



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Efecto borde sobre la dispersión de semillas: influencia del uso de la
tierra en el Bosque Atlántico de Argentina**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el

área: **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Natalia Isabel Vespa

Director de Tesis: M. Isabel Bellocq

Director Asistente de Tesis: Gustavo Andrés Zurita

Consejero de Estudios: M. Isabel Bellocq

Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología

Año de presentación de la tesis: 2014

Fecha de defensa: 16 de junio de 2014

A Bruno

EFFECTO BORDE SOBRE LA DISPERSIÓN DE SEMILLAS: INFLUENCIA DEL USO DE LA TIERRA EN EL BOSQUE ATLÁNTICO DE ARGENTINA

RESUMEN

El efecto borde consiste en los cambios producidos en cualquier variable respuesta en la zona de transición entre dos ambientes adyacentes. Si bien el efecto borde ha sido bastante estudiado en variables ambientales, atributos de comunidades e interacciones, son pocos los estudios que analizan la respuesta de procesos del ecosistema. La dispersión de semillas es un proceso clave en el mantenimiento y regeneración de comunidades vegetales, invasiones biológicas, sucesión ecológica y dinámica de metapoblaciones y metacomunidades. Está mediado por agentes de dispersión como el viento y animales. El objetivo general de esta tesis es estudiar los patrones de respuesta de la dispersión de semillas al efecto borde producido por cambios antrópicos en la estructura del hábitat natural, y explorar los mecanismos generadores de dichos patrones. Se propusieron modelos teóricos de respuesta de la lluvia de semilla considerando el tipo de dispersor (viento y animales) y el contraste entre ambientes. Los modelos se pusieron a prueba en cuatro tipos de bordes entre bosque nativo y forestación que representan un gradiente de contraste entre ambientes adyacentes (pino joven, edad intermedia, maduro y eucalipto maduro). En todos los ecotonos se observó una disminución en la abundancia y riqueza de semillas dispersadas desde el interior del bosque nativo hacia el interior de la plantación. Sin embargo, el tipo de respuesta dependió del grado de contraste de la estructura de la vegetación entre ambos ambientes, presentando respuesta positiva en las plantaciones más recientes y de transición en las plantaciones más maduras. El tamaño y peso de las semillas dispersadas parece influir en el tipo de respuesta al borde. El comportamiento de los agentes dispersores (viento, aves y murciélagos) ante los diferentes ecotonos pudo explicar los patrones observados. Estos resultados tienen implicancias en la conservación biológica en ambientes fragmentados.

Palabras clave: anemocoria, aves, ecotono, lluvia de semillas, murciélagos, plantaciones forestales, viento, endozoocoria

EDGE EFFECTS ON SEED DISPERSAL: INFLUENCE OF LAND USE IN ATLANTIC FOREST OF ARGENTINA

ABSTRACT

Edge effects refer to changes in any response variable through the ecotone between two adjacent habitats. Several studies focused on the response of environmental variables, community attributes and interspecific interactions to edge effects; however, few studies examined the response of ecosystem processes. Seed dispersal is involved in a variety of ecological process such as the maintenance and regeneration of plant communities, biological invasions, ecological succession and metapopulation and metacommunity dynamics. It is mediated by dispersal agents such as wind and animals. The objectives are to study the response patterns of seed dispersal to edge effects produced by anthropogenic changes of the habitat structure, and to explore the mechanisms generating those patterns. Theoretical models of seed rain response to edge effect were proposed considering the dispersal agent (wind or animals) and the contrast between habitats. The proposed models were tested in four ecotones between native forest and tree plantations (young, intermediate-aged and mature pine plantations and eucalypt plantation) that represent a gradient of habitat contrast. A decline in abundance and species richness of the seed rain was recorded from the interior native forest to the interior plantation in all studied ecotones. However, the response type varied with the degree of contrast in vegetation structure between the adjacent habitats, showing unimodal patterns in the young and intermediate-aged plantations and sigmoidal patterns in adult plantations. The size and weight of dispersed seeds seemed to be a factor influencing the response type to edge effects. The behavior of dispersal agents (wind, birds and bats) facing the different ecotone types could explain the observed patterns of seed dispersal. These results have implications for biological conservation in fragmented landscapes.

Keywords: bats, birds, dispersal agents, ecotone, tree plantations, seed rain, wind

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a Male, por darme esta maravillosa oportunidad. Por confiar en mí cuando muy pocos lo hubieran hecho. Por ser maestra no solo en lo académico sino también en la vida. Sos grosa Bellocq! A Zurita, por estar siempre ahí. Por sus consejos, ideas y amistad. En particular a ellos dos por alentarme a crecer, siempre. A todo el ECOMA, pasado y presente, y en especial a Julieta por abrirme las puertas a este maravilloso grupo. A Gaby, obviamente, sin ella hubiera colapsado durante el primer mes de campo! Gracias por el compromiso, la compañía, por escuchar y también por las puteadas. A Geno, Anita, Macarena y (otra vez) Zurita, por darme un lugar en su familia. Por compartir conmigo los buenos y malos momentos vividos en este proceso. A Adriana Pérez por su asesoramiento en el análisis estadístico y por su buena onda. Al CeIBA/IBS por la compañía de todos los días en la oficina. A Lara, Naty y Laura por recorrer un poco de Misiones conmigo. A Lula, por su amistad. A los chicos, pieza indispensable en este camino. Ustedes saben quiénes son, no es necesario que los nombre. Gracias por todo lo vivido y lo que aún queda por vivir. Por aceptarme con todas mis locuras y formar una parte fundamental de mi vida. A mis viejos, por enseñarme, aunque sea sin intención, que en la vida lo único que vale es ir tras nuestros sueños; y por darme la libertad para hacerlo. A Marcos, por ser un compañero maravilloso, y a Bruno, por renovar mis fuerzas.

Agradezco al Ministerio de Ecología de la provincia de Misiones y la empresa Alto Paraná por el apoyo logístico y los permisos otorgados durante los muestreos.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	8
Borde y efecto borde.....	8
Dispersión de semillas	10
Integrando efecto borde y dispersión de semillas.....	12
Objetivos e hipótesis.....	13
METODOLOGÍA GENERAL.....	19
Área de estudio	19
Diseño de muestreo general.....	20
Análisis de datos	23
LA VEGETACIÓN EN LOS ECOTONOS ESTUDIADOS: ESTRUCTURA Y	
DIVERSIDAD DE LEÑOSAS	27
Introducción.....	27
Materiales y métodos.....	29
Diseño de muestreo y estimación de variables de la vegetación.....	29
Análisis de datos	29
Resultados.....	30
Estructura de la vegetación.....	30
Efecto borde.....	34
Discusión	42
EFFECTO BORDE EN LOS PATRONES DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS:	
ENDOZOOCORIA VS ANEMOCORIA	45
Introducción.....	45
Materiales y métodos.....	48
Análisis de datos	49
Resultados.....	49
Discusión	56
EFFECTO BORDE SOBRE EL TAMAÑO Y PESO DE LAS SEMILLAS	
DISPERSADAS	59
Introducción.....	59
Materiales y métodos.....	61
Análisis de datos	62
Resultados.....	62
Discusión	72

POSIBLES MECANISMOS GENERADORES DE LOS PATRONES DE LLUVIA DE SEMILLAS EN LOS BORDES	75
Introducción.....	75
Materiales y métodos.....	77
Muestreo de aves y murciélagos.....	77
Análisis de datos	77
Resultados.....	78
Aves y murciélagos	78
Mecanismos asociados a la lluvia de semillas.....	80
Discusión	86
DISCUSIÓN GENERAL	88
Aporte a la teoría ecológica	88
Aporte a la ecología aplicada.....	89
CONCLUSIONES.....	92
Preguntas sin responder	93
LITERATURA CITADA	94
ANEXOS	104

I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Desde sus orígenes, el hombre ha transformado el lugar en donde vive. En la actualidad, prácticamente toda la superficie de la Tierra se encuentra bajo la influencia de las actividades humanas generando un gran impacto sobre la naturaleza (Ellis et al., 2010). En consecuencia, el estudio de los procesos que determinan cómo las especies son capaces de utilizar los ambientes modificados por el hombre se transformó en un tema central en ecología. El estudio de los paisajes fragmentados por el hombre, donde los ambientes naturales están en contacto con los ambientes antropizados, han cobrado un fuerte protagonismo en la investigación ecológica. En particular, uno de los elementos que surgen a partir del paisaje fragmentado por el uso antrópico de la tierra son los bordes entre ambientes naturales y modificados por el hombre.

