variables ambientales, que maximizan la dispersión de las especies, es decir, asigna a las variables ambientales el peso más adecuado para explicar los patrones de variación en las especies. Combina la correlación y regresión entre datos florísticos y factores ambientales en el análisis de ordenamiento; por lo tanto, los diagramas resultantes expresan no solamente patrones de variación florística, sino también las principales relaciones entre las especies y cada una de las variables ambientales (Jongman et al., 1995). Para este análisis, los datos de las variables ambientales fueron transformados mediante logaritmo en base 10 y estandarizados. Se seleccionaron las variables ambientales no correlacionadas, a través de la matriz de correlación y del factor de inflación de cada variable (ter Braak y Smilauer, 1998). Los datos de vegetación también fueron transformados mediante logaritmo en base 10 y se utilizó la opción de bajar el peso de las especies raras, puesto que las mismas se desplazan hacia el extremo de los ejes, generando un efecto en bloque que distorsiona los resultados. Para evaluar la significación estadística de los diferentes ejes del ACC, se utilizó el test de permutaciones de Monte Carlo, que utiliza permutaciones repetidas de las muestras para dicha evaluación. Cada eje fue testeado en un nivel de 5% de confianza, con 1.000 permutaciones.

Tanto para el AC como para el ACC se consideraron separadamente las tres categorías de tamaño, puesto que presentan marcadas diferencias en relación a diversas características ecológicas (Holz *et al.*, 2001; Holz y Placci, 2003). En todas las categorías de tamaño, se tuvieron en cuenta las especies que aparecieron en 3 o más censos, o en solamente 1 ó 2 censos, pero con alta abundancia relativa.

### 3.4.6.3. Relación entre riqueza y diversidad de especies y variables ambientales

Para cada censo se calculó la diversidad de especies mediante el índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ), utilizando logaritmo natural y valores de densidad. La relación entre riqueza, diversidad y edad de los bosques fue analizada gráficamente y, en los casos en que las variables mostraron una relación lineal, mediante correlación. Para este último análisis, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman para rangos (Zar, 1999).

Para obtener grupos de censos en función de las variables estructurales se aplicó un análisis de agrupamiento, utilizando el cuadrado de la distancia Euclídea para armar la matriz de distancias y el método de Ward para el agrupamiento (Ward, 1963). Posteriormente se aplicó un análisis de ordenamiento, utilizando componentes principales (ACP), con el fin de evaluar la posición de los censos a lo largo de ejes que resumieran la información de las diferentes variables estructurales y analizar tendencias en relación a las variables ambientales.

## 3.5. Resultados

### 3.5.1. Características del paisaje

La Figura 3 muestra el ordenamiento de los sitios a lo largo de los dos primeros ejes de variación del ACP. Se observa que cuando se consideran las variables de paisaje a la escala de 3.000 m de radio, los sitios se separan más claramente en función del área a la cual pertenecen (Figura 3 c, Tabla 3): en el eje 1 los sitios se segregan principalmente en relación a la superficie de bosque, tamaño promedio de los parches, heterogeneidad del paisaje y distancia promedio a los parches de bosque; en tanto que en el eje 2 se segregan principalmente en relación a la complejidad en la forma de los parches y a la distancia a grandes parches de bosque. Las cuatro agrupaciones principales de censos que se observan en este análisis, se corresponden con las identificadas en el análisis de clasificación (Figura 4).

Los sitios del **Grupo 1**, que corresponden al área de San Antonio, se caracterizan por estar ubicados en zonas con mayor superficie de bosque y en un paisaje más homogéneo, con parches de bosque de mayor tamaño (Figura 1b). Estos sitios están dentro del Parque Provincial Urugua-í. Los tres sitios que se ubican en una posición más cercana al eje 1, presentan mayores valores de complejidad en la forma de parches, debido a que se encuentran cerca de zonas de cañaverales y en el borde de una ruta.

Los sitios del **Grupo 2** corresponden a Santiago de Liniers. Se caracterizan por estar ubicados en zonas con menor superficie de bosque que los del Grupo 1, con parches de bosque de menor tamaño y

más aislados. El paisaje presenta mayor heterogeneidad, pues se trata de un área habitada principalmente por pequeños y medianos productores, que tienen propiedades en las cuales desarrollan diversos cultivos y conservan parches de bosque de diferente tamaño (Figura 1).

Los sitios del **Grupo 3**, pertenecen mayoritariamente al área de Andresito. Están ubicados hacia el centro del diagrama, pues tienen características ambientales intermedias en relación a las otras áreas (Figura 1c).

El **Grupo 4** incluye sitios pertenecientes al área de Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers. Estos sitios, si bien comparten ciertas características con los del Grupo 2, se diferencian del mismo principalmente, porque están en zonas con parches de bosques con forma menos compleja y se encuentran a mayor distancia de parches grandes de bosque (Figura 1a).

Puesto que los valores calculados a partir de muestras de 3.000 m de radio, son los que mejor permiten discriminar los sitios en función de las características del paisaje en el cual se encuentran, estos fueron utilizados en el siguiente análisis.

### **3.5.2. Relaciones entre composición florística y variables ambientales**

En la Tabla 4 de correlaciones entre las variables ambientales se observa que hubo una alta correlación entre heterogeneidad del paisaje, superficie de bosque, tamaño de los parches y distancia promedio a los mismos, así como entre tipos de suelo y porcentaje de pendiente (los suelos más profundos se encuentran en áreas con menores pendientes). Como es esperable, se registra también cierta correlación entre el tipo de suelo y el uso histórico, ya que cada actividad agropecuaria se realiza preferentemente en un determinado suelo: las plantaciones de yerba mate se establecen en suelos profundos (Sue9), los potreros suelen emplazarse en diferentes suelos (Sue9, Sue6A y Sue6B) en tanto que las plantaciones de pinos y de cultivos anuales, se ubican preferentemente en suelos profundos (Sue9), pero también se las puede encontrar en suelos con cierto grado de pedregosidad (Sue6B).

A partir de la matriz de correlaciones y de los valores de inflación, se seleccionaron las variables no correlacionadas para incluirlas en el ACC. Las variables seleccionadas, en todas las categorías de tamaño, fueron las siguientes: tamaño promedio de parches de bosque, complejidad en la forma de los parches, pendiente, años desde el abandono y uso histórico.

### 3.5.2.1. Análisis de la categoría adultos

Para este análisis se utilizaron valores de Índice de Valor de Importancia (IVI) de la categoría adultos, que es una variable sintética obtenida a partir de otras (área basal de la especie + abundancia relativa + frecuencia relativa). Los potreros con pocos años de abandono (P2, P3a y P3b) no presentan individuos en esta categoría, por lo cual no son considerados en el AC. El análisis exploratorio de los datos indica que los sitios con pocos años de abandono, presentan una composición florística muy diferente a la de los bosques más maduros. En la Figura 5 (a-d) se observa que tres de los censos del área de Santiago de Liniers, dominados por especies exóticas (Pi10, P27 y P35), presentan características muy diferentes al resto (Figura 5a y b, Tabla 5). Por otro lado, los bosques jóvenes se segregan de los más antiguos, absorbiendo gran parte de la variabilidad. Un antiguo potrero de 10 años de abandono, aparece como un sitio con una composición florística muy diferente a la de otros sitios de la misma edad, pero con distinto uso histórico (Figura 5b, c y d).

A partir de la exploración de datos mediante AC se seleccionaron los censos para utilizar en el ACC. Los censos que fueron muy diferentes al conjunto principal no fueron considerados para dicho análisis, puesto que este tipo de datos absorben gran parte de la variabilidad y no permiten identificar claramente otras tendencias (Kent y Cooker, 1992). Por lo tanto, no fueron incluidos en el ACC los bosques con menos de 8 años y un antiguo potrero de 10 años (Pot10), que presentó solamente 30 individuos/ha y 3 especies; y tampoco los sitios dominados por especies exóticas, puesto que las características sucesionales que presentan son muy diferentes al resto de los sitios (capítulo 4 de esta tesis, puntos 5.1.4).

Los resultados del ACC muestran que la correlación entre las variables ambientales y la composición de especies de árboles adultos es estadísticamente significativa, para la totalidad de los ejes y también para el primer eje (Figura 6, Tabla 6). Los dos primeros ejes explican el 26,9 % de la variabilidad total de la composición de especies y el 50,4% de la variación de las especies con respecto al ambiente.

El primer eje está fuertemente correlacionado con la edad de los bosques y en menor medida, con el tipo de uso y la pendiente. En el semieje positivo se encuentran los censos de bosques de mayor edad, con una segregación tal, que aquellos desarrollados en antiguos cultivos anuales se ubican en posiciones más cercanas al centro del diagrama, mientras que los bosques que crecieron en potreros abandonados, se segregan hacia el extremo del semieje. Esto último se debe a que están ubicados en suelos menos desarrollados, pedregosos y con mayores pendientes (suelos de los complejos 6A y 6B). En el semieje negativo se encuentran los bosques más jóvenes, segregándose hacia el extremo del mismo, los sitios con menores pendientes y con suelos más profundos (Suelos del complejo 9).

El segundo eje está correlacionado principalmente con la complejidad de los parches de bosque y en menor medida, con el tamaño promedio de los mismos. En el semieje negativo se segregan los sitios de zonas con parches más complejos y más pequeños, que corresponden a paisajes más heterogéneos, donde se encuentran diversos cultivos.

El tercer eje está correlacionado principalmente con el tipo de uso que tuvieron antiguamente los sitios (Figura 6b). Se observa que los sitios más jóvenes se segregan más en relación al tipo de uso. En los sitios mayores a 20 años es muy marcada la separación del yerbal más antiguo (Yer30), con respecto al resto de los sitios de dicho rango de edad, lo cual indica que éste tiene una mayor similitud florística con los bosques más jóvenes.

En tanto el eje 4 está correlacionado principalmente con el tamaño promedio de los parches de bosque y en menor medida con la complejidad en la forma de los mismos.

Por lo tanto, la influencia de estas variables sobre la composición florística de los individuos adultos puede categorizarse como: edad de los bosques > variables de paisaje > tipo de uso previo al abandono.

#### *3.5.2.2. Análisis de la categoría juveniles*

Para este análisis se utilizó la densidad relativa de individuos juveniles. En el análisis exploratorio de los datos, se observa que también en esta categoría de tamaño los censos dominados por exóticas (Pi10, P27 y P35) son muy diferentes al resto (Figura 7, Tabla 7 ). Asimismo, dos de los sitios con pocos años de abandono (Pi3 y Yer4) presentan también una composición florística muy distinta al resto de los censos (Figura 7b), ya que presentan una baja densidad de individuos y muy pocas especies. Por otro lado, los tres potreros con menos años de abandono (Pot2, Pot3a, Pot3b) no presentaron individuos en esta categoría, por lo que no fueron considerados en el CA.

En resumen, para el análisis de CCA, no fueron considerados los censos dominados por especies exóticas, puesto que en los mismos las condiciones para la regeneración son muy particulares y diferentes al resto de los censos, así como tampoco los sitios con pocos años de abandono con baja densidad de individuos y muy pocas especies.

Los dos primeros ejes del ACC explican el 22,3 % de la variabilidad total de la composición de especies y el 53,0 % de la variación de las especies con respecto al ambiente (Figura 8, Tabla 8). El primer eje, al igual que lo observado en la categoría adultos, estuvo fuertemente correlacionado con la edad de los bosques, en tanto que el segundo eje está correlacionado principalmente con el tipo de uso.

En ambos ejes, la relación entre la composición de especies y las variables ambientales fue estadísticamente significativa.

En esta categoría se observan también las mismas tendencias que en los adultos, dado que en los sitios con menos años desde el abandono, se observa una mayor segregación entre diferentes tipo de uso. Los censos más jóvenes realizados en yerbales abandonados, se segregan claramente de aquellos realizados en antiguos potreros, cultivos anuales y pinares.

En los sitios mayores a 20 años, el yerbal con más años de abandono (Y30) se separó del resto de los sitios de dicho rango, indicando que la composición florística del mismo es marcadamente diferente a la de sitios de edad similar. Es importante destacar que los potreros con menos de 5 años de abandono, no presentaron individuos en esta categoría (por lo cual no fueron considerados en el análisis). Estos resultados indican que las diferencias en el establecimiento de juveniles, en sitios con pocos años de abandono y diferente uso, son muy marcadas.

El tercer eje del CCA está correlacionado principalmente con el tipo de uso que tuvieron antiguamente los sitios, en tanto que el cuarto eje está correlacionado principalmente con el tamaño promedio de los parches de bosque.

Es decir, que se puede categorizar la influencia de las variables analizadas sobre la composición florística de los individuos juveniles de la siguiente manera: edad de los bosques > tipo de uso previo al abandono > variables de paisaje.

### *3.5.2.3. Análisis de la categoría juveniles sin considerar los individuos remanentes de yerba mate*

Durante las primeras décadas luego del abandono, en los yerbales persiste aún una alta densidad de plantas de yerba mate remanentes del monocultivo, las que fueron censadas mayormente dentro de la categoría de juveniles. Al realizar nuevamente los análisis del punto anterior, pero ahora sin considerar a estas plantas, se observan tendencias similares a las anteriores, aunque la segregación en cuanto al tipo de uso es menos marcada (Figura 9, Tabla 9). Este análisis permite observar más claramente las tendencias en relación al reclutamiento de nuevos individuos de diferentes especies en los sitios. En el segundo eje, que está correlacionado principalmente con el tipo de uso, se observa una marcada segregación de un potrero de pocos años de abandono (P10) con respecto al resto de los censos de edad similar, lo cual indica que su composición florística es muy diferente.



#### 3.5.2.4. Análisis de la categoría renovales

Para este análisis se utilizó la densidad relativa de individuos juveniles. En este análisis no se consideraron los sitios dominados por especies exóticas ni tampoco un potrero con pocos años de abandono (P3a), con muy baja densidad de individuos y pocas especies, que se diferenció marcadamente del resto de los censos absorbiendo gran parte de la variabilidad (Figura 10, Tabla 10).

Los dos primeros ejes del ACC explican el 20,1 % de la variabilidad total de la composición de especies y el 55,2 % de la variación de las especies con respecto al ambiente (Figura 11, Tabla 11). La correlación entre la combinación de variables y la composición de especies fue altamente significativa, tanto para el primer eje como para la totalidad de los mismos.

El primer eje está correlacionado principalmente con la edad de los bosques y el segundo con el tipo de uso y el tamaño promedio de los parches de bosque. En tanto que el tercero está más correlacionado con el tipo de uso que tuvieron antiguamente los sitios y el cuarto con la complejidad en la forma de los parches de bosque.

Es decir, que se puede categorizar la influencia de las variables analizadas sobre la composición florística de renovales de la siguiente manera: edad de los bosques > tipo de uso previo al abandono > variables de paisaje.

En la Tabla 12 se resumen los resultados de la importancia de las variables ambientales sobre la composición de la vegetación, para cada uno de los ejes, en las diferentes categorías de tamaños.

#### **3.5.3. Relación entre riqueza y diversidad de especies de los bosques secundarios y las variables ambientales**

Para este análisis se consideraron todos los sitios utilizados para el ACC en las tres categorías de tamaño. La riqueza y diversidad de especies estuvieron relacionadas principalmente con la edad de los bosques. Ambas variables se incrementan rápidamente durante los primeros años de sucesión, y a partir de los 20 años los valores tienden a estabilizarse en todas las categorías de tamaño (Figura 12).

En la categoría adultos, los bosques secundarios mayores a 20 años alcanzan valores de 32 sp/ha. En la categoría renovales, la riqueza de especies a lo largo de las siete primeras décadas, es mayor que en juveniles y adultos (Figuras 12 y 13).

Al analizar el grado de asociación entre la riqueza y diversidad de especies con la edad de los bosques durante los 20 primeros años de sucesión, se observa que la correlación es más importante en las categorías adultos y juveniles (Tabla 13). La menor asociación en la categoría renovales indica que habría una mayor influencia de otros factores sobre dichos parámetros.

A partir del análisis de agrupamiento se identificaron cinco grupos principales de censos (Figura 14). El ordenamiento de estos grupos refleja un **gradiente temporal** a lo largo del primer eje de variación y otro relacionado con el **uso histórico** a lo largo del segundo eje (Figura 15, Tabla 14).

En el sector negativo del eje 1 del ACP se segregan los censos de menor edad, que presentan baja riqueza y diversidad de individuos, los que se separan a lo largo del eje 2, en función del tipo de uso histórico. En dicho semieje, el **Grupo 4** incluye los censos realizados en potreros y en un yermal con pocos años de abandono, en los que prácticamente no se registran individuos y por lo tanto la riqueza y diversidad son muy bajas. El **Grupo 2** incluye censos realizados en antiguos cultivos anuales y pinares, también de pocos años de abandono, pero en los que se registran alta riqueza y diversidad de juveniles y renovales. En tanto en el **Grupo 3** se encuentran los censos realizados en antiguos yerbales y en un potrero, con edades intermedias de abandono, que presentan mayor riqueza y diversidad de adultos que los del grupo 2, pero menores de juveniles y renovales.

En el sector positivo del eje 1 se segregan los sitios con mayores valores de riqueza y diversidad de especies (**Grupos 1 y 5**), que son bosques de más de 10 años. Aparecen también en este sector dos sitios de antiguos cultivos de anuales (A4 y A10) y dos yerbales (Y8 e Y10b) con pocos años de abandono, los cuales contienen alta riqueza y diversidad de individuos.

Si bien la riqueza de especies fue baja al analizar cada uno de los censos, a escala de paisaje la misma fue alta, cuando se consideró al conjunto de censos realizados en cada área (Figura 16).

### 3.6. Discusión

En los bosques analizados, la composición florística, riqueza y diversidad de especies están influidas principalmente por variables históricas y de paisaje, las que tienen diferente importancia en el proceso sucesional. El tiempo desde el abandono de los campos es la variable que más influye sobre las características de la vegetación.

Los resultados muestran que durante los primeros años de sucesión, es el tipo de uso previo al abandono el factor más importante en el control de las características florísticas de los bosques en regeneración. Estos resultados concuerdan con los encontrados en otras áreas boscosas, templadas y tropicales (Motzkin et al., 1996; China y Helmer, 2003).

Si bien las variables topo-edáficas y de paisaje explican parte de la variabilidad en la composición de especies, su influencia sobre la vegetación de los bosques secundarios analizados es menos importante que la de las variables históricas. Los resultados sugieren que durante las primeras siete décadas de sucesión, la importancia de las variables estudiadas sobre la determinación de la composición florística de los bosques puede considerarse en orden decreciente como: edad de los bosques > tipo de uso previo al abandono > variables de paisaje. En los puntos siguientes, se discute la influencia de estos diferentes grupos de variables sobre las características de los bosques.

### 3.6.1. Variables históricas

Este grupo de variables fueron las que más influyeron sobre la composición florística, riqueza y diversidad de especies. Hay numerosas explicaciones para estos resultados. En primer lugar, las especies responden de manera diferencial a las características del ambiente. Como los usos modifican diferencialmente el ambiente natural, es esperable que esto se refleje en las etapas sucesionales posteriores, en la composición florística y estructura de la vegetación.

Por un lado, la **vegetación remanente** en el momento del abandono puede influir sobre el establecimiento de renovales, ya que funciona como fuente atractora de fauna dispersora de semillas (Wunderle, 1998) y genera condiciones microclimáticas que pueden favorecer el establecimiento de renovales (Guevara y Laborde, 1993; Guimarães Vieira et al., 1994) o también puede inhibirlo, como ocurre, por ejemplo, cuando existen altas coberturas de gramíneas (Holl, 1999; Holl et al., 2000). Los sistemas analizados difieren en relación a la vegetación existente en el momento del abandono de los campos: los yerbales contienen numerosos individuos remanentes de yerba mate (*I. paraguariensis*), los que representarían un ambiente “nurse” para el establecimiento y desarrollo de nuevos individuos, en tanto que los pastos, que están presentes con mayor cobertura en potreros recientemente abandonados, inhibirían el establecimiento de renovales. Esto explicaría por qué los potreros con pocos años de abandono, en los que prácticamente no hubo establecimiento de individuos, presentaron marcadas diferencias con respecto a los demás usos. A medida que avanza la sucesión, tanto los pastos como las plantas remanentes de yerba desaparecerían a lo largo de las dos primeras décadas y esto se refleja en las características florísticas y estructurales de los bosques secundarios de mayor edad, los que son más similares entre sí, independientemente de la historia de uso del sitio.

Por otro lado, los diferentes usos influyen también sobre los **propágulos existentes en el momento del abandono**, es decir, sobre el banco de semillas y restos de árboles (como raíces y troncos) que pueden dar origen a nuevos individuos (Uhl et al., 1981; Saldariaga et al., 1988; Kammesheidt, 1998). También modifican las **propiedades químicas y físicas de los suelos**, como la densidad, pH, carbono, nitrógeno y acumulación de biomasa (Thorne y Hamburg, 1985; Fernández y Sanford, 1994; Compton y Boone, 2000; Silver et al., 2000; Piccolo et al., 2002). Es decir, que el uso histórico influiría en el proceso de regeneración de los bosques secundarios, debido a las múltiples modificaciones que genera en relación con la vegetación inicial, propágulos existentes en el momento del abandono y características de los suelos.

### 3.6.2. Variables de paisaje

Si bien se registraron importantes diferencias en las características del paisaje entre las áreas estudiadas, su influencia sobre las características de la vegetación es menos importante que la de las variables históricas. En las áreas estudiadas, los disturbios antrópicos son relativamente recientes y los parches de bosques remanentes no se encuentran como fragmentos aislados, sino que mantienen cierta conexión, formando un mosaico de bosques de distinta edad y estado de conservación. El mantenimiento de esta continuidad entre parches implica que no se generen límites duros y contrastantes entre hábitats, permitiendo así la dispersión de organismos y de flujos de materia y energía (López-Barrera y Newton, 2005). Por lo tanto, se podría considerar que los efectos de la fragmentación actual no son tan importantes en las áreas analizadas, ya que esta red de bosques que funciona como fuente de propágulos, permitiría la regeneración de los bosques secundarios y el mantenimiento de la diversidad de especies a escala de paisaje. Pero estos efectos podrían manifestarse a mediano y largo plazo, en la composición florística y estructura de estos bosques, principalmente en los de Santiago de Liniers, 9 de Julio y Eldorado, que son áreas donde el paisaje es más heterogéneo y los parches de bosque no sólo presentan menor tamaño promedio, sino que están relativamente más aislados.

Sin embargo, en otros estudios llevados a cabo en áreas sometidas a largos períodos de disturbio, tampoco se ha encontrado una relación entre las características del paisaje y la composición y diversidad de especies (Chinea y Helmer, 2003; Cayuela et al., 2006). Es interesante resaltar que los efectos de la fragmentación podrían estar manifestándose actualmente, en variables de vegetación correspondientes a otra escala de análisis: tal como fuera observado por Kageyama y Lepsch-Cunha (2001) la fragmentación afecta la variabilidad genética de las poblaciones de árboles, lo cual a largo plazo se refleja en la composición florística de los bosques. Es decir, que para poder detectar el efecto

que actualmente tienen las características del paisaje sobre la vegetación, sería necesario realizar estudios considerando variables que actúan a otras escalas.

Asimismo, otros autores sugieren que las características del paisaje influyen sobre diversos aspectos de la estructura de las comunidades, pero que sus efectos son más pronunciados con el paso del tiempo (e.g., Cook et al., 2005). En estudios realizados en bosques templados, Gerhardt y Foster (2002) remarcaron la importancia de analizar la influencia de las variables ambientales sobre la recuperación de los bosques, considerando grandes escalas espacio-temporales. Estos autores, sugirieron que dichas variables van teniendo diferente importancia a lo largo del proceso sucesional. Así, en bosques secundarios de 100 a 150 años de edad, los factores que más influyen sobre la estructura y composición de las comunidades vegetales, son los fisiográficos (principalmente geomorfología y características de los suelos), mientras que en los bosques de menor edad, el uso histórico sería el más importante. Los resultados encontrados por dichos autores, coinciden con los registrados en este capítulo, donde se identificaron a las variables históricas como las que más influyen sobre las características de la vegetación durante las primeras décadas de abandono de los campos.

Por otra parte, los bosques de Misiones constituyen la parte más austral del Bosque Atlántico; es decir, son áreas de distribución marginal para la biota de esta ecorregión y las especies arbóreas que llegan pueden considerarse como de amplia distribución (Ortega Torres et al., 1989; Lorenzi, 1998). Se podría plantear, a modo de hipótesis, que la mayor parte de estas especies tienen una alta plasticidad para adaptarse a diferentes condiciones ambientales- tal como lo ha observado Campanello (2004) en algunas especies de esta área- y, por lo tanto, las características del paisaje influyen poco sobre la distribución de las mismas. Esto explicaría por qué en los resultados del presente trabajo, se observa que las variables de paisaje tienen poca influencia sobre las características florísticas de los bosques analizados.

Otro aspecto a tener en cuenta en los paisajes fragmentados, es que en aquellos que tienen mayor disturbio antrópico, se incrementa en forma considerable la probabilidad de dispersión de especies invasoras (Hobbs R. J, 1989; Touzard et al., 2004). Esto se refleja en la presencia de bosques secundarios dominados por especies exóticas en Santiago de Liniers, que presenta un paisaje más fragmentado y con mayor tiempo de disturbio humano que las demás áreas estudiadas.

### **3.6.3. Variables topo-edáficas**

Es bien conocido el importante papel que juega este tipo de variables con relación a la vegetación, puesto que condicionan, entre otros aspectos, la disponibilidad de agua y nutrientes. Sin embargo, en

las cronosecuencias analizadas, no se encontró una influencia importante de éstas sobre las características de la vegetación. El motivo de no haber podido identificar tendencias claras, estaría relacionado, en parte, con la correlación existente entre el tipo de uso, los diferentes suelos y la pendiente del terreno, ya que cada actividad agropecuaria es desarrollada con preferencia en un tipo particular de ambiente. Por lo tanto, los efectos del tipo de suelo y la pendiente, podrían haber quedado incluidos dentro de la variabilidad debida al tipo de uso o como parte de la varianza no explicada. Para poder separar los efectos específicos de cada uno de ellos, sería necesario realizar estudios experimentales.

Por otro lado, el rango de tiempo sucesional considerado en este estudio, puede no haber sido lo suficientemente extenso, como para que se pueda observar una influencia de este grupo de variables sobre los parámetros de la vegetación analizados. Gerhard y Foster (2002) señalan que este tipo de variables cobran importancia en la composición de especies y estructura de la vegetación cuando los bosques tienen más 100 años.

Este aspecto relacionado con la escala temporal considerada, también explicaría por qué no se identificaron diferencias entre los bosques secundarios más maduros de las diferentes áreas. De acuerdo a los resultados obtenidos en otros trabajos realizados en Misiones (Cabrera, 1976; Martínez-Crovetto, 1963; Ligier, 2000) y Paraguay (Spichiger et al., 1992), los bosques del extremo norte de Misiones, donde se encuentra Andresito, presentan diferencias en la composición florística y en las características topo-edáficas con respecto a las demás áreas (capítulo 2 de esta tesis). Dado que las especies que caracterizan a los bosques de Andresito y los diferencian de los otros bosques son especies tardías (*E. edulis* y *A. polyneuron*), hubiera sido necesario realizar censos en bosques secundarios de mayor edad para detectar dichas diferencias.

#### **3.6.4. Variación no explicada en relación a las características florísticas**

Las variables ambientales consideradas, que incorporan los principales factores conocidos que influyen sobre la regeneración de los bosques, explicaron gran parte de la variabilidad con respecto a la composición de especies. En este sentido, los cuatro primeros ejes explicaron entre el 77% y el 79% de la varianza en todas las categorías de tamaño analizadas.

El porcentaje de variación no explicado estaría influido por múltiples factores, entre los que se destacan las **interacciones bióticas**. La dispersión y predación de semillas, la herbivoría y la polinización, influyen sobre la regeneración, tanto en función de las características autoecológicas de las especies como del ambiente (Hubbell y Foster, 1986; Whitmore, 1991; Kageyama y Gandara, 2000;

Holl et al., 2000). El tamaño de los parches de bosque, la distancia entre los mismos y la heterogeneidad del paisaje, han sido señalados como factores que influyen significativamente sobre la movilidad de los dispersores (Cardoso Da Silva et al., 1996; Ortiz-Pullido et al., 2000). Por lo tanto, y dadas las características del paisaje en las áreas estudiadas, las interacciones bióticas serían responsables de cierta parte de la variación observada entre los sitios analizados.

Por otro lado, la existencia de **árboles semilleros** de gran altura y cercanos a los sitios en proceso de colonización, puede favorecer la llegada de mayor cantidad de semillas de una determinada especie y generar una alta densidad de individuos de la misma, a pesar de que el sitio se encuentre inmerso en una matriz de bosque con alta diversidad (obs. pers.). Estos efectos son difíciles de cuantificar pero, son los que explicarían, en parte, la dominancia de unas pocas especies en un determinado bosque secundario. Esto explicaría, por ejemplo, la baja riqueza y diversidad de especies registrada en el presente estudio, en el bosque secundario de aproximadamente 70 años ubicado dentro del actual Parque Provincial Urugua-í.

También los **eventos climáticos a escala local** (e.g., sequías extraordinarias) pueden generar una gran mortalidad de individuos jóvenes (De Steven, 1991) principalmente durante los primeros años de abandono de los campos (Holz, 2004). Este tipo de eventos han sido poco estudiados y son de importancia clave para interpretar ciertos patrones de vegetación.

Otro de los aspectos responsables de la variación no explicada, es el relacionado con las prácticas de **manejo**. Si bien para cada tipo de actividad agropecuaria se siguen pautas tradicionales de manejo, existen diferencias particulares en relación a cada sitio. Por ejemplo, las limpiezas de pastos pueden ser más frecuentes en un yermal que en otro y, por consiguiente, esto se reflejaría en la presencia de un menor número de renovales de árboles nativos en el momento del abandono, en los sitios donde las limpiezas fueron más frecuentes. Por otro lado, la utilización de maquinaria agrícola (e.g., arados) puede influir también sobre las características de la vegetación (China, 2002). El **tiempo de uso** de un sitio puede, a su vez, tener efectos sobre la regeneración del bosque, tanto sobre las propiedades edáficas como sobre el banco de semillas del suelo (Kageyama et al., 1986). Por lo tanto, sería esperable que cierta proporción de la variación no explicada en los sitios estudiados, estuviera dada por la diferencia en relación al manejo y los años de uso de los mismos.

Por último, también es importante considerar que las variaciones temporales en el paisaje influyen sobre las posibilidades de colonización y extinción de las especies (Johnson, 2000). En este trabajo se analizan la composición y la estructura de los bosques secundarios y se consideran las características del paisaje actual, pero no los **cambios temporales en el paisaje**. Si bien los cambios más importantes en todas las áreas de estudio, se dieron en el momento de la colonización de cada una, estos han

continuado a lo largo del tiempo y por lo tanto, es posible que hayan influido sobre la composición florística de los bosques.

### **3.7. Conclusiones**

- En los bosques secundarios del norte de Misiones la composición florística, riqueza y diversidad de especies están influidas principalmente por variables históricas y de paisaje, las cuales tienen diferente importancia en el proceso sucesional.

- Durante las primeras dos décadas de sucesión, son la edad de los bosques y el tipo de uso previo al abandono, los factores más importantes en el control de la composición florística en los bosques analizados.

- La riqueza y diversidad de especies se incrementa rápidamente durante los veinte primeros años de sucesión en todos los sistemas analizados.

- A partir de los veinte años desde el abandono, los bosques secundarios ya no pueden ser diferenciados, a nivel florístico ni estructural, en función del uso histórico.

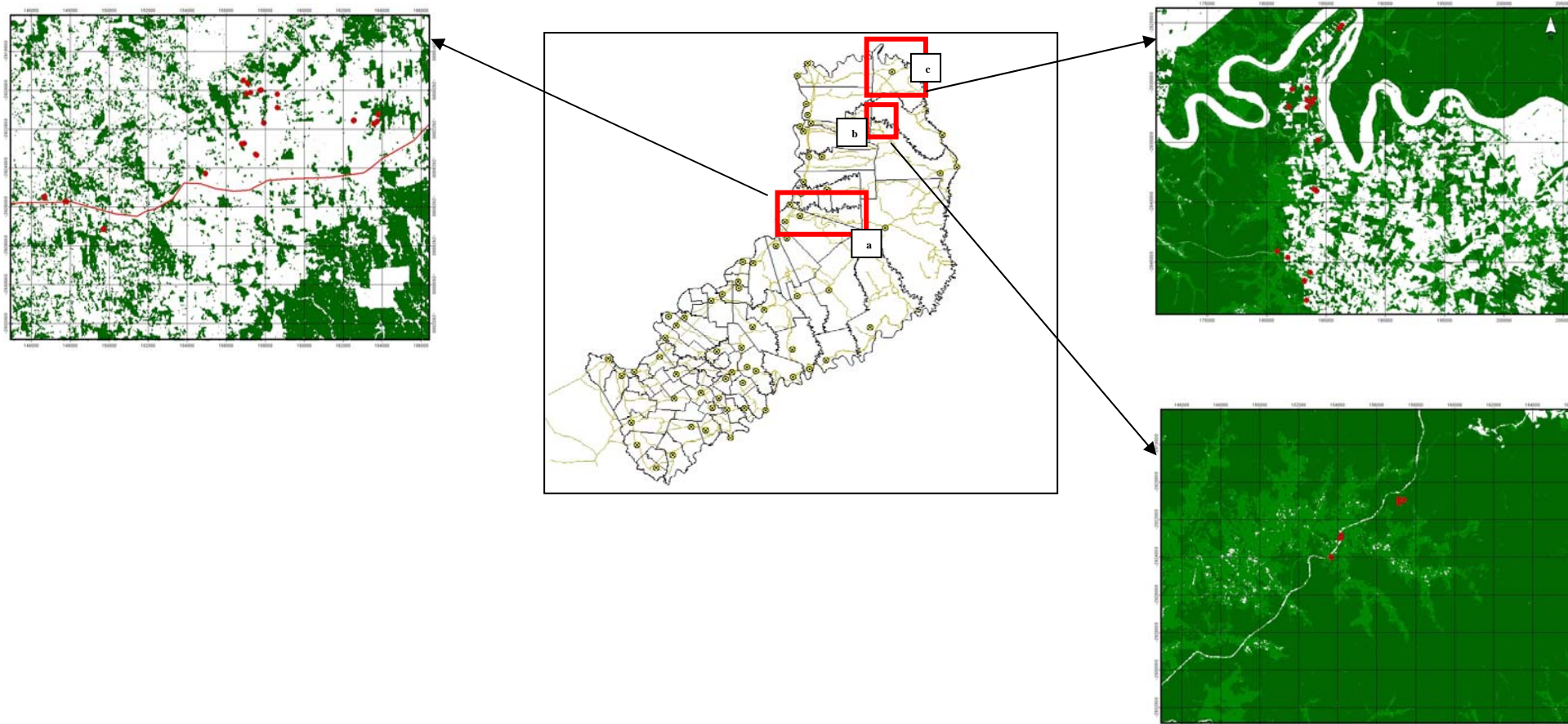
- A pesar de las importantes diferencias en las características del paisaje entre las tres áreas analizadas, la influencia de las mismas sobre la vegetación de los bosques secundarios es menos importante que la de las variables históricas.

- En las áreas con paisajes con mayor grado de fragmentación y sometidas durante más tiempo al disturbio antrópico, son más frecuentes los bosques secundarios dominados por especies exóticas.

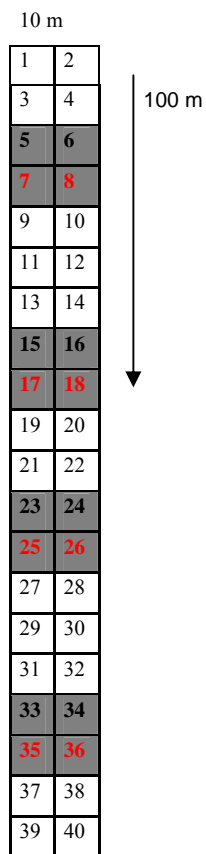


**Tabla 1.** Estructura jerárquica de las causas, procesos y factores modificadores de la sucesión (modificado de Pickett et al., 1987). La primer jerarquía se refiere a las causas generales de la sucesión, la segunda a las interacciones, procesos o condicionantes que contribuyen a la causa general de la sucesión y la tercera es la más detallada, ya que incluye a las interacciones sitio-específicas de los organismos y el ambiente.

<b>Causas generales</b>	<b>Procesos contribuyentes o condicionantes</b>	<b>Factores modificadores</b>
Disponibilidad de sitio	Disturbios a gran escala	Tamaño, severidad, frecuencia, distribución
Disponibilidad de especies	Dispersión	Patrón de paisaje, agentes de dispersión
	Banco de semillas o renuevos	Tiempo desde el disturbio, historia de uso del sitio
	Disponibilidad de recursos	Condiciones del suelo, topografía, microclima, historia de uso del sitio
Comportamiento diferencial de las especies	Ecofisiología	Requerimientos para germinación, tasas de crecimiento, tasas de asimilación
	Estrategias del ciclo de vida	Patrones de distribución de recursos dentro de la planta, comportamiento reproductivo
	Estrés ambiental	Variación climática, historia de uso del sitio
	Competencia	Presencia de competidores, predadores y herbívoros, disturbios a escala local
	Alelopatía	Química del suelo, estructura del suelo, micro y meso-organismos
	Herbivoría, depredación y enfermedades	Variación climática, ciclos de predadores, vigor de las plantas, heterogeneidad a escala local



**Figura 1.** Localización de las áreas de estudio en la provincia de Misiones. Las imágenes muestran la cobertura de bosque en cada una de ellas, los puntos rojos dentro de las mismas indican los sitios de muestro. a) Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers ( $26^{\circ} 22' 59,30''$  S,  $54^{\circ} 26' 13,2''$  O); b) San Antonio ( $25^{\circ} 49' 58,62''$  S,  $54^{\circ} 7' 49,8''$  O); c) Andresito e Iguazú ( $25^{\circ} 34' 1,88''$  S,  $54^{\circ} 8' 19,75''$  O).

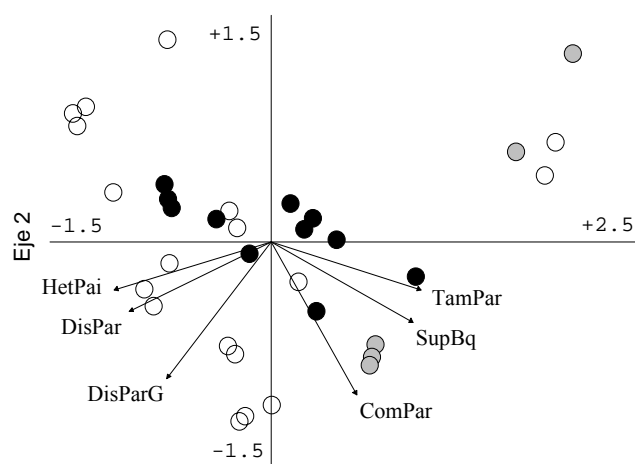


**Figura 2.** Esquema de las transectas de muestreo, localizadas en parches de bosques secundarios en el norte de Misiones (10x100 m), en las que se midió la totalidad de los individuos arbóreos adultos. Las celdas de color gris indican las subparcelas (5x5 m) en las que se midieron los individuos juveniles y los números en rojo señalan las parcelas en las que se midieron los renovales.

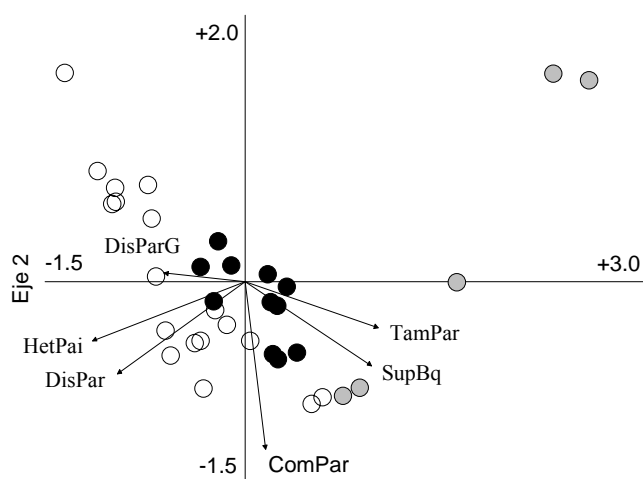
**Tabla 2.** Variables ambientales consideradas en los análisis de ordenamiento.