Borde y efecto borde

A pesar de que los bordes de hábitats han sido ampliamente estudiados, la definición y medición del borde suele ser arbitraria al depender del investigador u observador (Lidicker y Peterson, 1999). No hay un consenso en cuanto a la naturaleza y definición del borde, y los ecólogos utilizan el término para una amplia gama de conceptos y estructuras. Además, los términos ecotono, límite y borde son muchas veces utilizados en la bibliografía como sinónimos y las diferencias entre ellos no son del todo claras. Por ejemplo, Sarlov-Herlin (2001) investigó la utilización de los tres conceptos en la literatura y encontró que, en general, el término ecotono se utiliza para una escala amplia, como por ejemplo la transición entre comunidades (Weltzin y McPherson, 1999); mientras que el concepto de límite ha sido ampliamente utilizado con distintos significados, desde lo administrativo o político hasta lo funcional donde se considera al límite como un filtro que regula el intercambio de materia y energía entre ambientes (Wiens et al., 1985; Wiens, 1995; Marin et al., 2001). Esta sinonimia podría deberse a que la noción de borde cambia según el objeto y sistema de estudio; hay

bordes microscópicos y otros a escala de paisaje, bordes dinámicos o fijos, naturales o de origen antrópico, etc. En consecuencia, la percepción varía con el grano en el que los organismos perciben el entorno; un borde para un artrópodo diferirá mucho respecto al de un mamífero. Por ello los bordes pueden ser definidos específicamente para una especie; incluso en mamíferos pequeños la percepción del borde puede ser relativa al sexo o edad de los animales dentro de una misma especie (Lidicker y Peterson, 1999).

Por lo dicho anteriormente es importante definir el tipo de borde que se está estudiando y el criterio que se utilizó para delimitarlo en el campo. En este trabajo se utiliza el término borde para referirse a la línea divisoria de dos ambientes adyacentes; y el término ecotono para la zona de transición entre sistemas ecológicos adyacentes, teniendo el ecotono un grupo de características únicas que lo definen en un determinado tiempo y espacio. Estas características se encuentran dadas por la fuerza de las interacciones entre ambos sistemas. En consecuencia, en este trabajo se considera al borde como un elemento fijo y arbitrario del paisaje, mientras que en el ecotono se incluyen factores bióticos y abióticos dependiendo de la variable estudiada en cada caso. Estos factores presentan, en el ecotono, un gradiente en sus variables respuesta que van desde una situación estable en el bosque hasta otro punto estable en la plantación.

El efecto borde fue definido por primera vez por Odum (1958) como la tendencia a incrementar la densidad de una población y riqueza de especies en la zona de encuentro entre dos comunidades. Originalmente, se consideró al efecto borde beneficioso para la naturaleza debido a la mayor concentración de especies en la zona de borde; posteriormente, al ser estudiado en fragmentos de bosques nativos el concepto incluyó los impactos negativos del borde (Fox et al., 1997; Benitez-Malvido, 1998; Gascon et al., 2000). Actualmente el concepto de efecto borde incluye una amplia variedad de procesos que ocurren en los bordes; dichos procesos van desde cambios en factores abióticos hasta interacciones entre especies (Lidicker, 1999; Fagan et al., 1999; Cadenasso y Pickett, 2000; Cadenasso y Pickett, 2001; Laurence et al., 2001). En este estudio se utilizó la definición de efecto borde de Lidicker (1999), considerando al efecto borde como los cambios producidos en cualquier variable respuesta en el ecotono entre dos ambientes adyacentes.

Dispersión de semillas

La dispersión de semillas tiene un rol fundamental en numerosos procesos ecológicos que determinan la abundancia y distribución de las especies (Howe y Smallwood, 1982; Venable y Brown 1993; Clark et al., 1999). Está influenciada tanto por las barreras geográficas como por la capacidad de los individuos o el material genético para alejarse del sitio de origen. Además, está involucrada en procesos como las invasiones biológicas (Kowarik, 1995; Pysek y Hulme, 2005), la sucesión ecológica (Holl, 1999), la dinámica de parches (Pulliam, 2000), de metapoblaciones y de metacomunidades (Eriksson, 1996), entre otros.

La dispersión de semillas es el mecanismo mediante el cual un propágulo se aleja de la planta parental. Una semilla puede llegar a un determinado sitio y no germinar o establecerse debido a múltiples factores (condiciones ambientales desfavorables, predación, competencia), pero solo si la semilla llega existe alguna probabilidad de que el establecimiento ocurra. Esta instancia es, por lo tanto, una de las más críticas en la historia de vida de las plantas (Howe y Smallwood, 1982) y es crucial para el mantenimiento y regeneración de las comunidades vegetales (Howe y Smallwood, 1982; Chapman, 1995). La dispersión es un proceso pasivo mediado por agentes dispersores como el viento, los animales y el agua. Por eso las plantas presentan una amplia variedad de adaptaciones morfológicas en frutos y semillas en función del agente dispersor.

Las plantas cuyas semillas son dispersadas por viento suelen presentar frutos y/o semillas de tamaño pequeño, con alta relación superficie/volumen, con estructuras aladas o penachos que facilitan el transporte (síndrome anemocórico) (Valla, 2007). En el caso de las semillas dispersadas por animales hay dos tipos de dispersiones posibles: exozoocoria y endozoocoria. En el caso de la exozoocoria los frutos o semillas son transportados externamente por los animales, adheridos usualmente a pelos o plumas, y tienen estructuras de enganche (síndrome exozoocorio). Las semillas endozoocóricas pasan por el tracto digestivo de un animal y presentan pulpa carnosa, colores y olores particulares que sirven de atrayentes a sus potenciales dispersores (síndrome endozoocórico). La endozoocoria es el único caso de mutualismo que se da en la dispersión de semillas (Jordano, 1987), donde plantas y animales se benefician

mutuamente de la interacción. Las plantas logran que sus semillas lleguen a lugares aptos para su establecimiento y los animales consiguen alimento. Otra ventaja de la endozoocoria es el paso de las semillas por el tracto digestivo del dispersor que podría favorecer la germinación, pero esto aún no está claro y podría depender de las especies de plantas y vertebrados involucrados en la interacción (Ellison et al., 1993; Chapman, 1995; Traveset, 1998). Los beneficios de la endozoocoria para el dispersor son los nutrientes, carbohidratos, lípidos y proteínas presentes en los frutos.

Considerando el costo que genera a las plantas la producción de estructuras morfológicas que facilitan la dispersión, es lógico suponer que obtienen beneficios a partir de la dispersión (Thompson y Willson, 1979; Howe y Smallwood, 1982). Se propusieron varias hipótesis para explicar dicha inversión: 1) el escape de la alta tasa de mortalidad producida cerca del parental por competencia intraespecífica y predación (Connell, 1971; Janzen, 1970); 2) la colonización de sitios raros o impredecibles, como los claros de bosque; y 3) la dispersión hacia microhábitats especialmente aptos para la supervivencia de la especie (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1986; Willson, 1993).

La selección natural promueve la abundancia y visibilidad de frutos haciéndolos conspicuos y accesibles a tantos agentes de dispersión como sea posible. En general, una especie de planta es dispersada por varias especies de frugívoros y una especie de frugívoro se alimenta de frutos de varias especies de plantas. Esto confiere estabilidad a la red de mutualismos, ya que si una especie desaparece o tiene baja abundancia, la otra aún tiene una variedad de especies disponibles para obtener el beneficio (Bascompte y Jordano, 2007). El ensamble de frugívoros cumple un rol central en la estructura y dinámica de comunidades, ya que influye en la distribución espacial de las semillas, y su patrón de distribución afecta directamente los patrones de supervivencia y establecimiento de las plántulas (Nepstad et al., 1996; Vieira et al., 1996; Corlett, 1998; Guaricata y Pinard, 1998; Duncan y Chapman, 1999).

Hay varios aspectos a destacar de la interacción planta-animal que influyen en la distribución espacial de la lluvia de semillas y la efectividad del proceso de dispersión: 1) el número de visitas que hace el dispersor a la planta, 2) el número de semillas dispersadas por visita (Schupp, 1993), 3) el tipo de manipulación que ejercen los dispersores sobre el fruto (Levey, 1987); 4) los hábitos y comportamientos del dispersor y 5) el tiempo de digestión (Vittoz y Engler, 2007). Algunas especies de frugívoros

tragan el fruto junto a sus semillas, mientras que otros simplemente aprovechan el fruto y escupen o regurgitan las semillas a poca distancia de la planta parental. Los murciélagos, por ejemplo, defecan en vuelo (Charles-Dominique, 1986; Gorchov et al., 1993) y de esta manera facilitan la llegada de semillas a sectores deforestados (Thomas, 1984). Las aves, en cambio, requieren sitios donde posarse para defecar o regurgitar las semillas. Estos factores influyen de forma directa en la distancia de dispersión y el tipo de micrositio al que arriban las semillas, teniendo influencia directa sobre su éxito de germinación y establecimiento.

Integrando efecto borde y dispersión de semillas

El efecto borde ha sido ampliamente estudiado (Sarlov Herlin, 2001); sin embargo, el énfasis hasta el momento se ha puesto en los cambios que ocurren en variables abióticas, abundancias poblacionales, diversidad de comunidades y relaciones interespecíficas (especialmente predación de nidos de aves). Son escasos los estudios que analizan el efecto borde sobre procesos del ecosistema tales como la dispersión de semillas (Cubiña y Aide, 2001; Willson y Crome, 1989; Lopes de Melo et al., 2006; Ingle, 2003), la polinización (Aizen y Feinsinger, 1994; Chacoff y Aizen, 2006), el ciclo de nutrientes (Weathers et al., 2001).

La fragmentación y la degradación de ambientes naturales es una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel mundial (Myers et al., 2000; Laurance y Bierregaard, 1997; Laurance y Peres, 2006). El efecto borde como interés para la conservación biológica surge de la interacción de los remanentes de áreas naturales con la matriz antrópica circundante. La dispersión de semillas entre estos ambientes es de gran influencia para la futura estructura y composición de la vegetación durante la sucesión secundaria. Por un lado, la falta de llegada de semillas en los remanentes de bosque nativo es una de las principales limitantes para la regeneración de la vegetación en zonas degradadas (Holl, 1999). Por otro lado, la llegada de semillas y establecimiento de especies nativas en la matriz antrópica favorecerá su uso por parte de la fauna nativa (Laurance et al., 2001).

La influencia del efecto borde sobre ambos ambientes adyacentes disminuye con la distancia al borde. La evidencia empírica demuestra que la lluvia de semillas

zoocórica disminuye drásticamente a cortas distancias desde el borde (menos de 10 metros) (Cubiña y Aide, 2001; Ingle, 2003; Arteaga, 2007). Una de las principales causas de esta disminución es que las aves y murciélagos que habitan estos sistemas evitan grandes extensiones de áreas abiertas (Howe y Smallwood, 1982), esto podría deberse al riesgo de predación y a la falta de recursos disponibles como sitios donde posarse o frutos para comer. En general, esta disminución en la llegada de semillas a cortas distancias se ve amortiguada por la presencia de perchas (Ingle, 2003); sin embargo, los trabajos experimentales en donde se pusieron a prueba la influencia de estas estructuras llegaron a resultados diversos (Guevara et al., 1986; Holl, 1998; Kelm et al., 2008; Duncan y Chapman, 1999, Heeleman et al., 2012).

La inclusión de las respuestas funcionales en el estudio del efecto borde mejora nuestro conocimiento sobre los efectos de la fragmentación en la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas. En este sentido, la llegada de semillas es uno de los principales limitantes para la regeneración de la vegetación nativa en ambientes naturales y antropizados.

Objetivos e hipótesis

El **objetivo general** de esta tesis es estudiar los patrones de respuesta de la dispersión de semillas al efecto borde producido por cambios antrópicos en la estructura del hábitat natural, y explorar los posibles mecanismos generadores de dichos patrones.

Objetivos particulares

1. Describir el efecto borde en la diversidad y estructura de la vegetación entre bosque nativo y plantaciones forestales.
2. Describir, analizar y comparar (cualitativamente) el efecto borde sobre la lluvia de semillas dispersadas por viento y por vertebrados voladores en cuatro situaciones de borde entre bosque nativo y plantaciones forestales con diferente grado de contraste entre los ambientes adyacentes.

3. Explorar la influencia del tamaño y peso de las semillas dispersadas por viento y vertebrados voladores sobre el efecto borde en la lluvia de semillas.
4. Explorar los posibles mecanismos por los cuales las características de las semillas dispersadas (síndrome de dispersión y tamaño/peso) influyen sobre el efecto borde en la lluvia de semillas en el ecotono entre el bosque nativo y plantaciones forestales.

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1: Los patrones de dispersión de semillas en el área de transición entre dos ambientes adyacentes están determinados principalmente por el grado de contraste entre ambientes y el agente dispersor. Por lo tanto se espera que:

- a) La riqueza y abundancia de la lluvia de semillas anemocóricas disminuya desde la plantación con mayor contraste hacia aquellas con menor contraste con el ambiente natural (bosque nativo), debido al aumento de barreras físicas y la consecuente disminución de la velocidad del viento. El patrón opuesto se espera para las semillas dispersadas por vertebrados voladores, ya que los ambientes antrópicos con bajo contraste de la vegetación con el ambiente natural son más aptos para la fauna nativa.
- b) El tipo de respuesta de la lluvia de semillas anemocóricas al borde sea la misma (respuesta de transición) para todos los niveles de contraste entre bosque nativo y plantaciones forestales. Mientras que en el caso de la lluvia de semillas zoocóricas se esperan diferentes patrones de respuesta para bordes con bajo y alto contraste en la vegetación, debido al comportamiento diferencial de los dispersores en cada caso.
- c) La extensión del efecto borde en la lluvia de semillas anemocóricas aumente, y la magnitud disminuya, desde bordes con bajo contraste (bosque nativo-plantaciones maduras) hacia bordes con alto contraste (bosque nativo-plantaciones jóvenes) como consecuencia de la reducción de barreras físicas y el incremento de la velocidad del viento. En el caso de las semillas dispersadas por vertebrados voladores se espera mayor magnitud y menor extensión en bordes formados por

bosque nativo y ambientes con alto contraste en la vegetación debido a la mayor concentración de recursos cerca del borde.

Hipótesis 2. El tamaño y peso de las semillas dispersadas influye en los patrones de dispersión en la zona de transición entre ambientes adyacentes. Para la lluvia de semillas anemocóricas se espera que:

- a) El peso promedio de las semillas dispersadas desde el bosque nativo hacia ambientes altamente contrastantes (plantación joven) sea mayor que el peso promedio de las semillas dispersadas desde el bosque nativo hacia ambientes menos contrastantes (plantaciones maduras) debido a que la vegetación densa representa una barrera importante para las semillas de gran tamaño e impide de esta forma su arribo a este tipo de ambientes.
- b) La extensión del efecto borde en el peso promedio de las semillas dispersadas desde el borde del bosque hacia el interior de la plantación sea mayor, y la magnitud menor, en bordes de alto contraste (plantación joven) que en los bordes de bajo contraste debido a la ausencia de barreras físicas y la mayor velocidad del viento del primer caso.
- c) La magnitud del efecto borde sobre la diversidad en el peso de las semillas dispersadas desde el bosque nativo hacia las plantaciones forestales sea mayor, y la extensión menor, en bordes de bajo contraste que en bordes de alto contraste debido a las barreras físicas y la consecuente menor velocidad del viento.

En el caso de la lluvia de semillas zoocóricas, se propone que debido a la variedad de respuesta de los diferentes grupos de dispersores:

- d) El tipo de respuesta de la lluvia de semillas a bordes de alto contraste sea la misma (respuesta positiva) para todas las categorías de tamaño de semillas. Mientras que en el caso de bordes de bajo contraste no se espera encontrar efecto borde en la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas de menor tamaño y si en la lluvia de semillas de mayor tamaño (respuesta de transición), debido al comportamiento diferencial de los dispersores en los diferentes tipos de borde.

- e) La magnitud del efecto borde sobre la riqueza y el número de semillas de menor tamaño en la lluvia de semillas sea mayor en bordes de alto que de bajo contraste. En el caso de las semillas de mayor tamaño se espera que la magnitud del efecto borde sea similar en situaciones de bajo y alto contraste entre ambientes adyacentes, debido a que los dispersores son igualmente sensibles a ambos tipos de borde.