Código	Descripción
<b>Variables de paisaje</b>	
<i>HetPai</i>	<p><i>Heterogeneidad del paisaje:</i> Es una medida de la diversidad relativa de parches en un paisaje. Para el cálculo de la misma se utiliza el índice de diversidad de Shanon, el que será igual a cero cuando haya un único tipo de parches en el paisaje y se incrementará a medida que aumente el número de tipos de parches o la distribución proporcional de los mismos (McGaril y Marks, 1995). La ecuación que se utiliza es:</p> $H = \frac{-\sum_{i=1}^s (p_i) \ln(p_i)}{\ln(s)}$ <p>Donde H= diversidad, pi= la porción de paisaje ocupada por un tipo de cobertura y s= el número de tipos de cobertura presentes.</p>
<i>SupBq</i>	<p><i>Superficie de bosque:</i> Es la suma de las áreas de todos los parches de bosque.</p>
<i>ComPar</i>	<p><i>Complejidad del parche de bosque:</i> Mide la dimensión fractal del parche, es decir, la complejidad en su forma. Se aproxima a uno cuando el perímetro del parche presenta una forma simple y se aproxima a dos cuando la forma es más compleja, más irregular (McGaril y Marks, 1995). Debido a que los parches más grandes tienden a ser más complejos (generalmente tienen mayor heterogeneidad interna) que los más pequeños, la complejidad se calcula incorporando el peso medio del área de la dimensión fractal (McGaril y Marks, 1995). La ecuación que se utiliza es:</p> $d = \frac{\ln(A)}{\ln(P)}$ <p>Donde d= dimensión fractal, A= área, P= medida del perímetro del parche</p>
<i>DisPar</i>	<p><i>Distancia media entre los parches de bosque:</i> Es una medida del aislamiento de los parches. Mide la distancia al vecino más cercano, es decir, desde cada parche hasta el parche similar más cercano (medida desde un borde hasta el otro). A partir de estas medidas calcula el promedio de las distancias (metros) al vecino más cercano para una clase dada y a escala de paisaje. La ecuación que se utiliza es:</p> $PX_i = \sum \frac{S_k}{n_k}$ <p>Donde PX<sub>i</sub> = índice de proximidad para el parche focal i, S<sub>k</sub>= área del parche k y n<sub>k</sub> = distancia entre el vecino más cercano entre una celda del parche focal y la celda más cercana del parche k.</p>
<i>DisParG</i>	<p><i>Distancia al parche más grande:</i> Es una medida similar a la anterior, pero considerando la distancia al parche mayor a 1.000 ha más cercano.</p>
<i>TamPar</i>	<p><i>Tamaño promedio de los parches de bosque:</i> Es el promedio del tamaño de los parches de bosque en el paisaje.</p>
<b>Variables históricas</b>	
<i>Edad</i>	<i>Años desde el abandono</i>
<i>Uso</i>	<i>Tipo de uso que tuvo el sitio antes del abandono:</i> yerbal (Y), potrero (P), pinar (Pi), cultivos anuales (A)
<b>Variables topo-edáficas</b>	
<i>Pen</i>	<i>Porcentaje de pendiente</i>
<i>Sue</i>	<i>Tipo de suelo:</i> 9 (Sue9), 6A (Sue6A) y 6b (Sue6B)

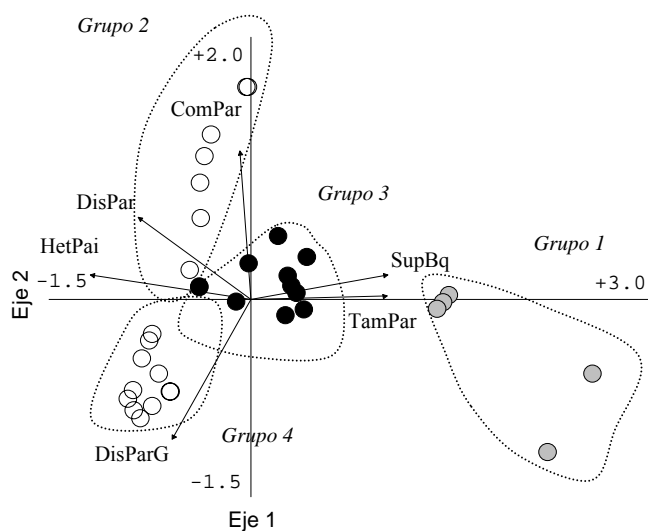
a)



b)



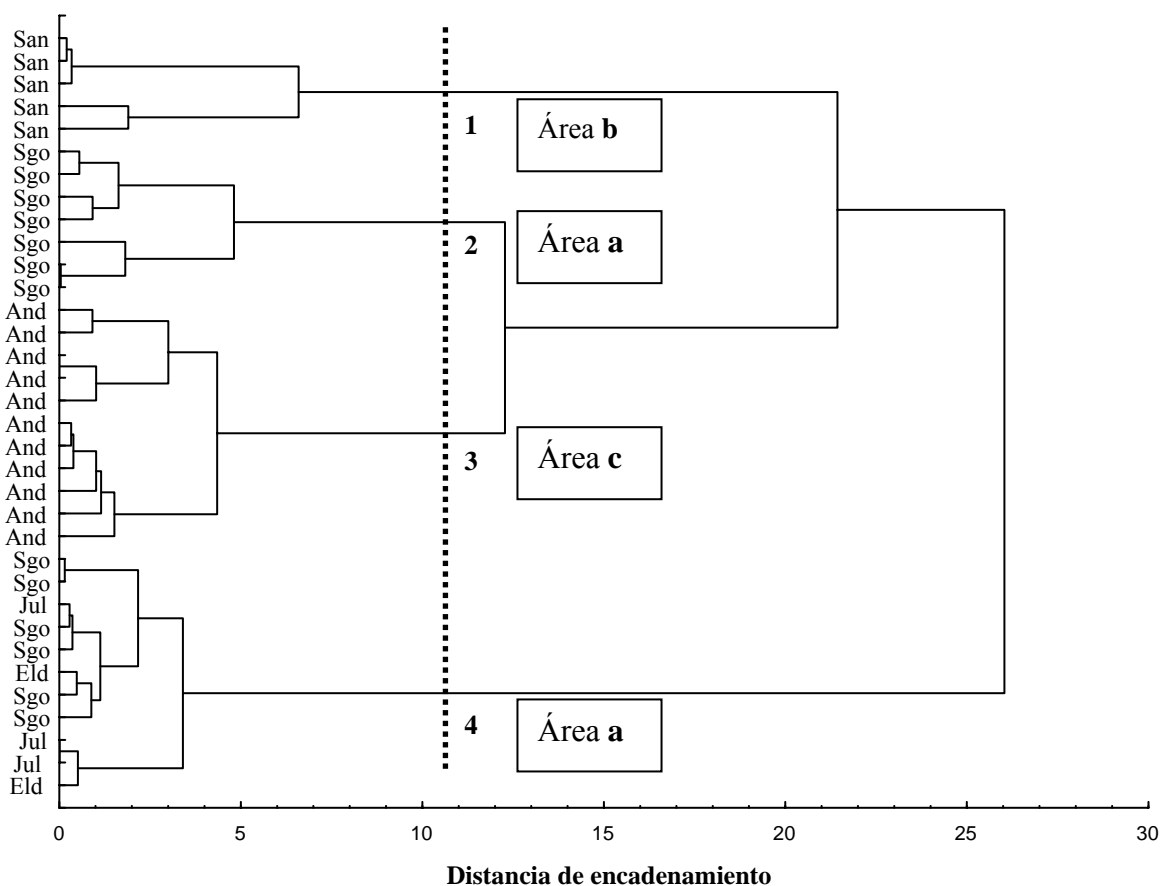
c)



**Figura 3.** Ordenamiento de los sitios estudiados (círculos) a lo largo de los dos primeros ejes del ACP, considerando las características ambientales de los mismos (representadas por flechas). Las variables de paisaje están definidas en función de muestras de 500 m (a), 1.000 m (b) y 3.000 m (c) de radio. El color de los círculos indica el área a la cual pertenecen:  $\circ$  = área de Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers;  $\bullet$  = área de San Antonio;  $\bullet$  = área de Andresito. HetPai = Heterogeneidad del paisaje; SupBq = Superficie de bosque; ComPar = Complejidad del parche de bosque; DisPar = Distancia media entre los parches de bosque; DisParG; Distancia al parche más grande ; TamPar = Tamaño promedio de los parches de bosque.

**Tabla 3.** Resultados del ordenamiento mediante ACP, considerando 6 variables ambientales y 34 sitios estudiados en el norte de Misiones. La escala indica el radio considerado para calcular los valores de las variables de paisaje.

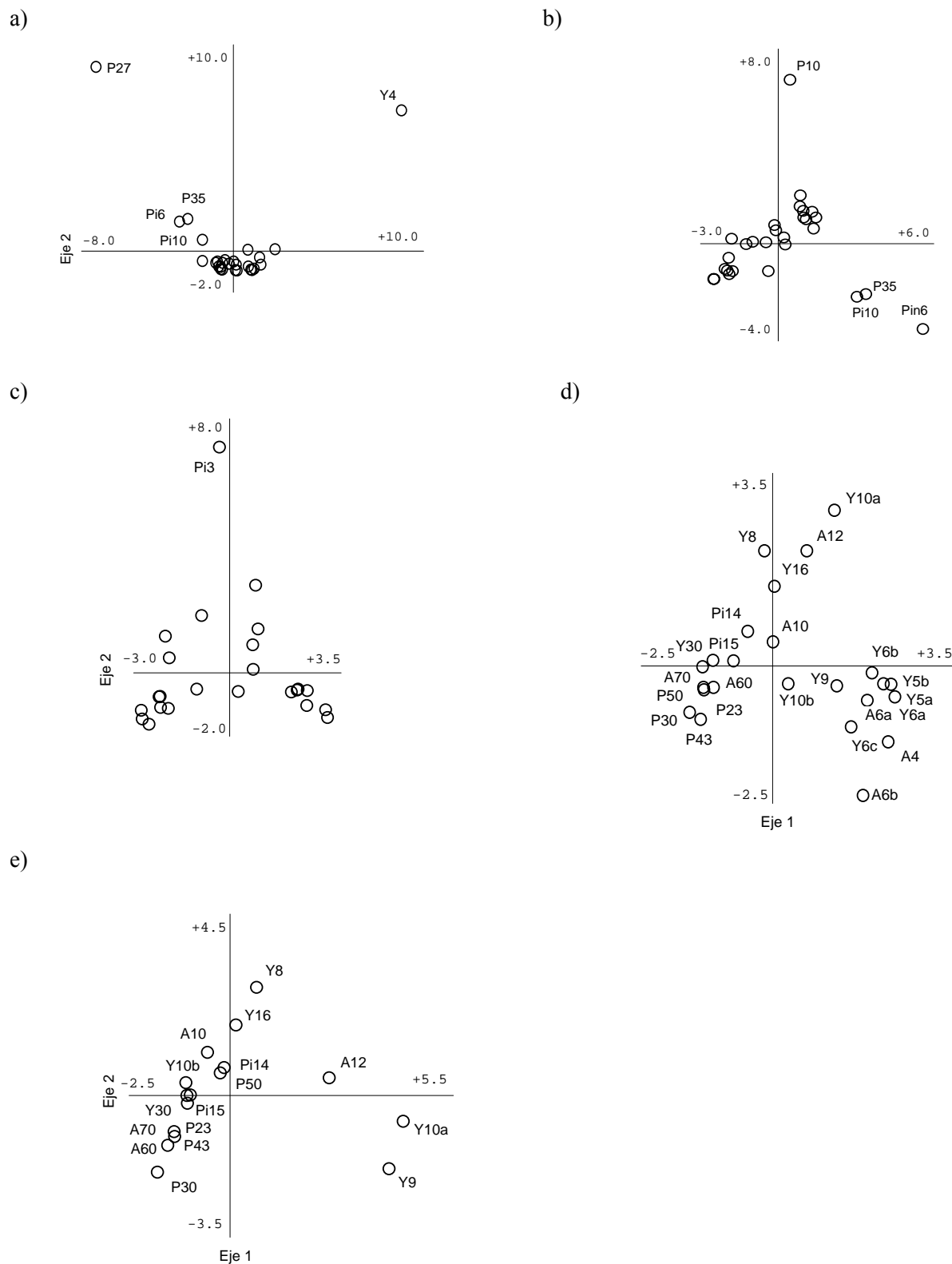
Escala	Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
500 m	Autovalor	0,65	0,174	0,083	0,07
	Porcentaje acumulado de varianza	65	82,5	90,8	97,8
1.000 m	Autovalor	0,567	0,212	0,128	0,072
	Porcentaje acumulado de varianza	56,7	77,8	90,6	97,9
3.000 m	Autovalor	0,575	0,229	0,114	0,072
	Porcentaje acumulado de varianza	57,5	80,5	91,9	99,1



**Figura 4.** Dendrograma de la clasificación de censos, considerando las variables de paisaje calculadas a partir de muestras de 3.000m de radio en los sitios estudiados en el norte de Misiones. Las variables de paisaje incluidas son las que se describen en la Tabla 2. Se utilizó el cuadrado de la distancia Euclídea para armar la matriz de distancias y el método de Ward para el agrupamiento. (1-4): grupos principales de censos. Las siglas de cada sitio indican el área a la cual pertenece: San = San Antonio, Sgo = Santiago de Liniers, And = Andresito, Eld = Eldorado, Jul = 9 de Julio. Los cuadros indicando las áreas a, b y c, se refieren a las tres áreas de la Figura 1.

**Tabla 4.** Matriz de correlación entre las diferentes variables ambientales consideradas en los bosques secundarios estudiados en el norte de Misiones. TamPar = tamaño de los parches, ComPar = complejidad en la forma de los parches, Pen = pendiente, Edad = años desde el abandono, Anu = antiguos cultivos anuales, Pin = pinares, Pot = potreros, Yer = antiguos yerbales, Sue9 = suelos del complejo 9, Sue6A = suelos del complejo 6A, Sue6B = suelos del complejo 6B.

Variables	HetPai	SupBq	TamPar	ComPar	DisPar	DisParG	Edad	Pen	Pot	Yer	Anu	Pin	Sue9	Sue6A
HetPai	1													
SupBq	<b>-0.887</b>	1												
TamPar	<b>-0.896</b>	<b>0.975</b>	1											
ComPar	.156	-.032	-.204	1										
DisPar	<b>0.747</b>	-.503	-.467	.161	1									
DisParG	.400	-.455	-.429	-.332	.024	1								
Edad	.009	-.199	-.261	.284	-.237	-.033	1							
Pen	.266	-.396	-.367	.110	.194	.061	.3990	1						
Pot	.020	-.167	-.151	-.012	-.109	-.152	.4581	.4791	1					
Yer	-.083	.144	.201	-.134	.156	.075	-.2286	-.3132	-.3846	1				
Anu	-.117	.248	.176	-.040	-.185	-.070	.0038	-.2964	-.2984	-.4752	1			
Pin	.233	-.314	-.319	.242	.136	.151	-.1984	.2585	-.2115	-.3368	-.2613	1		
Sue9	-.408	.553	.533	-.067	-.158	-.296	-.3555	<b>-0.6453</b>	-.3485	.4965	-.0277	-.2499	1	
Sue6A	.300	-.416	-.390	.020	.143	.166	.1573	.0604	.0452	-.3461	.2364	.1245	-.6971	1
Sue6B	.224	-.292	-.294	.069	.056	.220	.3120	<b>0.8196</b>	.4285	-.2936	-.2278	.2036	-.5914	-.1659



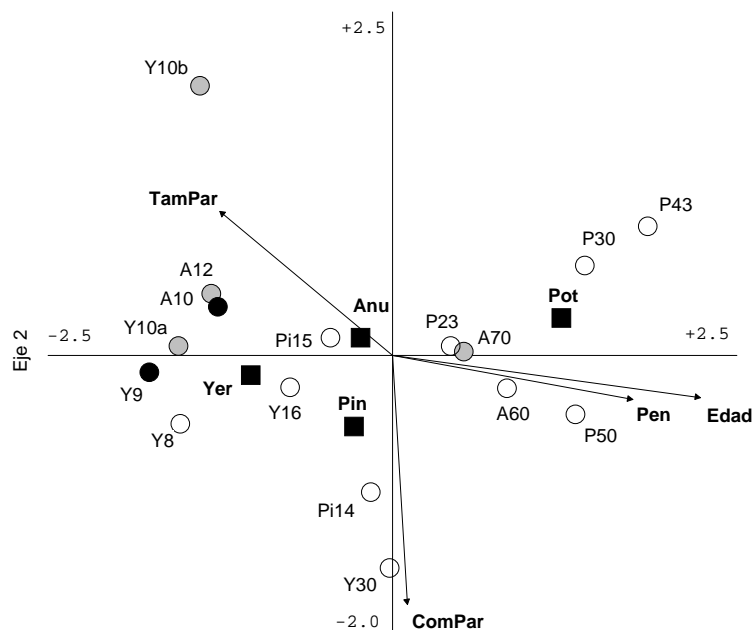
**Figura 5.** Análisis exploratorio mediante AC de los datos de IVI de individuos adultos de los bosques secundarios del norte de Misiones. El primer gráfico (a) muestra la ordenación de los censos a lo largo de los dos primeros ejes, considerando la totalidad de los sitios; los demás gráficos muestran la ordenación de los mismos extrayendo sucesivamente del análisis los censos P27 e Y4 (b); P10, Pi6, Pi10 y P35 (c); Pi3 (d) y A4, A6a, A6b, Y5a, Y5b, Y6a, Y6b, Y6c (e). Los censos del último gráfico fueron los seleccionados para incorporar en el ACC. Los nombres de los sitios indican el uso histórico (A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar edad y histórico, son diferenciados por medio de letras: a, b y c.



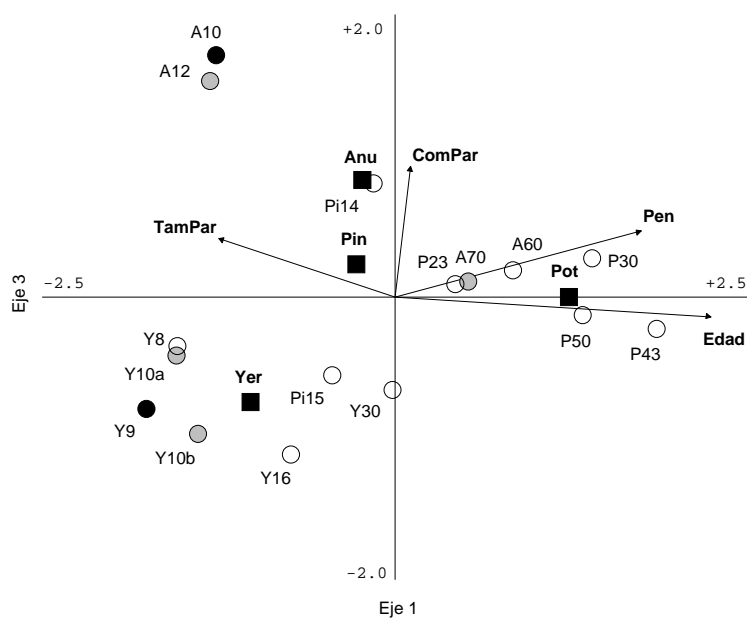
**Tabla 5.** Resultados de la exploración de los datos de composición florística de individuos adultos mediante AC, considerando la totalidad de los censos (a) y extrayendo sucesivamente los censos P27, Y4 (b); P10, Pi6, Pi10, P35 (c); Pi3 (d); A4, A6a, A6b, Y5a, Y5b, Y6a, Y6b e Y6c (e).

<b>Variable</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>	<b>Eje 4</b>	<b>Inercia total</b>
a) Autovalor	0,83	0,792	0,74	0,729	9,054
Porcentaje acumulado de varianza	9,2	17,9	26,1	34,1	
b) Autovalor	0,77	0,74	0,695	0,688	7,63
Porcentaje acumulado de varianza	10,2	19,9	29	38	
c) Autovalor	0,594	0,524	0,353	0,321	4,346
Porcentaje acumulado de varianza	13,7	25,7	33,8	41,2	
d) Autovalor	0,584	0,414	0,323	0,25	3,559
Porcentaje acumulado de varianza	16,4	28	37,1	44,1	
e) Autovalor	0,55	0,385	0,333	0,269	2,792
Porcentaje acumulado de varianza	19,7	33,5	45,4	55,1	

a)



b)



**Figura 6.** Diagramas de ordenamiento del análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando las relaciones entre los censos de vegetación de individuos adultos (círculos) y las variables ambientales seleccionadas (flechas y cuadrados) en los bosques del norte de Misiones. (a) Ordenamiento de censos a lo largo de los ejes 1 y (b) a lo largo de los ejes 1 y 3. Las flechas representan las variables cuantitativas: edad, tamaño promedio de parches de bosque (TamPar), complejidad de los parches de bosque (ComPar) y pendiente (Pen). Los cuadrados representan las variables cualitativas (uso histórico): Anu = cultivo anual, Pin = pinar, Pot = potrero, Yer = yerbal. Los nombres indican el uso histórico de cada uno (A = cultivos anuales; Pi = pinares; P = potreros; Y = yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar edad y histórico, son diferenciados por medio de letras: a, b y c. Los colores de los círculos representan el área a la cual pertenecen los censos: ○ = Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers; ● = San Antonio; ● = Andesito.

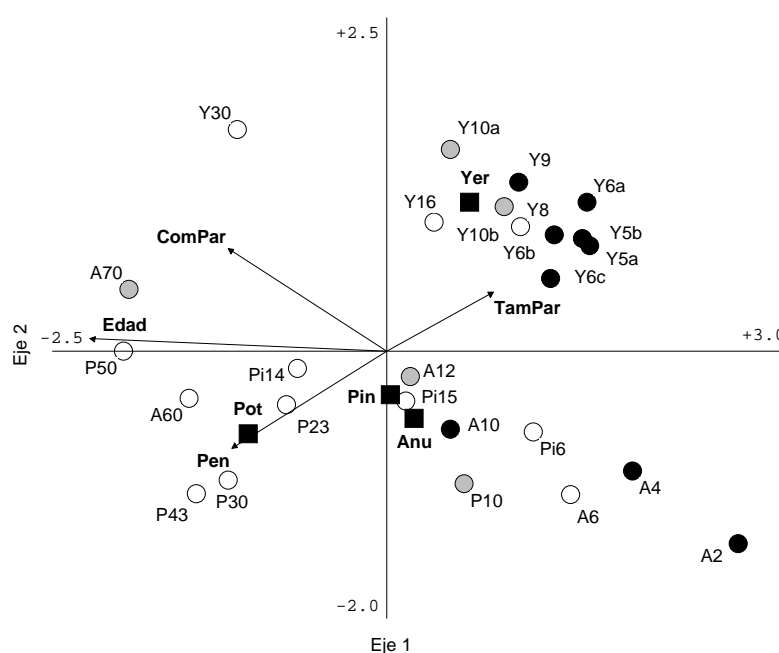
**Tabla 6-** Resultados del ordenamiento de los censos mediante CCA, considerando ocho variables ambientales, 16 sitios y 47 especies de la categoría adultos en los bosques del norte de Misiones. Se indican los autovalores para cada eje y para todos los ejes canónicos, el porcentaje de varianza acumulado para los datos de especies y para la relación especies-ambiente y los coeficientes de correlación intra-grupo para cada eje. La significación estadística de la relación especies-ambiente fue evaluada mediante la prueba de Montecarlo para cada eje y para la totalidad de los mismos; los niveles de significación son (\*\*) $p \leq 0,001$ , (\*) $p \leq 0,05$ . TamPar = tamaño de los parches; ComPar = complejidad en la forma de los parches; Pen = pendiente; Edad = años desde el abandono; Anu = antiguos cultivos anuales; Pin = pinares; Pot = potreros; Yer = antiguos yerbales.

<b>Variable</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>	<b>Eje 4</b>	<b>Inercia</b>
Autovalores	0,466*	0,223	0,197	0,177	
Correlaciones especies-ambiente	0,968	0,928	0,935	0,937	
Suma de todos los autovalores					2,563
Suma de todos los autovalores canónicos					1,365*
<i>% acumulado de varianza</i>					
Datos de especies	18,2	26,9	34,5	41,5	
Relación especies- ambiente	34,1	50,4	64,9	77,8	
<i>Variables de paisaje</i>					
TamPar	-0,486	0,405	0,162	0,748	
ComPar	0,043	-0,704	0,365	0,435	
<i>Variables topo-edáficas</i>					
Pen	0,678	-0,124	0,184	-0,132	
<i>Variables históricas</i>					
Edad	0,869	-0,119	-0,055	0,241	
Pot	0,758	0,238	0,001	-0,159	
Yer	-0,597	-0,125	-0,656	0,05	
Anu	-0,111	0,088	0,611	0,166	
Pin	-0,098	-0,266	0,123	-0,054	



**Tabla 7.** Resultados de la exploración de los datos de abundancia relativa de juveniles mediante AC, considerando la totalidad de los censos (a) y extrayendo sucesivamente del análisis los censos P110, P27, P35 (c) y Pi3, Y4 (b).

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Inercia total
a) Autovalor	0,9	0,785	0,759	0,699	7,184
Porcentaje acumulado de varianza	12,5	23,5	34	43,7	
b) Autovalor	0,56	0,463	0,361	0,342	4,042
Porcentaje acumulado de varianza	13,8	25,3	34,2	42,7	
c) Autovalor	0,558	0,384	0,356	0,309	3,626
Porcentaje acumulado de varianza	15,4	26	35,8	44,3	



**Figura 8.** Diagrama de ordenamiento del análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando las relaciones, a lo largo de los dos primeros ejes, entre los censos de vegetación de individuos juveniles (círculos) y las variables ambientales seleccionadas (flechas y cuadrados) en los bosques del norte de Misiones. Las flechas representan las variables cuantitativas: edad, tamaño promedio de parches de bosque (TamPar), complejidad de los parches de bosque (ComPar) y pendiente (Pen). Los cuadrados representan las variables cualitativas (uso histórico): Anu= cultivo anual, Pin= pinar, Pot= potrero, Yer= yerbal. Los nombres de los sitios indican el uso histórico de cada uno (A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar edad y histórico, son diferenciados por medio de letras: a, b y c. Los colores de los círculos representan el área a la cual pertenecen los censos: ○ = Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers; ● = San Antonio; ● = Andresito.

**Tabla 8.** Resultados del ordenamiento de los censos de los bosques secundarios mediante ACC, considerando ocho variables ambientales, 26 sitios y 65 especies de individuos juveniles en los bosques secundarios del norte de Misiones. Se indican los autovalores para cada eje y para todos los ejes canónicos, el porcentaje de varianza acumulado para los datos de especies y para la relación especies-ambiente y los coeficientes de correlación intra-grupo para cada eje. La significación estadística de la relación especies-ambiente fue evaluada mediante la prueba de Montecarlo, para cada eje y para la totalidad de los mismos; (\*)  $p \leq 0,05$ ; (\*\*)  $p \leq 0,001$  TamPar = tamaño de los parches; comPar = complejidad en la forma de los parches; Pen = pendiente; Edad = años desde el abandono; Anu = antiguos cultivos anuales; Pin = pinares; Pot = potreros; Yer = antiguos yerbales.

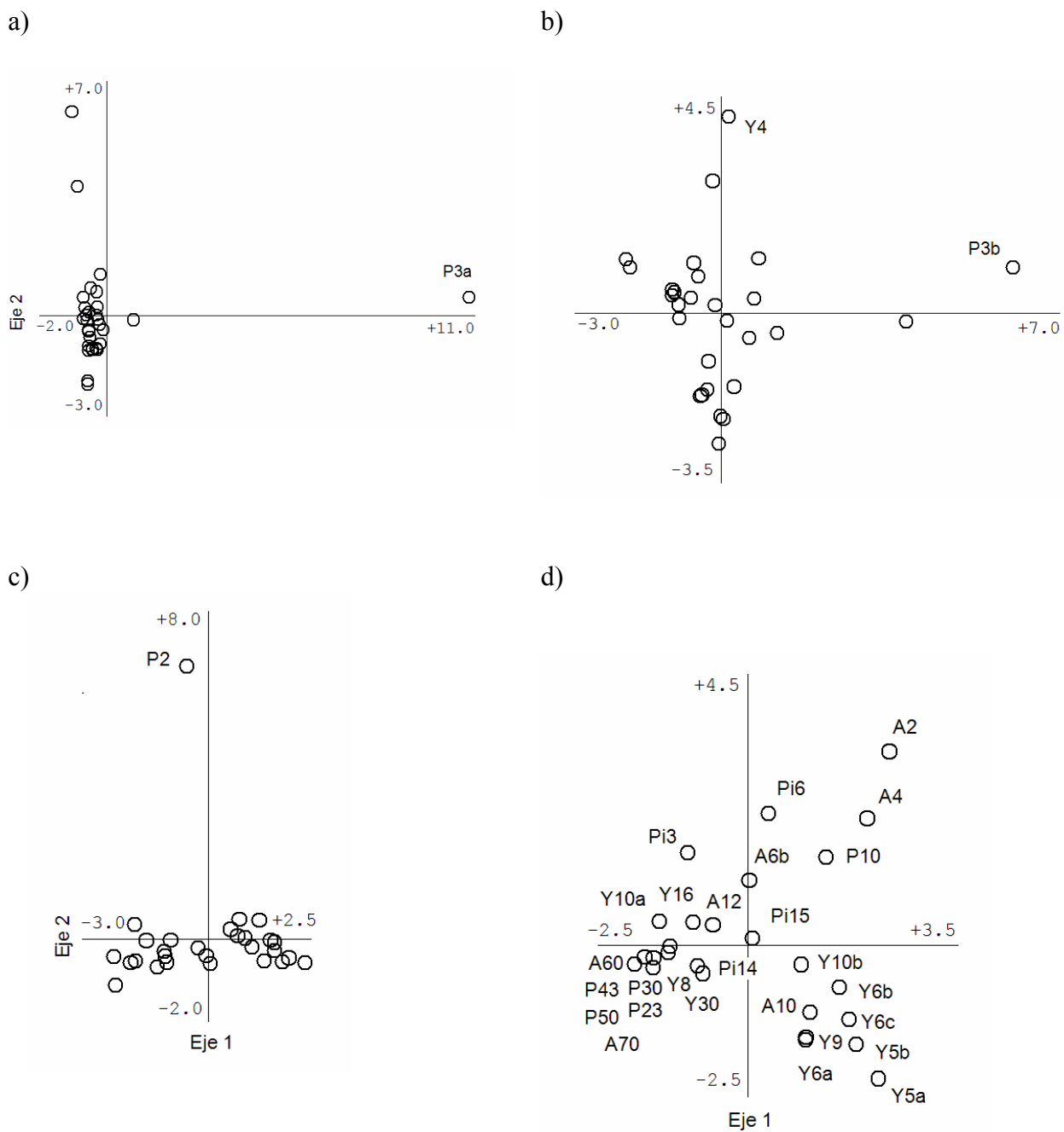
<b>Variable</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>	<b>Eje 4</b>	<b>Inercia</b>
Autovalores	0,522**	0,285*	0,208	0,188	
Correlaciones especies-ambiente	0,978	0,917	0,904	0,866	
Suma de todos los autovalores					3,626
Suma de todos los autovalores canónicos					1,524**
<b>% acumulado de varianza</b>					
Datos de especies	14,4	22,3	28	33,2	
Relación especies- ambiente	34,3	53,0	66,6	79,0	
<i>Variables de paisaje</i>					
TamPar	0,350	0,184	0,033	0,826	
ComPar	-0,518	0,32	-0,555	-0,122	
<i>Variables topo-edáficas</i>					
Pen	-0,506	-0,303	0,214	-0,188	
<i>Variables históricas</i>					
Edad	-0,974	0,040	0,063	-0,073	
Pot	-0,484	-0,415	0,569	0,088	
Yer	0,343	0,869	0,317	-0,124	
Anu	0,104	-0,366	-0,541	0,018	
Pin	0,010	-0,162	-0,415	0,030	



**Tabla 9.** Resultados del ordenamiento de censos mediante CCA, considerando ocho variables ambientales, 26 sitios y 64 especies de la categoría juveniles (sin considerar las plantas de yerba remanentes). Se indican los autovalores para cada eje y para todos los ejes canónicos, el porcentaje de varianza acumulado para los datos de especies y para la relación especies-ambiente y los coeficientes de correlación intra-grupo para cada eje. La significación estadística de la relación especies-ambiente fue evaluada mediante la prueba de Montecarlo, para cada eje y para la totalidad de los mismos; (\*)  $p \leq 0.05$  (\*\*)  $p \leq 0.001$ . TamPar = tamaño de los parches; ComPa = complejidad en la forma de los parches; Pen = pendiente; Edad = años desde el abandono; Anu = antiguos cultivos anuales; Pin = pinares; Pot = potreros; Yer = antiguos yerbales.

<b>Variable</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>	<b>Eje 4</b>	<b>Inercia</b>
Autovalores	0,496**	0,219	0,188	0,135	
Correlaciones especies-ambiente	0,974	0,911	0,875	0,820	
Suma de todos los autovalores					3,912
Suma de todos los autovalores canónicos					1,337*
<b>% acumulado de varianza</b>					
Datos de especies	12,7	18,3	23,1	26,5	
Relación especies- ambiente	37,1	53,5	67,5	77,6	
<i>Variables de paisaje</i>					
TamPar	0,350	-0,184	0,807	-0,378	
ComPar	-0,529	-0,603	-0,153	0,042	
<i>Variables topo-edáficas</i>					
Pen	-0,472	0,388	-0,196	0,068	
<i>Variables históricas</i>					
Edad	-0,981	0,073	0,009	0,004	
Pot	-0,473	0,715	0,113	-0,126	
Yer	0,335	-0,416	-0,143	-0,695	
Anu	0,078	-0,127	0,036	0,285	
Pin	0,011	-0,129	0,015	0,748	

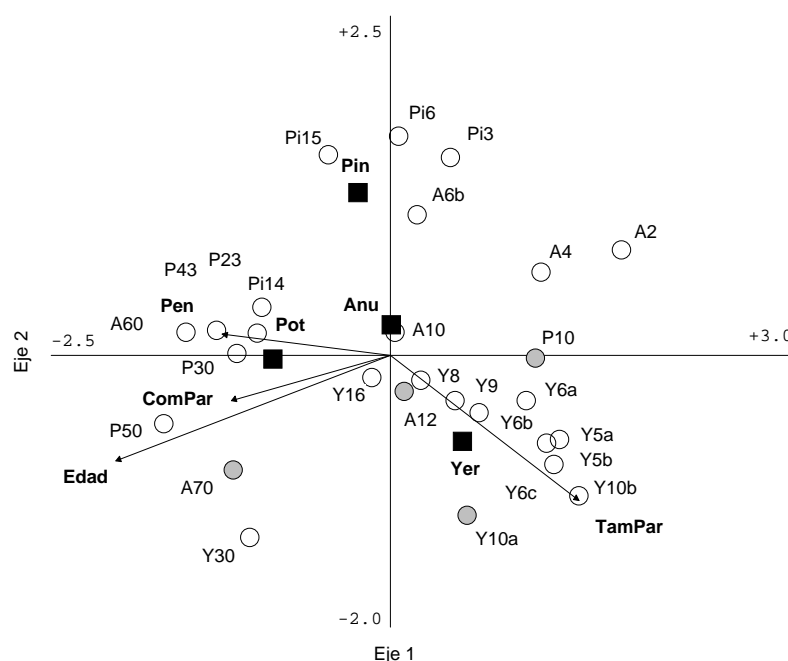




**Figura 10.** Análisis exploratorio mediante AC de los datos de densidad relativa de renovales en bosques del norte de Misiones. El primer gráfico (a) muestra la ordenación de los censos a lo largo de los dos primeros ejes, considerando la totalidad de los sitios (excepto los invadidos por exóticas) y el segundo (b) muestra la ordenación luego de extraer del análisis el censo P3a. Los censos de este último gráfico fueron los seleccionados para incorporar en el ACC. Los nombres de los sitios indican el uso histórico (A= cultivos anuales, Pi = pinares, P = potreros, Y= yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar uso histórico y edad, son diferenciados por medio de letras: a, b y c.

**Tabla 10.** Resultados de la exploración de los datos de composición florística de renovales mediante AC, considerando la totalidad de los censos (a) y extrayendo el censo P3a (b).

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Inercia total
a) Autovalor	0,785	0,65	0,61	0,571	7,647
Porcentaje acumulado de varianza	10,3	18,8	26,7	34,3	
b) Autovalor	0,65	0,61	0,581	0,556	6,936
Porcentaje acumulado de varianza	9,4	18,2	26,6	34,6	
c) Autovalor	0,604	0,575	0,526	0,481	6,123
Porcentaje acumulado de varianza	9,9	19,3	27,8	35,7	
d) Autovalor	0,608	0,531	0,484	0,433	5,686
Porcentaje acumulado de varianza	10,7	20	28,5	36,2	



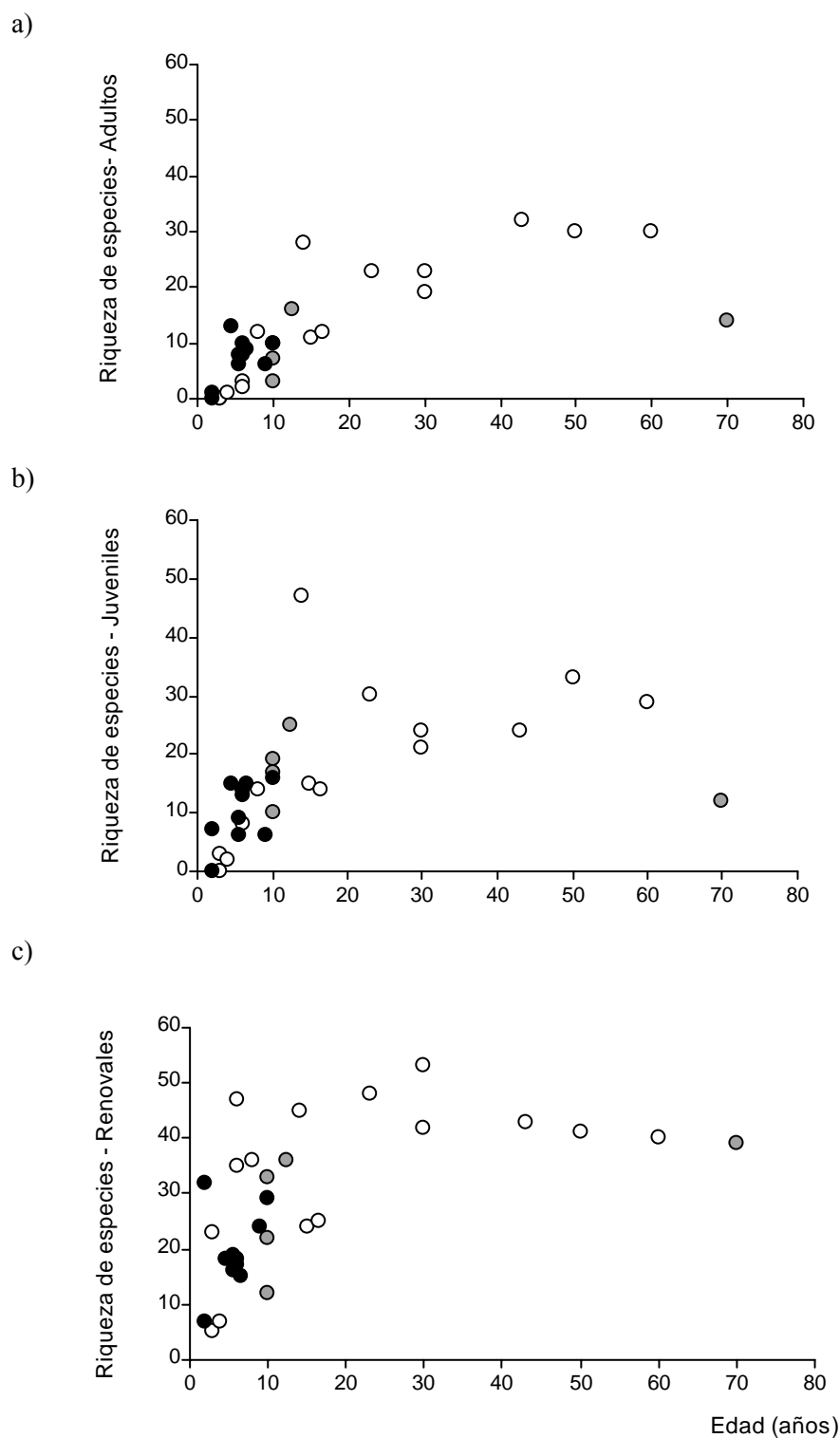
**Figura 11.** Diagrama de ordenamiento del análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando las relaciones entre los censos de vegetación de individuos renovales (círculos) y las variables ambientales seleccionadas (flechas y cuadrados) en bosques del norte de Misiones. Las flechas representan las variables cuantitativas: edad, tamaño promedio de parches de bosque (TamPar), complejidad de los parches de bosque (ComPar) y pendiente (Pen). Los cuadrados representan las variables cualitativas (uso histórico): Anu = cultivo anual, Pin = pinar, Pot = potrero, Yer = yerbal. Los nombres de los sitios indican el uso histórico de cada uno (A = cultivos anuales, Pi = pinares, P = potreros, Y = yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar uso histórico y edad, son diferenciados por medio de letras: a, b y c. Los colores de los círculos representan el área a la cual pertenecen los censos: ○ = Eldorado, 9 de Julio y Santiago de Liniers; ● = San Antonio; ◼ = Andresito.

**Tabla 11.** Resultados del ordenamiento mediante CCA, considerando ocho variables ambientales, 27 sitios y 120 especies de la categoría renovales en bosques del norte de Misiones. Se indican: autovalores para cada eje y para todos los ejes canónicos, el porcentaje de varianza acumulado para los datos de especies y para la relación especies-ambiente y los coeficientes de correlación intra-grupo para cada eje. La significación estadística de la relación especies-ambiente fue evaluada mediante la prueba de Montecarlo para cada eje y para la totalidad de los mismos; (\*)  $p \leq 0.05$ ; (\*\*)  $p \leq 0.01$ . TamPar = tamaño de los parches; ComPar = complejidad en la forma de los parches; Pen = pendiente; Edad = años desde el abandono; Anu = antiguos cultivos anuales; Pin = pinares; Pot = potreros; Yer = antiguos yerbales.

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Inercia
Autovalores	0,385**	0,224	0,20	0,137	
Correlaciones especies-ambiente	0,967	0,898	0,913	0,793	
Suma de todos los autovalores					3,733
Suma de todos los autovalores canónicos					1,247*
% acumulado de varianza					
Datos de especies	10,3	16,9	22,3	26,0	
Relación especies- ambiente	30,8	50,5	66,8	77,8	
<i>Variables de paisaje</i>					
TamPar	0,593	-0,595	-0,129	-0,246	
ComPar	-0,484	-0,202	0,488	0,531	
<i>Variables topo-edáficas</i>					
Pen	-0,536	0,153	-0,344	-0,135	
<i>Variables históricas</i>					
Edad	-0,866	-0,388	-0,126	-0,239	
Pot	-0,336	0,330	-0,642	0,219	
Yer	0,389	-0,513	0,372	0,003	
Anu	0,016	0,046	-0,253	0,057	
Pin	-0,156	0,600	0,549	-0,329	

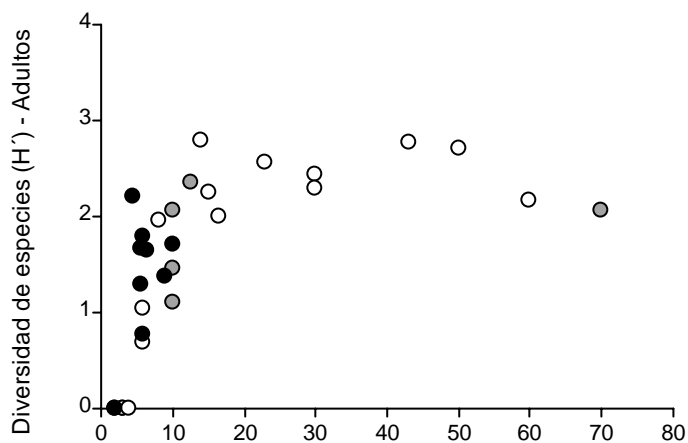
**Tabla 12.** Resumen de la importancia de las diferentes variables ambientales en cada uno de los ejes del ACC, en cada categoría de tamaño considerada en los bosques secundarios estudiados.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
<b>Adultos</b>	• Edad	• Complejidad en la forma de los parches de bosque	• Tipo de uso	• Tamaño promedio de los parches de bosque
<b>Juveniles</b>	• Edad	• Tipo de uso	• Tipo de uso • Complejidad en la forma de los parches de bosque	• Tamaño promedio de los parches de bosque
<b>Renovales</b>	• Edad	• Tipo de uso • Tamaño promedio de los parches de bosque	• Tipo de uso	• Complejidad en la forma de los parches de bosque

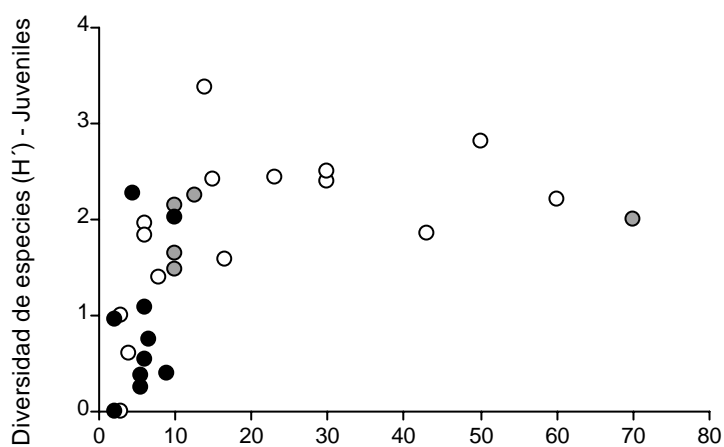


**Figura 12.** Relación entre la edad de los bosques y la riqueza de especies en la categoría adultos (a), juveniles (b) y renovales (c) en bosques del norte de Misiones. ○ = censos correspondientes a Eldorado, Santiago de Liniers y 9 de Julio; ● = censos correspondientes a San Antonio; ● = censos correspondientes a Andresito.

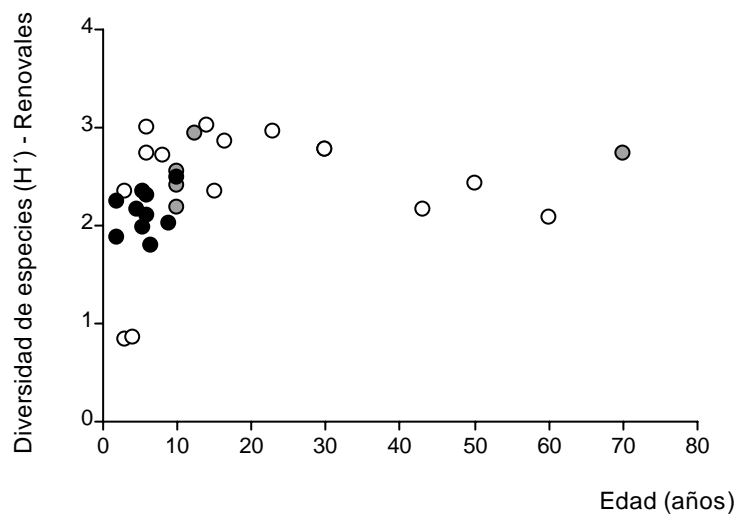
a)



b)



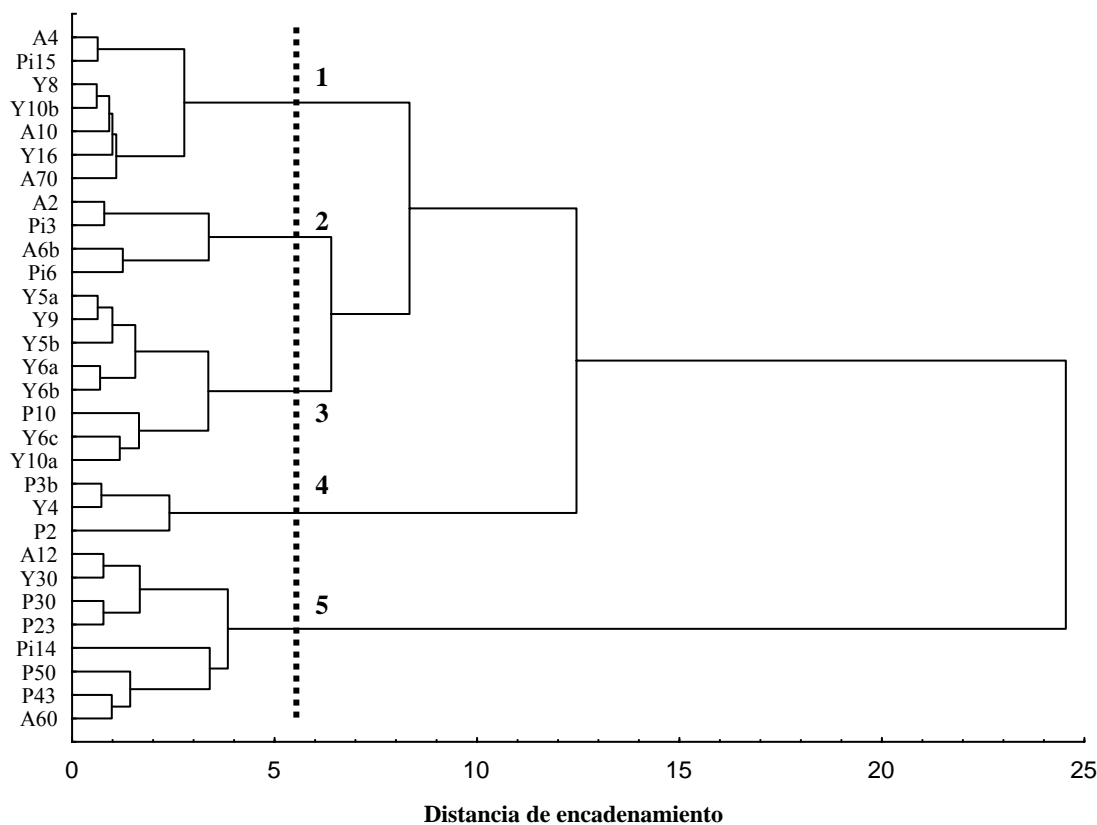
c)



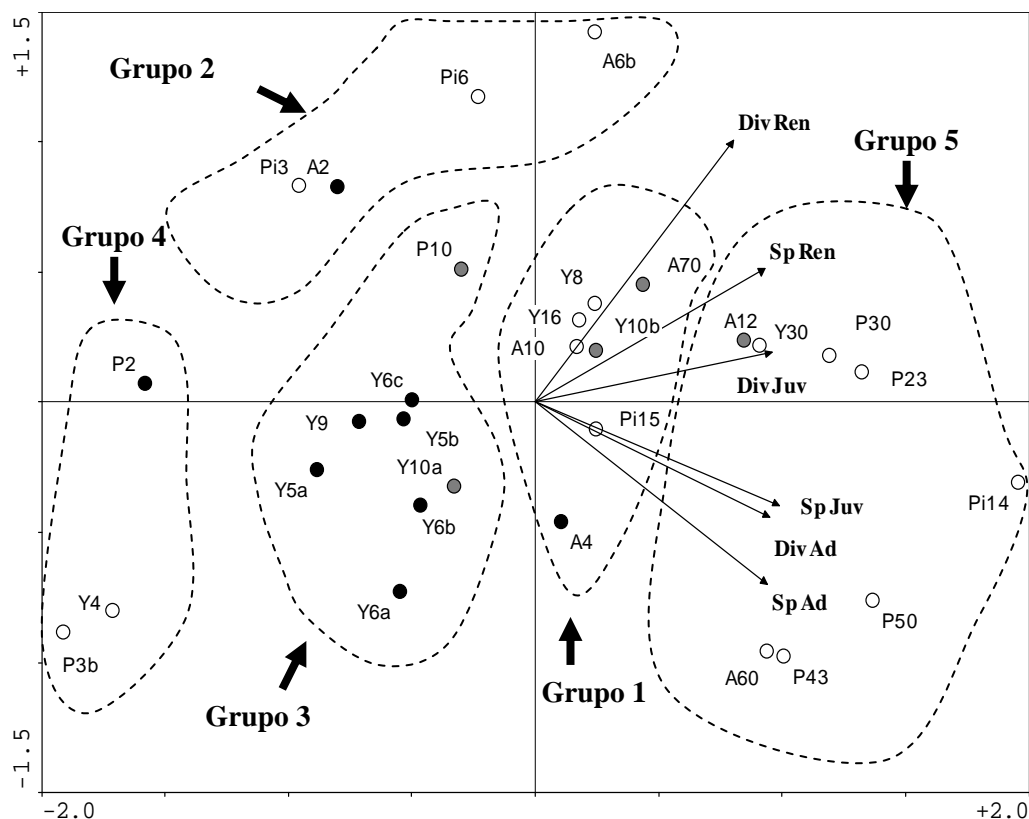
**Figura 13.** Relación entre la edad de los bosques y la diversidad de especies en la categoría adultos (a), juveniles (b) y renovales (c) en bosques del norte de Misiones. ○ = censos correspondientes a Eldorado, Santiago de Liniers y 9 de Julio; ● = censos correspondientes a San Antonio; ● = censos correspondientes a Andresito.

**Tabla 13.** Asociación de riqueza y diversidad de especies con la edad de los bosques secundarios menores a 20 años. Se indican los coeficientes de correlación por rangos de Spearman; el nivel de significación es: (\*)  $p \leq 0.05$ .

Parámetros	Categoría de tamaño	Coefficiente de correlación $r_s$
<i>Riqueza de especies</i>	Adultos	0,712*
	Juveniles	0,752*
	Renovales	0,473*
<i>Diversidad de especies</i>	Adultos	0,754*
	Juveniles	0,652*
	Renovales	0,605*



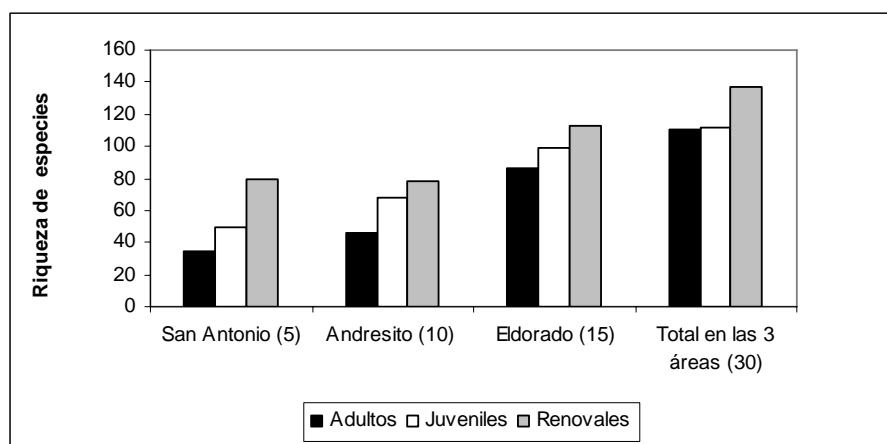
**Figura 14.** Dendrograma de la clasificación de censos, considerando la riqueza y diversidad de especies de cada sitio en bosques del norte de Misiones. Se utilizó la distancia Euclídea para armar la matriz de distancias y el método de Ward para el agrupamiento. 1 a 5: grupos principales de censos. Los nombres de los censos indican el uso histórico de cada uno (A= cultivos anuales; Pi= pinares; P= potreros; Y= yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar edad y uso histórico, son diferenciados por medio de letras: a, b y c.



**Figura 15.** Diagrama de ordenamiento del análisis de componentes principales (ACP) a lo largo de los dos primeros ejes, considerando la riqueza y diversidad de los sitios en bosques del norte de Misiones. Los nombres de los censos indican el uso histórico de cada uno (A= cultivos anuales; Pi= pinares; P= potreros; Y= yerbales) y la edad de los bosques. Los sitios con similar edad y uso histórico, son diferenciados por medio de letras: a, b y c. ○ = censos correspondientes a Eldorado, Santiago de Liniers y 9 de Julio; ● = censos correspondientes a San Antonio; ● = censos correspondientes al área de Andresito. Las flechas indican el sentido en el cual se incrementan los valores de los parámetros en las diferentes categorías de tamaño: Sp ren= riqueza de renovales; Div ren = diversidad de renovales; Sp Juv = riqueza de juveniles; Div Juv = diversidad de juveniles; Sp Ad = riqueza de adultos; Div Ad = diversidad de adultos.

**Tabla 14.** Resultados del ordenamiento mediante ACP, considerando 30 censos y seis variables de vegetación (riqueza y diversidad de especies para cada una de lastres3 categorías de tamaño analizadas) en bosques del norte de Misiones.

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Varianza total
Autovalor	0,752	0,129	0,046	0,043	1
Porcentaje acumulado de varianza	75,2	88,1	92,7	97,0	



**Figura 16.** Riqueza de especies en cada área muestreada y en la totalidad de las áreas en bosques del norte de Misiones. Se indica entre paréntesis el número total de censos considerados.



## Capítulo 4

### Patrones estructurales y florísticos durante el proceso de regeneración de los bosques secundarios

#### 4.1. Introducción

Las áreas deforestadas que se utilizan para actividades agropecuarias y que posteriormente se abandonan, son recolonizadas por diferentes grupos de plantas. A medida que transcurre el proceso sucesional van teniendo lugar una serie de cambios en la comunidad vegetal, relacionados con aspectos tales como: densidad de individuos, área basal, composición florística, riqueza y diversidad de especies (Brown y Lugo, 1990; Aide et al., 2000). A lo largo del último siglo, se han propuesto numerosos argumentos teóricos para explicar los múltiples patrones observados durante el proceso de sucesión (Whittaker y Levin, 1977; Grubb, 1986). En sitios antropizados, la recuperación de las propiedades biofísicas y de la vegetación son fuertemente dependientes de las interacciones entre factores sitio-específicos (e.g. luz, humedad, temperatura, disponibilidad de semillas, tipo de suelo) y de uso histórico, lo cual hace extremadamente difícil predecir trayectorias de reemplazo florístico en los mismos (Finegan, 1984; Nepstad et al., 1996; Guariguata and Ostertag, 2001).

De acuerdo a los patrones descritos en bosques tropicales, la sucesión sigue cuatro estadios principales (definidos en función de las especies dominantes) donde las especies de corta vida y rápido crecimiento, son secuencialmente reemplazadas por especies longevas y de lento crecimiento (Egler, 1954; Budowski 1965; Gómez-Pompa y Vázquez-Yañes, 1981; Finegan, 1996; Denslow y Guzmán, 1997; Guariguata et al. 1997). El primer estadio, que aproximadamente abarca los primeros 10 años de sucesión, está dominado por hierbas, arbustos y enredaderas, que se establecen rápidamente luego del disturbio y desaparecen bajo la sombra de los árboles de especies pioneras. El segundo se desarrolla entre los 10 y 30 años y está dominado por especies pioneras de corta vida, las que a medida que van muriendo, son reemplazadas por especies pioneras de larga vida. El tercero se desarrolla aproximadamente entre los 75 y 100 años y está dominado por especies pioneras de larga vida, mientras que el cuarto lo está por especies tolerantes a la sombra, características de los bosques maduros. Es importante considerar que los estudios que sirvieron como base para la descripción de estos patrones de reemplazo de especies, fueron realizados principalmente en áreas donde se realizó

agricultura de tumba y quema y en antiguas pasturas, por lo que en sitios con otros usos históricos podrían encontrarse otras trayectorias sucesionales.

Considerando que los diversos factores involucrados en la recuperación de la vegetación generan un mosaico de parches con condiciones ecológicas diferentes, algunos autores han propuesto que la sucesión puede seguir múltiples caminos (Noble y Slatyer, 1980; Finegan y Delgado, 2000; Vallejo et al., 2003).

Entre los factores clave que influyen sobre la regeneración de la vegetación, se encuentra el uso histórico de la tierra. El mismo afecta a numerosas variables que son determinantes de las características de la vegetación de un sitio, como por ejemplo la cantidad y la calidad de las semillas almacenadas en el suelo (Uhl et al., 1981; Aide y Cavelier, 1994). Las diferencias fenológicas en la disponibilidad y longevidad de semillas en el suelo y las limitaciones en cuanto a su dispersión, pueden llevar a marcadas disimilitudes en la composición florística, aún en bosques secundarios con similar edad e historia de uso (Saldariaga et al., 1988; Guariguata et al., 1997). Por otro lado, a medida que aumenta la intensidad de uso, disminuye la probabilidad de que los bosques puedan regenerar a partir de las semillas almacenadas en el suelo y entonces su regeneración depende más del arribo de éstas desde fuentes cercanas (Aide y Cavelier, 1994). Esto, a su vez, implica que el tipo de uso de la tierra que predomine en los alrededores, va a influir sobre la cantidad y calidad de las semillas que llegan a un determinado sitio en proceso de regeneración, puesto que los bosques más cercanos (primarios o secundarios de diferentes estadios sucesionales) son los que van a funcionar como principal fuente de semillas (Quintana-Ascencio et al., 1996; Dalling y Denslow, 1998; Dupuy y Chazdon, 1998). También la vegetación remanente en el momento del abandono de los campos, puede influir fuertemente en el porcentaje de colonización inicial, a través de efectos sobre la dispersión de semillas y sobre la germinación y establecimiento de nuevos individuos en la áreas deforestadas. En diversos trabajos se ha documentado, que la presencia de árboles remanentes favorece la colonización de los sitios, puesto que funcionan como percha y alimento de aves y mamíferos dispersores de semillas (Harvey, 2000; Guevara y Laverde, 1993). La presencia de pastos remanentes en las antiguas pasturas, por el contrario, ha sido identificada como uno de los factores que afecta negativamente al establecimiento de nuevos individuos de otras especies (Nepstad et al., 1996; Holl et al., 2000).

Con respecto a la direccionalidad en el proceso sucesional, hasta el momento no se han podido establecer patrones generales en relación a la posible convergencia de los bosques secundarios hacia los bosques originales del área. Es probable que esto se deba a que es un proceso que requiere grandes períodos de tiempo (en el orden de las centurias) para que un bosque secundario alcance una composición florística similar a la original (Glenn-Lewin y van der Maarel, 1992; Finegan, 1996).

Si bien existe una gran dificultad para predecir patrones de reemplazo de especies en los bosques secundarios, Guariguata y Ostertag (2001) han planteado que hay una secuencia de eventos y procesos predecibles, que tienen lugar durante la sucesión secundaria, más allá de la composición de especies. Esta secuencia comienza con la colonización inicial del sitio que progresa hacia el cierre del canopy, recuperación de la riqueza de especies, incremento en la biomasa y área basal y finaliza con el retorno a la composición de especies similar a la de los bosques maduros. De acuerdo a la hipótesis planteada por estos autores, durante los primeros estadios sucesionales los factores que gobiernan la colonización del sitio (e.g., fuentes para la dispersión de semillas, características biofísicas del sitio, vegetación remanente) son muy importantes. A medida que transcurre el tiempo y el canopy se cierra, el ciclado y la productividad tienden a aumentar hasta que la biomasa y el área basal se estabilizan, aunque sin llegar a alcanzar las condiciones de los bosques maduros. En estadios más avanzados, cuando comienza la formación natural de claros en el bosque, las especies pioneras de larga vida dominan el canopy y la aparición de grandes árboles lleva a que la biomasa aérea alcance valores similares a la de bosques maduros, en tanto que la productividad tiende a hacerse asintótica.

Identificar los patrones florísticos y estructurales durante la sucesión y comprender los procesos involucrados en la generación de los mismos, resulta importante no solamente desde el punto de vista teórico sino también práctico, tanto para manejo, restauración y rehabilitación de bosques como para fines productivos.

## **4.2. Objetivo**

En el capítulo anterior se identificó la edad de los bosques y el uso histórico, como aquellas variables que más influyen sobre la composición florística de los bosques estudiados. El objetivo del presente capítulo es identificar patrones estructurales y florísticos, generados durante el proceso de recuperación del bosque en sitios con diferente uso histórico.

## **4.3. Hipótesis**

**Hipótesis 1.** Durante las primeras décadas de sucesión, los bosques secundarios de la misma edad de abandono pero con diferente historia de uso presentan diferencias en relación a la composición florística.

*Predicción 1.1.* Puesto que durante los primeros años de sucesión la variable que más influye sobre las características florísticas de los bosques analizados es la historia de uso, se espera que esto se refleje en diferencias en la densidad relativa de especies entre sitios que tuvieron distinto tipo de uso. Los clusters y ordenamientos de censos y especies deben discriminar los grupos de sitios en función de la edad y tipo de uso.

**Hipótesis 2.** Los parámetros estructurales de los bosques más jóvenes varían en función del uso histórico que tuvieron los sitios en los que regeneran.

*Predicción 2.1.* Durante los primeros años de sucesión, los bosques secundarios de un mismo rango de edad pero generados en sitios con distinta historia de uso, presentarán diferencias significativas en la densidad de individuos y en el área basal.

**Hipótesis 3.** A medida que el bosque se recupera, aumenta la densidad de individuos y el área basal. En pocas décadas los bosques secundarios presentan parámetros estructurales con valores similares a los de un bosque maduro.

*Predicción 3.1.* El área basal y densidad de individuos estará positivamente correlacionada con la edad de los bosques secundarios.

*Predicción 3.2.* Los bosques secundarios con más de 20 años presentarán valores de densidad de individuos y de área basal similares a los de los bosques maduros.

## **4.4. Metodología**

### **4.4.1. Área de estudio**

Se consideraron las áreas descritas en el capítulo 2 y 3 y el área de San Pedro (Departamento de San Pedro), en la cual se realizaron dos censos complementarios. En la Tabla 1 del Anexo se resumen las características de cada uno de los sitios donde se realizaron los censos de vegetación.

#### 4.4.2. Censos de vegetación

Se consideraron los censos de bosques secundarios descriptas en el capítulo 3 y se incluyeron además otros tres censos complementarios: dos ubicados en San Pedro (Departamento de San Pedro; A3 y A6a) y otro ubicado en Andresito, en un bosque secundario de 43 años, generado en lo que antiguamente fue el parque de una casa (Pa43). Se seleccionó el área de San Pedro para realizar algunos censos complementarios, puesto que los bosques de la misma presentan diferencias florísticas con respecto a los bosques de las demás áreas (ver capítulo 2); en los mismos aparece *Araucaria angustifolia* (pino Paraná), la cual no aparece naturalmente en las demás áreas (aunque se encuentra presente en plantaciones).

Se realizaron también cuatro censos en bosques primarios: en Santiago de Liniers (B1), y en Andresito (B2, B3 y B4). Como fue descripto en el capítulo 2 de esta tesis, la mayoría de los bosques primarios de la provincia pertenecen a las categorías “bosques primarios manejados” y “bosques primarios degradados”; es decir, que la mayor parte de los bosques han tenido extracción selectiva de árboles. Por lo tanto, no fue posible identificar bosques que pudieran considerarse inalterados y los censos tuvieron que ser realizados en este tipo de bosques. Más allá del estado de conservación de los bosques censados, los datos obtenidos permitieron hacer ciertas comparaciones en relación a los bosques secundarios.

Además de las mediciones descriptas en el capítulo anterior, en cada censo se registró la cobertura de especies no arbóreas. Estas especies fueron clasificadas dentro de siete grupos, para cada uno de los cuales se estimó el porcentaje de abundancia-cobertura utilizando la escala de van der Maarel (1979). Los grupos fueron definidos teniendo en cuenta aspectos morfológicos: a) especies de tallos altos, erguidos, unidos a través de rizomas subterráneos (bambúseas tipo *Merostachys claussemi*); b) especies de tallos altos, apoyantes, unidos a través de rizomas subterráneos (bambúseas tipo *Chusquea ramosissima*); c) herbáceas macollantes (pastos); d) herbáceas no macollantes; e) arbustos; f) especies trepadoras/apoyantes (tipo *Celtis sp* y *Pisonia aculeata*) y g) helechos.

#### 4.4.3. Análisis de datos

Para todos los análisis se consideraron separadamente las diferentes categorías de tamaño, puesto que la respuesta de las especies al ambiente varía de acuerdo al estadio de desarrollo en el cual se encuentren. Por lo tanto, el análisis de los patrones florísticos y estructurales resulta más claro al considerarlos en relación a una determinada categoría.

Para cada censo, se calculó la densidad relativa de especies en todas las categorías de tamaño y el área basal e IVI (total y por especie) para la categoría adultos. Se consideraron en cada categoría los mismos censos que en el capítulo anterior y se incluyeron los censos complementarios realizados en bosques primarios (B1, B2, B3 y B4) y en bosques secundarios de San Pedro (A3 y A6) e Iguazú (Pa43), totalizando 41 censos. Los sitios dominados por especies exóticas fueron analizados separadamente del resto de los censos, debido a las mismas razones mencionadas en el capítulo anterior. En tanto el sitio censado en Iguazú (Pa43) fue utilizado en el análisis florístico, para establecer comparaciones a ese nivel, pero no fue considerado en los demás análisis puesto que no correspondía a ninguno de los usos analizados.

#### *4.4.3.1. Análisis florístico*

Con el fin de reconocer y definir grupos de censos de acuerdo a la densidad relativa de especies, se realizó una clasificación usando el programa TWINSpan (Hill, 1979; Gauch y Whittaker, 1981). Este programa utiliza una técnica politética divisiva, basada en el cálculo de promedios recíprocos (Hill, 1973), la que permite agrupar censos en función de la abundancia relativa de especies presentes en los mismos. Cada grupo resultante incluye los censos que más se parecen en cuanto a composición de especies (Kent y Coker, 1992).

Con el fin de evaluar el patrón de ordenamiento de los censos y de especies en relación a diferentes gradientes, se utilizó un Análisis de Correspondencia con efecto de arco corregido (DCA, *Detrended Correspondence Analysis*) ya que es una técnica apropiada cuando las especies muestran relaciones no lineales con respecto a gradientes ambientales, especialmente cuando estas relaciones son de tipo unimodal (Hill y Gauch, 1980; ter Braak, 1995). Se utilizó el método por segmentos de segundo orden, disminuyendo el peso de las especies raras a fin de que éstas no afecten el análisis de correspondencia por desplazamiento en bloque hacia los extremos de los ejes.

Los datos de cobertura de especies herbáceas y arbustivas fueron analizados mediante Análisis de Agrupamiento, utilizando el cuadrado de la distancia euclídea para armar la matriz de distancias y el Método de Ward como método de agrupamiento (Ward, 1963).

#### *4.4.3.2. Análisis de área basal y densidad de individuos en relación al tiempo de abandono y tipo de uso*

Para analizar la relación entre la edad de abandono y los diferentes parámetros estructurales de cada censo, se realizó una exploración gráfica de los datos. A partir de la exploración inicial, los datos de

abundancia absoluta de individuos de sitios con seis o menos años de abandono, fueron agrupados de acuerdo al tipo de uso y analizados mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Kruskal y Wallis, 1952; Zar, 1999). El objetivo de este análisis, fue determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre sitios de un mismo rango de edad pero distinto uso histórico. En los casos en que la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas, se aplicaron comparaciones múltiples de acuerdo al procedimiento propuesto por Conover (1999).

Para estimar el porcentaje de supervivencia de plantas de yerba mate, se calculó para cada yerbal la cantidad inicial de individuos en el monocultivo, de acuerdo a la densidad con la cual habían sido plantadas. Este cálculo fue realizado tomando la distancia entre las plantas de yerba de cada yerbal abandonado. A partir de esta estimación y de los datos de la cantidad de plantas de yerba/ha efectivamente medidas, se calculó el porcentaje de supervivencia de individuos de dicha especie en cada sitio.

Con el fin de establecer comparaciones, con respecto a la estructura entre bosques secundarios generados en campos con distinto uso histórico y bosques primarios, se realizó un análisis con la técnica de componentes principales (ACP).

#### *4.4.3.3. Criterios de clasificación en grupos ecológicos*

La clasificación ecológica de las especies fue realizada de acuerdo a los criterios definidos por Ferretti et al. (1995), que permiten agrupar a las especies en cuatro grupos ecológicos: 1) Pioneras, 2) Secundarias iniciales, 3) Secundarias tardías y 4) Climax (Tabla 2 del Anexo). Las características de las especies fueron determinadas de acuerdo a los trabajos de López et al. (1987), Ferretti et al. (1995), Lorenzi (1998), Kageyama et al. (2002) y a la experiencia personal de la autora.

## **4.5. Resultados**

A continuación se presentan los resultados del análisis florístico de los bosques, en el que se identifican asociaciones de especies y, posteriormente, se presenta el análisis estructural de los sitios. Si bien B1 y B2 son bosques primarios degradados y B3 y B4 bosques primarios manejados, se los denominará en conjunto bosques primarios.

## 4.5.1. Composición florística de los bosques

### 4.5.1.1. Categoría adultos

#### 4.5.1.1.1. Análisis de clasificación

Como resultado del análisis de clasificación TWINSpan se obtuvieron ocho grupos de censos. En la primera división se identifican dos grandes grupos, uno constituido por los censos correspondientes a **bosques primarios y secundarios más antiguos** (mayores a 20 años) y otro grupo conformado por los censos de **bosques secundarios más jóvenes** (Figura 1 y Tabla 1). Ambos grupos comparten numerosas especies, pero difieren en cuanto a la importancia y/o constancia con la que éstas aparecen y en la riqueza de especies. También presentan diferencias en relación a la presencia de especies típicas de diferentes estadios sucesionales: en el primer grupo aparecen especies clímax y secundarias tardías que están ausentes en los censos de bosques más jóvenes, mientras que en estos están presentes especies pioneras que prácticamente no aparecen en los censos de bosques más maduros (Tabla 1, Grupos A-D). En la segunda división, los censos se separan en función del área geográfica y del estadio sucesional conformando cuatro grupos (a, b, c y d).

#### ***Bosques primarios y secundarios más antiguos***

Dentro de este grupo de censos se identifican dos sub-grupos, uno conformado por los bosques primarios de Andresito (a) y otro por los bosques primarios de otras áreas y los de bosques secundarios más antiguos (b).

Las especies más importantes y con mayor constancia en el grupo (a) son climácicas y secundarias tardías como *Alchornea glandulosa*, *Cabralea canjerana*, *Guarea kunthiana*, *Euterpe edulis*, *Chrysophyllum gonocarpum* y *Nectandra megapotamica*. Esta última especie también es importante en los bosques secundarios más antiguos, en tanto que el resto de las especies prácticamente no aparecen en los bosques secundarios o si lo hacen es con bajos valores de IVI.

En el grupo (b), si bien los censos comparten un importante número de especies, se pueden identificar dentro del mismo tres grupos (b2, b3 y b4) que difieren por presentar distinta dominancia de especies. El censo de (b2) presenta altos valores de importancia de *Tabernaemontana catharinensis*, *Myrocarpus frondosus* y *Helietta apiculata*. En el grupo (b3) las especies con mayores valores de importancia y constancia son *Patagonula americana*, *Parapiptadenia rigida*, *H. apiculata*, *Lonchocarpus leucanthus* y *Machaerium stipitatum* mientras que en el grupo (b4) éstas son *N. megapotamica*, *Diatenopteryx sorbifolia*, *P. americana* y *Luehea divaricata*.



### ***Bosques secundarios jóvenes***

En este grupo los censos realizados en diferentes áreas (c) se separan de un censo realizado en un antiguo yerbal de Andresito (d), el cual presenta un menor número de especies y altos valores de importancia de *Cecropia pachystachya*, *Trema micrantha* y *Enterolobium contortisiliquum*, (que prácticamente no aparecen en el resto). Los censos del grupo (c) se separan en tres grupos, que se diferencian por tener altos valores de importancia y constancia de diferentes especies. En el grupo (c5) aparecen con altos valores *Prunus* sp., y especies pioneras como *Solanum verbascifolium* y *Acacia tucumanensis*. En el grupo (c6) las más importantes son dos especies características de estadios sucesionales tempranos (*Ocotea puberula* y *Schinus terebinthifolius*), conjuntamente con individuos remanentes de *Ilex paraguariensis*. En el grupo (c7) las especies que presentaron mayores valores son *M. stipitatum*, *Aloysia virgata* y *Machaerium paraguariense*.

#### *4.5.1.1.2. Análisis de ordenamiento*

En la Figura 2 se presentan los resultados obtenidos a partir del ordenamiento de los censos y especies de la categoría adultos. Los dos primeros ejes del DCA explican el 26% de la variación total (Tabla 2). El primer eje muestra un ordenamiento de los censos a lo largo de un gradiente sucesional. En el semieje negativo se agrupan los censos de bosques primarios y secundarios de edades más avanzadas (a1, b2, b3 y b4 identificados mediante TWINSpan) y hacia el semieje positivo, los correspondientes a los bosques secundarios más jóvenes (c5, c6, c7 y d8).

El segundo eje del DCA contribuye a separar el grupo de censos de los bosques primarios de la zona de Andresito (a1) del resto, lo que refleja un gradiente biogeográfico.

#### *4.5.1.2. Categoría Juveniles*

##### *4.5.1.2.1. Análisis de clasificación*

En la clasificación TWINSpan se obtuvieron trece grupos de censos (Figura 3 y Tabla 3). Al igual que en la categoría adultos, los agrupamientos están relacionados con el estadio sucesional y el área geográfica a la cual corresponden los censos; pero en esta categoría, en los bosques más jóvenes se conformaron grupos en función del uso histórico de los sitios.

La primera división de la clasificación permite identificar dos grandes grupos de censos, uno constituido por los realizados en bosques primarios y secundarios más antiguos y otro por los realizados en bosques secundarios más jóvenes. Al igual que en la categoría adultos, en el primer grupo aparecen especies climácicas y secundarias tardías, que están ausentes en los censos de bosques más jóvenes; y en estos están presentes especies pioneras que prácticamente no aparecen en los censos

de bosques más maduros (Tabla 3, Grupos A-D). En un segundo nivel de corte, los censos se separan en cuatro grupos (a, b, c y d) en función del área geográfica y del estadio sucesional.

### ***Bosques primarios y secundarios más antiguos***

Este grupo está definido por la presencia y/o alta densidad relativa de especies climácicas y secundarias tardías y leñosas de bajo porte, típicas del sotobosque como *Inga marginata*, *Pilocarpus pennatifolius*, dos especies de *Trichilia*, *Actinostemon concolor* y *Allophylus guaraniticus*. Dentro de esta asociación también aparecen especies exóticas como *Aleuritis fordii* y *Citrus* sp.

De acuerdo a la presencia o dominancia de diferentes especies, se subdividen en dos grupos (a y b). Los censos del grupo (a) corresponden a los bosques primarios de Andresito, que presentan altas abundancias de *G. kunthiana*, *E. edulis* y *Sorocea bonplandii*, las que prácticamente no aparecen en el resto de los censos.

El grupo (b) incluye los censos de los bosques primarios y secundarios más antiguos correspondientes a diferentes áreas geográficas y con diferente uso histórico. Las especies que aparecen con mayor densidad y/o constancia son *H. apiculata*, *P. rigida*, *L. leucanthus*, *M. stipitatum*, *N. megapotamica* y *Myrocapus frondosus*.

Los resultados del agrupamiento de estos censos de bosques más antiguos, son similares a los obtenidos al analizar la categoría adultos. La diferencia es que un sitio de cultivo de anuales abandonado (A12) y un antiguo pinar (Pi14) de edades intermedias se agrupan junto con estos bosques más antiguos, indicando que la composición florística de juveniles en dichos sitios se parece más a la de los bosques más maduros que a la de los sitios más jóvenes.

### ***Bosques secundarios jóvenes***

De acuerdo a la dominancia de diferentes especies, este grupo de censos se subdivide en dos grupos (c y d). Los censos del grupo (c) incluyen los realizados en bosques de edades entre 6 y 16 años, los que comparten un número importante de especies con los bosques secundarios más antiguos. Estos censos presentan altas densidades y/o constancia de especies como *S. terebinthifolius*, *A. virgata*, *H. apiculata* y *M. stipitatum*.

Los censos del grupo (d) se caracterizan por la presencia de especies pioneras. Dentro del mismo se identifican agrupamientos de censos con diferente uso histórico, los que presentan diferencias con respecto a la presencia, densidad y/o constancia de especies. *I. paraguariensis* es más abundante en los yerbales abandonados, puesto que en ellos existen numerosos individuos remanentes de las plantaciones pero aparece también en (6a), que es un antiguo cultivo de especies anuales abandonado.

*T. micrantha* y *S. verbascifolium* están presentes con mayores valores en los grupos (d10 y d11), los que están conformados principalmente por sitios donde hubo cultivos anuales.

#### 4.5.1.2.2. Análisis de ordenamiento

En la Figura 4 se presentan los resultados obtenidos a partir del ordenamiento de los censos y especies de la categoría juveniles. Los dos primeros ejes del DCA explican el 21,4 % de la variación total (Tabla 2). El primer eje muestra un ordenamiento de los censos a lo largo de un gradiente sucesional. En el semieje negativo se agrupan los censos de bosques secundarios más jóvenes (c7, c8, c9, d10, d11, d12 y d13, identificados mediante el TWINSpan), los que presentan mayores valores de densidad relativa y constancia de especies pioneras y secundarias iniciales (Tabla 3, especies correspondientes al Grupo D). Hacia el semieje positivo se segregan los censos de bosques primarios y secundarios de edades más avanzadas (a1, b1, b2, b3, b4, b5 y b6), los que se caracterizan por presentar mayor densidad relativa y constancia de especies secundarias tardías y climáticas (Tabla 3, especies correspondientes a los Grupos A y B).

El segundo eje del DCA, contribuye a separar los censos de los bosques más jóvenes en relación al uso histórico. Los censos de bosques generados en antiguos cultivos anuales se segregan en el semieje positivo, en tanto que los generados en yerbales abandonados en el semieje negativo. Los censos realizados en pinares y en un potrero (P10) aparecen en posiciones intermedias. La dispersión de los datos de los censos de bosques más jóvenes es marcada y mayor que la que existe en los bosques más maduros, lo cual indica que las diferencias en la composición florística de juveniles en sitios con distinto uso histórico, son más importantes durante los primeros años de sucesión.

#### 4.5.1.3. Categoría renovales

##### 4.5.1.3.1. Análisis de clasificación

En la clasificación TWINSpan se obtuvieron quince grupos de censos (Figura 5, Tabla 4). En las sucesivas divisiones de la clasificación, se observan tendencias de agrupamiento relacionadas tanto con la edad de los bosques como con el área geográfica y tipo de uso. Dichas tendencias no son tan claras como en las categorías de adultos y juveniles, lo cual indica que los bosques comparten una mayor cantidad de especies en esta categoría. Es así que especies climáticas como *E. edulis*, *Holocalyx balansae*, *Aspidosperma australe*, *Aspidosperma polyneuron*, aparecen tanto en los bosques más antiguos como en los más jóvenes (Tabla 4, Grupos A-D). Al igual que en los casos anteriores, la primera división separa a los censos en dos grandes grupos, uno de los cuales incluye a censos de **bosques primarios** y a los **secundarios más antiguos**, pero también incluye censos realizados en sitios con pocos años de abandono (en los cuales hubo pinares, cultivos anuales y yerbales). El otro grupo incluye a los censos de **bosques secundarios más jóvenes** y también a un bosque primario.

### ***Bosques primarios y secundarios más antiguos***

Dentro de este gran grupo de censos, aparece una mayor proporción de especies secundarias tardías y de leñosas de bajo porte, típicas de sotobosque como *Justicia brasiliensis*, *P. pennatifolius*, *Trichilia catigua*, *Inga afinis*, *I. marginata*, *Trichilia elegans*, *A. concolor*, *A. guaraniticus* y varias Mirtáceas. De acuerdo a la densidad relativa y /o constancia este grupo se subdivide a su vez en cuatro grupos menores (a, b, c y d).

El grupo (a), conformado por los censos de dos bosques primarios de Andresito, se caracteriza por presentar altos valores de densidad relativa y constancia de *S. bonplandii*, *I. marginata*, *Hybanthus bigibbosus*, *Euterpe edulis* y *G. kunthiana*.

En el grupo (b) están incluidos los censos de un bosque primario de Santiago de Liniers y los bosques secundarios más antiguos de las diferentes áreas, así como un antiguo pinar (Pi14). En estos censos se encuentran renovales de especies de dosel como *D. sorbifolia*, *P. rigida*, *N. megapotamica* y *P. americana* entre otras y también numerosos árboles de sotobosque.

Los grupos (c y d) están constituidos por bosques secundarios más jóvenes, menores a 20 años, los que comparten con los grupos anteriores (a y b) y con los censos de bosques más jóvenes (e, f y g) numerosas especies como *O. puberula*, *L. leucanthus*, *M. stipitatum*, *M. paraguariense*, *N. megapotamica*, *L. divaricata* y *P. americana* entre otras.

### ***Bosques secundarios jóvenes***

Este gran grupo de censos se caracteriza por presentar numerosas especies pioneras. Se identifican dentro del mismo tres grupos menores de censos (e, f y g).

En el grupo (e) aparecen censos realizados en antiguos pinares, cultivos anuales y yerbales. Se caracterizan por presentar altas densidades y/o constancia de especies como *N. megapotamica*, *M. stipitatum*, *S. verbascifolium* y *T. micrantha*.

El grupo (f) contiene los censos de yerbales abandonados de Andresito (f12 y f13) y un censo realizado en dicha área, en un bosque primario (f14). En los mismos aparecen *E. edulis* y *A. polyneuron*, que son especies características de los bosques del norte de la provincia, las que no fueron encontradas en las categorías juveniles y adultos de los bosques jóvenes.

El grupo (g) está conformado por los censos realizados en antiguos potreros que presentan muy pocos individuos. En los mismos aparecen especies como *H. apiculata*, *L. divaricata*, *T. catharinensis*, *Melia azedarach* y *T. micrantha*.

#### 4.5.1.3.2. Análisis de ordenamiento

En la Figura 6 se presentan los resultados obtenidos a partir del ordenamiento de los censos y especies de la categoría renovales. Los dos primeros ejes del DCA explican el 20,6 % de la variación total (Tabla 2). El primer eje muestra un ordenamiento de los censos a lo largo de un gradiente sucesional en el cual, en el semieje negativo, se segregan los grupos de censos de bosques primarios y secundarios más maduros, así como también algunos censos correspondientes a bosques jóvenes, los que contienen principalmente especies de los grupos A y B. En el semieje positivo se segregan los correspondientes a los censos de bosques más jóvenes, los que contienen principalmente especies de los grupos C y D.

El segundo eje del DCA contribuye a la separación de los censos de bosques primarios de Andresito (B2, B3 y B4) del resto. La distribución de especies a lo largo de ambos ejes, muestra una mayor dispersión que en las otras categorías de tamaño analizadas, lo cual indica que el rango de variación en la composición de renovales es más amplio.

#### 4.5.1.4. Bosques secundarios dominados por especies exóticas

Tres de los sitios censados presentaron alta abundancia de especies exóticas (Tabla 5). Uno de los potreros abandonados (P27) estuvo dominado por *Ligustrum lucidum*, el que también presentó altos valores de abundancia en las categorías adultos y juveniles. Esta especie se reproduce mediante regeneración vegetativa a partir de rizomas subterráneos, y suele formar densos bosques monoespecíficos en los que prácticamente no hay regeneración de especies nativas. El sitio (Pi10), en donde antiguamente hubo pinos, y el potrero abandonado (P35) estuvieron dominados por *Hovenia dulcis*, la que presenta altos valores de densidad en las categorías adultos y juveniles (Figura 7).

#### 4.5.1.5. Especies no arbóreas del sotobosque

En los bosques analizados, la densidad de especies no arbóreas en el sotobosque varía en función de la edad y uso histórico de los sitios (Figura 8 y Tabla 6). En el análisis de agrupamiento de los censos de especies no arbóreas se identifican tres grupos principales.

El Grupo A incluye sitios de diferentes edades y con distinta historia de uso, los que presentan una baja cobertura de pastos y bambúseas. Dentro del mismo aparecen todos los bosques secundarios más antiguos (A70, A60, P50, P43, P35, Y30, P23), los de edades intermedias generados en antiguos pinares (Pi15, Pi14 y Pi10) y los bosques jóvenes y de edades intermedias generados en antiguos cultivos de especies anuales (A12, A10, A6a, A6b A4 y A3). Esto indica que durante los primeros

años de sucesión, el sotobosque de los antiguos pinares y cultivos anuales es más parecido al de los bosques secundarios más maduros, que al sotobosque de antiguos potreros y yerbales.

En el Grupo B se encuentran los bosques primarios (B1, B2, B3 y B4), caracterizados por presentar altas coberturas de bambúseas (*Chusquea ramosissima* y en menor porcentaje *Merostachys clausenii*).

En tanto que en el Grupo C, aparecen los sitios que presentan una alta cobertura de pastos. Dentro del mismo se encuentran los censos realizados en bosques jóvenes y de edades intermedias generados en potreros y yerbales abandonados (Y16, Y10a, Y10b, Y9, Y8, Y6a, Y6b, Y6c, Y5a, Y5b, Y5c, Y4, P10, P3a, P3b, P2a) y los de antiguos pinares con pocos años de abandono (Pi6 y Pi3). Tanto los potreros como los yerbales presentan una alta cobertura de pastos mientras están en actividad; esta cobertura persiste durante algunos años luego de que los sitios son abandonados. Como estas poáceas son heliófilas van desapareciendo a medida que se incrementa la sombra debido al establecimiento y crecimiento de árboles (Figura 9). En los potreros abandonados la alta cobertura de pastos se mantiene durante aproximadamente diez años. En tanto en los yerbales abandonados, los pastos van desapareciendo más rápidamente, por efecto de la sombra producida por las plantas de yerba mate remanentes de la plantación.

#### **4.5.2. Análisis del área basal y abundancia absoluta de individuos en relación al tipo de uso y edad de los bosques secundarios**

##### *4.5.2.1. Categoría adultos*

El área basal y la densidad de individuos de los bosques secundarios se incrementó a medida que aumentó la edad de los mismos (Figura 10). Durante los primeros 10 años de abandono los valores de ambos parámetros fueron muy bajos, aumentando rápidamente hasta aproximadamente los veinte años, edad a partir de la cual la velocidad con la que se incrementaron comenzó a disminuir. Entre los 20 y 40 años los bosques secundarios alcanzaron valores de área basal de 32,2 m<sup>2</sup>/ha y densidades mayores a 800 Ind/ha, con un amplio rango de variación para ambos parámetros. Los menores valores observados, se presentaron en un bosque de treinta años, generado en una antiguo yerbal.

Durante los primeros seis años de sucesión, en los potreros abandonados y antiguos pinares se registraron pocos individuos adultos; en tanto que en los sitios donde hubo cultivos anuales y yerbales las densidades fueron mayores (Figura 11, Tabla 7). La densidad de individuos varió en un amplio rango para estos últimos sitios. Sin embargo, no detectaron diferencias significativas entre sitios con distinta historia de uso ( $H = 4,99$ ;  $p = 0,142$ ).

#### 4.5.2.2. *Categoría juveniles*

Durante los primeros años de abandono, hay una importante variación en la densidad de individuos juveniles y a partir de los veinte años los valores tienden a estabilizarse entre aproximadamente 1.500 y 3.000 individuos/ha (Figura 12).

A lo largo de los primeros seis años de sucesión, las mayores densidades de juveniles se registraron en antiguos cultivos anuales y yerbales (Figura 13). Se observó una mayor variabilidad en los cultivos anuales, donde la mayoría de los individuos presentes correspondieron a especies pioneras de rápido crecimiento (Tabla 3). En tanto que los potreros abandonados no presentaron juveniles y, en sitios donde hubo plantaciones de pinos sus densidades fueron muy bajas. Los yerbales mostraron diferencias estadísticamente significativas con respecto a los antiguos potreros y a los pinares, mientras que los cultivos anuales abandonados solamente presentaron diferencias significativas con respecto a los potreros (Tablas 7 y 8).

Las altas densidades de juveniles observadas en los yerbales durante los primeros años de sucesión, son el resultado de la presencia de plantas de yerba mate remanentes de los cultivos. Estas plantas de yerba van muriendo a medida que pasa el tiempo y, en los yerbales de más de veinte años de abandono, prácticamente no se las registró o sólo se observaron individuos aislados (Figura 14). Si se consideran únicamente los juveniles establecidos luego del abandono de los yerbales, es decir, si no se consideran las plantas remanentes de yerba, la densidad en los mismos disminuye a valores menores que los registrados en cultivos anuales abandonados (Figuras 15 y 16). En este caso los cultivos anuales y los yerbales, mostraron diferencias estadísticamente significativas con respecto a los antiguos potreros (Tablas 7 y 8).