Hipótesis 3: La estructura de la vegetación determina la diversidad del ensamble de dispersores voladores y estos, a su vez, la diversidad de las semillas dispersadas por los mismos. Se espera que:

- a) La abundancia y riqueza de aves y murciélagos frugívoros aumente con la abundancia, densidad y área basal de las especies arbóreas con frutos carnosos.
- b) La abundancia y riqueza de semillas dispersadas por aves y murciélagos aumente con la abundancia y riqueza de sus dispersores.

Hipótesis 4: La dispersión de semillas anemocóricas en el borde entre bosque nativo y plantaciones forestales está fuertemente influenciada por las barreras físicas y el peso de las semillas. Se espera que:

- a) La riqueza y número de semillas dispersadas por viento en la lluvia de semillas sea mayor en plantaciones forestales con menor altura y densidad de la vegetación.
- b) El peso promedio de la lluvia de semillas en las plantaciones se encuentre inversamente relacionado con la densidad y altura de las especies leñosas.

Estructura general de la tesis

Esta tesis está organizada en una introducción general, objetivos, hipótesis y predicciones, una sección de metodología general, cuatro capítulos donde se presentan los resultados, una discusión general y conclusiones. Cada uno de los capítulos donde se presentan resultados del trabajo está estructurado en Introducción, Materiales y Métodos, Resultados y Discusión.

En la Introducción general (Capítulo I) se definen, contextualizan e integran los dos procesos ecológicos que son los pilares de este estudio: el efecto borde y la dispersión de semillas. Luego se establecen los objetivos, hipótesis y predicciones.

En la sección general de Metodología (Capítulo II) se describe el área de estudio, tanto de las áreas naturales como de los diferentes usos de suelo presentes en la zona. Además, se realiza una descripción detallada del diseño general de muestreo, de las variables que describen los bordes (magnitud y extensión) y de los modelos teóricos de respuesta al efecto borde propuestos *a priori* y utilizados a lo largo de la tesis.

En el primer capítulo de resultados (Capítulo III) se describe la estructura de la vegetación del bosque nativo y de las plantaciones forestales. Asimismo, se analiza el efecto borde sobre diferentes variables de la estructura de la vegetación desde el interior del bosque nativo hacia el interior de las plantaciones forestales.

En el capítulo IV se estudia la lluvia de semillas dispersada por viento y vertebrados voladores (aves y murciélagos) en cuatro situaciones de borde entre bosque nativo y plantaciones forestales. Aquí se proponen modelos predictivos *a priori* para la respuesta de la lluvia de semillas al efecto borde y se los ajusta con datos empíricos.

En el capítulo V se explora el efecto borde sobre el tamaño de las semillas dispersadas por viento y animales en el ecotono entre bosque nativo y plantaciones forestales con diferente estructura y composición de la vegetación, y se explora el potencial de supervivencia en el ambiente modificado según sean pioneras o tardías.

En el capítulo VI se exploran los posibles mecanismos generadores de los patrones de respuesta al efecto borde observados. Para esto se relaciona la estructura de la vegetación y el ensamble de vertebrados voladores con la lluvia de semillas a lo largo de los diferentes tipos de borde entre el bosque nativo y plantaciones. Además, se relaciona la estructura de la vegetación con la lluvia de semillas dispersadas por viento.

A continuación (capítulo VII) se integran y discuten los resultados obtenidos enfatizando las posibles consecuencias de los patrones observados en la regeneración natural de la vegetación nativa en bosque y plantaciones forestales. Además, se discute el aporte de este trabajo a los modelos teóricos existentes sobre efecto borde.

En el capítulo VIII se puntualizan las conclusiones del trabajo enfatizando la originalidad del estudio, su aporte a la teoría ecológica y a la conservación de la biodiversidad. Además, se plantean nuevos interrogantes surgidos durante este trabajo.

II

METODOLOGÍA GENERAL

Área de estudio

El Bosque Atlántico es una de las ecoregiones más amenazadas y con mayor biodiversidad del mundo. Cuenta con más de 20000 especies de plantas citadas, de las cuales el 40% son endémicas (Myers et al., 2000). En la actualidad solo mantiene el 7% de su cobertura original. Se extiende desde la costa noreste de Brasil (estados de Ceará y Río Grande del Norte) hasta el estado de Rio Grande do Sul; y desde el océano Atlántico hasta la cuenca del río Paraná en el este de Paraguay y la provincia de Misiones en Argentina (Morrone, 2001) (Figura 2.1).

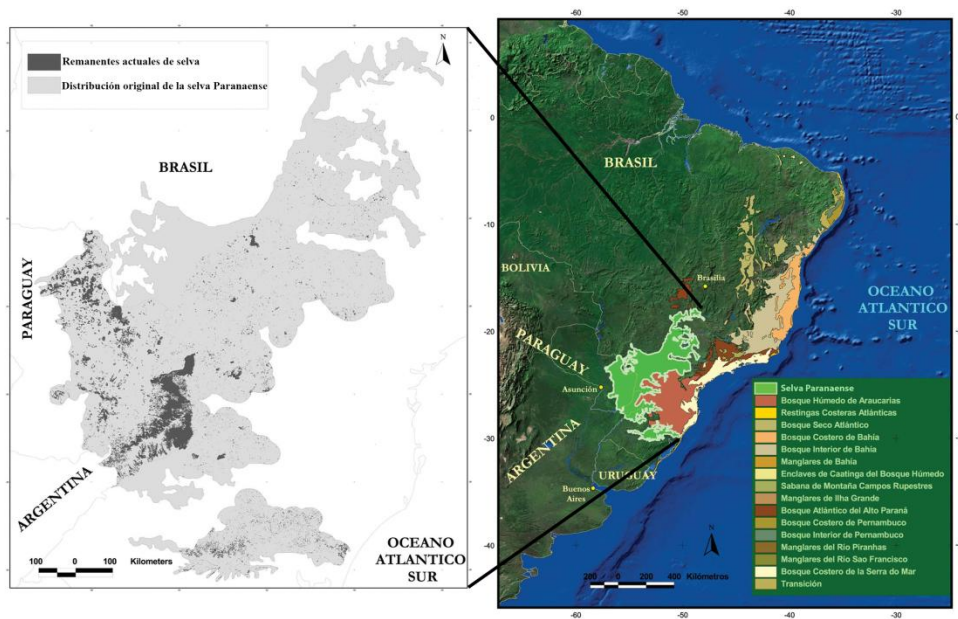


Figura 2.1. Distribución del Bosque Atlántico. Detalle de la distribución original (gris) y actual (negro) del Bosque Atlántico del Alto Paraná, la mayor ecoregión de las 15 que constituyen el Bosque Atlántico (tomada de Di Bitetti et al., 2003).

El Bosque Atlántico se divide en distintas ecoregiones, entre las cuales el Bosque Atlántico del Alto Paraná (Di Bitetti et al., 2003) ocupaba, originalmente, la mayor

superficie (471.204 km²). Este bosque semideciduo cuenta con árboles de 20-30 m de altura y tres a cinco estratos arbóreos, numerosas epífitas y lianas, y un sotobosque dominado principalmente por helechos y bambúes (Campanello et al., 2007).

En la porción de Bosque Atlántico del Alto Paraná de la provincia de Misiones, las especies de árboles más abundantes del dosel, son *Nectandra megapotamica* (Lauraceae), *Lonchocarpus leucanthus* (Fabaceae), *Balfourodendron riedelianum* (Rutaceae), *Bastardiopsis densiflora* (Malvaceae), *Cedrela fissilis* (Meliaceae) y *Cordia americana* (Boraginaceae). Especies comunes en el estrato bajo son *Sorocea bonplandii* (Moraceae), *Allophyllus edulis* (Sapindaceae), *Trichilia catigua* y *Trichilia elegans* (Meliaceae). El clima es subtropical, la precipitación media anual y la temperatura son de 2000 mm y 21°C, respectivamente, con una estación de frío entre junio y agosto; las precipitaciones se distribuyen uniformemente a lo largo de todo el año, sin estación seca (Servicio Meteorológico Nacional, 2006).