#### 4.5.2.3. *Categoría renovales*

En la categoría renovales, al igual que en la categoría juveniles, la densidad fue muy variable durante los primeros años de sucesión (Figura 17). Los valores de densidad de individuos tienden a aumentar hasta los veinte años y a partir de ese momento, la variabilidad disminuye y los valores oscilan entre 13.000 y 23.000 individuos/ha.

Al analizar la densidad de renovales durante los primeros años de sucesión, en relación al uso que tuvo cada sitio, se observó que los mayores valores se presentaron en los cultivos anuales (Figura 18) y las diferencias con respecto a las densidades en los potreros y yerbales fueron estadísticamente significativas (Tablas 7 y 8). Los pinares abandonados presentaron también mayores densidades de renovales respecto a los antiguos potreros y yerbales, siendo las diferencias estadísticamente significativas con respecto a los primeros.

#### 4.5.2.4. Comparación entre parámetros estructurales de bosques secundarios y primarios

Los bosques primarios analizados presentaron valores de área basal comparables a los registrados para los bosques secundarios mayores a veinte años, en tanto la densidad de individuos fue menor en los primeros (Figura 19).

La Figura 20a resume las características estructurales de los bosques analizados, considerando conjuntamente la densidad absoluta de las diferentes categorías de tamaño de la totalidad de los censos. A lo largo del primer eje, que explica el 73,3% del total de la varianza (Tabla 9), los censos se separaron en función de la edad. Hacia el extremo positivo del primer eje del ACP, se segregaron los sitios con pocos años de abandono con menores densidades de individuos y hacia el extremo negativo, los bosques primarios y secundarios con mayores densidades de individuos.

El segundo eje contribuyó a la separación de los sitios más jóvenes en función del uso histórico. Hacia el extremo positivo se segregaron los antiguos cultivos anuales con pocos años de abandono (A2, A3 y Y4), que se caracterizan por presentar altas densidades de juveniles. Hacia el extremo negativo se segregaron los potreros con pocos años de abandono (P2, P3a y P3b), en tanto los antiguos pinares (Pi3 y Pi6) y un potrero de diez años de abandono (Pi10), quedaron ubicados en posiciones intermedias entre los censos de potreros y cultivos anuales.

Al excluir del análisis los sitios con pocos años de abandono (P2, P3a, P3b, A2, A3 y Y4) debido a que absorben una gran parte de la variabilidad, se observa una mayor separación del resto de los censos (Figura 20b). Los dos primeros ejes explican el 90,4% de la variación (Tabla 9). En este análisis, los censos se separan a lo largo del primer eje en función de la edad, de manera tal, que los censos de bosques primarios se ubican hacia el centro del diagrama junto a censos de bosques secundarios jóvenes y de edades intermedias, lo cual indica que son más similares estructuralmente a estos, que a los bosques secundarios más maduros. A lo largo del segundo eje los bosques más jóvenes se separan en función del uso histórico. En el segundo cuadrante se encuentran los censos realizados en antiguos yerbales y cultivos anuales, que se caracterizan por presentar altas densidades de juveniles. En el cuarto cuadrante, por el contrario, se segregan los censos de antiguos pinares y cultivos anuales, así como también el de un potrero de diez años de abandono (P10), que se caracterizan por presentar mayores densidades de renovales.



## 4.6. Discusión

### 4.6.1. Patrones florísticos y estructurales a lo largo del proceso sucesional en campos agropecuarios abandonados

En los sitios estudiados estuvieron presentes una gran cantidad de renovales de árboles de diferentes grupos ecológicos desde los inicios de la sucesión. Las especies pioneras fueron las que se establecieron en mayor proporción en los primeros años y secuencialmente fueron reemplazadas por especies secundarias iniciales, tardías y climáxica, lo cual coincide con resultados obtenidos en otros estudios realizados en diferentes áreas (Lang y Knight, 1983; Finegan, 1996; Denslow y Guzman, 2000; Peña-Claros, 2003). Si bien estas tendencias de reemplazo de especies se registraron en todos los sitios independientemente de su uso histórico, los resultados mostraron que los sitios con diferente uso histórico e igual tiempo de abandono presentaron diferencias en las abundancias relativas de especies y en la densidad absoluta de individuos durante los primeros años de sucesión.

Tanto el área basal como la densidad de individuos, se incrementaron rápidamente a lo largo de las dos primeras décadas y a partir de dicha edad alcanzaron valores comparables a los bosques maduros (Tabla 10). Esta rápida recuperación de los parámetros estructurales ha sido registrada en numerosos estudios realizados en bosques secundarios tropicales (Saldariaga et al., 1988; Denslow y Guzman, 2000; Peña-Claros, 2003; Muñiz-Castro et al., 2006). Las tendencias encontradas en estos parámetros coinciden con las de producción de biomasa reportadas por Vaccaro et al. (2003) para los bosques secundarios de Misiones, quienes encontraron un rápido incremento de acumulación de biomasa entre los 12 y 19 años y un decrecimiento en la tasa de acumulación a partir de dicha edad. Diversos autores han señalado que en los bosques secundarios la vegetación se recupera rápidamente y los nutrientes captados por la misma son también devueltos rápidamente al suelo mediante la caída y descomposición de hojas, por lo que pueden considerarse sistemas altamente productivos (Brown y Lugo, 1990; Feldpausch et al., 2004).

Los patrones identificados en los bosques estudiados estarían explicados principalmente por la presencia de diferente tipo de vegetación en el momento de abandono de los campos y por el ciclo de vida de las especies arbóreas establecidas en mayor abundancia durante las primeras etapas de sucesión. Ambos factores difieren en función del uso que tuvieron los sitios en los cuales regeneraron los bosques secundarios. La presencia diferencial de propágulos y las características fisicoquímicas de los suelos constituirían otros factores que influirían en la configuración de dichos patrones.

#### 4.6.1.1. La vegetación presente en el momento de abandono de los campos

En el momento del abandono los **cultivos anuales** prácticamente no presentaron cobertura vegetal debido a las actividades de laboreo que se practicaban en los mismos (rotación de las capas superficiales de suelo y limpieza de herbáceas). Dicho laboreo generaría condiciones que favorecerían el establecimiento de especies pioneras a partir del banco de semillas. Se ha encontrado que la mayoría de las especies pioneras presentan fotoblastismo positivo (Souza y Válio, 2001) y en ausencia de luz adecuada pueden permanecer en estado de dormición en el banco de semillas del suelo (Baider et al., 1999). Esto explicaría las altas densidades de *S. verbascifolium* y *T. micrantha* registradas durante los primeros años de sucesión en los cultivos anuales donde las condiciones favorecerían la germinación de semillas almacenadas en el banco del suelo. Asimismo, algunos autores han encontrado que en sistemas sometidos a tumba y quema repetidas también es importante la regeneración a partir del rebrote de individuos pre-existentes (Uhl, 1987; Kammesheidt, 1998). Es decir que en los antiguos cultivos anuales también sería importante este tipo de reproducción. Las especies pioneras presentes en altas densidades irían generando condiciones de sombra propicias para el establecimiento de renovales de especies secundarias tardías y climaxicas, tal como se reflejó en la alta densidad y riqueza de renovales de diferentes grupos ecológicos que se establecieron en estos sistemas durante los primeros años de sucesión.

Una situación diferente se presentó en los sitios donde antiguamente hubo **pinares**, en los cuales, si bien inicialmente hubo una escasa cobertura de herbáceas, presentaron una gran cantidad de tallos de árboles cortados y raíces. Esto se debe a que durante el crecimiento de las plantaciones de pinos se establecen naturalmente numerosos de renovales de especies nativas, que van creciendo en la sombra del sotobosque. Cuando se produce la extracción de los pinos, estos individuos (muchos de los cuales son adultos o juveniles) son cortados y aplastados por la maquinaria pesada que se utiliza para dicha actividad. Cuando finaliza la extracción y los sitios son abandonados, se regeneran nuevos individuos a partir de los restos de tallos y raíces. Es decir que la regeneración vegetativa sería más importante que en otros sistemas. Esto explicaría, en parte, por qué en los antiguos pinares hubo una mayor densidad de renovales que en potreros y yerbales abandonados.

Los **potreros** abandonados se caracterizaron por presentar el suelo totalmente cubierto por pastos, que persistieron en altas densidades durante aproximadamente diez años y luego comenzaron a disminuir. Esta alta coberturas de pastos dificulta el establecimiento de renovales (Nepstad et al., 1996), lo cual se refleja en los escasos individuos registrados en los potreros durante la primer década de abandono. Por un lado, la sombra producida por los pastos reduciría el porcentaje de germinación de semillas de las especies pioneras que, generalmente, presentan fotoblastismo positivo (Souza y Valio, 2001). Por otro, la matriz de pastos puede actuar como barrera física e impedir la incorporación de semillas al

suelo (Melli, 2003). Aún cuando algunas semillas pueden germinar en la broza superficial, las plántulas se deshidratan rápidamente si no logran arraigarse al suelo (obs. pers.). Los primeros individuos que se establecen dentro de la matriz de pastos, así como también los árboles y troncos remanentes funcionarían como “núcleos de regeneración” (Purata, 1986; Guevara y Laborde, 1993; Zimmerman et al., 2000; Holl, 2002), favoreciendo el establecimiento de renovales de especies arbóreas ya que debajo de los mismos se generan condiciones de mayor sombra y humedad. Con respecto a la llegada de semillas, algunos autores que estudiaron este aspecto en potreros de grandes superficies han propuesto que la falta de dispersión es la mayor barrera para la regeneración del bosque en estos sistemas ya que a medida que aumenta la distancia con respecto a los remanentes de bosque, disminuye la lluvia de semillas dentro de los potreros (Aide y Cavelier, 1994; Holl, 1999) y, además, la dispersión por animales constituiría un mecanismo poco importante (Nepstad et al., 1996; Zimmerman et al., 2000). Sin embargo, esto no ocurriría en los potreros estudiados puesto que los mismos fueron de pequeña superficie (entre 0,25 y 1,5 ha), estuvieron rodeados de bosque y, la mayoría, estuvieron cerca de grandes áreas protegidas (lo que implica que haya una buena disponibilidad tanto de semillas como de dispersores).

En cuanto a los **yerbales** abandonados, estos se caracterizaron por presentar una alta densidad de plantas de yerba mate remanentes del monocultivo y alta cobertura de pastos en las entrelíneas de la plantación durante las primeras etapas sucesionales. En estos sistemas se observa también el efecto de los pastos, ya que prácticamente no se establecen individuos de especies arbóreas en dichas entrelíneas. Pero, a diferencia de lo que ocurre en los potreros, las plantas de yerba mate remanentes ejercen junto con las especies pioneras (como *C. pachystachya*, *S. verbascifolium* y *T. micrantha*) un efecto opuesto al de los pastos, favoreciendo el establecimiento de nuevos individuos. Así, inicialmente, las plantas de yerba pueden considerarse como sitios “nurse” puesto que debajo de las mismas se genera un ambiente de menor temperatura durante el verano y de mayor humedad a lo largo de todo el año, que protege a los renovales de heladas y sequías (Holz, 2004). A medida que transcurre el tiempo, las plantas de yerba van creciendo y aproximadamente a partir de los diez años producen un ambiente muy sombrío, lo que retrasa el crecimiento de los individuos establecidos. Es decir que, en estadios más avanzados, las plantas de yerba retrasarían en cierta medida el crecimiento del bosque, lo cual explica los bajos valores de área basal registrados en el yerbal con treinta años de abandono. A medida que avanza la sucesión, estas plantas remanentes de yerba mate van desapareciendo, al mismo tiempo que disminuye la cobertura de pastos.

De acuerdo a los patrones descritos, es la heterogeneidad existente a escala de sitio la que garantiza que desde los inicios de la sucesión puedan establecerse especies de diferentes grupos ecológicos en todos los campos abandonados. En diversos trabajos realizados en bosques maduros se ha encontrado que la heterogeneidad micro-ambiental puede afectar la composición de la comunidad y las

posibilidades de coexistencia de especies (Beckage et al. 2000; Heinemann et al., 2000; Coomes y Grubb, 2000; Beckage y Clark, 2003). En los sitios estudiados dicha heterogeneidad está dada en los antiguos pinares por los troncos y raíces remanentes de los árboles cortados, en los potreros por los árboles que se van estableciendo dentro de la matriz de pastos y en los yerbales por las plantas de yerba remanentes del monocultivo. En tanto que en los cultivos anuales abandonados las condiciones micro-ambientales son más homogéneas que en el resto de los sitios y la sombra que producen las altas densidades de pioneras es la que favorece el establecimiento de especies de otros grupos ecológicos.

En cuanto a la velocidad con la cual se recupera el bosque a lo largo de la primer década, se puede plantear el siguiente gradiente en relación al uso histórico: cultivos anuales > pinares > yerbales > potreros, que está relacionado principalmente con una creciente dificultad para el establecimiento de individuos. Es importante tener en cuenta que este gradiente es propuesto para **sitios de poca extensión, que tuvieron una intensidad de uso baja a intermedia**. Sería esperable que éste se modificara sustancialmente si se analizaran sitios de mayor extensión y que tuvieron un uso más intenso, puesto que en dichas situaciones se modifican las posibilidades de establecimiento de especies (Uhl et al., 1988; Nepstad et al., 1990, 1996). Si se analizara el proceso de recuperación del bosque en grandes áreas abandonadas, como por ejemplo las sometidas a cultivos monoespecíficos por parte de empresas forestales instaladas en la provincia o de las ganaderas y sojeras del sur de Brasil, podría encontrarse otro gradiente de recuperación. En dichas áreas hay un mayor impacto de las actividades agropecuarias y, entre otros aspectos, se esperaría encontrar una mayor dificultad para la llegada de semillas (Holl, 1999) y modificaciones en la dinámica hídrica (Ataroff y Rada, 2000; Unger y Kaspar, 1994). En los casos de plantaciones, la maquinaria pesada utilizada compacta fuertemente el suelo (Fernández et al, 1995), implican el uso de una gran cantidad de agroquímicos (Keller, 1983; Kozlowski, 2002) y se llevan a cabo sucesivas plantaciones sin permitir la recuperación de los suelos entre una y otra (obs. pers.). **Así, el proceso de recuperación de la vegetación sería muy diferente en estas extensas áreas con alta intensidad de uso comparado con la situación analizada en el presente trabajo.**

#### *4.6.1.2. El ciclo de vida de las especies arbóreas establecidas en mayor abundancia durante las primeras etapas de sucesión*

Durante las dos primeras décadas de sucesión, hubo una mayor proporción de especies pioneras en todos los sitios analizados. Estas especies pioneras tienen un ciclo de vida corto, por lo que a partir de los veinte años, casi no se registraron individuos de las mismas en los bosques secundarios. Estos resultados coinciden con las tendencias sucesionales registradas en numerosos trabajos realizados en

otras áreas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1981; Uhl et al., 1981; Saldariaga et al., 1988; Finegan, 1996).

Este decrecimiento en la proporción de especies pioneras, sumado al aumento en la riqueza, en la abundancia relativa de especies de diferentes grupos ecológicos y en la densidad absoluta de individuos hace que, con el transcurso del tiempo, la composición florística y estructura de los bosques generados en campos abandonados se vaya pareciendo a la de los bosques secundarios más antiguos y, a partir de la segunda década, ya no sea posible diferenciarlos en función de la edad.

#### *4.6.1.3. Características fisicoquímicas de los suelos*

Las actividades agropecuarias pueden tener un impacto significativo sobre las propiedades químicas y físicas de los suelos tales como densidad, pH, carbono y nitrógeno (Thorne y Hamburg, 1985; Compton y Boone, 2000). El rango en el cual se modifiquen dichas características difiere en función del tipo de uso (Fernandes y Sanford, 1994), lo cual se refleja en la tasa de recuperación de las características edáficas originales (Silver et al. 2000; Piccolo et al., 2002). Se ha propuesto que los cambios que tienen lugar en los suelos utilizados para ganadería (aumento de la densidad, disminución de la porosidad y variación en la concentración de nutrientes) afectan negativamente el desarrollo de renovales (Reiners et al. 1994; Nepstad et al., 1996). Esto podría explicar, en parte, el escaso establecimiento de individuos en los potreros abandonados. En los sitios donde hubo pinares, la maquinaria que se utiliza para la extracción de los pinos compacta los suelos (Fernández et al. 1995, 2000; Mac Donagh, et al., 1998), lo cual dificulta el establecimiento y desarrollo de renovales (Bassett et al., 2005). Por otro lado, este tipo de plantaciones suele dejar componentes químicos en el suelo (agroquímicos, sustancias acidificantes y alelopáticas) que afectan negativamente a la regeneración (Kozłowski, 2002). Ambos factores explicarían en parte la baja densidad de juveniles y adultos registrada en los antiguos pinares durante los primeros años de sucesión.

#### **4.6.2. Bosques secundarios dominados por especies exóticas**

A pesar que las especies exóticas estuvieron presentes en las tres áreas, fueron más importantes en Santiago de Liniers, donde varios de los sitios estudiados estuvieron dominados por las mismas. Probablemente esto se deba a que el área correspondiente al Departamento de Eldorado es la que por más tiempo ha estado sometida a los disturbios humanos. Actualmente no existe información en las áreas estudiadas, acerca de la importancia de las especies exóticas a escala de paisaje. Este sería un aspecto clave a abordar en otros trabajos, puesto que las especies exóticas podrían convertirse en un grave problema para la conservación a largo plazo. Tal como se ha reportado en otras áreas, dichas

especies pueden afectar no solamente a la estructura de la comunidad (Kalesnik, 2001; García-Robledo y Murcia, 2005; Gratton y Denno, 2005) sino también a los patrones de biodiversidad (Brown y Gurevitch, 2004) y a los procesos ecosistémicos (Vitousek y Walker, 1989; Ehrenfeld, 2003).

#### 4.6.3. Comparación de los bosques secundarios con respecto a los bosques primarios

Los bosques secundarios compartieron un importante número de especies con los bosques primarios, principalmente durante estadios sucesionales avanzados. Los bosques primarios se caracterizaron por presentar baja densidad de individuos en todas las categorías de tamaño y altas coberturas de bambúseas, las que prácticamente no aparecen en el interior de los bosques secundarios, aunque sí en los bordes de los mismos. Estas bambúseas, presentes en altas densidades en los bosques que han tenido extracción selectiva de madera, funcionan como especies nativas invasoras, dificultando así el establecimiento de renovales (Placci y Georgis, 1993; Campanello et al., 2004). Dado que las bambúseas son especies heliófilas, es esperable que en el futuro, cuando los bosques secundarios tengan mayor edad y comience la dinámica de caída de árboles y formación de claros, aumenten las proporciones de ellas dentro de los mismos.

Con respecto a la composición de especies arbóreas, las que en este trabajo se registraron en mayor abundancia en los bosques primarios, han sido descritas también por otros autores como muy abundantes en bosques bien conservados de la zona oriental de Paraguay (Spichiger et al., 1992). Sin embargo, algunas especies que fueron intensamente explotadas durante las últimas décadas como *Apuleia leiocarpa*, *Tabebuia hepaphylla* y *Cedrela fissilis*, prácticamente no aparecieron ni en los bosques primarios ni en los secundarios en ninguna de las categorías de tamaño. Esto estaría indicando que hubo una importante disminución en las abundancias relativas de estas especies en las tres áreas estudiadas. Una excepción fue *M. frondosus* (incienso), que también ha sido una especie muy explotada, la cual fue dominante en varios bosques secundarios de 9 de Julio. Por otro lado, el incienso ha sido descrita como una especie poco abundante en los bosques primarios de la provincia (Devoto y Rotkugel, 1936). Esta respuesta diferencial a la intensa explotación podría deberse, en parte, a la alta capacidad de esta especie de reproducirse vegetativamente a partir de restos de troncos y raíces (obs. pers.).

Por otro lado, los bosques primarios de Andresito mostraron marcadas diferencias con respecto al resto, lo cual refleja un gradiente en relación a factores biogeográficos. Este gradiente se refleja también, aunque con menor importancia, en los bosques secundarios de esta localidad, donde en la categoría renovales comienzan a aparecer especies características de dicha zona como son *Euterpe edulis* y *Aspidosperma Polyneuron*. Estos resultados coinciden con los encontrados en estudios

realizados en otras áreas (Gerhardt y Foster, 2002), en los cuales se ha planteado que en estadios sucesionales más avanzados, los factores que actúan a mayores escalas (e.g. fisiografía) serían más importantes en el control de la composición florística y estructura de los bosques, que los factores relacionados al uso histórico. En los sitios estudiados, la velocidad con la cual se manifiesta el gradiente biogeográfico depende del uso histórico, puesto que *E. edulis* y *A. Polyneuron* aparecieron únicamente en los yerbales abandonados, debajo de las plantas de yerba mate. Esto se debería a que las plantas de yerba remanentes generan un ambiente más húmedo y sombrío que el de sitios que tuvieron otro tipo de uso, favoreciendo el establecimiento de especies climáticas, las que demoran más tiempo en aparecer en el resto de los sistemas.

#### 4.7. Síntesis y conclusiones

- Los bosques secundarios estudiados comparten un gran número de especies, pero la importancia de las mismas varía de acuerdo al estadio sucesional, uso histórico y área geográfica a la cual pertenecen los bosques. Los resultados muestran que durante las primeras dos décadas, los bosques secundarios presentan mayores diferencias florísticas y estructurales y que las mismas están determinadas en gran medida por el uso histórico. A partir de los veinte años ya no es posible diferenciar los bosques ni en función de la edad ni del uso histórico.

- Tanto el área basal como la densidad de individuos se incrementan rápidamente durante las primeras dos décadas de sucesión y luego alcanzan valores similares a los de los bosques maduros.

- Durante los primeros años de sucesión, los sitios con distinto uso histórico difieren en cuanto a la composición de la vegetación remanente en el momento del abandono, densidad de individuos de especies arbóreas que se establecen y en la composición florística. Los patrones florísticos y estructurales identificados en función del uso histórico son los siguientes:

- Los sitios donde se realizaron **cultivos anuales**, se caracterizan por presentar altas densidades de especies pioneras, debajo de las cuales se establecen renovales de especies de diferentes grupos ecológicos. El sotobosque de estos sitios presenta una baja cobertura de pastos y otras especies no arbóreas. Luego de los primeros años de sucesión, disminuye el establecimiento de especies pioneras y aumenta el establecimiento de especies secundarias iniciales y tardías.

- En los sitios donde antiguamente hubo **pinares**, las primeras etapas sucesionales se caracterizan por tener baja densidad de individuos adultos y juveniles, pero altas densidades de renovales. El sotobosque presenta una cobertura de pastos que oscila, aproximadamente, entre el

25 y 50%, la cual va disminuyendo a partir de los diez años. Las densidades relativas de especies pioneras son menores a las encontradas en los sitios donde se realizaron cultivos anuales y prácticamente no se registran individuos adultos. Las especies que se establecen inicialmente son relativamente las mismas que las que se encuentran en los sitios donde hubo cultivos anuales. Las especies pioneras presentan mayor abundancia durante los primeros diez años, luego ésta disminuye y aumenta la de secundarias iniciales y tardías.

▫ Los **yerbales** recientemente abandonados, se caracterizan por presentar una alta densidad de plantas de yerba mate remanentes del monocultivo, las cuales al no ser podadas van adquiriendo el porte natural de árbol. Entre las líneas de plantación de yerba se desarrolla una densa cobertura de pastos, con valores del 75 al 100%. Durante los primeros años se van estableciendo especies pioneras, así como también especies iniciales, tardías y climácicas. A medida que transcurre el tiempo, las plantas remanentes de yerba mate van desapareciendo y la cobertura de pastos disminuye.

▫ Los **potreros** se caracterizan por presentar el suelo totalmente cubierto por pastos, que persisten en altas densidades durante aproximadamente diez años y luego van disminuyendo. En estos sistemas se establecen muy pocos árboles durante los primeros años desde el abandono, que son tanto de especies pioneras como de secundarias iniciales y tardías.

- La velocidad con la cual se recupera el bosque en campos abandonados, durante las primeras dos décadas de sucesión, seguiría el siguiente gradiente en relación al uso histórico: cultivos anuales > pinares > yerbales > potreros, el que está relacionado con una creciente dificultad para el establecimiento de individuos debido, en parte, a la presencia de pastos. **Es importante tener en cuenta que este gradiente es propuesto para sitios que tuvieron una intensidad de uso baja a intermedia.**

- A medida que pasa el tiempo, las diferencias en relación al uso histórico van siendo menos importantes y los bosques secundarios comienzan a diferenciarse en función de características biogeográficas. Estas tendencias sólo se observan en la categoría renovales. Es decir, que las variables relacionadas con la distribución biogeográfica de las especies comenzarían a tener mayor importancia en la composición florística del canopy de los bosques secundarios, recién en estadios sucesionales avanzados.

- Si bien durante los primeros diez años de sucesión, existen marcadas diferencias entre los bosques generados en sitios con diferente uso histórico, con el tiempo estas diferencias van desapareciendo y luego de veinte años, ya no es posible diferenciar a los bosques en función de dicha variable. Esta falta

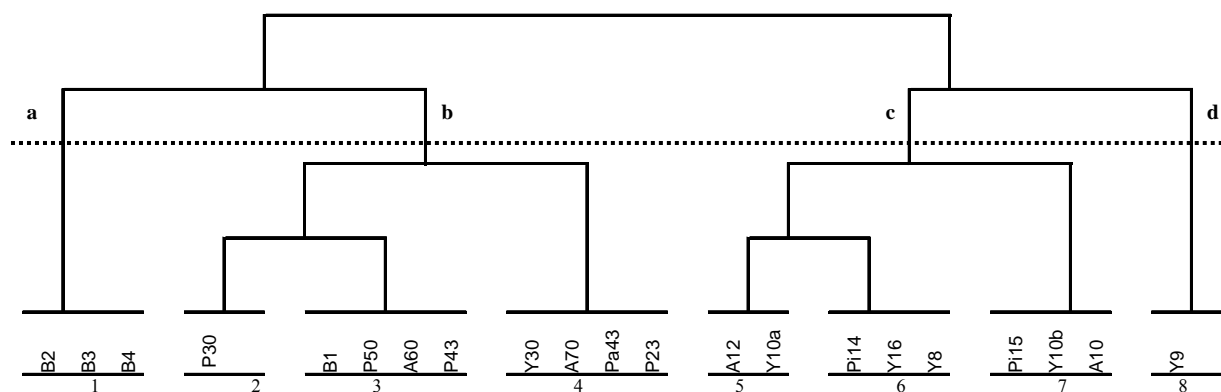


de diferenciación (o mayor similitud entre los bosques secundarios) estaría dada básicamente por los siguientes aspectos: 1) la mayor parte de las especies pioneras, presentes en mayor densidad en cultivos anuales recientemente abandonados, van muriendo durante las dos primeras décadas, disminuyendo así las diferencias entre estos sistemas; 2) a partir de los veinte años, prácticamente no se encuentran plantas de yerba remanentes de los antiguos cultivos (las que tienen un peso importante durante las primeras etapas), con lo que la composición florística de los antiguos yerbales se va pareciendo más a la de los sitios sometidos a otros usos históricos; 3) luego de la primera década de sucesión, la cobertura de pastos disminuye marcadamente en yerbales y potreros abandonados, desapareciendo así la “barrera” que implican los mismos, para el establecimiento de individuos de especies leñosas. Es así que a partir de los veinte años, en el canopeo de todos los bosques secundarios hay una mayor proporción de especies secundarias iniciales y tardías, aumenta la densidad de individuos y en el sotobosque aparecen mayores densidades de arbolitos típicos de este estrato. Estos aspectos explicarían en gran medida, por qué, a medida que transcurre el tiempo, el uso histórico va siendo menos importante en la determinación de las características de los bosques en proceso de regeneración.

- Las especies exóticas estuvieron presentes en las tres áreas estudiadas, pero fueron más importantes en el Departamento de Eldorado, donde varios de los sitios estudiados estuvieron dominados por dichas especies, lo que se debería al mayor tiempo de disturbio antrópico en esta área con respecto al resto.

- Los bosques secundarios comparten un importante número de especies con los bosques primarios, principalmente durante estadios sucesionales avanzados. Los bosques primarios se caracterizan por presentar baja densidad de individuos en todas las categorías de tamaño y altas coberturas de bambúseas, las que prácticamente no aparecen en el interior de los bosques secundarios.

- Los bosques primarios de Andresito mostraron marcadas diferencias con respecto al resto, lo cual refleja un gradiente en relación a factores biogeográficos. Este gradiente se refleja también, aunque con menor importancia, en los bosques secundarios de esta localidad, donde en la categoría renovales comienzan a aparecer especies características de dicha zona, como *Euterpe edulis* y *Aspidosperma Polyneuron*. La velocidad con la cual se manifiesta dicho gradiente depende del uso histórico, siendo mayor en los yerbales abandonados.



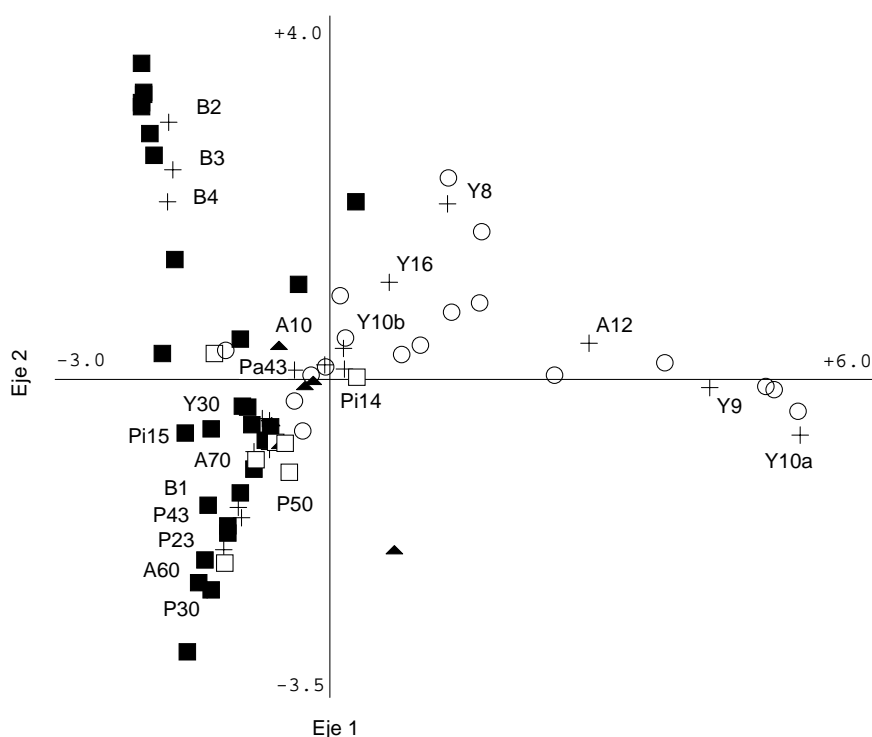
**Figura 1.** Dendrograma de censos de la clasificación TWINSpan, considerando el IVI de los individuos adultos en bosques del norte de Misiones. (a-d): grupos principales de censos; B= Bosque primario; en los bosques secundarios los números corresponden a la edad de abandono de cada sitio y las letras al tipo de uso previo al abandono: A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales, Pa= antiguo parque.

**Tabla 1.** Clasificación de censos y especies de individuos adultos por medio de TWINSpan. Se indica IVI (mediana de los censos) y constancia (en cursiva) para cada una de las especies consideradas en el análisis. Las cruces indican los casos en que el valor de la mediana es igual a cero: (+) = ningún censo tiene IVI mayor a 10; (++) = hay un censo con IVI entre 10 y 20; (+++) = hay un censo con IVI mayor a 20. En el encabezado se indica entre paréntesis el número de censos de cada grupo. Los corchetes indican los 4 grupos principales de especies (A, B, C y D). En la columna de la derecha se indica el grupo ecológico (GE) al cual pertenece cada especie: P= pionera; I= secundaria inicial; T= secundaria tardía; C= clímax; E= exótica.

GE	Especies	Grupos TWINSpan															
		a1	(3)	b2	(1)	b3	(4)	b4	(4)	c5	(2)	c6	(3)	c7	(3)	d8	(1)
T/I	<i>Inga uruguensis</i> (Hook. & Arn.)	4,4	66,7					+	25								
T	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	6,1	100														
I/T	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	12,0	100														
T	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	12,1	100	3,9	100												
T	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	25,2	100														
C	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	34,8	100														
T	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	40,2	100			3,5	75										
T	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.	2,2	66,7	10,1	100	1,4	50										
C	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	2,3	66,7			3,8	50										
T	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	4,4	66,7			1,8	75										
T	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	2,4	66,7			2,3	75	+	25			+++	33,3				
T	<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez.	21,9	100	3,8	100	++	25	42,7	100			+++	33,3				
I/T	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.					4,3	75	6,4	75			+	33,3				
T/C	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	+	33,3			6,5	100	15,1	75			+	33,3				
I/T	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Radlk.	1,5	66,7	3,2	100	3,7	50	9,0	100			++	33,3				
T	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	1,5	66,7	18,9	100	+++	25	3,1	75								
T	<i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	+	33,3			5,8	75	1,0	50								
T	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Sprengel	2,7	66,7	1,4	100	4,5	75	1,1	50								
C/T	<i>Aspidosperma australe</i> Müll. Arg.	+	33,3	11,4	100	0,9	50										
I/T	<i>Rollinia</i> sp	+	33,3	22,3	100	1,7	75	+	25								
T	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	2,8	66,7	11,1	100	7,8	100	+	25								
I/T	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.			8,0	100	2,8	75	1,0	50								
I	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC			48,5	100	+	25										
T	<i>Casearia gossypiosperma</i> Brinq.					1,8	75										
T/I	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão			57,2	100	3,9	100	+++	25								
P/I	<i>Celtis iguanea</i> (Jacq.) Sarg.					+	25	3,4	75								
T	<i>Cordilyne dracaenoides</i> Kunth					+	25	1,2	50	3,6	50						
T	<i>Cupania vernalis</i> Cambess					4,9	100					++	33,3				
I/T	<i>Achatocarpus</i> sp					1,8	75	1,1	50			+	33,3				
I/T	<i>Helietta apiculata</i> Benth.			45,3	100	31,2	100	5,4	50	2,9	50			+++	33,33		
T	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg	4,6	66,7			++	25							+	33,33		
I/T	<i>Machaerium paraguayense</i> Hassler	+	33,3	5,0	100	7,7	75	2,3	50					14,823	66,67		
T	<i>Patagonula americana</i> L.	+	33,3			27,8	100	25,0	75			8,2	66,7			21,91	100

**Tabla 1.** Clasificación de censos y especies de adultos por medio de TWINSpan (continuación).

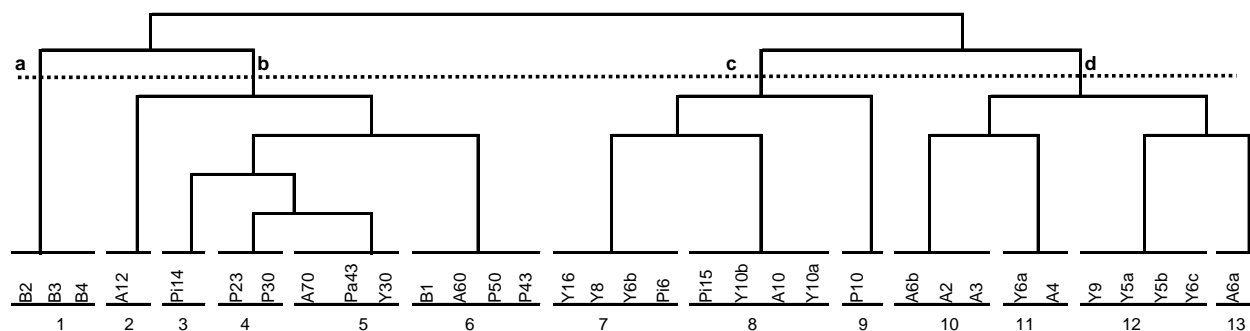
GE	Especies	Grupos TWISPAN															
		a1	(3)	b2	(1)	b3	(4)	b4	(4)	c5	(2)	c6	(3)	c7	(3)	d8	(1)
I	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	+	33,3			26,6	50	1,5	50			12,1	66,7	+++	33,33		
I / T	<i>Luehea divaricata</i> Mart.					3,7	100	26,4	100	6,9	100	+	33,3	9,522	100		
T	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	+	33,3	10,9	100	21,3	100	5,9	75			7,7	100	9,352	66,67		
I / T	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC) Vog.	1,6	66,7	12,4	100	15,3	100	2,7	75	5,1	50	15,3	100	81,532	100		
I / T	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	2,3	66,7	1,9	100			10,6	50	2,8	50	5,9	66,7				
T	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.			10,6	100	+	25			3,1	50						
T	<i>Prunus</i> sp					0,8	50	1,1	50	30,7	50	13,5	100				
P	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.					+	25							19,056	66,67		
I / T	<i>Albizia</i> sp	+	33,3			0,9	50	+	25	0,3	50	5,6	66,7	+	33,33		
E	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.			2,8	100	+	25	+	25	2,5	50	4,0	66,7	9,65	66,67		
P	<i>Solanum verbascifolium</i> O. Kuntze	1,9	66,7					+	25	42,2	100	16,6	100			78,44	100
T	<i>Fagara hyemalis</i> (A. St.-Hil.) Engl.			2,0	100	+	25					2,9	66,7	++	33,33		
I / T	<i>Matayba eleagnoides</i> Radlk.							1,8	50	19,0	100	+	33,3				
I / T	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees							10,3	75			20,3	100	16,039	100		
P	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume															43,2	100
I	<i>Acacia tucumanensis</i> Griseb.	+	33,3							119,2	100					27,19	100
E	<i>Melia azedarach</i> L.									4,2	50	+	33,3	+++	33,33		
T	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.											39,4	100				
P	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi									11,5	100	52,2	66,7				
E	<i>Persea americana</i> Mill.													+++	33,33		
P	<i>Solanum</i> sp									6,2	50			12,85	66,67		
I / T	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.	4,8	66,7			+	25							+++	33,33	34,24	100
P / T	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	12,4	66,7			+	25							9,711	66,67		
P	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	+	33,3													95,03	100
Riqueza			33		20		39		30		15		23		17		6



**Figura 2.** Ordenamiento de censos y especies vegetales (DCA) considerando el IVI de la categoría adultos en bosques del norte de Misiones. Los censos están simbolizados con cruces (+) y se indica el nombre de los mismos. B= Bosque primario; en los bosques secundarios los números corresponden a la edad y las siglas al uso histórico: A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales, Pa: antiguo parque. Las especies están representadas con diferentes símbolos de acuerdo al grupo TWINSPLAN al cual pertenecen: (□) grupo A; (■) grupo B; (▲) grupo C; (○) grupo D.

**Tabla 2.** Resultados del análisis de ordenamiento (DCA) de las diferentes categorías de tamaño consideradas en bosques del norte de Misiones.

Categoría de tamaño	Variables	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Varianza total
Adultos	Autovalores	0,73	0,57	0,45	0,26	5,01
	% acumulado de varianza	14,5	26,0	35,1	40,3	
Juveniles	Autovalores	0,60	0,38	0,32	0,24	4,58
	% acumulado de varianza	13,1	21,4	28,6	33,8	
Renovales	Autovalores	0,41	0,41	0,31	0,20	4
	% acumulado de varianza	10,4	20,6	28,4	33,4	



**Figura 3.** Dendrograma de censos de la clasificación TWINSpan, considerando la densidad relativa de individuos juveniles en bosques del norte de Misiones. (a-j): grupos principales de censos; B= Bosque primario; en los bosques secundarios los números corresponden a la edad de abandono de cada sitio y las letras al tipo de uso previo al abandono: A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales, Pa= antiguo parque.

**Tabla 3.** Clasificación de censos y especies de juveniles por medio de TWISPAN. Se indica densidad relativa (mediana de los censos) y constancia (en cursiva) para cada una de las especies consideradas en el análisis. Las cruces indican los casos en que el valor de la mediana es igual a cero: (+) = ningún censo tiene abundancia relativa mayor a 10; (++) = hay un censo con abundancia relativa entre 10 y 20; (+++) = hay un censo con abundancia relativa mayor a 20. En el encabezado se indica entre paréntesis el número de censos de cada grupo. Los corchetes indican los 4 grupos principales de especies (A, B, C y D). En la columna de la derecha se indica el grupo ecológico (GE) al cual pertenece cada especie: P= pionera; I= secundaria inicial; T= secundaria tardía; C= climax; E= exótica.