El Bosque Atlántico ha sido reemplazado y fragmentado en las últimas décadas, fenómenos asociados al desarrollo de la agricultura, ganadería y plantaciones forestales. En la actualidad, la mayoría de los remanentes de bosque son menores a 50 hectáreas, y más del 75% de la superficie está afectada por el efecto borde (Ribeiro et al., 2009). En consecuencia, el efecto borde es considerado uno de los principales factores que determinan los cambios observados en las poblaciones y comunidades naturales del Bosque Atlántico (Banks-Leite et al., 2010; Zurita et al., 2012). En la zona de estudio (noroeste de la provincia de Misiones), las plantaciones forestales y la ganadería ocupan la mayor parte de las tierras destinadas a las actividades humanas (Zurita y Bellocq., 2010). Las plantaciones están compuestas principalmente por rodales de *Pinus taeda*, aunque también se siembran otras especies como el Eucalipto (*Eucalyptus* spp), *Araucaria* (*Araucaria angustifolia*) y otras especies e híbridos de *Pinus* sp.

Diseño de muestreo general

El estudio se realizó en cuatro ecotonos entre el bosque nativo y plantaciones forestales en el Bosque Atlántico del noreste de Argentina. Los ecotonos seleccionados representan un gradiente de contraste entre las plantaciones y el bosque nativo. Las plantaciones forestales fueron tres plantaciones de pino (*Pinus taeda*) de 2 (joven), 6

(edad intermedia) y 19 (maduro) años de edad y un rodal de eucalipto (*Eucalyptus dunnii*) de 23 años de edad (Figura 2.2). Para minimizar cualquier diferencia relacionada con la abundancia y distribución de las fuentes de semilla, todos los ecotonos incluyeron el mismo macizo de bosque nativo (Parque Provincial Puerto Península, 25°44 'S, 54°33' W), y estuvieron orientados en la misma dirección (NS) para minimizar los potenciales sesgos relacionados con diferencias en la dirección del viento.

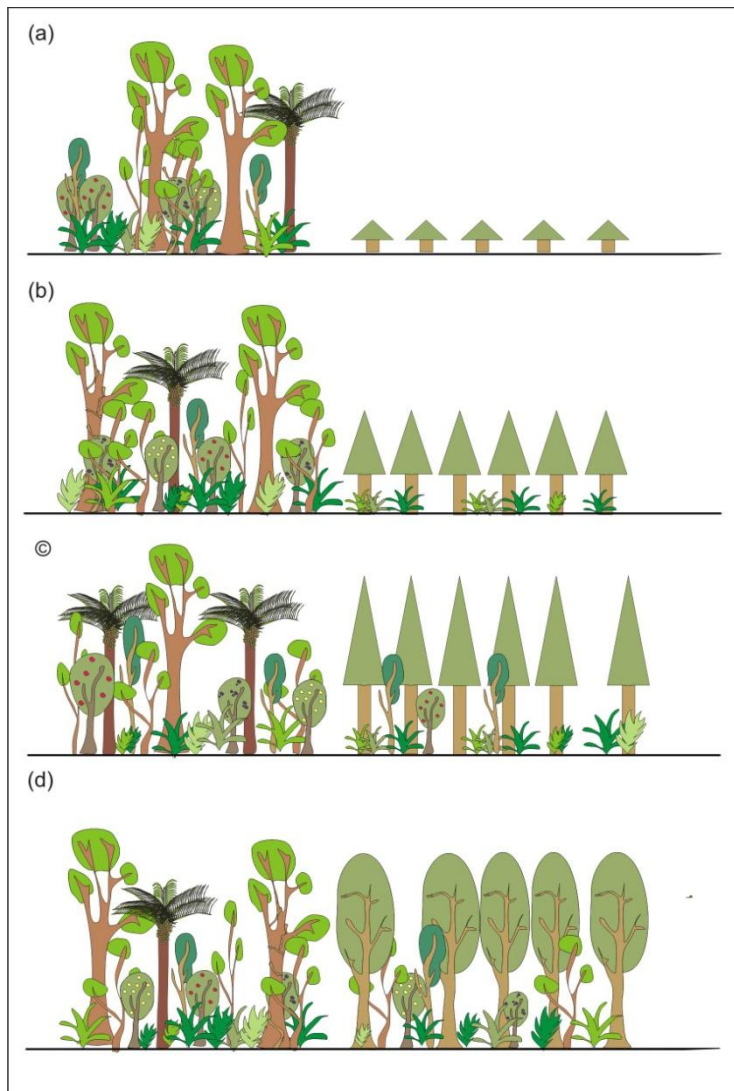


Figura 2.2. Esquema de los sitios de muestreo de borde entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina, a) bosque nativo-pino joven, b) bosque nativo-pino edad intermedia, c) bosque nativo-pino maduro y d) bosque nativo-eucalipto maduro.

En cada ecotono se estableció una transecta (perpendicular al borde) de 600 metros, con un extremo ubicado a 300 metros dentro del bosque nativo y el otro

localizado a 300 metros dentro de la plantación. En cada transecta se establecieron 22 sitios de muestreo a las siguientes distancias desde el borde hacia ambos ambientes: 0, 5, 15, 30, 50, 75, 100, 150, 200, 250 y 300 m. Se concentró el esfuerzo de muestreo cerca del borde porque allí se espera una mayor tasa de cambio en las variables estudiadas. Las transectas estaban separadas entre sí por al menos 500 metros (Fig. 2.3).

En cada sitio de muestreo se establecieron dos trampas de semillas de 1m² de superficie de intercepción. Dichas trampas consistieron en una tela de nylon con poros muy pequeños (0.5 mm) sobre un bastidor de hierro suspendido a 1 m del suelo. El material capturado en las trampas de semillas (semillas, hojas, palos, artrópodos, etc) fue colectado cada 10 días para evitar la descomposición, y llevado al laboratorio para su análisis. Las semillas colectadas fueron clasificadas como anemocóricas o zoocóricas según su morfología, y fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible usando una colección de referencia y la bibliografía disponible (Lorenzi, 2002; Lopez et al., 2002). Con el objetivo de excluir del análisis las semillas caídas en las trampas por gravedad se definió, alrededor de cada trampa de semillas, un área de 25 m² en la que se identificaron todas las especies leñosas con un DAP \geq 5 cm; luego, estas especies fueron excluidas del análisis de la lluvia de semillas de la correspondiente distancia.

Para obtener herramientas que permitan interpretar los patrones observados de la lluvia de semillas, se estimaron variables de la vegetación presente en cada ambiente (ver Capítulo III) y se realizaron relevamientos de aves y murciélagos utilizando redes de niebla (ver Capítulo VI).

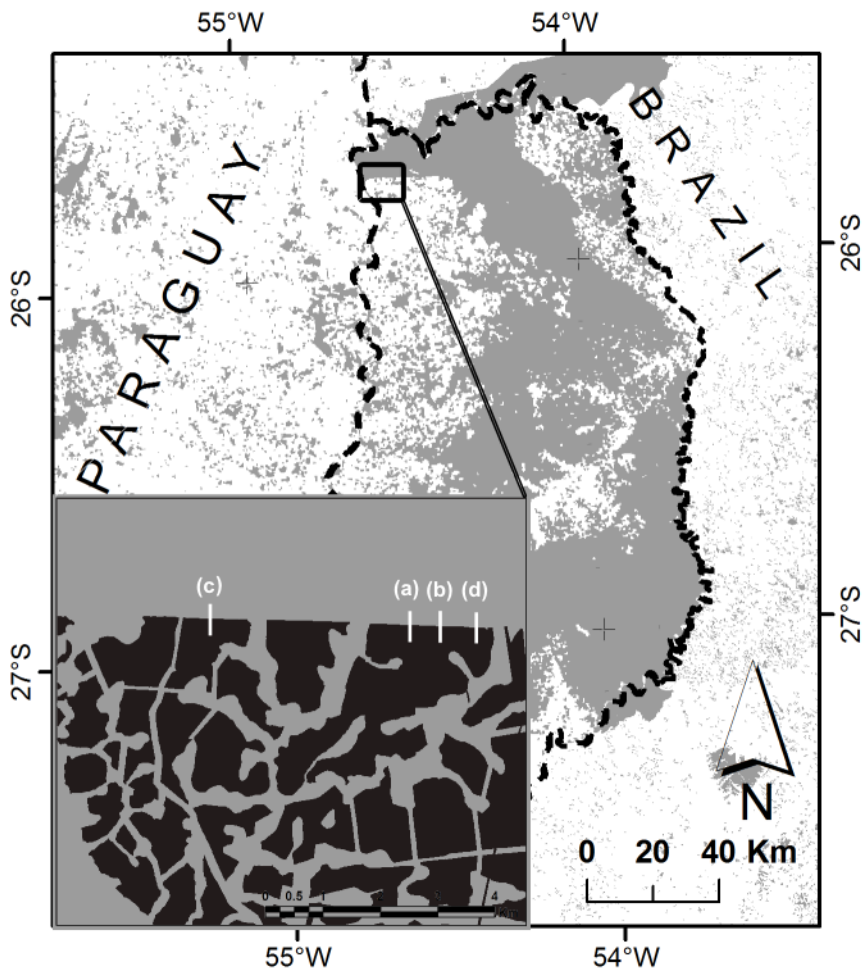


Figura 2.3. Área de estudio en el noreste de la Argentina. En el detalle del área de estudio los remanentes de bosque Atlántico se encuentran coloreados de gris y las plantaciones forestales de negro (las transectas están marcadas con líneas blancas). Modificado de Peyras et al. (2013). (a) Plantación de pino joven, (b) Plantación de pino de edad intermedia, (c) Plantación de pino maduro y (d) Plantación de eucalipto maduro.

Análisis de datos

Para estudiar la respuesta (cualitativa) al efecto borde de las diferentes variables consideradas en esta tesis se utilizó el procedimiento propuesto por Ewers y Didham (2006), y modificado por Porensky (2011) y Zurita et al. (2012). Así, primero se ajustó cada variable dependiente (e.g., riqueza específica de semillas) a cinco modelos que representan las posibles respuestas al borde y que se exponen a continuación.

Medio: este modelo representa una respuesta al borde nula (sin respuesta). En este caso el valor de la variable respuesta es similar a ambos lados del borde (bosque nativo

y plantación). La variable dependiente es constante a lo largo de la transecta trazada desde el interior del bosque nativo hacia el interior de la plantación (respuesta nula) (Fig. 3.3 a).

Exponencial: el valor de la variable respuesta es mayor en uno de los dos ambientes (sea bosque nativo o plantación forestal) pero la respuesta al borde de ese lado se extiende más allá del área muestreada, ya que corresponde a un modelo sigmoideo truncado. Este caso representa una respuesta de transición incompleta (Fig. 3.3 b).

Sigmoidea: este modelo representa una disminución gradual de la variable respuesta desde uno de los ambientes hacia el otro (siendo la variable respuesta mayor en un ambiente); esta función describe una respuesta de transición completa, donde todo el ecotono está incluido en el área muestreada (Fig. 3.3 c).

Unimodal: esta función contempla un incremento de la variable respuesta desde ambos ambientes hacia el borde (respuesta positiva). El valor de la variable respuesta es similar para los dos ambientes (Fig. 3.3 d).

Combinado: esta función es similar a la unimodal (respuesta positiva al borde) pero incluye la posibilidad que la variable respuesta adopte valores diferentes para cada ambiente más allá del efecto borde; entonces el valor de la variable respuesta en cada ambiente es diferente (Fig 3.3 e).

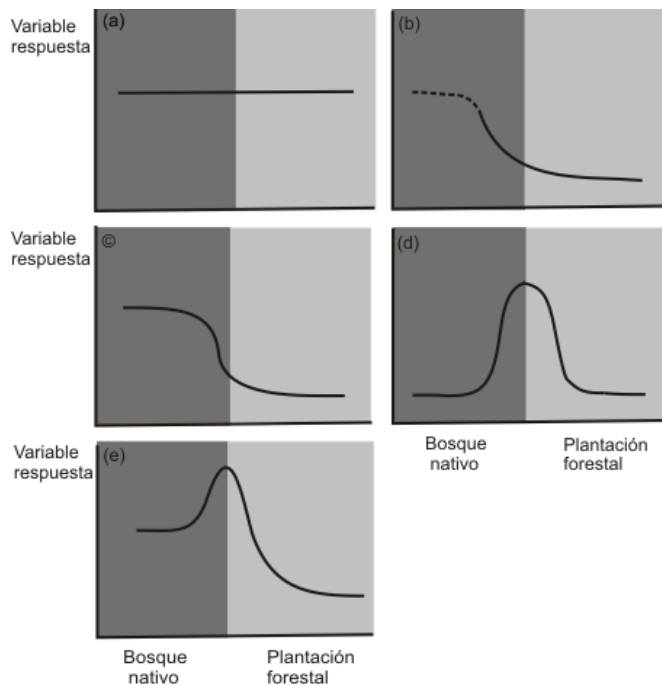


Figura 3.3. Modelos teóricos que representan las posibles respuestas de la variable dependiente al borde entre bosque nativo y plantaciones forestales. Modelo medio (respuesta nula) (a), exponencial (respuesta de transición incompleta) (b), sigmoide (respuesta de transición completa) (c), unimodal (respuesta positiva) (d), unimodal modificado (respuesta positiva) (e). Las líneas sólidas representan el valor de la variable respuesta dentro de la zona muestreada y las líneas punteadas representan el valor de la variable respuesta más allá del área muestreada. Modificado de Ries y Sisk, 2004.

Luego de ajustar la variable a cada modelo, se comparó la capacidad de los modelos para explicar los patrones observados con criterios de información de Akaike con una corrección para el tamaño pequeño de la muestra (AIC_C).

Para cuantificar la intensidad del efecto borde en las variables respuesta estudiadas, se estimó la magnitud (la diferencia en la variable respuesta entre el valor obtenido en el borde y el valor del interior de cada ambiente) y extensión (distancia de influencia del borde) del efecto borde. La magnitud del efecto borde se calculó según Harper et al (2005) como $(b - i)/(b + i)$, donde b es el valor más extremo, cerca del borde, de la curva de mejor ajuste para la variable respuesta, i es el valor de la curva de mejor ajuste para la variable respuesta en el interior de cada ambiente (Y_{min} , en las plantaciones y Y_{max} en el bosque nativo). Finalmente, para cada borde se obtienen dos valores de magnitud, una para cada lado del borde. La extensión se calculó como la distancia entre los dos puntos de inflexión de la segunda derivada para todos los

modelos (Ewers y Didham, 2006). En los casos en que el valor de la variable respuesta en el ecotono se haya ajustado al modelo sigmoideo pero la extensión haya sido cero, no se consideró que la variable respuesta estuviera bajo la influencia del efecto borde, sino que dicha variable respuesta adquirió valores diferentes para cada ambiente sin haber interacción entre los mismos.

III

LA VEGETACIÓN EN LOS ECOTONOS ESTUDIADOS: ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LEÑOSAS

Introducción

La degradación, reemplazo y fragmentación de los ambientes naturales son considerados las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel global (Myers et al., 2000; Brooks et al., 2002). Estos procesos producen cambios en la abundancia de las especies y en la riqueza y composición de las comunidades a través de modificaciones en la disponibilidad de recursos, condiciones bióticas y abióticas, y las interacciones biológicas (Benton et al., 2003). En las últimas décadas se ha producido la fragmentación de muchos ambientes naturales como resultado de actividades humanas como la agricultura y la forestación. La fragmentación de áreas naturales como resultado de las actividades antrópicas deja como consecuencia el efecto borde, una característica dominante en muchos paisajes (Ochoa-Gaona y González-Espinosa, 2000; Ochoa-Gaona, 2001; Ochoa-Gaona et al., 2003).

En los paisajes con marcada conversión del ambiente natural a otros usos antrópicos, el efecto borde resulta de la interacción entre los ambientes nativos remanentes con la matriz en la que se encuentran inmersos (agricultura, ganadería, forestación, etc). En las matrices de plantaciones forestales, en general, el efecto borde es el resultado de las interacciones entre remanentes de bosque nativo y las plantaciones forestales. En comparación con el interior del bosque nativo, los bordes de bosque en general están caracterizados por mayor incidencia lumínica (Jose et al., 1996; Newmak, 2001), mayores temperaturas (Jose et al., 1996; Didham y Lawton, 1999), menor humedad relativa (Jose et al., 1996; Didham y Lawton, 1999; Gehlhausen et al., 2000), mayor fuerza en el viento (Laurance, 1997), menor disponibilidad de carbono orgánico, nitrógeno y fósforo en el suelo (Jose et al., 1996) y menor profundidad de mantillo en descomposición (Williams-Linera, 1990a; Williams-Linera, 1990b; Williams-Linera,

1993; Jose et al., 1996; Saunders et al., 1999; Didham y Lawton, 1999). Estas diferencias en las condiciones ambientales entre interior y borde de bosque generan diferencias en la estructura y composición de la vegetación nativa y las condiciones de microclima entre ambos sitios.