GE	Especie	Grupos TWISPAN														
		a1 (3)	b2 (1)	b3 (1)	b4 (2)	b5 (3)	c6 (4)	c7 (4)	c8 (4)	c9 (1)	d10 (3)	d11 (2)	d12 (4)	d13 (1)		
T	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	9,6	100													
C	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	16,6	100													
T	<i>Hybanthus bigibbosus</i> (A. St.-Hil.) Hassl.	+	33,3													
T/1	<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll. Arg.	+	33,3													
T	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	3,7	100	1,7	100		2,6	100		2,2	100			3,4	100	
T	<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	1,9	66,7		0,4	100				+	25					
T	<i>Sorocea bonplandii</i> (Baill.) W.C.Burger, Lanj. & Wess.Boer	11,1	100			0,2	50			+	25		+	33,33		
T	<i>Inga marginata</i> Willd.	5,6	100		0,4	100							2,8	50		
T	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	2,5	66,7		0,4	100				+	25		1,9	50		
T	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler) Engl.	1,9	66,7							2,0	100	+	25			
T	<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	3,7	66,7							0,7	75			+	25	
P	<i>Cestrum</i> sp	++	33,3		3,6	100							+	33,33		
T	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	3,7	100		0,8	100	0,3	50	2,4	66,7	5,0	100				
T/C	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O. Berg	+	33,3						0,8	33,3	1,0	75				
T	<i>Sebastiania brasiliensis</i> Sprengel	+	33,3		0,8	100	0,3	50	+	33,3	+	25				
C	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	+	33,3		2,4	100					0,8	75				
I/T	<i>Calliandra</i> sp	+	33,3		1,6	100	0,2	50			++	25				
T	<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	+	33,3				27,2	100			+++	25				
I/T	<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.	+	33,3		0,8	100			1,7	66,7	0,3	50				
T	<i>Castela tweediei</i> Planch.								1,2	66,7	0,8	75				
T	<i>Fagara riedeliana</i> (Engl.) Engl.					0,3	50				0,8	100				
I/T	<i>Achatocarpus</i> sp				0,4	100					0,2	50				
T	<i>Casearia gossypiosperma</i> Brinq.					0,8	50	+	33,3	+	25					
E	<i>Aleurites fordii</i> Hemsl.				14,9	100										
T	<i>Patagonula americana</i> L.		1,7	100	6,0	100	5,4	100	30,0	100	3,7	75	0,3	50	+	25
T/C	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.				0,4	100				15,0	100	1,4	75	0,2	50	
E	<i>Citrus</i> sp		1,7	100		0,8	50				+	25		+	25	
I/T	<i>Allophylus edulis</i> (St. Hil.) Radlk.		3,4	100	6,0	100	1,0	100	6,0	100	+	25	+	25		
I/T	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.				0,4	100	2,2	100	+	33,3	2,0	75		+	25	
I/T	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.				0,8	100	1,4	50	6,0	100	+	25		+	25	

A

**Tabla 3.** Clasificación de censos y especies de juveniles por medio de TWINSPAN (continuación).

GE	Especie	Grupos TWISpan												
		a1 (3)	b2 (1)	b3 (1)	b4 (2)	b5 (3)	c6 (4)	c7 (4)	c8 (4)	c9 (1)	d10 (3)	d11 (2)	d12 (4)	d13 (1)
T	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.		1,7 100		3,4 100	+ 33,3	+ 25			6,7 100			+ 25	
T	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.			5,6 100	0,8 100		+ 25					0,8 100		
I/T	<i>Rollinia</i> sp			2,0 100	0,5 50			+ 25						
T	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez			0,4 100			+ 25						+ 25	
I	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan			1,6 100	0,8 100	4,7 100	4,8 75	+ 25	0,3 50			2,3 100		
I/T	<i>Helietta apiculata</i> Benth.			0,8 100	11,9 100	1,2 66,7	8,5 100	++ 25	11,0 75		+ 33,33			
I/T	<i>Matayba eleagnoides</i> Radlk.			4,8 100	0,5 50	1,7 66,7	0,5 75							
T	<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez.	4,5 100	1,7 100	2,0 100	0,5 50	3,5 100	+ 25	0,2 50	0,2 50					
T/I	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	+ 33,3		0,4 100	14,2 100		+ 25						0,2 50	
T	Desconocida (Mirtacea)	0,6 66,7						+ 25						
T	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	+ 33,3		0,4 100	1,7 100	8,9 66,7	5,2 100	+ 25	1,4 75		+ 33,33	0,2 50	+ 25	
T	<i>Cupania vernalis</i> Cambess			4,4 100			0,2 50			13,3 100		0,2 50		
P/I	<i>Celtis Iguanea</i> (Jacq.) Sarg.			1,6 100	0,2 50	+ 33,3			+ 25			0,5 50		10,3 100
T	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg			3,2 100	0,3 50		+ 25					2,9 100		
I/T	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC) Vog.		41,4 100	4,8 100	1,7 100	1,2 66,7	3,1 100	0,8 50	5,3 100	6,7 100		1,4 50	0,2 50	
I/T	<i>Machaerium paraguayense</i> Hassler		3,4 100	2,0 100	1,0 100	+ 33,3	0,4 50		2,1 100			2,1 100	0,2 50	
P/T	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	+ 33,3	1,7 100						+ 25			0,2 50		
I/T	<i>Luehea divaricata</i> Mart.				3,8 50	+ 33,3	0,5 50	0,2 50	2,5 50					
T/I	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees		3,4 100	0,4 100	1,6 50			0,2 50	+ 25		+ 33,33			
T	<i>Prunus</i> sp			1,2 100		+ 33,3	+ 25	0,5 50	++ 25					
I/T	<i>Albizia</i> sp			0,8 100		+ 33,3	+ 25	+ 25	+ 25	6,7 100				
T	<i>Fagara rhoifolia</i> (Lam.) Engl.				0,5 100	+ 33,3			0,9 75					
E	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.			1,2 100	1,1 50				0,4 50		++ 33,33			
T	<i>Cordilyne dracaenoides</i> Kunth					+ 33,3	+ 25	+ 25	0,6 50					

B

C



**Tabla 3.** Clasificación de censos y especies de juveniles por medio de TWINSPAN (continuación).

GE	Especie	Grupos TWINSPAN																									
		a1	(3)	b2	(1)	b3	(1)	b4	(2)	b5	(3)	c6	(4)	c7	(4)	c8	(4)	c9	(1)	d10	(3)	d11	(2)	d12	(4)	d13	(1)
I	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC	+	33,3				8,7	50			+	25							+	33,33	0,8	50	+		25		
I	<i>Bahuinia</i> sp										0,2	50			+	25						5,9	100				
P	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.										+++	25							+	33,33	0,2	50					
I	<i>Acacia tucumanensis</i> Griseb.	+	33,3												+	25								+		25	
T	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F. Macbr.						0,3	50																	0,2	50	
P	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	+	33,3											+	25					5,3	66,67	0,5	50	2,1	100		
P	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume													+	25					36,6	100	12,5	100	+		25	
T/I	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.																			+	33,33	2,3	50	0,2	50		
I/T	<i>Dalvergia variabilis</i> Vogel.																							+		25	
T	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.						0,7	50	+	33,3	+	25	0,3	50	+	25	6,7	100	0,2	66,67							
P	<i>Solanum verbascifolium</i> O. Kuntze	+	33,3			5,2	100						1,1	100	0,6	50			7,1	100	2,3	50	0,5	75	24,1	100	
I/T	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees			13,8	100	2,4	100						0,5	75	1,7	75	6,7	100	+	33,33	0,2	50	0,2	50	13,8	100	
T	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.					0,8	100	0,3	50				20,6	75	30,2	75					42,7	50	92,3	100	17,2	100	
P	<i>Solanum</i> sp			3,4	100										1,0	50	6,7	100			0,5	50	0,2	50	17,2	100	
I/T	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.			15,5	100										1,0	75			+	33,33					3,4	100	
I	<i>Heliocarphus popayanensis</i> Kunth														+	25								+		25	
P	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.												+	25	3,5	50	26,7	100	+	33,33	5,1	50					
P	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi					2,0	100						27,9	75	2,9	75											
T	<i>Esenbeckia febriguga</i> (A. St.-Hil.) A.Juss. ex Mart.														+	25	13,3	100									
E	<i>Carica papaya</i> L.												0,2	50													
E	<i>Psidium guajava</i> L.																		6,7	100							
P	<i>Manihot flabellifolia</i> Pohl.					1,2	100						2,3	50													
Riqueza de especies			28	13	39	34	26	45	26	32	10	16	22	19	7												

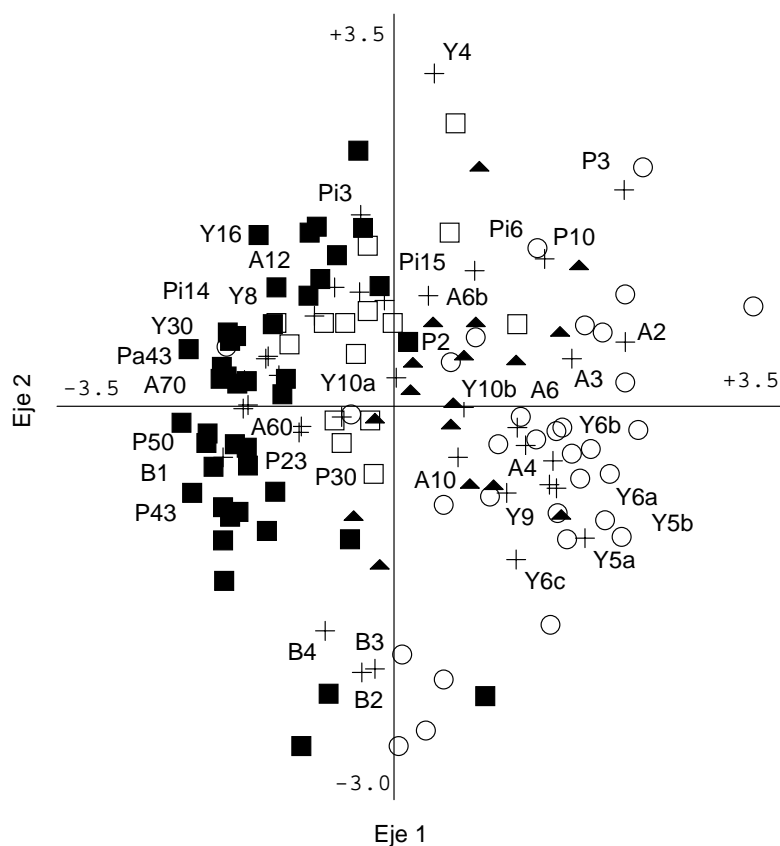
D











**Figura 6.** Ordenamiento de censos y especies vegetales (DCA) considerando la densidad relativa de renovales en bosques del norte de Misiones. Los censos están simbolizados con cruces y se indican el nombre de los mismos. B= Bosque primario; en los bosques secundarios los números corresponden a la edad y las siglas al uso histórico: A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales, Pa= antiguo parque. Las especies están representadas con diferentes símbolos de acuerdo al grupo TWINSpan al cual pertenecen: (□) grupo A; (■) grupo B; (▲) grupo C; (○) grupo D.

**Tabla 5.** Abundancia relativa de especies en los sitios dominados por especies exóticas. Los números corresponden a la edad de los bosques y las letras al tipo de uso previo al abandono de los bosques secundarios: Pi= pinares; P= potreros. En cada censo se aclara la categoría de tamaño considerada: Ad= adultos; Ju= juveniles; Re= renovales. En la columna de la derecha se indica el grupo ecológico (GE) al cual pertenece cada especie: P= pionera; I= secundaria inicial; T= secundaria tardía; C= clímax; E= exótica.

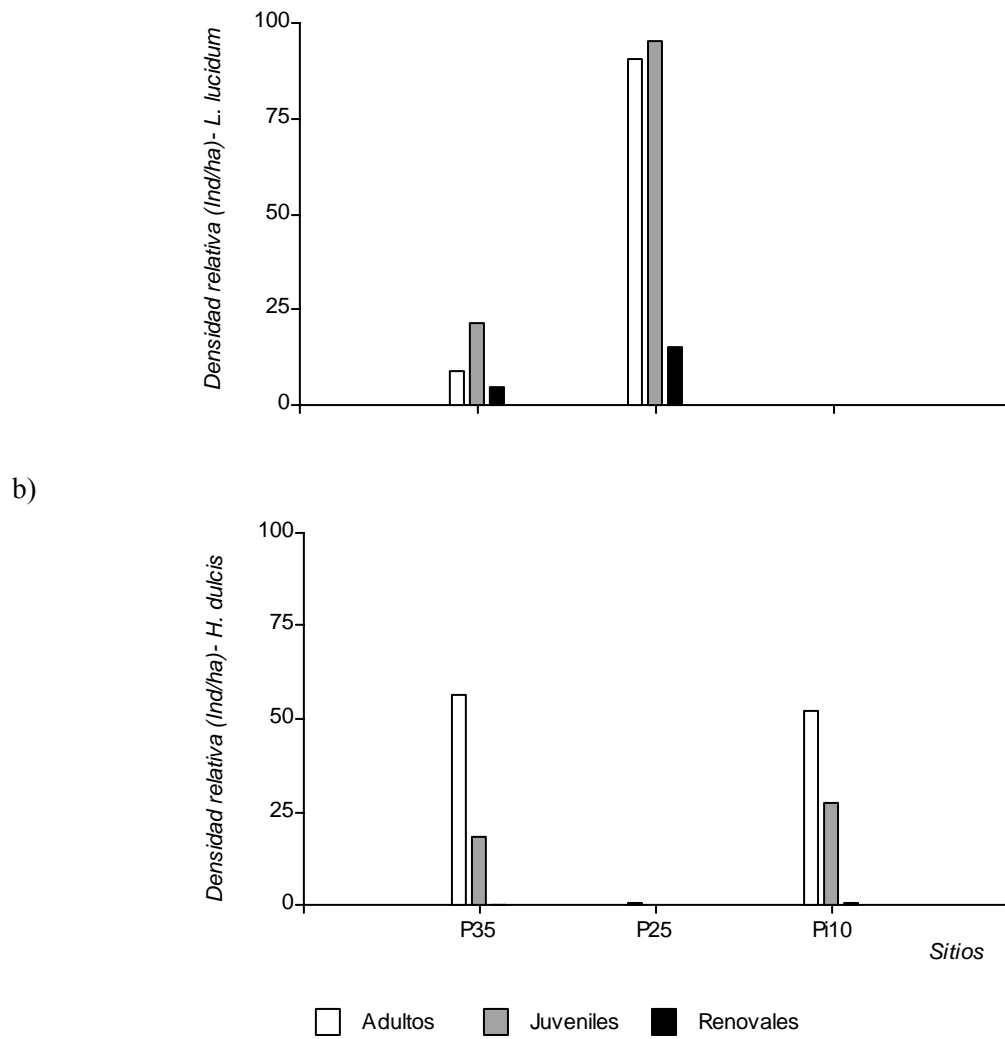
GE	Especie	Censos									
		P35			P27			Pi10			
		Ad	Ju	Re	Ad	Ju	Re	Ad	Ju	Re	
E	<i>Citrus</i> sp	0,58	0,65	0,24						0,50	0,48
E	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	0,58	0,65	5,18			0,68			8,04	5,81
E	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	56,40	18,30	0,24	0,73			52,17	27,64	0,73	
E	<i>Ligustum lucidum</i> Ait.	8,72	21,57	4,48	90,51	95,24	14,97				
E	<i>Melia azedarach</i> L.	0,58									
E	<i>Morus alba</i> L.								1,01	2,18	
E	<i>Psidium guajava</i> L.		1,31								
P	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.) Juss.	2,33	2,61	0,24							
P	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	1,16	1,96	0,47				4,34	1,01	0,24	
P	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	1,16	1,31	0,94	0,73		6,12		0,50	0,73	
P	<i>Solanum verbascifolium</i> O. Kuntze							2,17	1,01		
P	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume								0,50		
P / I	<i>Celtis iguanea</i> (Jacq.) Sarg.								0,50	0,48	
I	<i>Bahúnia</i> sp								0,50	0,24	
I	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.						0,68				
I	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	0,58		0,24	5,83		6,80		0,50		
I	<i>Phytolaca dioica</i> L.	2,91									
I	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong				0,73						
I	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC	0,58	3,27	0,94							
I/T	<i>Achatocarpus</i> sp						0,68				
I/T	<i>Allophylus edulis</i> (St. Hil.) Radlk.		9,15	4,71			14,29		8,04	13,56	
I/T	<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.-Hil.) Radlk.			0,24			4,08				
I/T	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.								3,02		
I/T	<i>Helietta apiculata</i> Benth.		0,65				0,68				
I/T	<i>Luehea divaricata</i> Mart.				0,74		2,72				
I/T	<i>Machaerium paraguariense</i> Hassler	1,74									
I/T	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC) Vog.	0,58							0,50	0,24	
I/T	<i>Matayba eleagnoides</i> Radlk.	1,16	1,96	4,47			6,12		2,51	3,63	
I/T	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	0,58	4,58	2,35					3,52	0,97	
I/T	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.			1,18			0,68			0,24	
I/T	<i>Styrax leprosus</i> (Hook. & Arn.)	1,16					1,36				
T / I	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Steud.	0,58									
T / I	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	0,58									
T	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O. Berg									0,24	
T	<i>Casearia gossypiosperma</i> Brinq.			0,94			0,68				
T	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	2,33	1,31	0,71							
T	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	0,58		0,24							
T	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.	0,58	0,65							0,48	
T	<i>Cupania vernalis</i> Cambess	0,58	8,50	2,35			0,68		18,59	43,83	
T	<i>Erythroxylum</i> sp						0,68				
T	<i>Eugenia uniflora</i> L.						4,08				
T	<i>Fagara hyemalis</i> (A. St.-Hil.) Engl.	1,74	1,31	0,47			2,04		5,53	1,21	
T	<i>Fagara rhoifolia</i> (Lam.) Engl.		0,65				0,68				
T	<i>Fagara riedeliana</i> (Engl.) Engl.			0,24							
T	<i>Ficus</i> sp		0,65								
T	<i>Hybanthus bigibbosus</i> (A. St.-Hil.) Hassl.			1,18						1,45	
T	<i>Ilex paraguariensis</i> A. St.-Hil.			0,48						2,42	
T	<i>Inga afinis</i> DC.						0,68				
T	<i>Inga marginata</i> Willd.		3,27	12,71							
T	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.										
T	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl.		0,65	1,88			2,04		1,01	0,48	
T	<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart. ex Reissek			0,24							
T	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	2,33	1,96	2,35					28,26	6,53	3,87
T	<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez.	1,16	0,65	0,94			11,56		6,52	1,51	0,24
T	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez		0,65								
T	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	5,23	2,61	0,94			0,68		2,17	1,51	0,24
T	<i>Patagonula americana</i> L.	0,58	0,65	0,24		4,76	4,76				
T	<i>Prunus</i> sp	0,58	1,31	0,24			2,04		2,17	1,01	2,42
T	<i>Rapanea umbellata</i> Mart.		0,65						2,17	1,51	4,36
T	<i>Rollinia</i> sp										0,24

**Tabla 5.** Abundancia relativa de especies en los sitios dominados por especies exóticas (continuación).

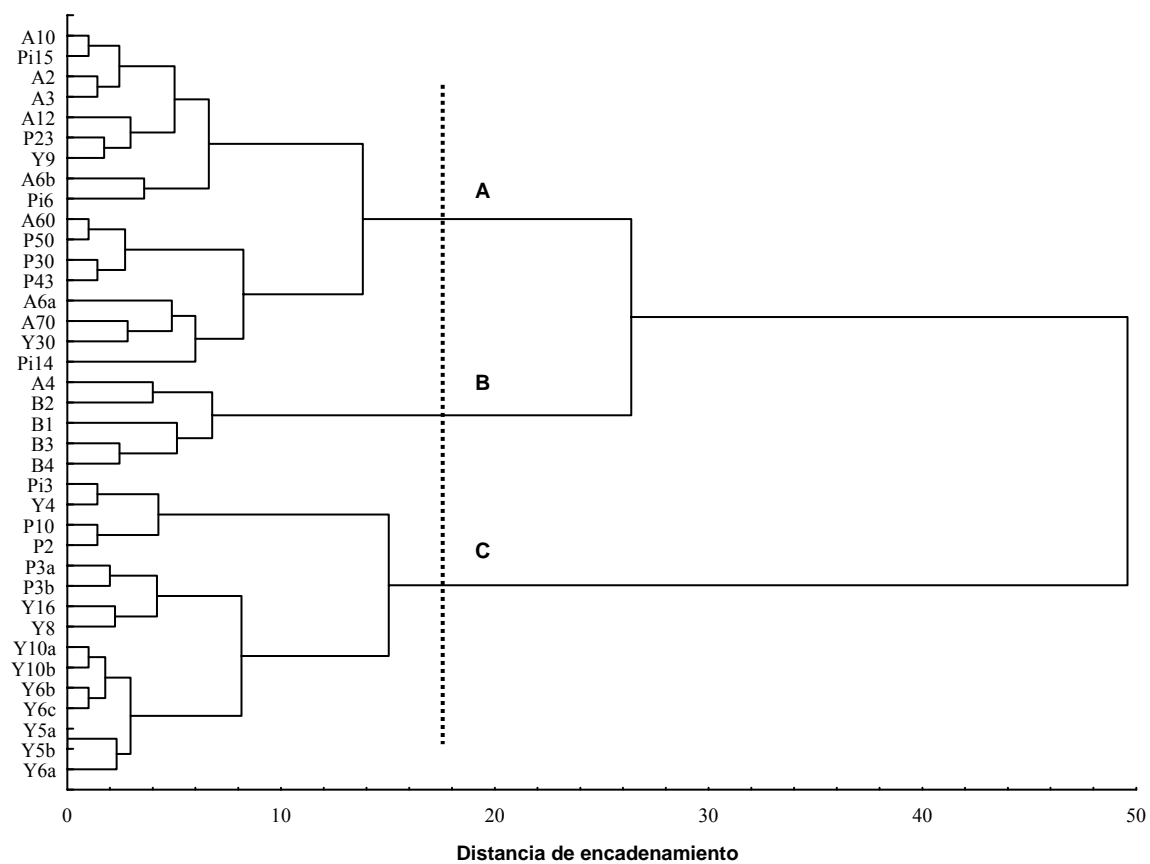
GE	Especie	Censos								
		P35			P27			Pi10		
		Ad	Ju	Re	Ad	Ju	Re	Ad	Ju	Re
T	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & B.J. Downs									1,01
T	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman						1,36			
T	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.		1,96	38,12			4,76			2,66
T	<i>Castela tweediei</i> Planch.		0,65				0,68			
T	<i>Rollinia</i> sp									0,24
T	<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B. Sm. & B.J. Downs									1,01
T	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman						1,36			
T	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.		1,96	38,12			4,76			2,66
T	<i>Castela tweediei</i> Planch.		0,65				0,68			
T / C	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.						2,05			
T / C	<i>Vitex</i> sp				0,74		0,69			
C	<i>Aspidosperma australe</i> Müll. Arg.		3,92	0,24						0,73
C	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli									2,91
	Desconocido 1			8,47					2,01	2,18
	Desconocido 2	0,58								
	Desconocido 3	0,58								
	Desconocido 4	1,16		0,71					0,50	0,24
	Desconocido 5									0,24
	Desconocido 6			0,49						
Riqueza de especies		31	33	36	7	2	33	8	28	34

a)





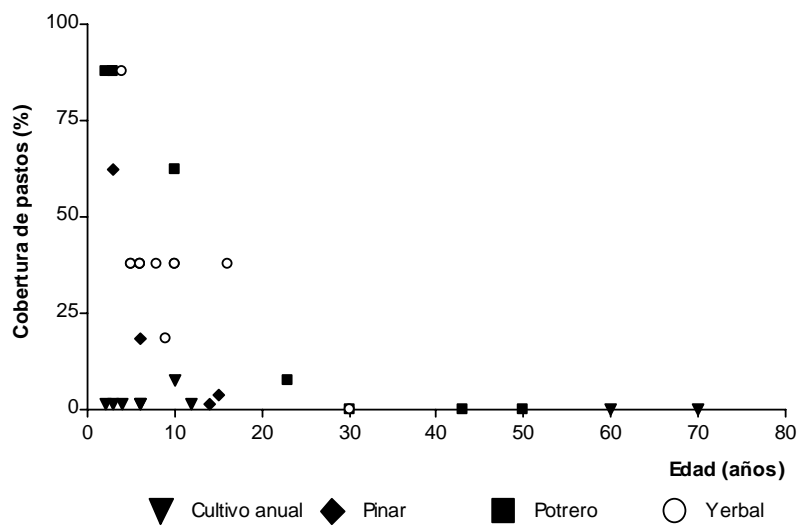
**Figura 7.** Abundancia relativa de *Ligustrum lucidum* y *Hovenia dulcis* en tres de los sitios censados en bosques del norte de Misiones, dominados por especies exóticas. Los números corresponden a la edad de los bosques y las letras al tipo de uso previo al abandono de los sitios: Pi= pinares, P= potreros.



**Figura 8.** Agrupamiento de los sitios de acuerdo a las características del sotobosque en bosques del norte de Misiones. Los números corresponden a la edad de abandono de cada sitio y las siglas al tipo de uso previo al abandono: A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales; B= Bosque primario

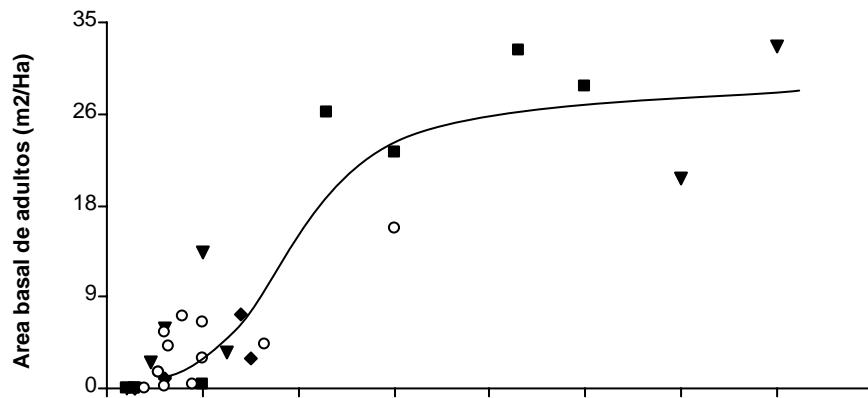
**Tabla 6.** Valores de cobertura-abundancia de las especies no arbóreas del sotobosque, de acuerdo a la escala de van der Maarel (1979). En la columna de la derecha se indica el nombre de los sitios; los números corresponden a la edad de abandono de cada uno y las letras al tipo de uso previo al abandono: A cultivos anuales; Pi= pinares; P= potreros; Y= yerbales; B= bosque primario. Los grupos de especies son los siguientes: **G1**= especies de tallos altos, erguidos, unidos a través de rizomas subterráneos (bambúseas del tipo *Merostachys claussoni*), **G2**= especies de tallos altos, apoyantes, unidos a través de rizomas subterráneos (bambúseas del tipo *Chusquea ramosissima*), **G3**= herbáceas macollantes (pastos), **G4**= herbáceas no macollantes, **G5**= arbustos, **G6**= especies trepadoras/apoyantes (del tipo *Celtis sp* y *Pisonia aculeata*) y **G7**= helechos.

Sitio	Grupos de especies						
	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7
A2		1	3	4			1
A3	1	1	3	3			1
A4		4	3	3		1	1
A6a	4	1	3	3			1
A6b			3	3	3		1
A10		1	5	3			1
A12			3	3			3
A60		1	1	2			2
A70	2	1	1	3			3
B1	5	8		1			1
B2		8	3	3		1	1
B3	3	6	1	4		1	3
B4	3	6	2	3		1	1
Pi3			8	3	5		1
Pi6			6	5	3		1
Pi14	3		3	1			6
Pi15		1	4	3			1
P2			9		3		
P3a			9				
P3b			9	2			
P10			8	1	3		
P23			5	3			3
P30			1	2			
P43			1	1			1
P50		1	1	1			2
Y30		3	1	3			3
Y16			7	1		1	3
Y10a			7	3	1		1
Y10b			7	3	1		
Y9		1	6	4			3
Y8			7	1			1
Y6a		1	7	3		1	2
Y6b			7	3			1
Y6c			7	4			1
Y5a		1	7	4			1
Y5b		1	7	4			1
Y4			9	2	4		1

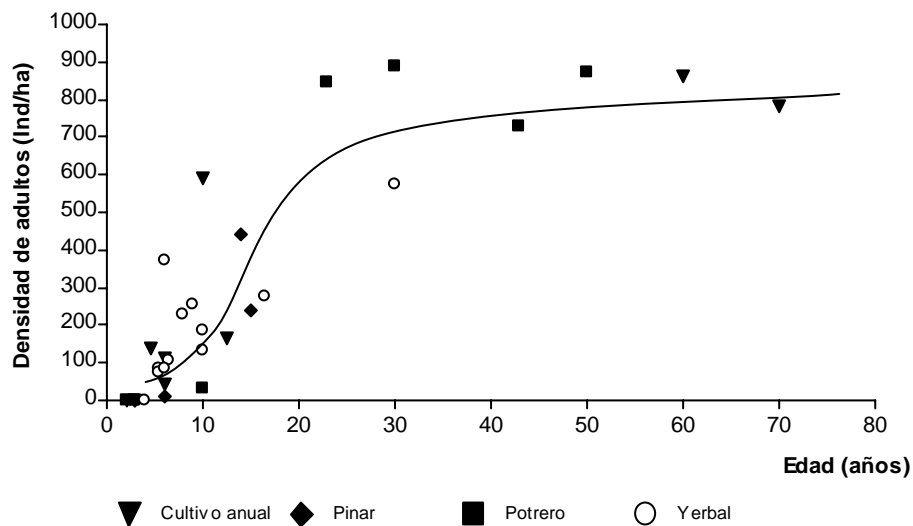


**Figura 9.** Cobertura de pastos (promedio por rango) en los bosques secundarios del norte de Misiones en relación a la edad. Los símbolos indican el uso histórico de los sitios.

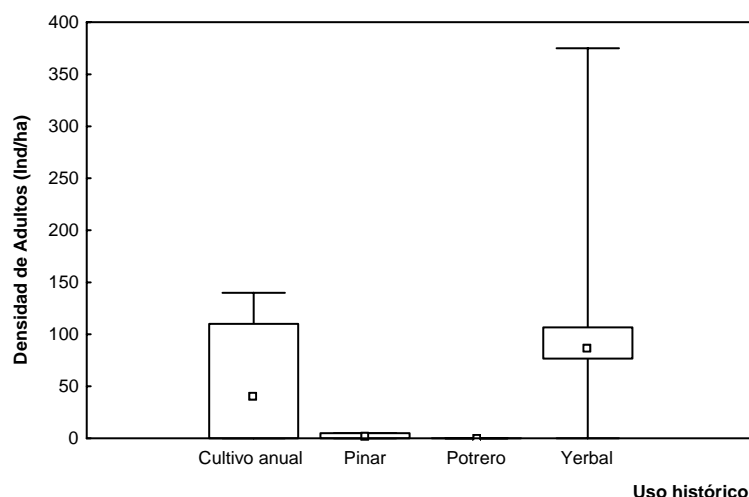
a)



b)



**Figura 10.** Área basal (a) y densidad relativa (b) de individuos adultos ( $\geq 10$  DAP) en relación al tiempo desde el abandono de los campos (edad) en los bosques censados en el norte de Misiones. Los símbolos indican el uso histórico de cada sitio.

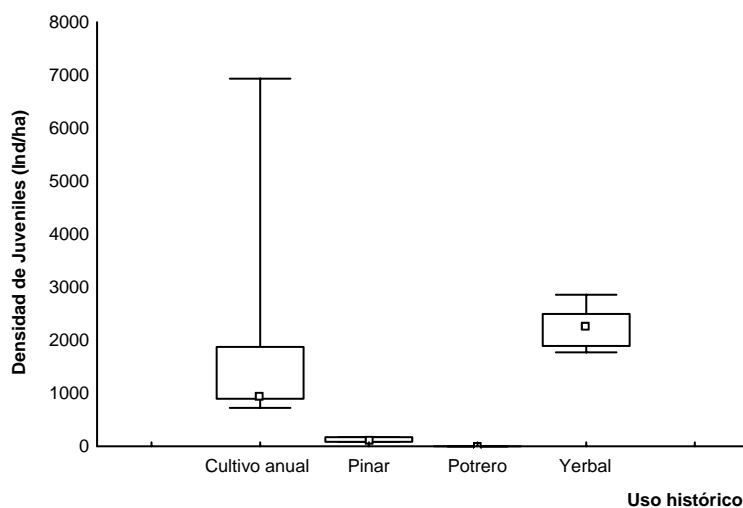


**Figura 11.** Gráfico de cajas para densidad absoluta de individuos adultos ( $\geq 10$  cm de DAP) durante los 6 primeros años de sucesión para sitios con distinto uso histórico en bosques del norte de Misiones. Las cajas representan los cuantiles 0,25 y 0,75, los puntos dentro de las cajas muestran el valor de la media y las barras los valores máximos y mínimos.

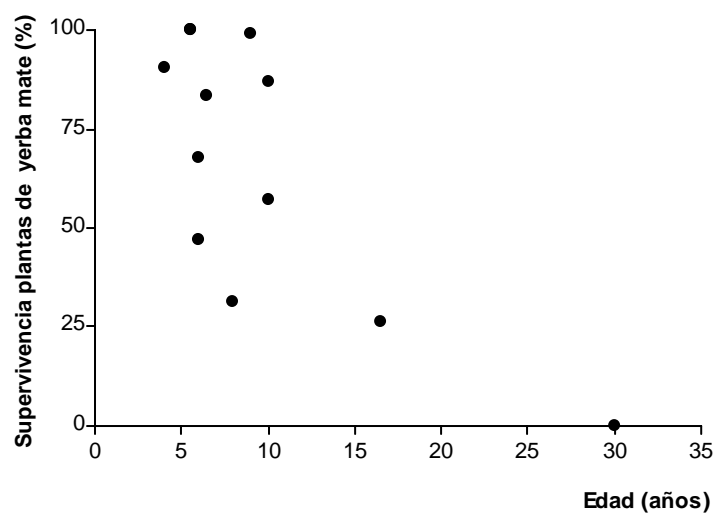
**Tabla 7.** Valores de la media y (error estándar) de la densidad de individuos adultos, juveniles y renovales, presentes en los sitios con distinto uso histórico en los 6 primeros años de sucesión. A= cultivos anuales, Pi= pinares, P= potreros, Y= yerbales.; H= Estadístico de Kruskal-Wallis (K-W); g.l.= grados de libertad; p= nivel de probabilidad. Debajo de la sigla correspondiente a cada tipo de uso se indica, entre paréntesis, el tamaño de la muestra.

Categoría de tamaño	Parámetros estadísticos	Valores de densidad (ind/ha) según tipo de uso				K-W (g.l.= 3)
		A (5)	Pi (2)	P (3)	Y (6)	
Adultos	Media	58 (28,71)	2,5 (2,5)	0	122 (52,81)	
	H					4,99
	p					0,142
Juveniles	Media	2274,17 (1183,05)	131,25 (43,75)	0	2257,47 (169,19)	
	H					11,07
	p					0,011
Sin yerbas remanentes	Media	2274,17 (1183,05)	131,25 (43,75)	0	706,02 (288,23)	
	H					10,58
	p					0,013
Renovales	Media	14368,34 (5531,27)	5600 (1100)	1000 (804,67)	1600 (331,43)	
	H					9,45
	p					0,023



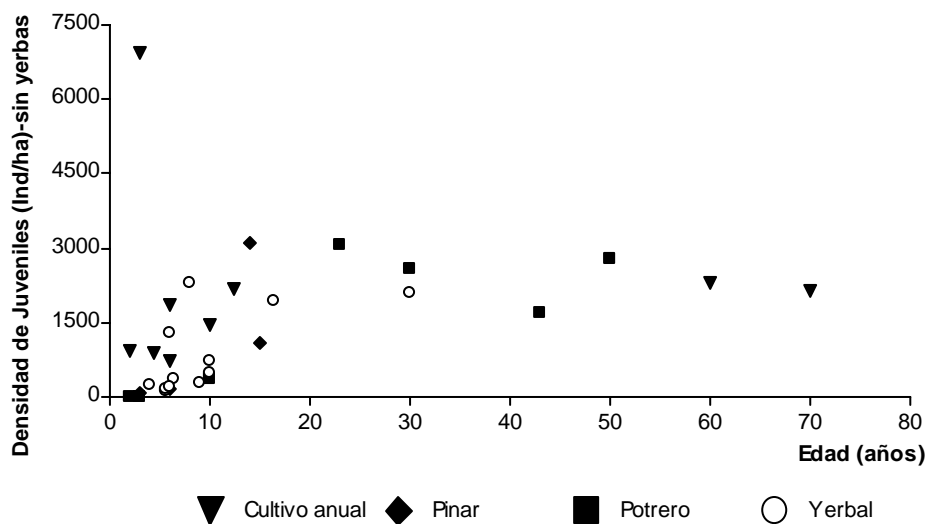


**Figura 13.** Gráficos de cajas para abundancia absoluta de individuos juveniles ( $3 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$ ) durante los 6 primeros años de sucesión para sitios con distinto uso histórico en bosques del norte de Misiones. Las cajas representan los cuantiles 0,25 y 0,75, los puntos dentro de las cajas muestran el valor de la mediana y las barras los valores máximos y mínimos.

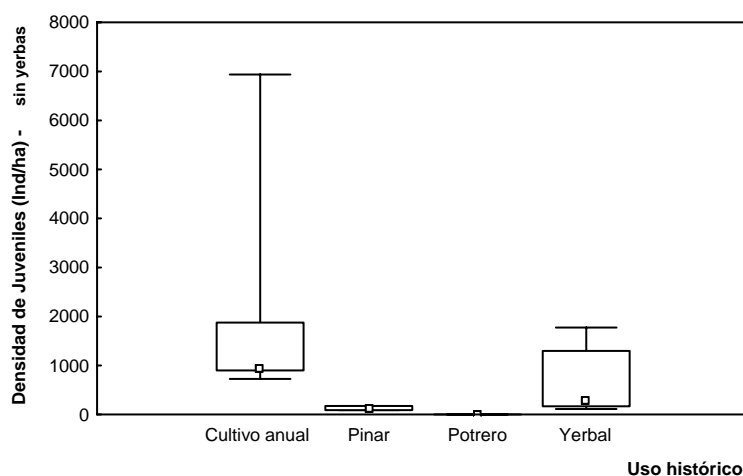


**Figura 14.** Supervivencia de plantas de yerba mate (*Ilex paraguariensis*) remanentes de los antiguos cultivos, a lo largo de las tres primeras décadas de sucesión, en bosques del norte de Misiones.

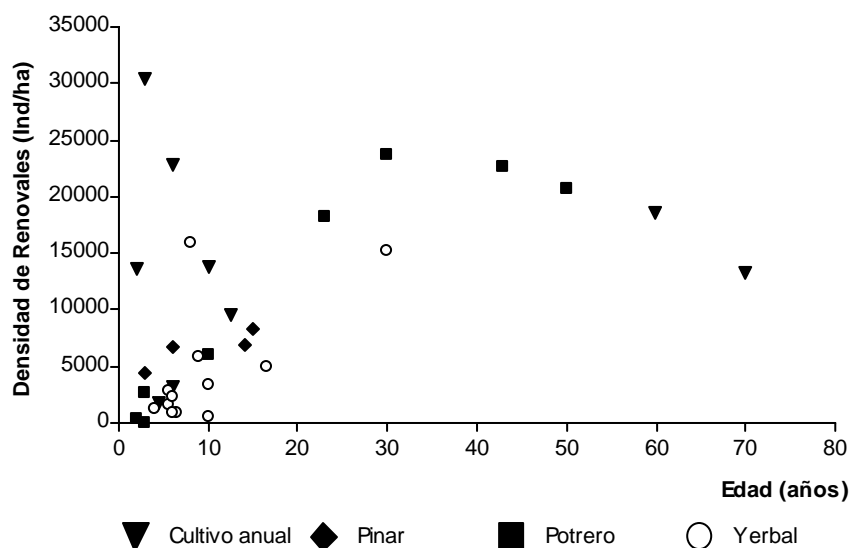




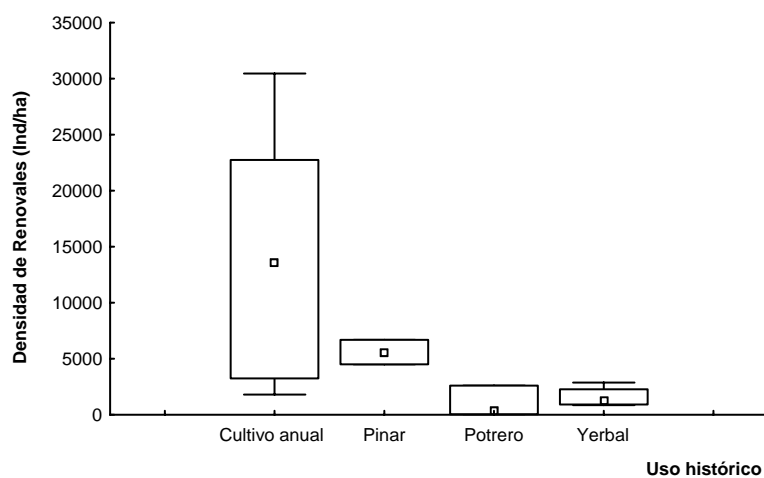
**Figura 15.** Relación entre el tiempo desde el abandono y la densidad absoluta de individuos juveniles ( $3 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$ ) sin considerar los individuos de yerba mate remanentes de las antiguas plantaciones. Los símbolos indican el uso histórico de cada sitio.



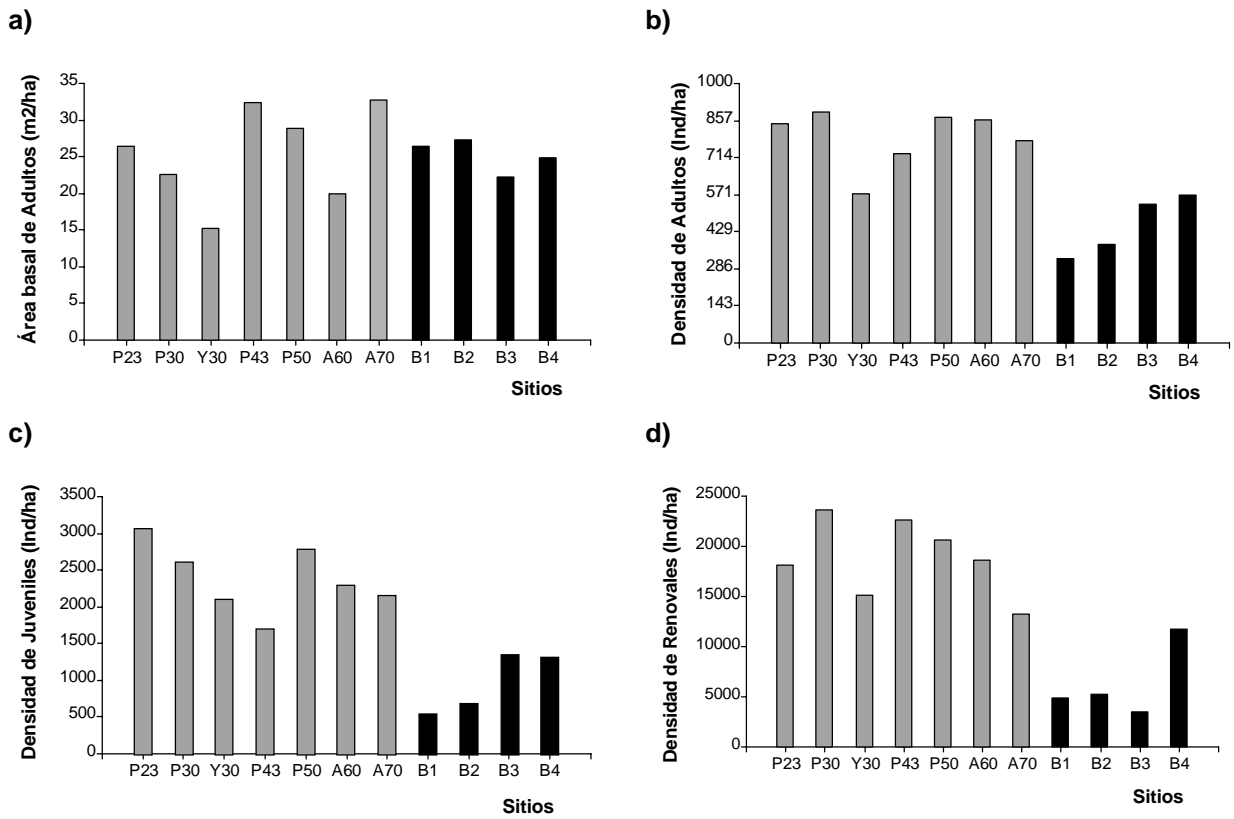
**Figura 16.** Gráficos de cajas para abundancia absoluta de individuos juveniles ( $3 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 10 \text{ cm}$ ) durante los 6 primeros años de sucesión para sitios con distinto uso histórico en bosques del norte de Misiones. En este análisis no se consideraron los individuos remanentes de yerba mate. Las cajas representan los cuantiles 0,25 y 0,75, los puntos dentro de las cajas muestran el valor de la mediana y las barras los valores máximos y mínimos.



**Figura 17.** Relación entre el tiempo desde el abandono y la abundancia absoluta de renovales ( $\geq 0,5$  m de altura y  $< 3$  cm de DAP) en los bosques secundarios censados en el norte de Misiones. Los símbolos indican el uso histórico de cada sitio.

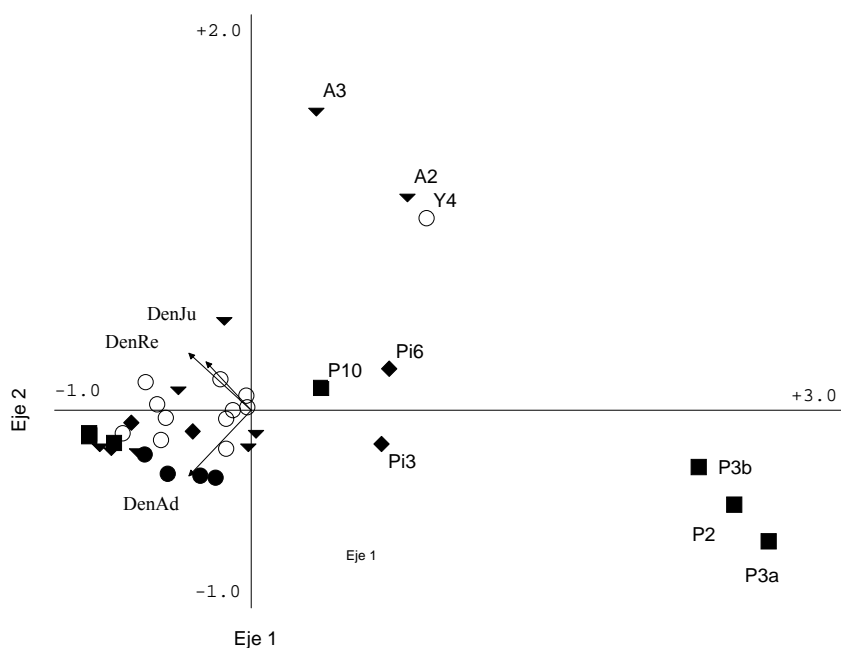


**Figura 18.** Gráficos de cajas para abundancia absoluta de renovales ( $\geq 0,5$  m de altura y  $< 3$  cm de DAP) durante los 6 primeros años de sucesión para sitios con distinto uso histórico en bosques del norte de Misiones. Las cajas representan los cuantiles 0,25 y 0,75, los puntos dentro de las cajas muestran el valor de la mediana y las barras los valores máximos y mínimos.