Las condiciones ambientales difieren en la intensidad y la distancia a la que muestran efecto borde (Murcia, 1995). Factores como la orientación cardinal y la forma del borde afectan las variables ambientales al influenciar el nivel de exposición solar y la fisionomía de los bordes (Wales, 1972; Matlack, 1994; Honnay et al., 2002). Además, el tipo de ambiente adyacente al bosque también tiene un efecto sobre las variables ambientales; por ejemplo, bordes generados por ambientes abiertos (potreros, campos agrícolas, etc.) experimentan cambios más extremos en las condiciones microclimáticas en contraste con el bosque que los bordes generados por ambientes más densos (plantaciones forestales, etc.) (Didham & Lawton, 1999; Gehlhausen et al., 2000). En particular, los bordes formados por bosque nativo y plantaciones forestales sufren transformaciones dinámicas debido al cambio de estructura de las plantaciones a lo largo de su ciclo de crecimiento. Estos factores afectan la extensión y magnitud que el efecto borde puede tener sobre las comunidades de plantas (Ranney et al., 1981; Matlack, 1994; Mesquita et al., 1999).

El objetivo general de este capítulo es brindar un marco de referencia para interpretar la respuesta de la lluvia de semillas y de los agentes dispersores al efecto borde, describiendo la estructura y composición de la vegetación en las cuatro situaciones estudiadas de borde entre bosque nativo y plantaciones forestales. Como objetivos específicos se propone: 1) Comparar la similitud en la composición y estructura de especies leñosas entre el borde y el interior de plantaciones y bosque nativo dentro de cada ecotono, para poner a prueba el supuesto de que el contraste entre ambientes adyacentes disminuye desde la plantación más joven hacia la más madura; y 2) analizar los cambios a lo largo del ecotono entre plantaciones forestales y bosque nativo en la riqueza, densidad, área basal y altura de plantas leñosas, cobertura de sotobosque y dosel.

Materiales y métodos

Diseño de muestreo y estimación de variables de la vegetación

A lo largo de cada transecta en cada uno de los cuatro ecotonos estudiados, se colocaron sitios de muestreo a 0, 5, 15, 30, 50, 75, 100, 150, 200, 250 y 300 m desde el borde hacia ambos ambientes (ver Diseño General de Muestreo, Capítulo II). En cada sitio de muestreo se estableció una parcela de 5x20 m, paralela al borde, donde se identificó la especie y se midió la altura y el DAP (diámetro a la altura del pecho) de cada individuo con forma de vida leñosa y $DAP \geq 5$ cm. Para la altura promedio se consideraron a las plantas nativas y exóticas.

Para estimar las coberturas de dosel y sotobosque, en cada transecta se colocaron 16 sitios de muestreo a las distancias 0, 5, 15, 30, 50, 100, 150, 200 y 300 m (desde el borde hacia ambos ambientes) donde se tomaron fotos desde una altura de 1,5 m hacia el dosel y hacia el suelo. La estimación del porcentaje de cobertura del dosel y del sotobosque en cada foto se realizó con Scion-Image Alpha 4.0.3.2.

Análisis de datos

Para poner a prueba el supuesto de que el contraste entre ambientes (bosque nativo-plantación forestal) disminuye desde las plantaciones recientes hacia las plantaciones maduras, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional (MDS por sus siglas en inglés) incluyendo todos los ambientes. Se utilizó el área basal, la densidad, altura de dosel, y cobertura de dosel y sotobosque de las especies leñosas como las variables agrupadas. Luego, se estimó la distancia euclidiana entre los centroides del interior del bosque y el interior de los sitios de muestreo de la plantación como una medida de contraste entre los ambientes (Banks-Leite et al., 2010); distancias menores indican estructura más similar en la vegetación. Para representar los ambientes no afectados por el efecto borde, en el MDS solo se incluyeron los sitios de muestreo pertenecientes al interior de cada ambiente (150-300 metros).

Para comparar la composición de especies leñosas nativas presentes en el interior (200-300 m) y en la zona de borde (0-15 m) entre bosque nativo y plantaciones forestales se estimó la similitud entre los diferentes pares borde-hábitat utilizando el coeficiente de similitud de Sorensen (Sorensen, 1948)

$$CC = 2*c / (a+b+2*c) \quad (1)$$

Donde a es el número de especies presentes solo en el sitio A, b es el número de especies presentes solo en el sitio B y c es el número de especies presentes en ambos sitios.

Para estudiar los cambios en el porcentaje de cobertura de dosel y sotobosque y la densidad, abundancia, altura y riqueza de especies arbóreas desde el interior del bosque nativo (-300 m) hasta el interior de las plantaciones forestales (300 m) se realizaron regresiones simples. La selección de la curva de mejor ajuste en cada tipo de borde se realizó según lo descrito en la metodología general (capítulo II). Como variables respuesta de la estructura de la vegetación se analizaron el porcentaje de cobertura del sotobosque y del dosel, y la altura promedio (m) de especies leñosas exóticas y nativas y la densidad (individuos/m²), área basal (m²/100 m²) y número de especies leñosas nativas. El cálculo de la magnitud y extensión del efecto borde se encuentra descrito en el Capítulo II.

Resultados

Estructura de la vegetación

Se registró un total de 110 especies arbóreas pertenecientes a 52 familias y 93 géneros. El bosque nativo estuvo dominado principalmente por *Ocotea diospirifolia*, *Parapiptadenia rigida*, *Nectandra megapotamica*, *Lonchocarpus leucantus*, *Balfourodendrum riedelianum*, *Apuleia leiocarpa*, *Sorocea bonplandii*, *Cedrela fisillis* y *Chrysophyllum gonocarpum*. En las plantaciones forestales de mayor edad (pino maduro y eucalipto) dominaban *Cecropia pachystachya* y *Cedrela fissilis*, mientras que en la plantación de pino joven dominaban las gramíneas; la plantación de pino de edad intermedia presentó mayoritariamente suelo desnudo (Apéndice A).

Los bordes bosque nativo-plantación forestal tienden a mostrar dos grupos basados en la estructura de la vegetación: los sitios de bosque nativo tienden a agruparse de un lado del plano bivariado del MDS mientras que los sitios de plantaciones tienden a agruparse en el lado opuesto, siendo la comparación plantación de eucalipto – bosque nativo contraria a la tendencia general (Fig. 3.1 y Apéndice B). Como se esperaba, la distancia euclidiana entre los centroides (bosque nativo y plantaciones) aumentó desde las plantaciones más maduras (pino maduro y eucalipto) hacia el pino de edad intermedia y el pino joven. Este resultado valida el supuesto que el contraste entre los bordes aumenta desde las plantaciones más maduras hacia las plantaciones recientes.

La similitud en la composición de especies de plantas leñosas nativas entre el bosque nativo y la plantación forestal para los diferentes bordes fue aumentando desde el borde con mayor contraste en la vegetación (bosque nativo-pino joven) hacia el borde con menor contraste (bosque nativo-eucalipto). A su vez al comparar las similitudes entre ambos sitios de interior (plantación vs bosque nativo) y del borde de plantación vs bosque nativo la similitud fue mayor en la comparación de ambas zonas de borde que entre el interior de los ambientes (Tabla 3.1; Figura 3.2).