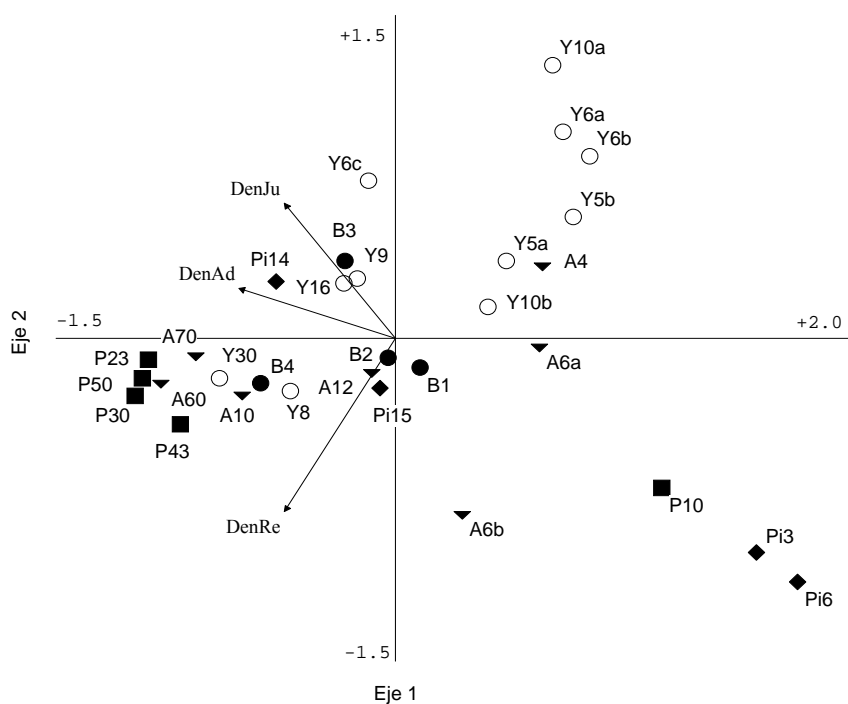


**Figura 19.** Área basal y densidad absoluta de individuos adultos (a, b), juveniles (c) y renovales (d) de los bosques primarios (barras de color negro) y secundarios mayores a 20 años (barras de color gris) del norte de Misiones.

a)



b)



**Figura 20.** Ordenamiento de censos (ACP) considerando la densidad relativa de adultos, juveniles y renovales en bosques del norte de Misiones, a lo largo de los dos primeros ejes. a) Considerando la totalidad de los censos de bosques primarios y secundarios; b) Sin considerar los censos P2, P3a, P3b, A2, A3 y Y4. Los símbolos indican el tipo de uso: (●) bosque primario; (▲) cultivos anuales; (◆) pinares; (■) sitios donde hubo potreros; (○) yerbales. Las flechas indican la dirección en la cual aumentan los valores de densidad de las diferentes categorías: DenAd= densidad absoluta de individuos adultos, DenJu= densidad absoluta de juveniles, DenRen= densidad absoluta de renovales.

**Tabla 9.** Resultados del ordenamiento mediante ACP, considerando la densidad absoluta de adultos, juveniles y renovales para 37 sitios analizados en bosques del norte de Misiones.

<b>Variable</b>	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>	<b>Eje 3</b>
a) Autovalor	0,73	0,169	0,094
Porcentaje acumulado de varianza	73,7	90,6	100
b) Autovalor	0,623	0,281	0,096
Porcentaje acumulado de varianza	62,3	90,4	100

**Tabla 10.** Parámetros estructurales de bosques primarios de la eco-región de Bosque Atlántico del Alto Paraná.

\* Los valores incluyen a los individuos mayores a 5 cm de DAP en tanto en el resto de los estudios se consideraron a los individuos mayores a 10 cm de DAP.

<b>Sitio</b>	<b>Densidad (Ind/ha)</b>	<b>Área basal (m<sup>2</sup>/ha)</b>	<b>Riqueza (sp/ha)</b>	<b>Cita</b>
Iguazú (Parque Nacional Iguazú)*	842	31,3	59	Placci et al., 1992
Iguazú (Parque Nacional Iguazú)*	791	29,7	58	Placci y Georgis, 1993
Iguazú (Parque Nacional Iguazú)	711	31,01	53	Holz et al., 2001

## Capítulo 5

### **Efecto de las herbáceas sobre el crecimiento de renovales de árboles nativos de diferentes grupos ecológicos**

#### **1. Introducción**

Gran parte de las áreas boscosas del trópico y subtropical han sido deforestadas, para ser convertidas en áreas con pasturas para la cría de ganado (Anderson, 1990; Uhl y Kauffman, 1990; Nepstad et al., 1996). Cuando las pasturas eventualmente son abandonadas, el bosque se regenera muy lentamente durante los primeros años, puesto que los pastos representan una barrera para el establecimiento de renovales (Janzen, 1988; Buschbacher et al., 1988; Vieira et al., 1994). Una situación similar se presenta en los yerbales, en los cuales las entrelíneas de la plantación son cubiertas rápidamente por pastos (capítulo 4 de esta tesis).

Los factores que inhiben o retardan el establecimiento de árboles en las pasturas abandonadas son numerosos y actúan sobre diversos aspectos de la dinámica de recuperación del bosque. Estos factores operan en diferentes etapas y su importancia relativa varía con el clima, tipo de suelo y uso histórico. Entre los principales se encuentran: 1) dificultad en la llegada de semillas de árboles (Janzen, 1988; Guevara et al., 1986; Aide y Cavelier, 1994), 2) alta predación tanto de plántulas como de semillas (Nepstad et al., 1991; Reader, 1992; Holl y Quiros Nietzen, 1999), 3) competencia entre renovales de árboles y pastos por nutrientes (Reiners et al., 1994; Vieira et al., 1994; Holl, 1998), agua y/o luz (Ashton et al., 1998), 4) suelos compactados y empobrecidos en nutrientes (Buschbacher et al., 1988), 5) bajos niveles de humedad en el aire y en el suelo (D'Antonio y Vitousek, 1992; Nepstad et al., 1996) y 6) alta intensidad de luz y temperatura (Holl, 1999; Holl et al., 2000). La combinación de estos factores da como resultado un amplio rango de variabilidad en las condiciones de los potreros abandonados, las cuales regulan la abundancia relativa de las diferentes especies a lo largo de la sucesión (De Steven 1991; Walters y Reich, 2000).

En las áreas deforestadas, la supervivencia y crecimiento de especies de diferentes estadios sucesionales sigue en general un gradiente decreciente desde pioneras a tardías (Kageyama y Gandara, 2000; Souza y Válio, 2003). Si bien en estudios realizados en potreros abandonados se

ha encontrado que la respuesta de las especies sigue dicho patrón (Uhl et al., 1988), en otros trabajos se han registrado valores de supervivencia y crecimiento más bajos para las especies pioneras que para las tardías (Aide et al., 1996; Zimmerman et al., 2000; Hooper et al., 2002). Estos resultados sugieren que la respuesta de las especies de diferentes grupos ecológicos no sería generalizable a todas las situaciones de potreros abandonados, puesto que en ciertas situaciones, algunas especies características de estadios más avanzados de sucesión, tendrían mayores posibilidades de adaptación y de vencer la barrera que representan los pastos.

Identificar cuál es el efecto de los pastos sobre diferentes grupos de especies arbóreas, es importante para poder explicar algunos de los patrones de reemplazo de especies descriptos en los capítulos anteriores. Los resultados del capítulo anterior, mostraron que los pastos son una importante barrera para el establecimiento de individuos en los potreros abandonados; en tanto que en el presente capítulo, se analizará el efecto de los pastos sobre los renovales ya establecidos.

## **2. Objetivo**

Analizar el efecto de los pastos sobre la supervivencia y crecimiento de especies arbóreas nativas, pertenecientes a diferentes grupos ecológicos.

## **3. Hipótesis**

**Hipótesis 1.** La presencia de pastos afecta la supervivencia y el crecimiento de los renovales de árboles de especies nativas.

*Predicción 1.1.* En sitios donde se eliminen los pastos, la supervivencia y crecimiento de renovales será mayor que en sitios donde no se eliminan.

**Hipótesis 2.** La presencia de pastos afecta diferencialmente la supervivencia y el crecimiento de los renovales de especies nativas de distintos estadios sucesionales.

*Predicción 2.1.* En sitios donde no se eliminen los pastos, la supervivencia y crecimiento de renovales de especies secundarias iniciales serán mayores que los de las especies características de estadios más avanzados de sucesión.

## **4. Metodología**

### **4.1. Área de estudio**

Se instaló un experimento en una propiedad privada ubicada en Andresito (Departamento de General Belgrano). Las características generales de esta área y el mapa de ubicación se detallan en el capítulo 2 de esta tesis.

El experimento de manipulación fue instalado en un potrero de aproximadamente 10 ha, rodeado por un bosque primario y por un yerbal activo. El sitio fue usado durante un poco más de una década, con una carga de ganado variable y pasando por períodos de descanso, durante los cuales los animales eran rotados a otros campos. La superficie utilizada para el experimento fue clausurada al ganado.

### **4.2. Diseño experimental**

Se instalaron 12 parcelas experimentales, de 25 x 25 m, en las cuales se plantaron renovales de diferentes grupos ecológicos. Si bien se plantaron individuos de 33 especies nativas (Tabla 3 del Anexo), a los fines de esta tesis solamente se analizará la supervivencia y crecimiento de 6 especies correspondientes a diferentes grupos ecológicos. En el momento de la plantación, el tamaño de los renovales fue variable, siendo todos menores a 1 m de altura. Los mismos fueron generados y mantenidos durante 6-8 meses en un vivero, ubicado en la misma chacra en la que se instaló el experimento. Posteriormente, fueron transplantados durante la primavera de 2002 a distancias de 2 x 2 m, es decir, en una densidad de 2.500 ind/ha; la composición de especies y ubicación espacial de los individuos fueron los mismos en todas las parcelas. En seis de estas parcelas se aplicó un tratamiento de limpieza de pastos y en las otras seis, no se limpiaron los mismos (funcionando como control). Cada una de las seis parcelas representaría una pseudoréplica del tratamiento respectivo (puesto que no pueden ser consideradas réplicas por



estar ubicadas en el mismo sitio). No fue posible instalar parcelas en otros sitios, por cuestiones logísticas y presupuestarias.

Para las estimaciones de supervivencia y crecimiento que se realizan en este trabajo, se seleccionaron 6 especies correspondientes a diferentes estadios sucesionales: 1) Pioneras: *Solanum verbascifolium* y *Trema micrantha*, 2) Secundarias iniciales/tardías: *Luehea divaricata* y *Peltophorum dubium*, 3) Secundarias tardías: *Cordia trichotoma* y *Balfourodendron riedelianum*. Para la asignación de las especies a grupos ecológicos se utilizó la clasificación propuesta por Ferretti et al., (1995).

### **4.3. Aplicación del tratamiento de limpieza de pastos**

Los pastos fueron eliminados inicialmente utilizando herbicida (glifosato), el que fue aplicado dos meses antes de la plantación. Luego, se continuó eliminando manualmente los pastos mediante macheteo en toda la parcela y carpida alrededor de cada renoval, formando un círculo de aproximadamente 30 cm de radio alrededor de cada individuo. Las limpiezas fueron realizadas aproximadamente cada 4-6 meses durante los dos primeros años y a partir de ese momento cesaron, puesto que la mayoría de los renovals habían alcanzado 1,5 m de altura.

### **4.4. Medición de variables**

#### *4.5.1. Supervivencia y crecimiento de renovals plantados*

Se midieron la altura y el diámetro a la base (DAB) de cada individuo al comienzo de los experimentos y a los 32 meses. La altura fue medida desde la superficie del suelo hasta el ápice principal de cada individuo. El DAB fue medido a 2 cm de la superficie del suelo utilizando un calibre digital.

#### *4.5.2. Estimación de la cobertura de herbáceas*

En cada parcela se determinaron las especies herbáceas dominantes y se estimó su cobertura, con el fin de realizar una caracterización general de las mismas. Las especies que no pudieron ser reconocidas a campo, fueron recolectadas y posteriormente enviadas al Instituto de Botánica Darwinion, para su determinación taxonómica.

#### *4.5.3. Medición de variables de suelo*

Se tomaron muestras de suelo en la zona de potrero activo (equivalente al área donde se estableció el experimento) y en el bosque aledaño al mismo, con el fin de evaluar el efecto del uso sobre diferentes variables edáficas y su posible incidencia sobre la supervivencia y el crecimiento de las especies. En cada zona se tomaron tres muestras al azar, a una profundidad de 0-5 cm y otras tres entre 5-10 cm, utilizando para la extracción de las mismas un muestreador cilíndrico manual, que permitió extraer muestras de similar volumen. Para el análisis físico-químico las muestras fueron enviadas al laboratorio de suelos del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA-Castelar). Las variables consideradas fueron: densidad aparente, carbono orgánico y nitrógeno orgánico. La densidad aparente fue estimada aplicando la relación: peso de la muestra/volumen de suelo muestreado. Las estimaciones del contenido de carbono orgánico fueron realizadas utilizando la técnica de Walkley-Black, en tanto el contenido de nitrógeno orgánico fue determinado mediante el método Kjeldahl.

#### **4.5. Análisis de datos**

Los datos del análisis físico-químico de las muestras de suelo de la zona de bosque y de potrero fueron comparados utilizando la prueba no paramétrica de Wilcoxon, que permite probar la hipótesis que dos muestras aleatorias independientes provienen de la misma población (Zar, 1999).

Dos parcelas del tratamiento donde se limpiaron los pastos debieron ser eliminadas de los análisis debido a problemas durante la plantación, que implicaron que dichas parcelas no sean comparables con el resto. Por lo tanto, para el análisis de supervivencia y crecimiento se consideraron los datos provenientes de cuatro parcelas con limpieza de pastos y de seis parcelas sin eliminación de pastos.

Para las estimaciones de supervivencia de renovales, se consideró la totalidad de los individuos plantados en cada tratamiento. Las comparaciones entre la supervivencia de los tratamientos fueron realizadas aplicando la prueba para la diferencia de proporciones. Esta prueba, permite probar la hipótesis de igualdad de proporciones de un determinado suceso en dos poblaciones. Los valores de probabilidad reportados se obtienen de la distribución exacta del estadístico de Fisher (Marascuilo y McSweeney, 1977).

Dado que en el momento de la plantación no todas las especies tenían similar tamaño y considerando que la mortalidad es mayor cuando los individuos son más pequeños (Martínez Ramos y Alvarez-Buylla, 1995), se realizaron análisis estadísticos en relación al tamaño inicial de los renovales. Los datos de altura inicial fueron analizados mediante las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y Wilcoxon. Tanto para este análisis como para los de crecimiento, los datos de los renovales fueron agrupados por especie y por tratamiento (con y sin limpieza de pastos), por lo que cada individuo constituyó una réplica.

El crecimiento en DAB y en altura, fue estimado calculando la diferencia entre la última y la primera medición realizada en cada individuo. Para el análisis de estos datos se aplicaron las pruebas de Wilcoxon y Kruskal-Wallis.

## 5. Resultados

### 5.1. Características físico-químicas del suelo

Los valores de densidad aparente fueron más elevados y presentaron un mayor rango de variación en la zona de potrero para las dos profundidades analizadas (0-5 y 5-10 cm) (Tabla 1, Figura 1a). En esta variable, al igual que en el resto de las variables analizadas, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre ambos ambientes (potrero y bosque, Tabla 1). El contenido de carbono y de nitrógeno orgánicos fue mayor en los primeros centímetros del suelo, pero las mayores diferencias entre la zona de potrero y el bosque se registraron en los 5-10 cm de profundidad (Figura 1b y c).

### 5.2. Supervivencia de especies

En la mayor parte de las parcelas, las especies herbáceas dominantes fueron *Axonopus compressus* (pasto jesuita), originaria de América tropical y *Paspalum urvillei* (vasey grass), nativa y de amplia distribución en el continente. Un menor número de parcelas (12 en total) estuvo dominado por *Urochloa decumbens* y *Urochloa brizantha* (pasto africano); ambas son especies exóticas caracterizadas como invasoras (ISI, 2006). Al ser excluido el ganado, las gramíneas africanas crecieron rápidamente, provocando una gran mortalidad de renovales en ambos tratamientos, en comparación con las parcelas donde dominaron las otras poáceas

(Figura 2a y b). Aún en las parcelas con limpiezas periódicas, estos pastos llegaron a alcanzar alturas de aproximadamente 1,5 m entre una limpieza y otra. Por esta razón, dichas parcelas fueron analizadas separadamente, puesto que las condiciones ecológicas en las mismas son diferentes al resto.

Al analizar el tamaño inicial de los renovales en relación a la mortalidad, se observa cierta tendencia a que ésta sea mayor en los renovales más pequeños (Figura 3). Al comparar el tamaño inicial de los renovales entre parcelas dominadas por diferentes especies de pastos, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas, excepto para *Balfourodendron riedelianum*, que presentó mayor tamaño en las parcelas con pastos africanos (Tablas 2 y 3). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en el tamaño inicial de las especies, pero sí entre especies (Tablas 3 y 4). Por lo tanto, las comparaciones en relación a la supervivencia se realizan entre tratamientos con respecto a una misma especie y entre especies que inicialmente tuvieron tamaños similares (*Solanum verbascifolium*  $\approx$  *Peltophorum dubium*  $\approx$  *B. riedelianum* y *Trema micrantha*  $\approx$  *Luehea divaricata*).

En las parcelas dominadas por pastos africanos, la supervivencia de renovales fue mayor en los tratamientos con limpieza de pastos excepto para *P. dubium* (Figura 2a). Sin embargo, sólo se observaron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos para *L. divaricata* (prueba para la diferencia de proporciones:  $p < 0,01$ ).

En las parcelas dominadas por pasto jesuita y vasey grass, la supervivencia en todos los tratamientos, fue mayor que la registrada en el sector con pasto africano (Figura 2b). Al comparar la supervivencia entre tratamientos (LP y P) se encontraron diferencias estadísticamente significativas para *T. micrantha* (prueba para la diferencia de proporciones:  $p < 0,01$ ), *B. riedelianum* ( $p < 0,01$ ) y *C. trichotoma* ( $p < 0,01$ ).

En cuanto a la supervivencia de las diferentes especies, en las parcelas dominadas por pasto africano, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los tratamientos (Tabla 5). En tanto en las parcelas dominadas por pasto jesuita y vasey grass no se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de las especies en el tratamiento con limpieza de pastos (LP), pero hubo diferencias significativas en el tratamiento sin limpieza (P) ya que la supervivencia de *B. riedelianum* fue menor que la de *S. verbascifolium* y *P. dubium* y la de *T. micrantha* menor que la de *L. divaricata* (Tabla 5).

### 5.3. Crecimiento de los renovales en los distintos tratamientos

Las parcelas dominadas por pasto africano no fueron incluidas en los análisis de crecimiento de renovales, puesto que no se contaba con suficientes individuos sobrevivientes como para hacer un análisis estadístico.

En las parcelas analizadas, el crecimiento en DAB fue significativamente mayor en el tratamiento con limpieza, a excepción de *T. micrantha* (Figura 4 y Tabla 6). Similares tendencias se observan en relación al crecimiento en altura, aunque en este caso, las diferencias entre tratamientos fueron significativas únicamente para *S. verbascifolium* y *C. trichotoma*. El crecimiento de *T. micrantha* fue mayor en las parcelas sin limpieza de pastos, pero dicha diferencia no fue estadísticamente significativa.

Al analizar la relación entre el tamaño inicial de los individuos y el crecimiento en DAB y en altura, no se observa una relación entre ambas variables, por lo que es posible realizar comparaciones entre especies, aunque hayan tenido diferente tamaño en el momento de la plantación (Figura 5).

En el tratamiento con limpieza de pastos, el crecimiento en DAB y en altura de las especies pioneras fue mayor que el de las secundarias iniciales y tardías, siendo estas diferencias estadísticamente significativas excepto para *T. micrantha* con respecto a las secundarias iniciales (Tabla 7). De manera similar, las especies secundarias iniciales crecieron más que las tardías y las diferencias fueron estadísticamente significativas con respecto a *B. riedelianum*. No hubo diferencias significativas en el crecimiento entre especies pioneras, ni entre especies secundarias iniciales, pero sí dentro del grupo de las tardías, donde *C. trichotoma* creció más que *B. riedelianum*.

En el tratamiento sin limpieza de pastos, se registraron tendencias similares. Las diferencias fueron estadísticamente significativas entre el crecimiento de las pioneras y las tardías. En tanto las diferencias entre pioneras y secundarias iniciales no fueron tan marcadas, puesto que éstas sólo fueron significativas entre *S. verbascifolium* y *P. dubium*, en cuanto a crecimiento en DAB.

La magnitud del crecimiento en DAB y en altura de los diferentes grupos de especies, en ambos tratamientos, puede categorizarse de la siguiente manera: pioneras > secundarias iniciales > secundarias tardías.

## 6. Discusión

Los resultados muestran que el efecto negativo de los pastos sobre la supervivencia de renovales, puede presentar diferente intensidad, de acuerdo al tipo de pastos dominantes en la matriz. En las parcelas dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha* - ambas son especies exóticas, identificadas como invasoras (ISI, 2006)- la supervivencia de renovales fue menor que en las parcelas dominadas por *A. compressus* y *P. urvillei*. Este mayor efecto negativo de los pastos no-indígenas sobre la supervivencia de las especies nativas ha sido identificado también en trabajos realizados en otras áreas (McArthur et al., 1995; Davis et al. 2005). Se podría hipotetizar que la menor supervivencia de renovales en sitios con pastos exóticos se debería a que los mismos son más eficientes para competir por recursos. Sin embargo, los trabajos realizados por Davis et al. (1995) no apoyan esta hipótesis y algunos de sus resultados sugieren que dicho efecto podría ser causado por alteraciones producidas por los pastos exóticos en el ambiente del suelo. Dichas alteraciones serían deletéreas para la supervivencia de los renovales y podrían incluir diferencias entre pastos indígenas y no-indígenas con respecto al porcentaje de infección de agentes patógenos, tipo de comunidades de micorrizas y efectos alelopáticos (Davis et al., 2005).

Por otro lado, los pastos afectan diferencialmente a las especies: en las parcelas dominadas por pasto africano, todas las especies fueron fuertemente afectadas; en tanto en las demás parcelas, se observó que la supervivencia de la especie pionera *S. verbascifolium*, fue mayor respecto de las especies de estadios sucesionales más tardíos *P. dubium* y *B. riedelianum*; y la supervivencia de *L. divaricata* fue mayor que la de la especie pionera *T. micrantha*. Estos resultados indican, que no hay un patrón generalizable de supervivencia de las especies en función del grupo ecológico y que no es posible predecir un gradiente de supervivencia: pioneras > secundarias iniciales > secundarias tardías para todas las situaciones. Posiblemente, esto se deba a la capacidad de aclimatación que tienen las especies, para un amplio rango de características fisiológicas y morfológicas en diversas condiciones ambientales, la cual no necesariamente es la misma para especies de un mismo estadio sucesional (Campanello, 2004).

En relación al crecimiento, los resultados mostraron que la presencia de pastos afectó negativamente el crecimiento de renovales de especies arbóreas, los que concuerdan con los encontrados por otros autores (Davis et al., 1999; Holl, 2000). Sin embargo, fue menos importante sobre el crecimiento de *T. micrantha* que sobre el resto de las especies. Los experimentos realizados reflejan efectos “netos” de la competencia con pastos, pero obviamente

no reflejan los mecanismos de “interferencia” (como por ejemplo, sombreado, limitación por nutrientes, alelopatía, etc.). Pero de acuerdo a estudios realizados en otras áreas, estos resultados se explicarían principalmente por la competencia entre pastos y renovales, por nutrientes (Buschbacher et al., 1988; Nepstad, et al., 1990; Reiners et al., 1994), por agua y luz (Davis et al., 1999; Ashton et al., 1998).

El crecimiento en DAB reflejó más claramente el efecto producido por los pastos que el crecimiento en altura, debido en parte, a que la mayoría de los renovales fueron afectados por heladas durante el invierno; esto provocó que se secase el extremo de los mismos y perdieran entonces, varios centímetros en altura. Es decir, que el crecimiento en altura estaría reflejando no solamente el efecto de los pastos, sino también el de variaciones debido a la pérdida de biomasa por acción de las heladas.

En cuanto al crecimiento en relación a los grupos ecológicos, el crecimiento de las especies pioneras fue mayor que el de especies tardías, independientemente de la presencia o no de pastos, lo cual concuerda con resultados encontrados en otras áreas (Kageyama y Gandara, 2000; Souza y Válio, 2003). Se puede predecir un gradiente de crecimiento: pioneras > secundarias iniciales > secundarias tardías, para sistemas dominados por pastos que no sean invasores. Dicho gradiente no sería extrapolable a situaciones donde la matriz estuviera dominada por pastos invasores como *U. decumbens* y *U. brizantha*, puesto que sería esperable que afectaran tanto el patrón de supervivencia como el de crecimiento de las leñosas. Por ejemplo, en zonas tropicales ha sido demostrado que en sitios dominados por el pasto invasor *Saccharum spontaneum*, el efecto negativo sobre la germinación, supervivencia y crecimiento de renovales es más marcado en las especies pioneras que en las secundarias (Hooper et al., 2002).

De acuerdo a los resultados del análisis de variables edáficas, el potrero en el cual se instalaron los experimentos tendría un suelo relativamente bien conservado, a pesar de que fue usado para ganadería durante unos 15 años. Probablemente esto sea atribuible a que el sitio siempre tuvo períodos de descanso a lo largo del año (a veces muy prolongados) debido a la rotación del ganado a otros campos. Es posible que en potreros con mayor intensidad de uso, es decir, con mayores cargas de ganado y menor rotación, los suelos estén más alterados y por lo tanto se encuentren tendencias de crecimiento y supervivencia diferentes a las registradas en este trabajo; puesto que es reconocido que los niveles de nutrientes y la compactación del suelo

afectan la respuesta de los renovales (Nepstad et al., 1996; Walters y Reich, 2000; Zimmerman et al., 2000).

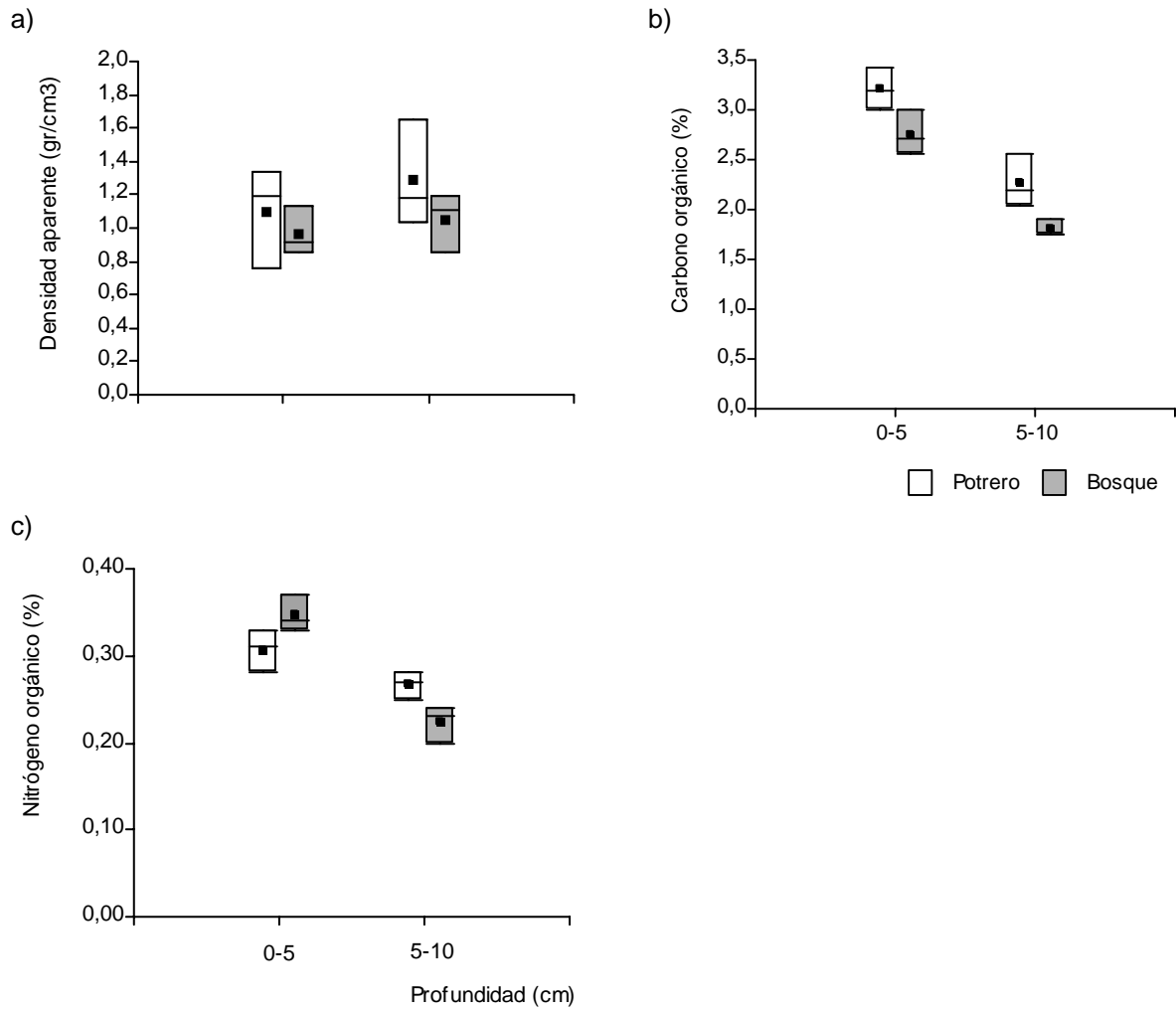
Es importante señalar que el año en el cual se establecieron los tratamientos fue muy lluvioso, tanto durante el momento de la plantación como en los meses posteriores a la misma, lo cual explicaría la alta supervivencia de plantas registrada en las parcelas con dominancia de *A. compressus* y *P. urvillei*. Sin embargo, los años siguientes fueron más secos, principalmente en primavera y verano, y la mortalidad registrada en las plantaciones realizadas en otros experimentos instalados en el área de estudio fue mucho más alta (Holz, 2004); se han registrado tendencias similares en trabajos realizados en otras áreas (DeSteven, 1991). Esto implicaría que las condiciones de humedad a lo largo del primer año de establecimiento de renovales, es un factor clave que determina la supervivencia de los mismos. Por lo tanto, en los sistemas agropecuarios abandonados, las diferencias anuales en las precipitaciones estarían determinando importantes diferencias en el porcentaje de regeneración de los sitios.

## 7. Conclusiones

- En las pasturas, el tipo de pastos que domina la matriz determinará en gran medida la supervivencia de renovales de especies arbóreas nativas. La presencia de pastos invasores como *U. decumbens* y *U. brizantha*, ejerce un efecto negativo más importante que el de especies como *A. compressus* y *P. urvillei*.
- En las parcelas dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha*, la supervivencia de renovales de todas las especies fue fuertemente afectada. En tanto en las demás parcelas se observó que la especie pionera *S. verbascifolium* tuvo una supervivencia mayor que las especies de estadios sucesionales tardíos; pero la otra pionera, *T. micrantha*, sobrevivió menos que las especies secundarias iniciales. Estos resultados indican que no hay un patrón generalizable, con respecto a la supervivencia de especies en función del grupo ecológico al cual pertenecen.
- La presencia de pastos afectó negativamente el crecimiento de renovales de especies arbóreas, pero fue menos importante sobre el crecimiento de *T. micrantha* que sobre el resto de las especies. Los resultados permiten predecir, para sistemas dominados por pastos que no sean invasores, un gradiente de crecimiento: pioneras > secundarias iniciales > secundarias tardías.



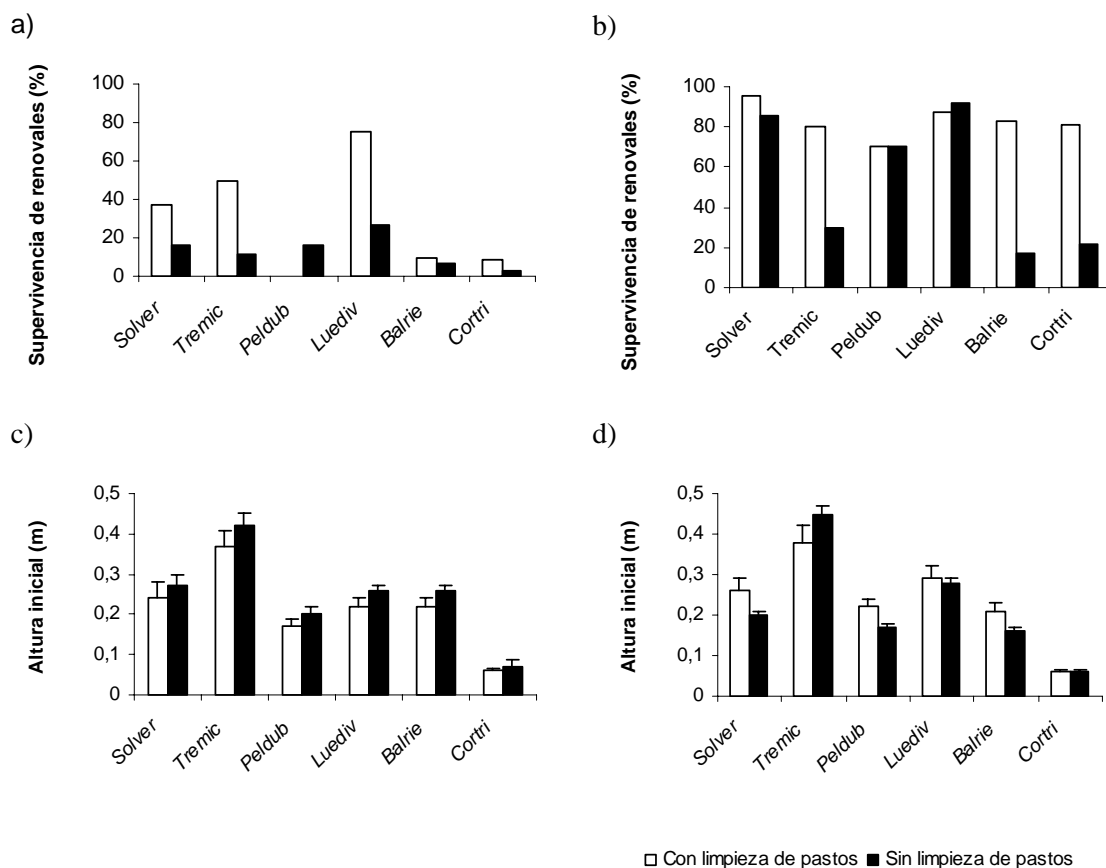
- Los resultados implican que los bajos valores de área basal encontrada durante los primeros años de sucesión en los potreros abandonados (capítulo 4), estarían dados no solamente por un menor establecimiento de individuos (efecto identificado en el capítulo 4), sino también porque los pocos individuos que logran establecerse, crecen más lentamente debido a la presencia de una importante cobertura de pastos.
- Las diferencias en la respuesta de los renovales en función del tipo de pastos presentes en la matriz explicaría, en parte, los amplios rangos de variación que se registraron en los parámetros estructurales de los bosques generados en antiguos potreros (capítulo 4).



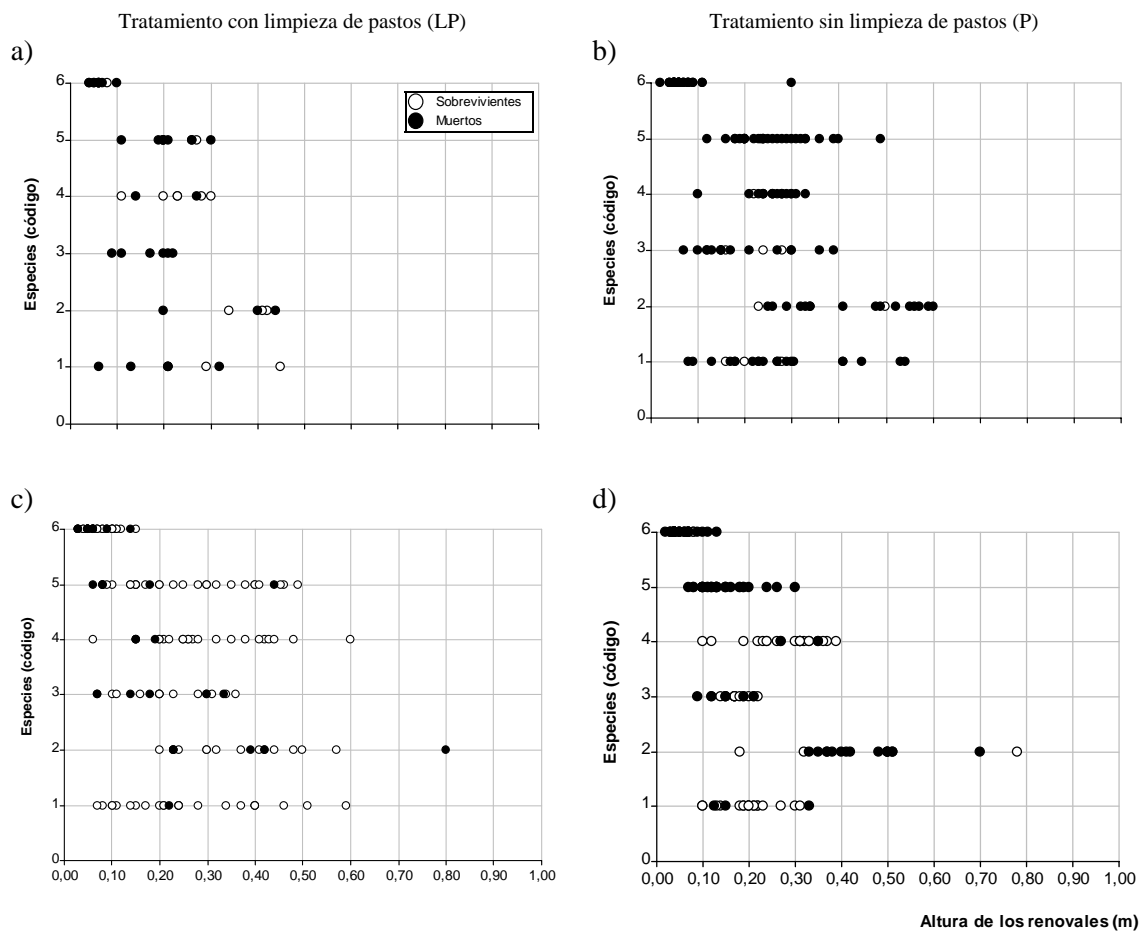
**Figura 1.** Gráficos de cajas para las diferentes variables de suelo analizadas en un potrero y en un bosque maduro en el norte de Misiones, considerando dos profundidades (0-5 y 5-10 cm). Las cajas representan los cuantiles 0,25 y 0,75 (que en este caso coinciden con los valores máximos y mínimos) mientras que los puntos dentro de las cajas muestran el valor de la media.

**Tabla 1.** Resultados de la prueba de Wilcoxon comparando las características de las muestras de suelo provenientes de un potrero y de un bosque maduro en el norte de Misiones, considerando dos profundidades (0-5 y 5-10 cm). W = Estadístico de Wilcoxon; n = tamaño de la muestra; p = nivel de probabilidad.

Variables	Profundidad: 0-5			Profundidad: 5-10				
	Mediana		W	p	Mediana		W	p
	Potrero (n=3)	Bosque (n=3)			Potrero (n=3)	Bosque (n=3)		
Densidad (gr/cm <sup>3</sup> )	1,19	0,91	12	0,7	1,18	1,11	12	0,7
Carbono orgánico (%)	3,21	2,71	14,5	0,2	2,2	1,75	15	0,1
Nitrógeno orgánico (%)	0,31	0,34	6,5	0,2	0,27	0,23	15	0,1



**Figura 2.** Supervivencia y altura inicial de renovales de las diferentes especies, en parcelas dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha* (a y c) y en parcelas dominadas por *A. compressus* y *P. urvillei* (b y d), en potreros del norte de Misiones. Las abreviaturas corresponden a las tres primeras letras del género y de la especie: Solver = *S. verbascifolium*, Tremic = *T. micrantha*, Peldub = *P. dubium*, Luediv = *L. divaricata*, Balrie = *B. riedelianum*, Cortri = *Cordia trichotoma*.



**Figura 3.** Relación entre la supervivencia y la altura inicial de cada individuo plantado de las diferentes especies, en parcelas con y sin limpieza de pastos dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha* (a y b) y por *A. compressus* y *P. urvillei* (c y d), en potreros del norte de Misiones. Los códigos corresponden a las seis especies plantadas: 1 = *S. verbascifolium*, 2 = *P. dubium*, 3 = *B. riedelianum*; 4 = *T. micrantha*, 5 = *L. Divaricata*, 6 = *C. trichotoma*.

**Tabla 2.** Resultados de la prueba de Wilcoxon comparando la altura inicial de los renovales en parcelas dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha* con respecto a las dominadas por *A. compressus* y *P. urvillei*, en ambos tratamientos en potreros del norte de Misiones. LP = con limpieza de pastos; P = sin limpieza. W = estadístico de Wilcoxon; p = nivel de probabilidad.

Especies	LP		P	
	W	p	W	p
<i>Solanum verbascifolium</i>	124	0,72	401	0,06
<i>Trema micrantha</i>	75,5	0,97	324	0,76
<i>Peltophorum dubium</i>	61	0,34	354	0,51
<i>Luehea divaricata</i>	105	0,23	344	0,06
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	201	0,44	412	< 0,01
<i>Cordia trichotoma</i>	260	0,77	934	0,35

**Tabla 3.** Valores de la media y error estándar (entre paréntesis) del tamaño inicial de los renovales plantados en los tratamientos con limpieza de pastos (LP) y sin limpieza (P) en parcelas dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha* y en parcelas dominadas por *A. compressus* y *P. urvillei*, en potreros del norte de Misiones. n1 y n2 = cantidad de individuos en LP y P respectivamente; W = estadístico de Wilcoxon; p = nivel de probabilidad.

Especies	n1	n2	Altura inicial (m)		W	p
			LP	P		
Parcelas dominadas por <i>U. decumbens</i> y <i>U. brizantha</i>						
<i>Solanum verbascifolium</i>	8	24	0,24 (0,04)	0,27 (0,03)	119,5	0,58
<i>Trema micrantha</i>	6	18	0,37 (0,04)	0,42 (0,03)	62	0,4
<i>Peltophorum dubium</i>	6	18	0,17 (0,02)	0,2 (0,02)	65	0,5
<i>Luehea divaricata</i>	8	19	0,22 (0,02)	0,26 (0,01)	85	0,15
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	10	30	0,22 (0,02)	0,26 (0,01)	167	0,22
<i>Cordia trichotoma</i>	12	36	0,06 (0,004)	0,07 (0,019)	287	0,86
Parcelas dominadas por <i>A. compressus</i> y <i>P. urvillei</i>						
<i>Solanum verbascifolium</i>	24	21	0,26 (0,03)	0,2 (0,01)	426,5	0,2
<i>Trema micrantha</i>	18	18	0,38 (0,04)	0,45 (0,02)	286	0,14
<i>Peltophorum dubium</i>	18	18	0,22 (0,02)	0,17 (0,01)	382,5	0,11
<i>Luehea divaricata</i>	24	24	0,29 (0,03)	0,28 (0,01)	572,5	0,74
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	25	25	0,21 (0,02)	0,16 (0,01)	717	0,12
<i>Cordia trichotoma</i>	32	30	0,06 (0,004)	0,06 (0,004)	893	0,45

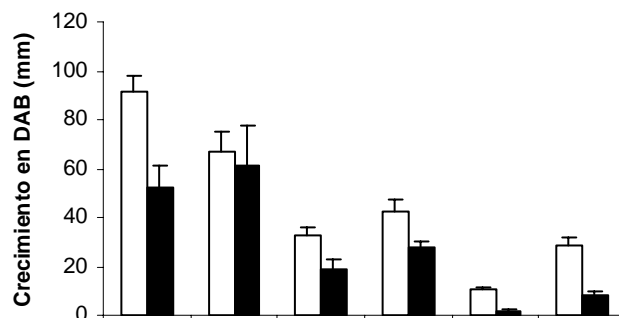
**Tabla 4.** Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis y de las comparaciones múltiples entre pares de muestras, considerando la altura inicial de los renovales de las distintas especies, en parcelas dominadas por *U. decumbens* y *U. brizantha* y en parcelas dominadas por *A. compressus* y *P. urvillei*, en potreros del norte de Misiones. Las abreviaturas corresponden a las tres primeras letras del género y de la especie: Solver = *S. verbascifolium*, Tremic = *T. micrantha*, Peldub = *P. dubium*, Luediv = *L. divaricata*, Balrie = *B. riedelianum*, Cortri = *Cordia trichotoma*. En negrita, en la diagonal inferior, se encuentran los niveles de probabilidad del tratamiento sin limpieza de pastos (P) y en la superior los correspondientes al tratamiento que recibió limpieza (LP). H = estadístico de Kruskal-Wallis; p = nivel de probabilidad.

<b>Especies</b>	<b>Solver</b>	<b>Tremic</b>	<b>Peldub</b>	<b>Luediv</b>	<b>Balrie</b>	<b>Cortri</b>	<b>H</b>	<b>p</b>
Parcelas dominadas por <i>U. decumbens</i> y <i>U. brizantha</i>								
<i>Solver</i>		0,13	0,26	0,99	0,79	< 0,001	31,57	< 0,001
<i>Tremic</i>	<b>&lt; 0,01</b>		0,01	0,13	0,07	< 0,001		
<i>Peldub</i>	<b>0,21</b>	<b>&lt; 0,01</b>		0,28	0,37	< 0,001		
<i>Luediv</i>	<b>0,78</b>	<b>0,01</b>	<b>0,15</b>		0,8	< 0,001		
<i>Balrie</i>	<b>0,96</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>0,17</b>	<b>0,81</b>		< 0,001		
<i>Cortri</i>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>		<b>89,25</b>	<b>&lt; 0,001</b>
Parcelas dominadas por <i>A. compressus</i> y <i>P. urvillei</i>								
<i>Solver</i>		0,03	0,47	0,44	0,27	< 0,01	76,4	< 0,001
<i>Tremic</i>	<b>&lt; 0,01</b>		0,01	0,14	< 0,01	< 0,01		
<i>Peldub</i>	<b>0,21</b>	<b>&lt; 0,01</b>		0,15	0,77	< 0,01		
<i>Luediv</i>	<b>0,04</b>	<b>0,06</b>	<b>&lt; 0,01</b>		0,06	< 0,01		
<i>Balrie</i>	<b>0,11</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>0,59</b>	<b>&lt; 0,01</b>		< 0,01		
<i>Cortri</i>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>	<b>&lt; 0,01</b>		<b>105,47</b>	<b>&lt; 0,001</b>

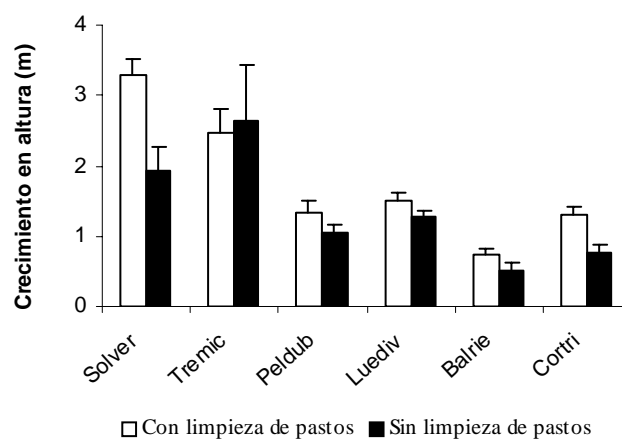
**Tabla 5.** Resultados de la comparación entre proporciones de mortalidad entre especies, de los tratamientos sin limpieza de pastos (letra resaltada en negrita) y con limpieza de pastos (letra normal) en potreros del norte de Misiones. Se compara la mortalidad de especies que tuvieron similar tamaño inicial. Las abreviaturas corresponden a las tres primeras letras del género y de la especie: Solver = *S. verbascifolium*, Tremic = *T. micrantha*, Peldub = *P. dubium*, Luediv = *L. divaricata*, Balrie = *B. riedelianum*, Cortri = *Cordia trichotoma*. Debajo del nombre de cada especie, se aclara entre paréntesis la proporción de individuos plantados/muertos en los tratamientos sin limpieza de pastos (en la columna izquierda, en negrita) y con limpieza de pastos (en la fila superior, con letra normal).

Mortalidad (proporción)	Parcelas dominadas por <i>U. decumbens</i> y <i>U. brizantha</i>				
	Solver (8/5)	Peldub (6/6)	Balrie (10/9)	Tremic (6/3)	Luediv (8/2)
Solver <b>(24/20)</b>	–	0,2	0,27	–	–
Peldub <b>(18/15)</b>	<b>1</b>	–	1	–	–
Balrie <b>(30/28)</b>	<b>0,38</b>	<b>0,34</b>	–	–	–
Tremic <b>(18/16)</b>	–	–	–	–	0,58
Luediv <b>(19/14)</b>	–	–	–	<b>0,4</b>	–
Mortalidad (proporción)	Parcelas dominadas por <i>A. compressus</i> y <i>P. urvillei</i>				
	Solver (24/1)	Peldub (18/5)	Balrie (25/5)	Tremic 18/4	Luediv 24/3
Solver <b>(21/3)</b>	–	0,06	0,18	–	–
Peldub <b>(18/5)</b>	<b>0,43</b>	–	0,71	–	–
Balrie <b>(30/25)</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>&lt; 0,001</b>	–	–	–
Tremic <b>(18/13)</b>	–	–	–	–	0,44
Luediv <b>(24/2)</b>	–	–	–	<b>&lt; 0,001</b>	–

a)



b)



**Figura 4.** Valores de la media y error estándar de crecimiento en DAB (a) y en altura (b) para cada una de las especies analizadas, en los tratamientos con y sin limpieza de pastos en potreros del norte de Misiones. Las abreviaturas corresponden a las tres primeras letras del género y de la especie: Solver = *S. verbascifolium*, Tremic = *T. micrantha*, Peldub = *P. dubium*, Luediv = *L. divaricata*, Balrie = *B. riedelianum*, Cortri = *Cordia trichotoma*.

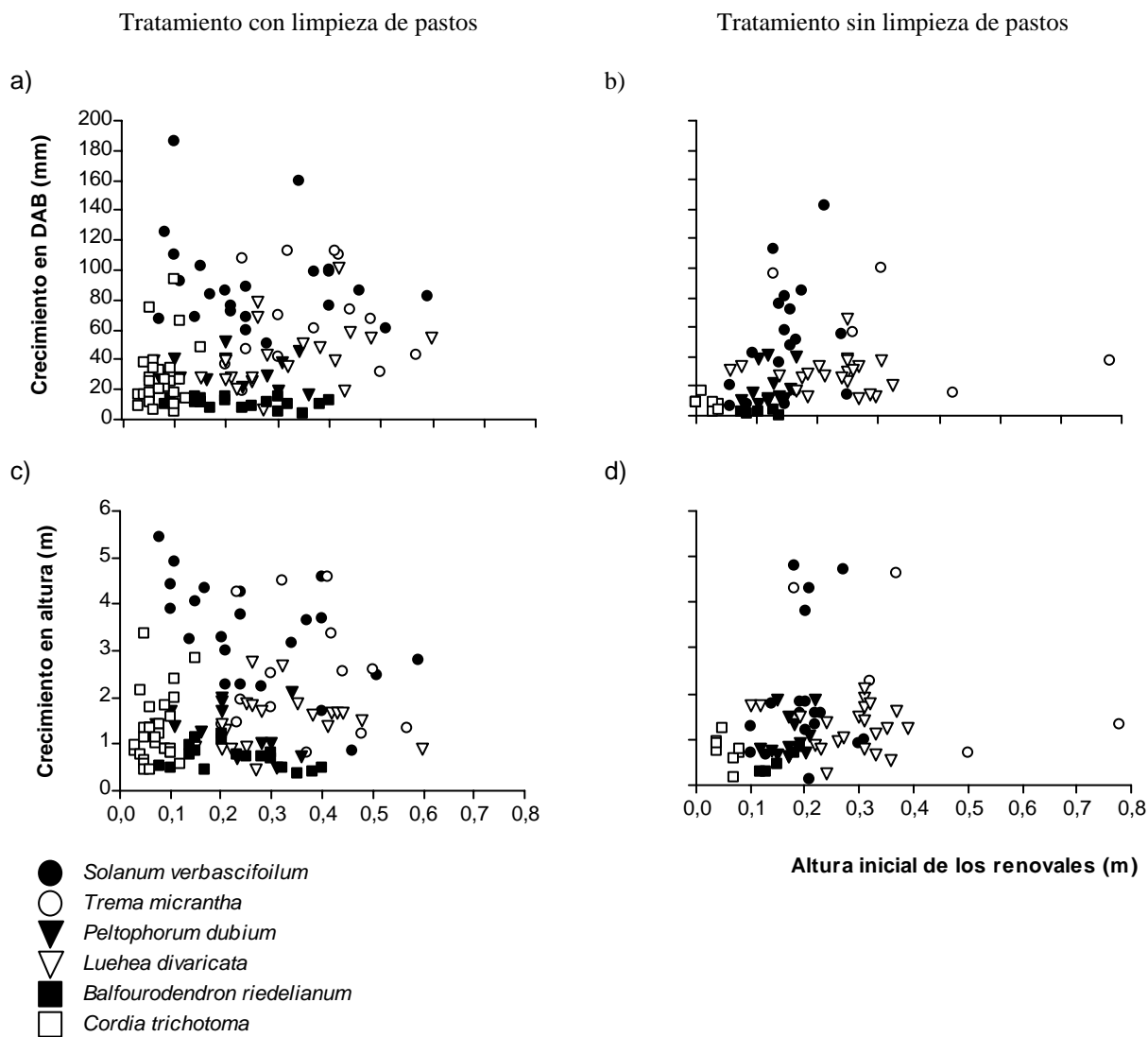


**Tabla 6.** Valores de la media y error estándar (entre paréntesis) del crecimiento en DAB (mm) y en altura (m) de los renovales de cada especie en los tratamientos con limpieza (LP) y sin limpieza (P) de pastos.  $n_1$  y  $n_2$  = cantidad de individuos en LP y P respectivamente; W = estadístico de Wilcoxon; p = nivel de probabilidad.

Especies	$n_1$	$n_2$	LP	P	W	p
<i>Crecimiento en DAB (mm)</i>						
<i>Solanum verbascifolium</i>	23	18	91,18 (6,57)	51,94 (8,98)	249	< 0,01
<i>Trema micrantha</i>	14	5	66,57 (8,71)	61,22 (16,41)	44	0,62
<i>Peltophorum dubium</i>	13	13	32,59 (3,02)	19,18 (3,48)	228	< 0,01
<i>Luehea divaricata</i>	21	22	42,57 (4,78)	27,85 (2,54)	567	0,01
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	20	5	10,82 (0,73)	2,02 (0,62)	16	< 0,01
<i>Cordia trichotoma</i>	29	8	28,46 (3,78)	8,34 (1,59)	55	< 0,01
<i>Crecimiento en altura (m)</i>						
<i>Solanum verbascifolium</i>	23	18	3,29 (0,24)	1,94 (0,34)	266,5	< 0,01
<i>Trema micrantha</i>	14	5	2,46 (0,34)	2,65 (0,79)	50	0,99
<i>Peltophorum dubium</i>	13	13	1,34 (0,15)	1,04 (0,13)	204	0,14
<i>Luehea divaricata</i>	21	22	1,49 (0,12)	1,27 (0,1)	510	0,24
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	20	5	0,75 (0,06)	0,51 (0,11)	39,5	0,08
<i>Cordia trichotoma</i>	29	8	1,3 (0,13)	0,77 (0,11)	94,5	0,03

**Tabla 7.** Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis y de las comparaciones múltiples entre pares de muestras, considerando el crecimiento en DAB y en altura de los renovales de las distintas especies, en parcelas dominadas por *Axonopus compressus* y *P. urvillei* en potreros del norte de Misiones. Las abreviaturas corresponden a las tres primeras letras del género y de la especie: Solver = *S. verbascifolium*, Tremic = *T. micrantha*, Peldub = *P. dubium*, Luediv = *L. divaricata*, Balrie = *B. riedelianum*, Cortri = *Cordia trichotoma*. En negrita, en la diagonal inferior, se encuentran los valores de probabilidad del tratamiento sin limpieza de pastos y en la superior, los correspondientes al tratamiento que recibió limpieza. H = estadístico de Kruskal-Wallis; p = nivel de probabilidad.

Especies	Solver	Tremic	Peldub	Luediv	Balrie	Cortri	H	p
<i>Crecimiento en DAB</i>								
Solver		0,17	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	80,36	< 0,001
Tremic	<b>0,48</b>		0,03	0,09	< 0,001	< 0,001		
Peldub	<b>0,01</b>	<b>0,03</b>		0,49	< 0,001	0,3		
Luediv	<b>0,21</b>	<b>0,13</b>	<b>0,16</b>		< 0,001	0,04		
Balrie	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,01</b>	< <b>0,001</b>		< 0,001		
Cortri	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,08</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,38</b>		<b>34,94</b>	< <b>0,001</b>
<i>Crecimiento en altura</i>								
Solver		0,18	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	61,31	< 0,001
Tremic	<b>0,52</b>		0,03	0,06	< 0,001	< 0,001		
Peldub	<b>0,04</b>	<b>0,04</b>		0,62	0,01	0,65		
Luediv	<b>0,37</b>	<b>0,22</b>	<b>0,2</b>		< 0,001	0,25		
Balrie	< <b>0,001</b>	< <b>0,001</b>	<b>0,09</b>	<b>0,01</b>		0,01		
Cortri	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>	<b>0,33</b>	<b>0,03</b>	<b>0,42</b>		<b>19,48</b>	< <b>0,001</b>



**Figura 5.** Relación entre la altura inicial de los renovales y el crecimiento en DAB y en altura, para cada una de las especies analizadas en potreros del norte de Misiones.

## Capítulo 6

### Discusión final

Este trabajo fue desarrollado en el Bosque Atlántico del Alto Paraná, en campos agropecuarios abandonados en el norte de la provincia de Misiones (Argentina). El objetivo general fue analizar los patrones florísticos y estructurales que se generan durante la recuperación de sitios deforestados, con el fin de identificar los procesos de cambio involucrados a lo largo de la sucesión y cómo afectan los distintos usos del suelo a la regeneración de dicho bosque. Estos patrones son producto de numerosos factores que interactúan a diferentes escalas de tiempo y espacio. Pickett et al., (1987) propusieron una estructura jerárquica que incorpora las causas, procesos y factores modificadores de la sucesión, la cual sirve como referencia para analizar e interpretar los múltiples mecanismos que actúan durante dicho proceso. En este estudio se consideró un enfoque multiescala, integrando variables de paisaje con variables a escala de sitio, considerando algunos de los factores modificadores de la sucesión propuestos por dichos autores, tales como características del paisaje, topografía, suelo, historia de uso y tipo de vegetación inicial. A continuación se presentan los principales resultados y conclusiones de este estudio.

#### **6.1. Influencia de variables históricas, topo-edáficas y de paisaje sobre la regeneración de los bosques secundarios**

Las variables históricas fueron las de mayor influencia sobre las características florísticas de los bosques secundarios (capítulo 3). Durante los primeros años de sucesión, los sitios con diferente uso histórico pudieron diferenciarse en función de la densidad de individuos, área basal, composición florística, riqueza y diversidad de especies. Estas variables se incrementaron rápidamente durante los 20 primeros años de sucesión en todos los sistemas analizados; pero durante la primera década, la incorporación de individuos y de nuevas especies fue mayor en cultivos anuales, pinares y yerbales abandonados que en los antiguos potreros.

La importante influencia del uso histórico se debería a que los distintos usos modifican diferencialmente el ambiente natural, en cuanto a vegetación remanente en el momento del abandono (Guevara y Laborde, 1993; Grau et al., 1997), presencia de propágulos (Uhl et al., 1981; Saldariaga et al., 1988) y propiedades físico-químicas de los suelos (Thorne y Hamburg, 1985; Compton y Boone, 2000). Como las especies responden de manera diferencial a las características del ambiente, esto se

refleja en las etapas sucesionales posteriores, en la composición florística y estructura de la vegetación.

Si bien se registraron diferencias en las variables de paisaje entre las áreas estudiadas, la influencia de las mismas sobre las características de la vegetación fue menor que la de las variables históricas. Esto se debería en parte a que los efectos de la fragmentación actual no son muy importantes en las áreas estudiadas, ya que los disturbios antrópicos son relativamente recientes y los parches de bosques remanentes no se encuentran como fragmentos aislados, sino que mantienen cierta conexión, conformando un mosaico relativamente continuo de parches de bosques de distinta edad y estado de conservación. Así, esta red de bosques funciona como fuente de propágulos para los sitios en proceso de regeneración y mantiene la diversidad de especies a escala de paisaje. Por otro lado, es posible que los bosques analizados sean muy jóvenes como para reflejar la influencia de las variables de paisaje, cuyos efectos son más pronunciados con el paso del tiempo.

En las cronosecuencias analizadas, la influencia relativa de las variables topo-edáficas sobre las características de la vegetación fue menor que la del resto de las variables, posiblemente debido a que parte de la variabilidad producida por las mismas, haya quedado incluida dentro de la variabilidad debida al tipo de uso o como parte de la varianza no explicada. Para poder separar los efectos específicos de cada uno de ellos, sería necesario realizar en el futuro estudios experimentales, analizando la supervivencia y crecimiento de renovales, utilizando diferentes tipos de sustrato. Por otro lado, el rango de tiempo sucesional considerado en este estudio puede no haber sido lo suficientemente extenso, como para que se pueda observar una influencia de este grupo de variables sobre los parámetros de la vegetación analizados. Gerhard y Foster (2002) han señalado que este tipo de variables, recién cobran importancia en la composición de especies y estructura de la vegetación en bosques mayores a los cien años de edad.

Los resultados sugieren que durante las primeras siete décadas de sucesión, la importancia de las variables estudiadas sobre la determinación de la composición florística de los bosques, puede considerarse en orden decreciente como: edad de los bosques > tipo de uso previo al abandono > variables de paisaje.

## **6.2. Patrones estructurales y florísticos durante el proceso sucesional, en campos abandonados que tuvieron diferente uso histórico**

Los bosques secundarios estudiados compartieron un gran número de especies, pero la importancia de las mismas varió de acuerdo al estadio sucesional, uso histórico y área geográfica a la cual estos

pertenecían (capítulo 4). En los sitios estudiados, desde los inicios de la sucesión estuvieron presentes renovales de árboles de diferentes grupos ecológicos. Las especies pioneras fueron las que se establecieron en mayor proporción durante los primeros años y fueron reemplazadas secuencialmente por especies secundarias iniciales y tardías. Si bien estas tendencias de reemplazo de especies se registraron en todos los sitios, los resultados mostraron que durante las primeras dos décadas, los bosques secundarios presentaron mayores diferencias florísticas y estructurales que en estadios más avanzados y que las mismas están determinadas en gran medida por el uso histórico. A partir de los veinte años, ya no es posible diferenciar a los bosques, ni estructural ni florísticamente, en función de la edad o del uso histórico.

Los patrones identificados se explican principalmente por:

- 1) la presencia de diferente tipo de vegetación en el momento de abandono de los campos,
- 2) el ciclo de vida de las especies arbóreas, establecidas en mayor abundancia durante las primeras etapas de sucesión.

Ambos factores difieren en función del uso que tuvieron los sitios en los cuales regeneran los bosques secundarios.

En relación a la vegetación remanente, puede verse en los sistemas analizados un “juego” entre facilitación e inhibición. En los **potreros** abandonados los pastos funcionan como inhibidores para el establecimiento y crecimiento de renovales, lo cual explica las bajas densidades de individuos registradas en estos sitios. Los escasos individuos que se van estableciendo durante los primeros años de sucesión funcionan como facilitadores, puesto que debajo de los mismos se generan condiciones que favorecen el establecimiento de renovales de diferentes grupos ecológicos y, al actuar como sombreadores de los pastos, hacen disminuir su cobertura. En los **cultivos anuales** abandonados, las especies pioneras que se establecen rápidamente y en altas densidades durante los dos primeros años de sucesión, facilitan la instalación de especies de estadios tardíos al ir generando un ambiente de sombra. Una función similar cumplen las plantas de yerba remanentes en los **yerbales**, debajo de las cuales se establecen una gran cantidad de renovales cuando estos sistemas son abandonados; por el contrario, los pastos presentes en las entrelíneas de plantación funcionan como inhibidores de la regeneración del bosque. Los antiguos **pinares** representan una situación intermedia entre los potreros y los cultivos anuales abandonados.

El balance entre facilitación e inhibición que genera la vegetación inicial, determina las posibilidades de establecimiento de renovales en cada tipo de sistema al comienzo de la sucesión y, por lo tanto, la velocidad con la cual se recupera el bosque durante la primera década de la sucesión.

A medida que transcurre el tiempo, la cobertura de pastos va disminuyendo y desaparece entonces la barrera que representan los mismos para el establecimiento de renovales en potreros y yerbales. Esto explica la razón de que, a pesar de que los pastos retrasan significativamente el establecimiento de renovales, a largo plazo el bosque que se genera en antiguos potreros y yerbales alcanza parámetros similares a los demás sistemas. En los yerbales abandonados, además, las plantas de yerba mate remanentes van muriendo y a partir de los veinte años quedan escasos individuos de la misma, lo que también contribuye a que los bosques establecidos en estos sitios tengan una fisonomía y composición florística similar a la de sitios que tuvieron otro uso histórico.

En cuanto al ciclo de vida de las especies, los resultados mostraron que durante las dos primeras décadas de sucesión, hay una mayor proporción de especies pioneras en todos los sitios analizados. Estas especies tienen un ciclo de vida corto, por lo que a partir de los veinte años casi no se registraron individuos de las mismas en los bosques secundarios. Esta tendencia fue especialmente marcada en los cultivos anuales abandonados, donde se encontraron mayores densidades de este tipo de árboles, durante los primeros años de sucesión.

Es decir, que los cambios registrados a lo largo de los primeros veinte años incluyen:

- a) Aumento en la riqueza de especies y en la densidad absoluta de individuos.
- b) Disminución en la densidad de pioneras.
- c) Incremento en la abundancia relativa de especies de diferentes grupos ecológicos.
- d) Desaparición de la vegetación inicial.

Esto implica que, a medida que los bosques secundarios se acercan a los veinte años de edad, van adquiriendo una mayor similitud con los bosques secundarios más antiguos; y a partir de la segunda década, ya no sea posible diferenciarlos en función de la edad ni del uso histórico.

La influencia de las variables relacionadas con la distribución geográfica de las especies, no fueron importantes en los bosques secundarios estudiados, ya que los mismos no pudieron ser diferenciados en función de su localización. Las especies características de los bosques de Andresito aparecieron únicamente en la categoría renovales y con baja densidad. Es decir que, dichas variables comenzarían a tener mayor importancia en la composición florística del canopy de los bosques secundarios, recién en estadios sucesionales avanzados. La velocidad con la cual se manifiesta el gradiente biogeográfico depende del uso histórico. En los sitios estudiados se manifestó únicamente en los yerbales abandonados, donde la sombra producida por las plantas de yerba mate remanentes favoreció el establecimiento de renovales de *Euterpe edulis* y *Aspidosperma polyneuron*, que son características de los bosques del norte de la provincia.

### **6.3. Efecto de las poáceas sobre la supervivencia y crecimiento de renovales de árboles nativos establecidos en campos agropecuarios abandonados**

La presencia de altas coberturas de pastos tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de renovales y esta supervivencia puede presentar diferente intensidad, de acuerdo al tipo de pastos dominantes (capítulo 5). En las parcelas dominadas por pastos de especies exóticas invasoras, la supervivencia de renovales fue menor que en las parcelas dominadas por pastos de especies nativas de la región. Por otro lado, los resultados indicaron que no hay un patrón generalizable de supervivencia de las especies en función del grupo ecológico. De acuerdo a estos resultados, se puede predecir que en los potreros con altas densidades de pastos exóticos invasores, la recuperación del bosque será más lenta que en los que presenten pastos menos agresivos. Este tipo de diferencias en la matriz de los potreros explicarían, en parte, la amplia variación que presentan los bosques secundarios más maduros en el área basal y en la densidad de individuos.

En cuanto al crecimiento, los resultados mostraron que los pastos afectaron negativamente a los renovales de especies arbóreas. Estos resultados implican que los bajos valores de área basal encontrados durante los primeros años de sucesión en los potreros abandonados (capítulo 4), estarían dados no solamente por un menor establecimiento de individuos, sino también porque los pocos individuos que logran establecerse crecen más lentamente, debido a la presencia de una importante cobertura de pastos. Una situación similar se presenta en las entrelíneas de los yerbales, cubiertas por pastos.

Por otra parte, el crecimiento de las especies pioneras fue mayor que el de las especies tardías, independientemente de la presencia o ausencia de pastos. Se puede predecir para sistemas dominados por gramíneas no invasoras, el siguiente gradiente de crecimiento: pioneras > secundarias iniciales > secundarias tardías.

### **6.4. Modelización de la dinámica de recuperación del Bosque Atlántico del Alto Paraná en sistemas agropecuarios abandonados**

La recuperación del bosque en los campos abandonados puede seguir múltiples caminos, condicionados en gran medida por el uso histórico que tuvieron los sitios. Se puede plantear un modelo sobre la dinámica de recuperación de los bosques del norte de Misiones, que incluye una serie de estados y transiciones entre los distintos estadios sucesionales, en función de: cobertura de la vegetación herbácea, riqueza de especies, densidad de individuos y dominancia de especies arbóreas

exóticas. Los modelos de estados y transiciones describen a los ecosistemas por medio de un conjunto de estados alternativos, con distintas transiciones y umbrales entre los mismos (Westoby et al., 1989). Fueron desarrollados inicialmente, como instrumento para el manejo de pastizales pero posteriormente, fueron utilizados para describir las transformaciones en otros tipos de sistemas, como el cerrado brasileño (Meirelles et al., 1997), las sabanas tropicales inundables (da Silva et al., 1997; Rodiney et al., 1997) y las sabanas mediterráneas (Fernández Alés y Leiva, 1997). Numerosos autores han destacado también, la aplicabilidad de estos modelos sucesionales a la restauración y rehabilitación de ecosistemas (Hobbs y Norton, 1996; Hobbs y Harris, 2001; Grant, 2005).

En la Figura 1 se plantea un modelo de estados y transiciones para los bosques estudiados, que describe los estadios más importantes identificados a lo largo de la sucesión y los principales caminos que puede seguir la misma (Tabla 1). Básicamente, lo que plantea este modelo es que cuando los campos agropecuarios son abandonados, presentan diferente vegetación inicial (E1) y que en los primeros años, la sucesión puede seguir tres caminos principales (E2, E3, E4 y E5), que están determinados por la presencia de especies invasoras herbáceas (E2) o arbóreas (E3 y E5) o por la ausencia de las mismas (E4). A medida que transcurre el tiempo va aumentando la riqueza de especies y la densidad de los individuos en todos los sitios. La velocidad con la que se alcance cada uno de los estados, depende del uso histórico que hayan tenido (lo cual se indica con flechas de diferente grosor). A medida que pasa el tiempo, el canopy de los bosques secundarios se va cerrando (E6, E7, E8) y finalmente, estos alcanzan una composición florística y estructura relativamente similar a la de los bosques maduros; a partir de ese momento, ya no es posible diferenciarlos en función de la edad o del uso histórico (E9). Este último estado representa un mosaico de bosques secundarios y primarios, que tienen ciertas diferencias en las abundancias relativas de especies y estructura, las que son más importantes en algunos parches, debido a la dominancia de árboles exóticos (E9exo), la presencia de altas densidades de bambúseas (E9bam) y/o en relación a variables biogeográficas (E9bio, E9bb). A escala de paisaje, este “conjunto de estados”, o mosaico de bosques en diferente estado de recuperación y/o conservación, representados en el modelo, forman una red relativamente continua en el norte de la provincia.

## **6.5. Implicancias para el manejo, la rehabilitación y la restauración de bosques**

El interés en los bosques secundarios se ha incrementado significativamente en las últimas décadas, dado que sus características los hacen valiosos tanto en términos económicos como ecológicos. Los mismos se caracterizan por tener una alta productividad - mayor que la de los bosques primarios- por lo que representan una importante fuente de madera y sumideros de CO<sub>2</sub> (Brown y Lugo, 1990; Finegan, 1992). El rápido crecimiento que presentan permite también obtener una rápida recuperación



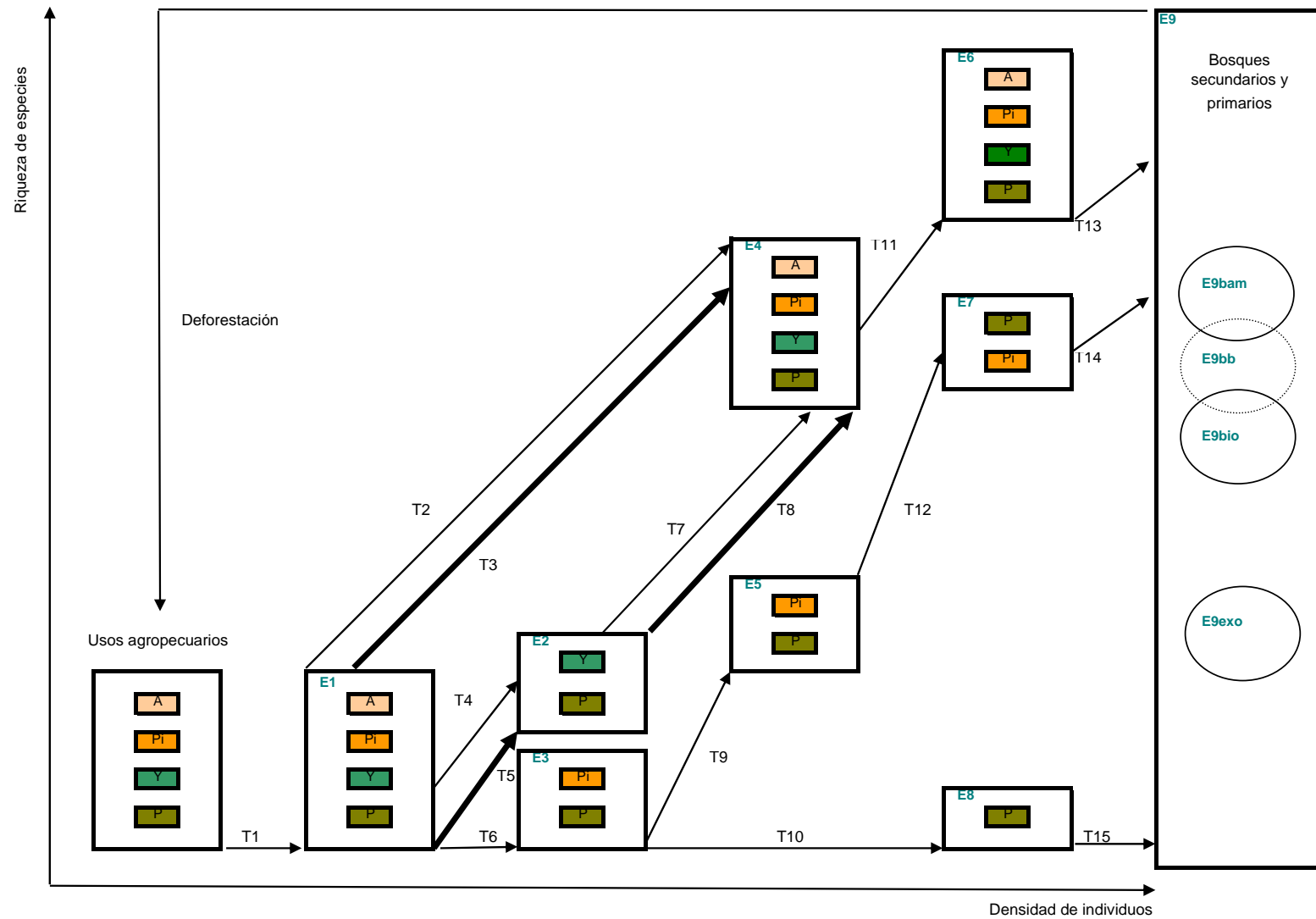
de los suelos de campos agropecuarios abandonados (Brown y Lugo, 1990; Frangi et al., 2003) y su riqueza específica es una valiosa fuente de recursos para las comunidades locales (Toledo et al., 1995). Por lo tanto, si estos bosques fueran manejados de manera sustentable, se podrían satisfacer muchas de las necesidades básicas de las poblaciones que hacen uso de ellos. Por otro lado, también poseen funciones ecológicas importantes como protectores de cuencas hidrográficas (de Paula Lima y Zakia, 2000), previniendo la erosión de los suelos (Szott et al., 1991) y como refugio de especies animales y vegetales nativas (Lovejoy, 1985; Lamb et al., 1997). Todas estas funciones contribuyen, a su vez, a mantener el funcionamiento de los ecosistemas.

El manejo de los bosques secundarios y las actividades de rehabilitación y restauración de los mismos, deben estar basados en la comprensión de la dinámica de la sucesión secundaria (Finegan y Delgado, 2000; Kageyama y Gandara, 2000). En este sentido, los patrones y procesos identificados en esta tesis pueden ser utilizados para realizar predicciones y manipulaciones, que permitan acelerar el proceso de regeneración de estos bosques y/o, aprovechar especies arbóreas nativas con diferentes fines. Algunas de las implicancias que tiene este estudio, desde el punto de vista ecológico, para el manejo de los bosques secundarios en la provincia son las siguientes:

- Los bosques secundarios del norte de Misiones, al igual que los de otras áreas, se regeneran rápidamente cuando los campos agropecuarios son abandonados. En dos décadas alcanzan valores de densidad y área basal comparables a los de los bosques maduros, lo que implica que pueden ser aprovechados en lapsos relativamente cortos y que rápidamente pueden comenzar a cumplir funciones importantes para la conservación de los suelos, el agua y la biodiversidad en general.
- Actualmente se utilizan en la provincia importantes cantidades de leña, principalmente para el secado de yerba mate. Recientemente, el Gobierno de Misiones ha formulado un plan de desarrollo local destinado a pequeños y medianos productores, que apunta a disminuir el consumo de leña proveniente de bosques nativos y a producirla a partir de plantaciones de especies exóticas o nativas (Decreto N° 2250/5). Otra opción para generar leña, sería el manejo de las actuales “capueras”, es decir, de los bosques secundarios en los primeros estadios de sucesión. Mediante la limpieza de herbáceas durante los primeros años y el raleo de individuos en estadios posteriores, se podría “acelerar” la regeneración natural de estos bosques; es decir que se podrían ir aprovechando antes de los veinte años. Sería aconsejable que si se realizaran aprovechamientos totales de los mismos (tala rasa), se planificaran las extracciones en pequeñas parcelas rotativas, de manera de lograr un mosaico de bosques secundarios de diferente edad y asegurar así la persistencia de cobertura vegetal y de fuentes de semillas.

- Otra opción para generar leña, sería permitir la regeneración natural de especies nativas o realizar plantaciones de las mismas en las líneas de los yerbales en actividad. Esta última está siendo evaluada actualmente, en pequeñas parcelas experimentales instaladas en yerbales en actividad, ubicados en diferentes chacras en el norte de la provincia (Holz, 2004; Holz y Placci, en prensa).
- De igual manera, dado que la ganadería es una actividad ampliamente practicada en la zona, la plantación de árboles nativos en los potreros puede ser una vía para producir leña y/o madera a ser comercializada con diferentes fines. En estos sistemas silvo-pastoriles, se podrían plantar árboles al azar o en líneas de plantación. Los potreros donde se realizaran estas plantaciones, deberían ser clausurados temporalmente al ganado y sería necesario realizar limpieza de pastos alrededor de los renovales, a fin de favorecer su supervivencia y crecimiento. Actualmente, se está evaluando este tipo de plantaciones en parcelas experimentales, instaladas en potreros ubicados en diferentes áreas de la provincia (Holz y Placci, 2005; Holz y Placci, en prensa).
- Por otro lado, en diferentes áreas del norte de Misiones es necesario crear corredores biológicos, que favorezcan la interconexión entre los grandes parches de bosque y protejan las cuencas hídricas (Di Bitetti et al., 2003). De acuerdo a la intensidad del uso histórico, las áreas deforestadas pueden presentar un amplio rango de variación con respecto a su potencialidad para regenerar naturalmente. Si los sitios no han tenido un fuerte impacto debido al uso, no tienen una cobertura importante de pastos y están cercanos a fuentes de semillas, en menos de una década se regenerarán naturalmente bosques, que podrán funcionar como corredores biológicos, protectores de suelos y cursos de agua. Este proceso podría acelerarse mediante limpieza de herbáceas, plantación y conducción de renovales. Si los sitios tuvieran altas coberturas de pastos sería necesario eliminarlos, ya sea mediante limpiezas o mediante plantación de altas coberturas de pioneras.

Los bosques secundarios estudiados, al igual que los de otras áreas, tienen una rápida capacidad de regeneración. Los mismos, desde los primeros años de sucesión, cumplen un importante rol en un paisaje heterogéneo y antropizado como el de Misiones, manteniendo la biodiversidad y numerosos servicios ambientales. Los trabajos de restauración de la cobertura boscosa y de rehabilitación de bosques que es necesario realizar, tanto en Misiones como en el resto del Bosque Atlántico, podrían desarrollarse a través del estímulo de la regeneración natural (no solamente mediante plantaciones). Los resultados de este trabajo muestran que esto es factible y que si estos bosques secundarios son manejados adecuadamente, se puede incrementar su alta productividad natural.



**Figura 1.** Descripción de los principales estados identificados durante el proceso de regeneración del bosque, en campos agropecuarios abandonados en el norte de Misiones. Los detalles de los estados (E1 a E9) y de las transiciones (T1 a T15) se detallan en la Tabla 1. Las letras dentro de las cajas que representan los diferentes estados, indican el tipo de uso que tuvieron los sitios donde regeneran los bosques. A = cultivos anuales; Pi = pinares; Y = yerbales; P = potreros. Las flechas de diferente grosor indican diferencias en la velocidad de regeneración.

**Tabla 1.** Descripción de las características de los principales estados y transiciones del modelo sucesional planteado para los bosques del norte de Misiones.

<b>Características de los estados y transiciones</b>	
E1	<b>Primeros tiempos de abandono de los campos.</b> Cuando comienza la sucesión, los cultivos anuales (A) se caracterizan por no presentar una cobertura de herbáceas importante; los antiguos pinares (Pi) poseen una gran cantidad de troncos y raíces de árboles nativos, que crecieron mientras estaba la plantación de pinos y que fueron eliminados cuando se cortó dicha plantación; los yerbales (Y) presentan altas densidades de individuos de yerba mate remanentes del monocultivo y altas coberturas de pastos en las entrelíneas de plantación; las superficies ocupadas por los potreros (P) están totalmente cubiertas por pastos.
E2	<b>Yerbales y potreros abandonados con altas coberturas de pastos invasores exóticos.</b> Estos sitios permanecen largos períodos dominados por dichos pastos y con escasos individuos de leñosas establecidos.
E3	<b>Potreros y pinares en los que inicialmente se establecen especies arbóreas exóticas.</b>
E4	<b>Estado en el cual prácticamente ha desaparecido la vegetación inicial y presenta altas densidades de individuos juveniles y escasos adultos.</b>
E5	<b>Potreros en los cuales si bien predominan los árboles de especies exóticas, se establecen también renovales de árboles de otras especies.</b> Al igual que el E4, este estado se caracteriza por presentar altas densidades de juveniles y escasos adultos de leñosas nativas.
E6	<b>Momento en el cual comienza a cerrarse el canopy de los bosques secundarios.</b> Prácticamente desaparecen las especies pioneras y los bosques comienzan a parecerse estructural y florísticamente a lo más maduros.
E7	<b>Estado similar a E6, pero con una fuerte dominancia de árboles exóticos.</b>
E8	<b>Potreros donde inicialmente se instalaron especies exóticas, tipo <i>Ligustrum lucidum</i>, las que no permiten el establecimiento de individuos de otras especies.</b> La densidad de individuos es alta, debido a la regeneración vegetativa del ligustro, pero constituyen básicamente bosques monoespecíficos.
E9	<b>Mosaico de bosques primarios y secundarios de diferentes edades.</b> Los bosques secundarios ya no pueden ser diferenciados en función de la edad ni del uso histórico. Dentro de este mosaico existen ciertas diferencias entre los mismos, las cuales son más importantes entre algunos parches: los bosques primarios dominados por bambúseas (E9bam) presentan menores densidades de individuos que el resto; los secundarios, dominados por árboles exóticos (E9exo), presentan importantes diferencias a nivel florístico; también existen bosques con diferencias florísticas relacionadas con la distribución geográfica de especies (E9bio); asimismo se encuentran parches que presentan importantes diferencias, tanto por las altas densidades de bambúseas como en relación a variables biogeográficas (E9bb).
T1	Indica el momento en que los campos agropecuarios son abandonados y comienza la recuperación del bosque.
T2 y T3	A medida que transcurre el tiempo, la cobertura de la vegetación inicial disminuye, se van estableciendo nuevos individuos y se incrementa la riqueza de especies. Estos cambios son más rápidos en cultivos anuales abandonados y antiguos pinares (T2) que en yerbales y potreros (T3).
T4 y T5	Si los pastos presentes en yerbales y potreros abandonados corresponden a especies exóticas invasoras, se dificulta marcadamente el establecimiento de individuos. Dicho establecimiento será más rápido en los yerbales (T4) que en los potreros (T5), puesto que la cobertura de pastos es más baja y, además, los individuos de yerba mate remanentes funcionan como “sombreadores” y contribuyen a hacerla disminuir más rápidamente.
T6	Es una trayectoria donde los potreros abandonados y antiguos pinares son colonizados inicialmente por árboles de especies exóticas.
T7 y T8	Indican transiciones donde la cobertura de los pastos de especies exóticas invasoras va disminuyendo. La velocidad con la cual desaparece, es mayor en los yerbales (T7) que en los potreros (T8).
T9	Es una trayectoria donde van predominando las especies arbóreas exóticas como <i>Hovenia dulcis</i> , que permiten el establecimiento de otras especies de árboles. Por lo tanto, a medida que transcurre el tiempo, se incrementa tanto la densidad de individuos como la riqueza de especies y va desapareciendo la cobertura inicial de pastos.
T10 y T15	Constituyen transiciones donde va aumentando la densidad de individuos, pero no la riqueza de especies.
T11 a T14	Son caminos sucesionales a lo largo de los cuales se incrementa tanto la densidad de individuos como la riqueza de especies.

## Anexo

**Cuadro 1:** Definición de bosques secundarios de acuerdo a ITTO.

La clasificación de bosques realizada por ITTO (2002), incluye tres categorías principales de bosques: 1) bosques primarios, 2) bosques naturales modificados y 3) bosques plantados. Dado que en este trabajo se abordan aspectos relacionados con las dos primeras categorías, a continuación se describen brevemente las mismas:

- 1) **Bosques primarios:** son aquellos que nunca han estado sujetos al disturbio humano, o han sido escasamente afectados por la caza o por el corte selectivo de árboles, manteniendo su estructura natural.
- 2) **Bosques naturales modificados:** son bosques primarios en los cuales se ha alterado la estructura y la composición de especies debido al disturbio humano. Pueden identificarse dos subcategorías:

2.1) **Bosques primarios manejados:** son bosques en los cuales se ha hecho uso de la fauna y se han extraído árboles y otros productos de manera sustentable. Si bien estas actividades han modificado la estructura y composición de especies del bosque primario original, aún se mantiene la mayoría de los bienes y servicios.

2.2) **Bosques degradados y bosques secundarios:** son bosques que han sido alterados a través del uso antrópico o mediante desastres naturales como tormentas, fuegos o deslizamientos de tierras. Dentro de esta subcategoría pueden identificarse tres condiciones diferentes:

2.2.1) **Bosques primarios degradados:** son bosques primarios en los cuales la cobertura inicial ha sido afectada negativamente por la extracción no sustentable de productos (maderables y no maderables), de manera que su estructura, procesos, funciones y dinámica han sido alterados más allá de la resiliencia a corto plazo del ecosistema. En este contexto, la capacidad de estos bosques para recuperarse de la explotación en el corto y medio plazo se encuentra altamente comprometida.

2.2.2) **Bosques secundarios:** se refieren a la vegetación que regenera en tierras donde se ha deforestado el bosque original (o donde permanece menos del 10% de su cobertura original). Estos bosques se desarrollan naturalmente sobre tierras abandonadas después de ser cultivadas, usadas para ganadería, pasturas o plantaciones de árboles que no prosperaron o que fueron extraídos al madurar la plantación.

2.2.3) **Tierras forestales degradadas:** son tierras forestales severamente dañadas por la excesiva extracción de madera y/o productos no maderables, escaso manejo, fuegos repetidos, pastoreo u otros disturbios que dañan el suelo y la vegetación a un grado tal, que inhiben o retardan severamente la regeneración del bosque después del abandono.

**Tabla 1:** Nombre de los sitios censados (las letras indican el tipo de uso y los números los años desde el abandono), edad (años desde el abandono), uso histórico (tipo de uso previo al abandono), la localidad en la cual están ubicados, el tamaño aproximado de cada sitio y el tiempo aproximado de uso (años transcurridos entre el desmonte y el abandono). Los sitios con similar edad y histórico, son diferenciados por medio de letras: a, b y c. Los asteriscos indican los sitios considerados en los análisis del capítulo 4 pero que no fueron incluidos en los del capítulo 3.

Nombre	Edad (años)	Uso histórico	Localidad	Tamaño (has)	Años de uso
A2	2	Cultivos anuales	Andresito	2	2
P2	2	Potrero	Andresito	1	sd
Pi3	3	Cultivo de pinos	Santiago de Liniers	4	53
P3b	3	Cultivos anuales (Tabaco)-Potrero	9 de Julio	0,5	67
P3a	3	Potrero	Andresito	1,5	sd
A3*	3	Cultivos anuales (maiz)	San Pedro	2	3
Y4	4	Yerbal	Santiago de Liniers	2	sd
A4	4-5	Cultivos Anuales (mandioca)	Andresito	24	13
Y5a	5-6	Yerbal	Andresito	1	10
Y5b	5-6	Yerbal	Andresito	3	10
A6a*	6	Cultivos anuales (maiz)	San Pedro	2	sd
A6b	6	Cultivos anuales	Santiago de Liniers	1	sd
Pi6	6	Cultivo de pinos	Santiago de Liniers	6	sd
Y6b	6	Yerbal	Andresito	5	11
Y6c	6	Yerbal	Andresito	2	11
Y6a	6-7	Yerbal	Andresito	1	11
Y8	8	Yerbal	Eldorado	4	64
Y9	9	Yerbal	Andresito	2	9
P10	9-10	Potrero	San Antonio	0,25	sd
Pi10	10	Cultivo de Tung-Potrero-Cultivo de pinos	Santiago de Liniers	1	46
A10	10	Cultivos anuales	Andresito	3	sd
Y10a	10	Yerbal	San Antonio	0,5	sd
Y10b	10	Cultivos anuales (menta)-Yerbal	San Antonio	1	sd
A12	10-15	Cultivos anuales	San Antonio	2	sd
Pi14	14	Yerbal- Cultivo de pinos	Santiago de Liniers	2	35
Pi15	15	Cultivo de pinos	Santiago de Liniers	2,5	15
Y16	15-18	Yerbal	Eldorado	5	61-64
P23	20-25	Potrero	Santiago de Liniers	1	32-37
P27	25-30	Potrero	Santiago de Liniers	1,5	22-27
P30	30	Cultivos anuales (Tabaco)-Potrero	9 de Julio	2	40
Y30	30	Yerbal	Santiago de Liniers	5	32
P35	35	Potrero	Santiago de Liniers	1	40
P43	40-45	Potrero	9 de Julio	10	22-27
P50	50	Potrero	Santiago de Liniers	6	5
Pa43*	50	Parque de una casa	Iguazú	2	sd
A60	60	Cultivos anuales (Tabaco)	Santiago de Liniers	8	5
A70	70	Cultivos anuales (maiz)	San Antonio	50	sd
BP1*	-	Extracción de madera	Santiago de Liniers	8	-
BP2*	-	Extracción de madera	Andresito	200	-
BP3*	-	Extracción de madera	Andresito	150	-
BP4*	-	Extracción de madera	Andresito	20	-

**Tabla 1:** Características del ciclo de vida de los componentes arbóreos de los diferentes grupos sucesionales

Características	Grupo Ecológico			
	Pionera	Secundaria inicial	Secundaria tardía	Climax
<b>Crecimiento</b>	Muy rápido	Rápido	Medio	Lento o muy lento
<b>Madera</b>	Muy liviana	Liviana	Medianamente dura	Dura o pesada
<b>Tolerancia a la sombra</b>	Muy intolerante	Intolerante	Tolerante en el estadio juvenil	Tolerante
<b>Regeneración</b>	Banco de semillas	Banco de plántulas	Banco de plántulas	Banco de plántulas
<b>Dispersión de semillas</b>	Amplia (zoocoria con alta diversidad de dispersores); anemocoria a grandes distancias	Restringida (barocoria); amplia (zoocoria con pocas especies de dispersores); anemocoria a grandes distancias	Principalmente viento.	Amplia (zoocoria con grandes animales); restringida (barocoria)
<b>Tamaño de las semillas y frutos dispersados</b>	Pequeño	Medio	Pequeño a medio, pero siempre livianas	Grande a pesadas
<b>Dormición de las semillas</b>	Inducida (foto o termoregulación)	Sin dormición	Sin dormición	Innata (Inmadurez del embrión)
<b>Edad de la primera reproducción</b>	Prematura (1 a 5 años)	Intermedia (5 a 10 años)	Relativamente tardía (10 a 20 años)	Tardía (> 20 años)
<b>Dependencia de polinizadores específicos</b>	Baja	Alta	Alta	Alta
<b>Tiempo de vida</b>	Muy corto (aproximadamente 10 años)	Corto (10 a 25 años)	Largo (25 a 100 años)	Muy largo (> 100 años)

(Fuente: Ferreti et al., 1995).

**Tabla 3.** Especies plantadas en las parcelas experimentales instaladas en el norte de la provincia de Misiones.

GE	Nombre científico	Familia	Nombre común
I	<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp.	Euphorbiaceae	Mora blanca
T	<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Radlk.	Sapindaceae	Cocú
C/T	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	Apocynaceae	Palo rosa
I	<i>Bahuinia candicans</i>	Fabaceae	Pata de buey
T	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	Rutaceae	Guatambú
T	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	Rutaceae	Loro blanco
T	<i>Cabranea canjerana</i> (Vell.) Mart.	Meliaceae	Cancharana
P	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	Cecropiaceae	Ambaí
I/T	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	Cedro
I	<i>Ceiba speciosa</i> (A. St.-Hil., Juss. & Cambess.) Ravenna	Bombacaceae	Samohú, Palo borracho
T	<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	Boraginaceae	Colita
T	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.	Boraginaceae	Peteribí, loro negro
T/C	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	Sapindaceae	María Preta
T/I	<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong.	Fabaceae	Timbó
C	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	Arecaceae	Palmito
C	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	Fabaceae	Alecrín
T/I	<i>Inga uruguensis</i> (Hook. & Arn.)	Fabaceae	Inga peludo
T	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC.	Caricaceae	Jacaratiá
T	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	Fabaceae	Rabo itá
I/T	<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Luehea	Zoita, Zota caballo
I/T	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC) Vog.	Fabaceae	Isapuí, Farinha seca
T/I	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) Steud.	Euphorbiaceae	Mora amarilla
T/I	<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	Fabaceae	Incienso
T/I	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees	Lauraceae	Laurel
T	<i>Nectandra megapotamica</i> (Sprengel) Mez.	Lauraceae	Laurel negro
T	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez	Lauraceae	Laurel ayuí
T	<i>Ocotea puberula</i> (Rich.) Nees	Lauraceae	Laurel guaica
I	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	Fabaceae	Anchico colorado
T	<i>Patagonula americana</i> L.	Boraginaceae	Guayubira
I/T	<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	Fabaceae	Cañafístola
P	<i>Solanum verbascifolium</i> O. Kuntze	Solanaceae	Fumo bravo
T	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	Arecaceae	Pindó
P	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Celtidaceae	Palo pólvora



## Bibliografía

- Aide, T. M. y Cavelier, J., 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology* 2, 219- 229.
- Aide, T. M., Zimmerman, J. K., Pascarella, J. B., Rivera, L. y Marcano- Vega, L., 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: Implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8, 328- 339.
- Amable, M. A. y Rojas, L. M., 1989. Historia de la yerba mate en Misiones. Editorial Montoya, Posadas, Misiones, Argentina.
- Ashton P. M.; Gamage, S.; Gunatilleke, I. A. y Gunatilleke, C. V., 1998. Using Caribbean pine to establish a mixed plantation: testing effects of pine canopy removal on plantings of rain forest tree species. *Forest Ecology and Management* 106, 211- 222.
- Ataroff, M. y Rada, F., 2000. Deforestation Impact on Water Dynamics in a Venezuelan Andean Cloud Forest. *AMBIO*, 440-444
- Baider, C.; Tabarelli, M. y Montovani, W., 1999. O banco de sementes em um techo de floresta Atlántica Montana (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Biología* 59: 319-328.
- Bartolomé, M. A., 1969. La situación de los guaraníes (Mbya) de Misiones (Argentina). *Suplemento Antropológico de la Revista del Ateneo Paraguayo* 4, 161-184.
- Bassett I. E., Simcock R. C., Mitchell, N. D., 2005. Consequences of soil compaction for seedling establishment: Implications for natural regeneration and restoration. *Austral Ecology* 30, 827-833.
- Beckage, B. y Clark, J. S., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84, 1849-1861.
- Beckage, B.; Clark, J. S.; Clinton, B. D. y Haines, B. I., 2000. A long-term study of tree seedlings recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrubs understories. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1617- 1631.
- Brown, S. y Lugo, A., 1990. Tropical secondary forest. *Journal of Tropical Ecology* 6, 1-32.
- Budowski, G., 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light successional processes. *Turrialba* 15, 40-42.
- Buschbacher, R., Uhl, C. y Serrão, E. A., 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. II. Nutrient stocks in soil and vegetation. *Journal of Ecology* 76, 682-699.
- Cabrera, A. L., 1976. *Enciclopedia de Agricultura y Jardinería. Regiones Fitogeográficas Argentinas.*
- Cabrera, A. L. y Willik, A., 1973. *Biogeografía de América Latina.* OEA, Washington, DC.
- Campanello, P., 2004. Diversidad, crecimiento y fisiología de árboles en la selva misionera, efecto de los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema, producidos por la invasión de lianas y bambúseas. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Campanello, P., Gatti, G., Austin, A. y Goldstein, G., 2004. Dinámica, manejo y conservación de la Selva Misionera: Impacto de especies nativas invasoras, 225. II Reunión Binacional de Ecología Argentino- Chilena. Mendoza, Argentina.
- Cardoso da Silva, J. M., Uhl, C. y Murray, G. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10, 491-503.

- C.A.R.T.A (Compañía Argentina de Relevamientos Topográficos y Aerofotogramétricos), 1964. Informe edafológico de Misiones. Provincia de Misiones.
- Cayuela, L., Golicher, D. J., Rey Benayas, J. M., González-Espinosa, M. y Ramírez-Marcial, N., 2006. Synergistic Effects of landscape fragmentation and local disturbance on tree diversity in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology* 43, 1172-1181.
- China, D., 2002. Tropical forest succession on abandoned farms in the Humacao Municipality of eastern Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 167, 195-207.
- China, D. y Helmer, E., 2003. Diversity and composition of tropical secondary forest recovering from large-scale clearing: results from the 1990 inventory in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 180, 227-240.
- Christensen, N. L. y Peet, R. K., 1984. Convergence during secondary forest succession. *Journal of Ecology* 72, 25-36.
- Clements, F. E., 1916. *Plant succession*. Carnegie Institute Washington Publication 242. Washington.
- Compton, J.E., y Boone, R. D., 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. *Ecology* 81:2314-2330.
- Connell, J. H. y Slatyer R. O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111, 1119-1144.
- Conover, W.J., 1999. *Practical Nonparametric Statistics*. John Wiley and Sons, Inc, New York.
- Cook, W., Yao, J., Foster, B., Holt, R. y Patrick, L., 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology* 86, 1267- 1279.
- Coomes, D. A. y Grubb, P. J., 2000. Impacts of root competition in forest and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70, 171-207.
- Crespo, J. A., 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Rev. del M.A.C.N. "Bernardino Rivadavia"* 3, 1-162.
- D'Antonio, C. M. y Vitousek, P. M., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 23, 63-87.
- Da Silva, M. P., Rodiney, M., Pott, A., Ribeiro, M., 1997. Una Sabana Tropical Inundable: El Pantanal Arcilloso, Propuesta de Modelos de Estados y Transiciones. *Ecotropicos* 10, 87-98.
- Dalling, J. M. y Denslow, J. S., 1998. Soil seed bank composition along a forest chronosequence in seasonally moist tropical forest, Panamá. *Journal of Vegetation Science* 9, 669-678.
- Davis M. A., Bier, L., Bushelle, E., Diegel, Ch., Johanson, A. y Kujala, B. 2005. Non-indigenous grasses impede woody succession. *Plant Ecology* 178, 249-264.
- Davis M. A., Wrange K. J., Reich P.B., Tjoelker M.G., Schaeffert T. y Muermann, C., 1999. Survival, growth and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145, 341-350
- De Paula Lima, W. y Brito Zakia, M. J. 2000. Hidrologia de matas ciliares. En Ribeiro Rodriguez, R. y Leitão Filho, F. (Eds.), *Matas Ciliares: conservação e recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 33-44.
- Del Moral, R., Titus, J. y Cook, M., 1995. Early primary succession on Mount St Helens, Washington, USA. *Journal of Vegetation Science* 6, 107-120.
- Denslow, J. S. y Guzmán, S., 2000. Variation in structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence. Panamá. *Journal of Vegetation Science* 11, 201-212.

- Deschamps, J. y Ochoa, M., 1987. Estudios sobre las comunidades postclimáticas de Misiones: Los campos abandonados o "capueras". IV Jornadas Técnicas: Bosques nativos degradados. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Misiones.
- DeSteven, D., 1991. Experiments on mechanism of trees establishment in successional old fields: seedling survival and growth. *Ecology* 72, 1066-1075.
- Devoto, F. y Rotkugel, M., 1936. Informe sobre los bosques del Parque Nacional Iguazú. Ministerio de Agricultura de la Nación, Buenos Aires, Argentina.
- Di Bitetti, M. S., Placci, G. y Dietz, L. A., 2003. A biodiversity vision for the Upper Parana Atlantic Forest Ecoregion: Designing a Biodiversity Conservation Landscape and Setting Priorities for Conservation Action. World Wildlife Fund, Washington, D.C.
- Drury, W. H y Nisbet, I. C. T., 1973. Succession. *J. Arnold Arboretum* 54, 331-368.
- Dupuy, J. M y Chazdon, R. L., 1998. Long- term effects of forest regrowth and selective logging on the seed bank of tropical forest in NE Costa Rica. *Biotropica* 30, 223-237.
- Egler, F. E., 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field development. *Vegetatio* 4, 412-417.
- Ehrenfeld, J. G. 2003. Effect of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*. 6, 503–523.
- Fastie, C. L., 1995. Causes and ecosystem consequences of multiple successional pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 76: 1899–1916.
- Fearnside, P. M. y Guimaraes, W. M., 1996. Carbon uptake by secondary forest in Brazilian Amazonia. *Forest Ecology and Management* 80, 35- 46.
- Feldpausch, T. R., Rondon, M. A., Fernandes, E. C. M., Riha, D. J. y Wandelli, E., 2004. Carbon and nutrient accumulation in secondary forest regenerating on pastures in central Amazonia. *Ecological Applications* 14, 164-176.
- Ferguson, B., Vandermeer, J., Morales, H. y Griffith, D., 2001. Post agricultural succession in El Petén, Guatemala. *Conservation Biology* 17, 818-828.
- Fernandes, D. y Sanford, R., 1994. Effects of Recent Land-Use Practices on Soil Nutrients and Succession under Tropical Wet Forest in Costa Rica. *Conservation Biology* 9, 915-922.
- Fernández Alés, R. y Leiva, M. J., 1997. Sabanas Mediterráneas: Modelo de Estados y Transiciones. *Ecotropicos* 10, 133-150.
- Fernández, R., Fahler, J., Fassola, H., Pahr, N., y Lupi, A., 1995. Influencia de la compactación producida durante la tala rasa sobre la productividad del segundo ciclo de *Pinus taeda* L. *Bosque* 16, 91-99.
- Fernández, R., Lupi, A., Mc Donagh, P., Pahr, N., Garibaldi, J., Alvez, M., Marek, M., y Cortez, P., 2000. Compactación de suelos causada por el aprovechamiento de bosques subtropicales en Misiones, Argentina. En *Avances en Ingeniería Agrícola*. Editorial Facultad Agronomía, Buenos Aires, pp. 50-55
- Ferretti, A. R., Kageyama, P. Y., Arbocz, G. F., Dos Santos, J. G., Barros, M. I., Lorza, R. F. y Oliveira, C., 1995. Classificação das espécies arbóreas em grupos ecológicos para revegetação com nativas no Estado de São Paulo. *Florestar Estatístico* 3, 73-77.
- Finegan, B., 1984. Forest succession. *Nature* 312, 109-114.
- Finegan, B., 1992. The management potential of neotropical secondary lowland rain forest. *Forest Ecology and Management* 47, 295-321.

- Finegan, B., 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 119-124.
- Finegan, B. y Delgado, D., 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8, 361-370.
- Forman, R. T. T. y Godron, M., 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Foster, D. R., 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology* 80, 753-772.
- Foster, R. y Brokaw, N., 1990. Estructura e historia de la vegetación de la isla de Barro Colorado. En: Leigh, E. y Windsor, D. (Eds.), *Ecología de un Bosque Tropical, Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Institution, Panamá, pp. 113-127.
- Frangi, J., Arturi, M., Goya, J., Vaccaro, S., Olivieri, N. y Piccolo, G., 2003. Lineamientos para el manejo de capueras del centro sur de Misiones. *Boletín Técnico N° 5*, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)- Estación Agropecuaria Cerro Azul, Misiones.
- Frangi, J., Arturi, M., Goya, J., Vaccaro, S. y Piccolo, G., 2004. La sucesión secundaria del bosque subtropical y su importancia ecológica y agrícola en el centro sur de Misiones. En Frangi, J.; Arturi, M. y Goya, J. (Eds), *Ecología y Manejo de Bosques*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, versión electrónica, capítulo 3.
- Galindo-Leal, C. y Gusmão Câmara, I., 2003. Atlantic Forest Hotspot Status: An Overview. En Galindo-Leal, C. y Gusmão Câmara, I. (Eds.), *State of Hotspots. The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook..* Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. Island Press, Washington, D.C., pp. 3-12.
- García-Robledo, C. A. y Murcia, C., 2005. Comparative habitat susceptibility to invasion by Chinese ash (*Fraxinus chinensis*) in a tropical Andean Landscape. *Biological Invasions* 7, 405-415.
- Gauch, H. G., 1982. Sampling methods. En: *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 43-63.
- Gauch, H. G. y Whittaker, R. H., 1981. Hierarchical classification of community data. *Journal of Ecology* 69, 537-557.
- Gerhardt, F. y Foster, D., 2002. Physiological and historical effects on forest vegetation in central New England, USA. *Journal of Biogeography* 29, 1424-1437.
- Gleason, H. A., 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21, 92-110.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. y Veblen, T. T., 1992. Prediction of vegetative change. En: Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. y Veblen, T. T. (Eds.), *Plant Succession: Theory and prediction*. Chapman y Hall, Population and Community Biology Series 11. University Press, Cambridge, pp. 1-9.
- Glenn-Lewin, D. C. y van der Maarel, E., 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. y Veblen, T. T., (Eds.), *Plant Succession: Theory and prediction*. Chapman and Hall, London, pp. 11-59.
- Gómez-Pompa, A., y Vázquez-Yanes, C., 1981. Successional studies of a rain forest in Mexico. En: Shugart, H. H. y Botkin, D. B. (Eds.), *Forest Succession: Concepts and Application*. Springer-Verlag, New York, pp. 246-266.
- González Bernáldez, F. 1981. *Ecología y Paisaje*. Cátedra de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid. Blume Ediciones, Madrid.

- Grant, C. D., 2005. State-and- transition successional model for bauxite mining rehabilitation in the Jarrah forest of western Australia. *Restoration Ecology* 14, 28-37.
- Gratton, C. y Denno, R. F., 2005. Restoration of arthropod assemblages in a *Spartina* salt marsh following remove of the invasive plant *Phragmites australis*. *Restoration Ecology* 13, 358-372.
- Grau, H. R., 2002. Scale-dependent relationships between treefalls and species richness in a neotropical montane forest. *Ecology* 83, 2591-2601.
- Grau, H. R., Arturi, M. F., Brown, A. D. y Aceñolanza, P. G., 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest sucesion in Argentinean subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95, 161-171.
- Grau, R. y Veblen, T. T., 2000. Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystem in north-western in Argentina. *Journal of Biogeography* 27, 1107-1121.
- Gross Braun, E. H., Temporelli, M. B. y Rioja C. G. 1979. Informe final sobre suelos. Proyecto para el Desarrollo Integrado de la Provincia de Misiones.
- Greenacre, M. J., 1984. Theory and applications of correspondence analysis. Academic Press, London.
- Grubb, P. J., 1986. The ecology of establishment. En: Bradshaw, A. D., Goode, D. A. y Thorp, E (eds), *Ecology and Design of Landscape*. Blackwell, Oxford, pp. 83-97.
- Guariguata, M. R., 1990. Landslide disturbance and forest regeneration in the Upper Luquilla Mountains of Puerto Rico. *Journal Ecology* 78, 814-832.
- Guariguata, M. R., Chazdon, R. L., Denslow, J. S., Dupuy, J. M. y Anderson, L., 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132, 107-120.
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest sucesion: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148, 185-206.
- Guevara, S. y Laborde, J., 1993. Monitoring seed dispersal at isolated trees in neotropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107, 319-338.
- Guevara, S., Purata, S. y van der Maarel. E., 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66, 77-84.
- Guimarães Vieira, I. C., Uhl, Ch. y Nepstand, D., 1994. The role of shrub *Cordia multispicata* Cham. as a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115, 91-99.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford university Press, Oxford, UK.
- Harvey, C. A., 2000. Windbreaks enhance seed dispersal into agricultural landscapes in Monteverde, Costa Rica. *Ecological Applications* 10, 155-173.
- Heinemann, K.; Kitzberger, T. y Veblen, T. T., 2000. Influence of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xerie old-growth forest of north-western Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 25-31.
- Hill, M. O., 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *Jouranal of Ecology* 61, 237-249.
- Hill, M. , 1979. TWINSPAN-A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of individuals and attributes. Cornell University Ithaca, N. Y.
- Hill, M. y Gauch, H., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47-58.

- Hobbs, R. J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. En: Drake, J. A. Mooney, H. A., DiCasteri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmànek, M. y Williamson, M. (Eds.), *Biological Invasions: A Global Perspective*. SCOPE 37, John Wiley and Sons, New York, New York, pp. 389-405.
- Hobbs, R. J. y Harris, J. A., 2001. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millenium. *Restoration Ecology* 9, 239-246.
- Hobbs, R. J. y Norton, D. A., 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4, 93-110.
- Holl, K. D., 1998. Effects of above and belowground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109: 187-195.
- Holl, K. D., 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31, 229-242.
- Holl, K. D., 2002. Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90, 179-187.
- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. y Samuels, I. A., 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming Barriers to dispersal and Establishment. *Restoration Ecology* 8, 339-349.
- Holl, K. D. y Quiros Nietzen, 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of an abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation* 87, 391-395.
- Holz, S. C., 2004. Restauración del Bosque Atlántico del Alto Paraná: Resultados obtenidos en el período 2001-2004, conclusiones y recomendaciones para seguir avanzando en esta línea de trabajo. Informe técnico (no publicado).
- Holz, S. C., Chediack, S. y Placci, L. G., 2001. Parámetros estructurales de bosques con distinta historia de uso en el norte de Misiones. I Reunión Binacional de Ecología, Asociación Argentina de Ecología/Sociedad de Ecología de Chile. Bariloche, Argentina.
- Holz, S. C. y Placci, L. G., 2003. Socioeconomic Roots of Biodiversity Loss in Misiones. En: Galindo-Leal y Gusmão Câmara (Eds.), *State of Hotspots. The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International. Island Press. Washington D.C., pp. 207-227.
- Holz, S. y L. G. Placci. 2005. Stimulating Natural Regeneration. En: Mansourian, S., Vallauri, D. y N. Dudley (Eds, en cooperación con WWF Internacional). *Forest Landscape Restoration in Landscapes: Beyond Planting Trees*. Springer, New York, pp. 250-257.
- Holz, S. y G. Placci. En prensa. El desafío de las restauraciones en paisajes poblados: un enfoque multidisciplinar en Misiones. En: J.M. Rey-Benayas, N. Ramirez-Marcial y M. Gonzalez-Espinosa (Eds). *Restauración de bosques en América Latina*. Mundi-prensa, México.
- Hooper, E., Condit, R. y Legendre, P., 2002. Responses of 20 natives tree species to reforestation strategies for abandoned farmlands in Panamá. *Ecological Applications* 12, 1626-1641.
- Horn, H. H., 1976. Succession. En: May, R. M. (Eds). *Theoretical ecology: principles and applications*. Blackwell, Oxford, pp. 253-271.
- Hubbell, S. P. y Foster, R. B., 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest trees communities. En: Diamond, J. y Case, T. J. (Eds). *Community Ecology*. Harper and Row, New York, pp, 314-329.
- Huston, M. A., 1994. *Biological biodiversity: the coexistence of species on changing landscape*. Cambridge University Press, Cambridge.

INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), 1990. Atlas de Suelos de la República Argentina. Castelar, Buenos Aires.

Iriondo, M., 1991. El Holoceno en el litoral. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino". Subsecretaría de Cultura de la provincia de Santa Fe.

ISI (The Global Invasive Species Initiative), [tncweeds.ucdavis.edu/global/brasil/horuslist.html](http://tncweeds.ucdavis.edu/global/brasil/horuslist.html)

ITTO (International Tropical Timber Organization), 2002. ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. ITTO Policy Development Series N° 13.

Jackson, R. D. y Bartolomé, J. W., 2002. A steady-state approach to understanding nonequilibrium plant community dynamics in Californian grasslands. *Plant Ecology* 162, 49-65.

Janzen, D., 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of Missouri Botanical Gardens* 75, 105-116.

Johnson, D. 1998. *Applied Multivariate Methods for Data Analysis*. Duxbury Press.

Johnson, M. P., 2000. The influence of patch demographics on metapopulations, with particular reference to successional landscapes. *Oikos* 88, 67-74.

Johnstone J. F y Chapin, F. S., 2003. Non-equilibrium succession dynamic indicate continued northern migration of lodgepole pine. *Global Change Biology* 9, 1401-1409.

Jongman, R. H., ter Braak, C. J. y van Tongeren, O. F., 1995. *Data Analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Kageyama, P. y Gandara, F., 2000. Recuperação de Areas Ciliares. En Ribeiro Rodriguez y Leitão Filho (Eds.), *Matas Ciliares: conservação e recuperação*. Edusp, São Paulo, pp. 249-269.

Kageyama, P., Brito, M. y Baptiston, I., 1986. Estudo do mecanismo de reprodução de espécies da mata natural. En: Kageyama, P. (Editor). *Estudo para implanta de Matas Ciliares de Proteção na Bacia Hidrográfica do Passa Cinco, visando a utilização para abastecimento público*, DAEE/USP/FEALQ, Piracicaba, Brasil.

Kageyama, P., Gandara, F., de Oliveira, R. y de Moraes, L., 2002. Restauração da mata ciliar- manual para recuperação de áreas ciliares e microbacias. *Cooperação Técnica Brasil-Alemanha, Projeto Planágua Semads/GTZ*, Rio de Janeiro.

Kageyama, P. y Lepsch-Cunha, N., 2001. Singularidade da Biodiversidade nos Trópicos. En: Garay, I. y Dias, B (Eds.), *Conservação da Biodiversidade em Ecossistemas Tropicais: Avanços conceituais e revisão de novas metodologias de avaliação e monitoramento*. Editora Vozes, Petrópolis, Brasil.

Kalesnik, F., 2001. Relación entre la heterogeneidad ambiental y los neoecosistemas de albardón (bosques secundarios) en las islas del Bajo Delta del Paraná. *Tendencias de regeneración y composición futura*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Kammesheidt, L., 1998. The rol of the sprouts in the restoration of stand structure and species diversity in tropical moist forest after slash-and-burn agriculture in Eastern Paraguay. *Plant Ecology* 139, 155-165.

Keller, T., 1983. Air pollutant deposition and effects on plants. En: Ulrich, B. y Pankrath, J. (Eds). *Accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. Reidel, Dordrecht, Holanda, pp. 203-241.

Kent, M. y Cooker, P., 1992. *Vegetation description analysis: a practical approach*. Belhaven Press, Londres, UK.

Koslowski, T. T., 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 158, 195-221.

Kozarik, J. C. y Diaz Benetti, W. 1997. Los bosques naturales de Misiones. Principales factores que determinan su deterioro ambiental. II congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Posadas, Misiones, Argentina.

Kruskal, W. H. y Wallis, W. A., 1952. Use of ranks on one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47, 583-621.

Laclau, P., 1994. La conservación de los recursos naturales y el hombre en la selva paranaense. *Boletín Técnico* N° 2. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, pp.139.

Lamb, D., Parrota, J., Keenan, R. y Tucker, N., 1997. Rejoining Habitat Remnants: Restoring Degraded Rainforest Lands. En: Laurance, W. y Bierregaard, R. (Eds). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 366-386.

Lang, G. E. y Knight, d. H. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64, 1075-1080.

Laurance, W., Bierregaard, R., Gascon, C., Didham, R., Smith, A., Lynam, A., Viana, v., Lovejoy, T., Sieving, K., Sites, J., Andersen, M., Tocher, M., Kramer, E., Restrepo, C. y Moritz, C., 1997. Tropical forest Fragmentation: Synthesis of a Diverse and Dynamic Discipline. En: Laurance, W. y R. Bierregaard (Eds). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA, pp. 502-515.

Lebrón, M. L., 1980. Physiological plant ecology: some contributions to the understanding of secondary succession in tropical lowland rainforest. *Biotropica* 12, 31-33.

Ligier, H. D., 2000. Caracterización geomorfológica y edáfica de la provincia de Misiones. Informe elaborado para la Fundación Vida Silvestre Argentina (FVSA).

Ligier, H. D., Matteio, H. R., Polo, H. L. y Rosso, J. M., 1988. Mapa de Suelos de la provincia de Misiones (Escala 1: 5.000.000). Estación Experimental Agropecuaria- Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Corrientes. Recursos Naturales. Proyecto PNUD- Argentina 85/019.

López-Barrera, F. y Newton, A., 2005. Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* 217, 67-79.

López, J. A., Little, E., Ritz, G., Rombold, J. y Hahn, W., 1987. Árboles comunes del Paraguay. *Cuerpo de Paz*.

Lorenzi, H., 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Editora Plantarum, Brasil.

Lovejoy, T. A., 1985. Rehabilitation of degraded tropical forest lands. *The Environmental* 5, 1-8.

Mac Donagh, P., Draghi, L. M., Jorajuría, D., Balbuena, R., Claverie, J., Terminiello, A., Botta, G., Palancar, T., Sprieguel, E., Manghi, E., 1998. Persistencia y distribución de la resistencia a la penetración ocasionada por el tránsito de camiones en cosecha forestal. En: Balbuena, R. H., Benez, S.H., Jorajuria, D. (Eds.), *Avances en el manejo de suelos y agua en la Ingeniería Rural Latinoamericana*. Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina, pp. 49-55.

MacArthur, R. H. y Wilson, E. O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Malvarez, A. I., 1978. Diagnóstico del Medio Natural de la provincia de Misiones. Fondo Nacional de Ordenamiento Ambiental, Buenos Aires.

Manzi, G. A., 1999. Desarrollo industrial de Misiones. Una óptica crítica para la discusión con miras a la integración territorial. Editorial Universitaria, Universidad Nacional de Misiones, Argentina.

Marascuilo, L. y McSweeney, M., 1977. *Nonparametric and distribution-free methods for the social sciences*. Wadsworth Publishing Company, USA.

Margalef, R., 1958. Information theory in ecology. *General Systems* 3, 36-71.

Margalef, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist* 97, 357-374.



- Margalef, R., 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.
- Martínez Ramos, M. y Alvarez-Buylla, E., 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56, 121- 153.
- Martínez Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. y Sarukhan, J., 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70, 555-558.
- Martínez Sarasola, C., 1992. Nuestros paisanos los indios. Editorial. Emecé, Buenos Aires, Argentina.
- Martínez-Crovetto, R., 1963. Esquema fitogeográfico de la provincia de Misiones. *Bonplandia* 1, 171-223.
- Matteucci, S. D. y Colma, A., 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Serie de Biología, monografía N° 22.
- McArthur, E.D., A.C. Blauer, S.B. Monsen y Sanderson, S.C., 1995. Plant Inventory, Succession, and Reclamation Alternatives on Disturbed Lands in Grand Teton National Park. En: Roundy, B.A, McArthur, E.D., Haley, J.S. y Mann, D.K.C. (Eds.). Proceedings: Wildland Shrub and Arid Land Restoration Symposium., USDA/FS, Ogden, UT., pp. 343-358.
- McCook, L. J., 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110, 115-147.
- McGarigal, K., y Marks, B. J., 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-GTR-351, United States Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Service Station, Portland, Oregon, USA.
- McIntosh, R. P. 1981. Succession and ecological theory. En: West, D. C., Shugart, h. H. y Botkin, D. B. Forest succession: concepts and applications. Springer-Verlag, New York, pp. 10-23.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* 124: 863-886.
- Meirelles M. L., Klink, C. A. y Silva, J. C., 1997. Un Modelo de Estados y Transiciones para el Cerrado Brasileño. *Ecotropicos* 10, 45-50.
- Melli, P., 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28, 581-589.
- Miles, J., 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. En: Gray, A. J., Crawley M. J. y Edwards, P. J. (Eds.), Colonization succession and stability. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 1-29.
- Motzkin, G. Foster, D. R., Allen, A., Harrod, J. Y Boone, r., 1996. Controlling site to evaluate history: vegetation patterns of a New England sand plain. *Ecological Monographs* 66, 345-365.
- Motzkin, G., Wilson, P., Foster, D. y Allen, A., 1999. Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: the importance of history and environmental. *Journal of Vegetation Science* 10, 903-920.
- Mouquet, N. y Loreau, M.,. 2003. Community patterns in source-sink metacomunities. *American Naturalist* 162, 544-557.
- Muñiz-Castro, M. A., Willams-Linera, G. y Rey Benayas, J. M., 2006. Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, México. *Journal of Tropical Ecology* 22: 431-440.
- Myers, N., Mittenmeier, R. A., Mittenmeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. y Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

- Nepstad, D. C. C., Uhl, C., Pereira C. A. y Cardoso da Silva, J. M., 1996. A comparative study of tree of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76, 25-39.
- Nepstad, D.C., C. Uhl, y Serrão, A.E., 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: A case study from Paragominas, Pará, Brazil. In *Alternatives to Deforestation: Steps Toward Sustainable Utilization of Amazon Forests*. New York, Columbia University Press.
- Nepstad, D.C., C. Uhl, y Serrão, A.E., 1991. Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20, 248-255.
- Noble, I. y Slatyer, R. O., 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbance. *Vegetatio* 43, 5-21.
- Odum, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Ortega Torres, E., Stutz de Ortega, L. y Spichiger, R., 1989. Flora del Paraguay. Noventa especies forestales del Paraguay. Editions des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. Serie especial N° 3.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y Guevara, S., 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: Consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotrópica* 32, 473-488.
- Pearson, S. M. 2002. Interpreting landscape patterns from organism-based perspectives. En: Gergel, S. E y Turner, M. G. (Eds), *Learning landscape ecology*. Springer, pp. 187-198.
- Peet, R. K. y Christensen, N. L., 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43, 131-140.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35, 450-461.
- Piccolo, G. A., Goya, J. F., Frangi, J. L., Arturi, M. y Vaccaro, S., 2002. Materia orgánica y nutrientes en suelos de ecosistemas subtropicales de cultivo anual, foresto-ganadero y bosque secundario. Estación Experimental Agropecuaria Cerro Azul- Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Informe técnico N° 76.
- Pickett, S. T. A., 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist* 110, 107-119.
- Pickett, S. T. A., 1989. Space-for-time substitution as an alternative to long term studies. En: Linkens G. E. (Ed.), *Long Term Studies in Ecology*. Springer-Verlag, New York, USA, pp.110-135.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L. y Armesto, J. J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53, 335-371.
- Pickett, S. T. A. y White, P. S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, USA.
- Placci, L. G.; Arditi, S. I.; Gorgis P. A. y Wutrich, A. A., 1992. Estructura del palmital e importancia de *Euterpe edulis* como especie clave en el Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Yvyrareta* 3, 93-108.
- Placci, G. L. y Giorgis, P. A., 1993. Estructura y diversidad de la selva del Parque Nacional Iguazú, Argentina. *Actas de las VII Jornadas Técnicas de Ecosistemas Forestales Nativos: uso, manejo y conservación*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Misiones, Eldorado, Argentina, pp. 253-267.
- Purata, S. E., 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of tropical Ecology* 2, 257-276.
- Quintana-Ascencio, P. F.; Gonzalez-Espinosa, M.; Ramirez-Marcial, N.; Domínguez-Vázquez, G. and Martínez-Ico, M. (1996), Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 28, 192-209.
- Reader RJ. 1992. Herbivory, competition, plant mortality and reproduction on a topographic gradient in an abandoned pasture. *Oikos* 65:414-418.

- Reiners, W. A., Bowman A. F., Parsons, W. F. J. y Keller, M., 1994. Tropical rainforest conversion to pasture changes in vegetation and soil properties. *Ecological Applications* 42, 363- 377.
- Rodiney, M., Pott, A. y da Silva, M. P., 1997. Una Propuesta de Modelos de Estados y Transiciones para una Sabana Tropical Inundable: El Pantanal Arenoso. *Ecotropicos* 10, 99-112.
- Rodríguez, M. E., Cardozo, A., Ruiz Diaz, M. y Prado, D. E., 2004. Los bosques nativos misioneros: estado actual de su conocimiento y perspectivas. En Frangi, J.; Arturi, M. y Goya, J. (Eds), *Ecología y Manejo de Bosques*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, versión electrónica, capítulo 2.
- Sabhasri, S., 1978. Effects of forest fallow cultivation on forest production and soil. En: Kunstadter, P., Chapman, E. C. y Sabhasri, S. (Eds.), *Economic development and marginal agriculture in northern Thailand*. University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 160-184.
- Saldariaga, J. G., West, D. C., Tharp, M. L. y U., 1988. Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela. *Journal of Ecology* 76, 938-958.
- Schiavoni, G., 1995. Colonos y Ocupantes. Parentesco, reciprocidad y diferenciación social en la frontera agraria de Misiones. Editorial Universitaria, Universidad Nacional de Misiones, Argentina.
- Servicio Meteorológico Nacional, [www.meteofa.mil.ar](http://www.meteofa.mil.ar)
- Silver, W. L., Ostertag, R. y Lugo, A. E., 2000. The potential for carbon sequestration through reforestation of abandoned tropical agricultural and pasture lands. *Restoration Ecology* 8, 394-402.
- Souza, R. P. y Válio I. F., 2001. Seed size, seed germination and seedling survival of Brazilian tropical trees differing in successional status. *Biotropica* 33, 447-457.
- Souza, R. P. y Válio I. F., 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira de Botânica* 26, 35-47.
- Spichiger, R., Bertoni, B. y Loizeau, P. A., 1992. The forest of the Paraguayan Alto Paraná. *Conservatoire et jardin botaniques de Genève* 47, 219-250.
- Stutz de Ortega, L. C., 1987. Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Paraná (Paraguay oriental). Structure, composition floristique et régénération naturelle: comparaison entre la forêt primaire et la forêt sélectivement exploitée. *Candollea* 42, 205- 262.
- Sun, D., Dickson, G. R. y Bragg, A. L., 1995. Direct seeding of *Alphitonia petriei* (Rhamnaceae) for gully revegetation in tropical northern Australia. *Forest Ecology and Management* 73, 249-257.
- Szott, L. T., Fernandes, E. C. M. y Sanchez, P. A., 1991. Soil-plant interactions in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 45, 127-152.
- Ter Braak, C. J. F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis, *Ecology* 67. 1167-1179.
- Ter Braak, C. J., 1995. Ordination, 91-169. En: Jongman R. H. G., Ter Braak, C. J. y O. F. R. van Tongeren (Eds), *Data analysis in communities and landscape ecology*. Pudoc. Wageningen.
- Ter Braak, C. J. F. y Smilauer, P., 1998. Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, New York.
- Terborgh, J., Foster, R. B. y Núñez, P., 1996. Tropical tree communities: a test of the nonequilibrium hypothesis. *Ecology* 77, 561-567.
- Teruggi, M. E., 1970. Bosquejo geológico del Paraguay y la provincia de Corrientes. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* XI, 1-10.

- Thorne, J.F. y S.P. Hamburg. 1985. Nitrification potentials of an old-field chronosequence in Campton, New Hampshire. *Ecology* 66, 1333-1338.
- Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Toledo, V. M., Batis, A. I., Becerra, R., Martínez, E. y Ramos, C. H., 1995. La selva útil: etnobotánica cuantitativa de los grupos indígenas del trópico húmedo de México. *Interciencia* 20, 177-187.
- Touzard, B., Amiaud, B., Langlois, E., Lemauviel, S. and Clément, B., 2004. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in an eutrophic alluvial wetland of Western France. *Flora* 197, 175-185.
- Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20,171-197.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. y O'Neill, R. V., 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice. Pattern and Process*. Springer, New York, USA.
- Uhl, C., 1987. Factors controlling sucesion following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75, 377-407.
- Uhl, C.; Buschbacher, R. y Serrão, E. A. S., 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology*, 7: 663-681.
- Uhl, C., Clark, K., Clark H. y Murphy, P., 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *Journal of Ecology* 69, 631-649.
- Uhl, C. y Kauffman, J. B.1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in eastern Amazon. *Ecology* 71, 437-449.
- Unger, P.W. y Kaspar, T., 1994. Soil compaction and root growth: a review. *Agronomy Journal* 86, 759-766.
- Vaccaro, S., Arturi, m., Goya, J., Frangi, J. y Piccolo, G., 2003. Almacenaje de Carbono en estadios de la sucesión secundaria en la provincia de Misiones. *Interciencia* 28, 521-527.
- Vallejo, R., Cortina, J., Vilagrosa, A., Seva, J. P. y Alloza, J. A., 2003. Problemas y perspectivas de la utilización de leñosas autóctonas en la restauración forestal. En: Rey, J. M., Espigares, T., y Nicolau, J. M. (Eds.), *Restauración de ecosistemas mediterráneos*. Universidad de Alcalá, España, pp. 11-42.
- Van der Maarel, E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39, 97-114.
- Vieira, I. C., Uhl., C. y Nepstad D., 1994. The rol of the shrub *Cordia multispicata* Cham. As a succession "facilitator" in an abandoned pasture, Paragominas, Amazonia. *Vegetatio* 115, 91-99.
- Vitousek, P.M. y Walker, L.R., 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaií: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59, 247-265.
- Walters, M.B. y Reich, P.B., 2000. Seed size, nitrogen supply and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81, 1887-1901.
- Wallace, L. L. y Gray, S. T., 2002. Feedbacks between organisms and ecosystem process. En: Gergel, S. E y Turner, M. G. (eds). *Learning landscape ecology*. Springer, pp. 266-280.
- Ward, J. H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58, 236-244.
- Westoby, M., Walker, B. y Noy-Meir, I., 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42, 256-274.

- Whitmore, T. C., 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: Gómez-Pompa, A. y Whitmore T. C. (eds). Rain forest regeneration and management.: UNESCO, Paris, pp. 667-689.
- Whitney, G. G. y Foster, D. R., 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. *Journal of Ecology* 76, 867-876.
- Whittaker, R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 49, 207-264.
- Whittaker, R. H. y Levin, S. A., 1977. The rol of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* 12, 117-139.
- With, K. A., 2002. Landscape connectivity and metapopulations dynamics. En: Gergel, S. E y Turner, M. G. (eds). *Learning landscape ecology*. Springer, pp. 208-227.
- Wunderle, J. M., 1998. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99, 223-235.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey.
- Zimmerman, J.K., J.B. Pascarella, y Aide, T.M., 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8, 350-360.