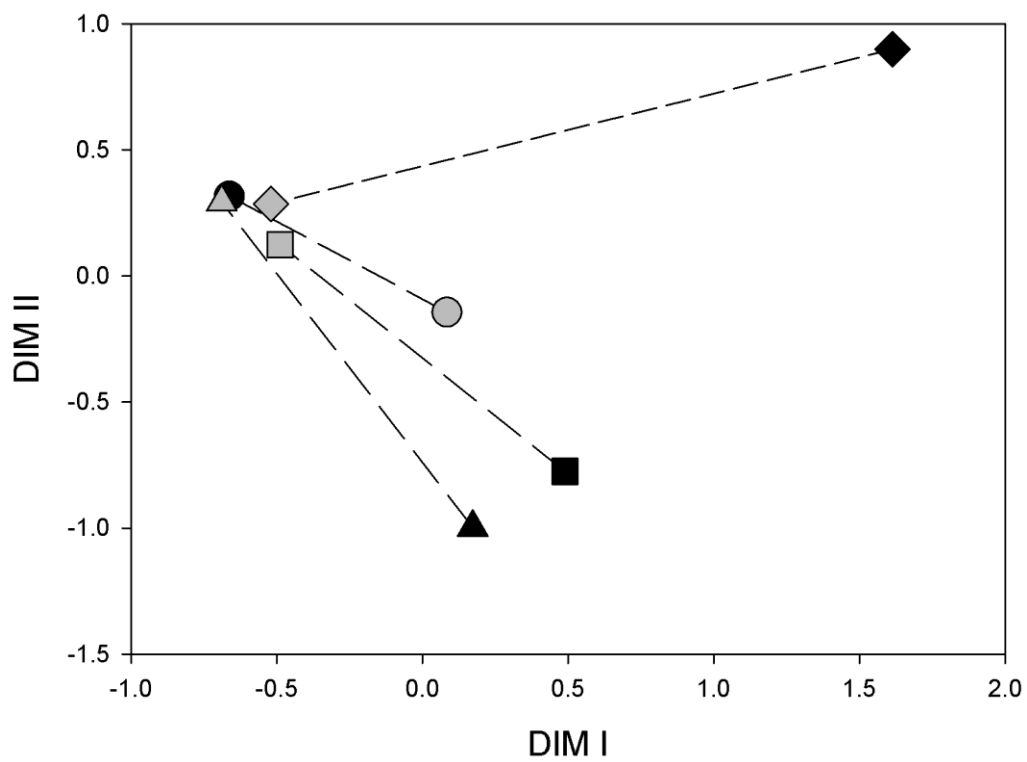


Figura 3.1. Disimilitud en la estructura de la vegetación (distancia Euclidiana en el análisis de MDS) entre el bosque nativo (gris) y las plantaciones forestales (negro). Círculos: eucalipto; Cuadrados: pino maduro; Triángulos: pino edad intermedia; Rombo: pino joven. Los puntos representan el centroide de cada grupo (bosque nativo y plantaciones) y las líneas representan la distancia Euclidiana entre centroides.

Tabla 3.1. Similitud de Sorensen entre sitios de borde e interior en cuatro ecotonos entre bosque nativo y plantaciones forestales del Bosque Atlántico del noreste de la Argentina. I.BN.: Interior de bosque nativo; B.BN: Borde de bosque nativo; I.P.: Interior de plantación; B.P.: Borde de plantación; N.S.: no se calcula.

Sitio	Situación	I.BN.	B.BN.	I.P.	B.P.
PJ	I.BN.	—	0.48	0	0
	B.BN.		—	0	0
	I.P.			—	NS
	B.P.				—
PM	I.BN.	—	0.26	0	0.09
	B.BN.		—	0	0.07
	I.P.			—	0.40
	B.P.				—
PA	I.BN.	—	0.44	0.12	0.10
	B.BN.		—	0.10	0.16
	I.P.			—	0.29
	B.P.				—
E	I.BN.	—	0.29	0.24	0.31
	B.BN.		—	0.32	0.36
	I.P.			—	0.33
	B.P.				—

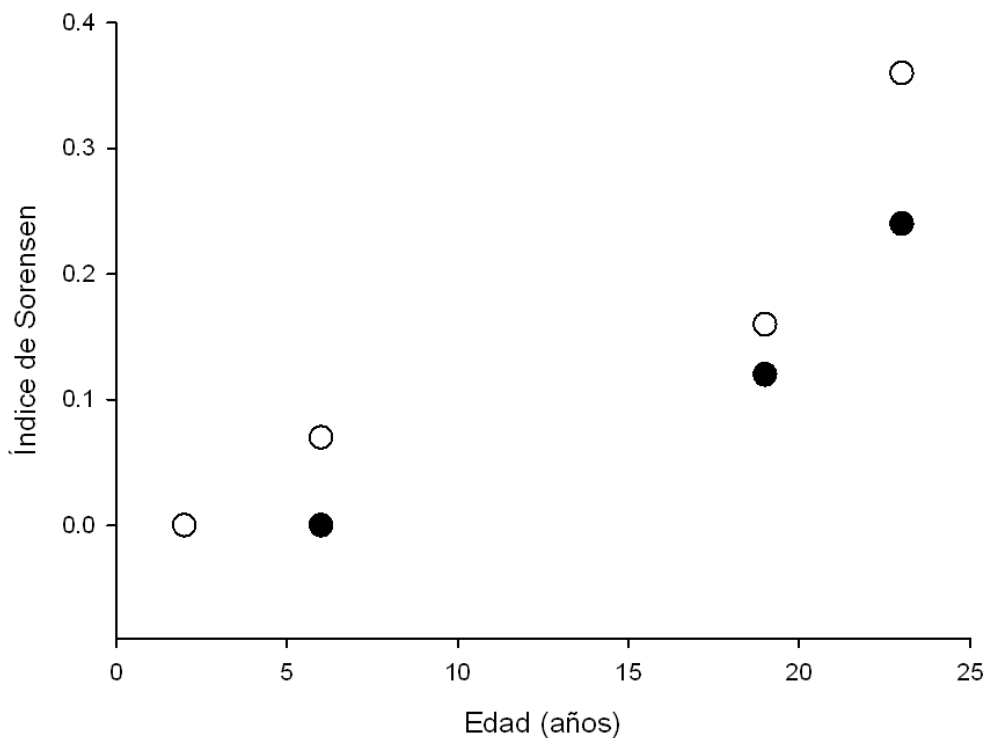


Figura 3.2. Índice de similitud de Sorensen que surge de comparar sitios de interior de plantación vs interior de bosque (círculos negros) y sitios de borde de plantación vs borde de bosque (círculos blancos) en función de la edad de la plantación forestal. En el caso del borde bosque nativo-plantación joven la similitud en el borde y en el interior fue la misma.

Efecto borde

La cobertura de sotobosque presentó un pico máximo en los bordes entre bosque nativo-plantación de pino joven y de edad intermedia ($R^2 = 0,70$; $p = 0,0017$ y $R^2 = 0,75$; $p = 0,0006$, respectivamente) (Fig. 3.2 a₁, b₁). La cobertura del dosel solo presentó diferencias en el caso del bosque nativo-plantación joven (Fig. 3.2), donde la cobertura del dosel cayó de forma abrupta desde el bosque nativo hacia la plantación ($R^2 = 0,92$; $p < 0,0001$).

La densidad de especies arbóreas nativas respondió positivamente (modelo unimodal) en los bordes formados por bosque nativo-plantaciones más recientes (pino joven y edad intermedia) ($R^2 = 0,85$; $p < 0,0001$ y $R^2 = 0,80$; $p < 0,0001$, respectivamente), mientras que los bordes formados por bosque nativo-plantaciones

maduras (pino maduro y eucalipto) presentaron respuesta de transición ($R^2 = 0,90$; $p < 0,0001$ y $R^2 = 0,55$; $p = 0,0028$, respectivamente) (Fig. 3.3, Tabla 3.2). La magnitud del efecto borde sobre la densidad de especies arbóreas nativas disminuyó desde el borde más contrastante (bosque nativo-pinar joven) hacia el borde menos contrastante (bosque nativo-plantación de Eucalipto) (Tabla 3.2). En cuanto a la extensión, no se encontró un patrón claro ya que los bordes bosque nativo-pinar joven y maduro mostraron extensiones similares (alrededor de 30 m). En el caso del borde bosque nativo-pinar de edad intermedia y eucalipto, si bien mostraron extensiones similares (alrededor de 250 m), en el primer caso el efecto borde se extiende principalmente dentro del bosque nativo y en el segundo dentro de la plantación.

El área basal respondió positivamente en el borde bosque nativo- pinar joven ($R^2 = 0,75$; $p = 0,0002$), mientras que aquellos formados por bosque nativo y el pinar de edad intermedia, pinar maduro y el eucalipto mostraron respuesta de transición ($R^2 = 0,47$; $p = 0,0084$, $R^2 = 0,55$; $p = 0,0005$ y $R^2 = 0,66$; $p = 0,0002$, respectivamente) (Fig. 3.4, Tabla 3.2). La magnitud del efecto borde sobre el área basal en el bosque nativo es máxima para el borde entre bosque nativo-eucalipto, mientras que en las plantaciones disminuye desde el borde con mayor contraste hasta el de menor contraste. Así mismo, la extensión del efecto borde disminuyó desde el borde con mayor grado de contraste (bosque nativo-plantación joven) hacia el de menor grado de contraste (bosque nativo-eucalipto).

La riqueza de las especies arbóreas nativas no presentó respuesta al borde en el borde formado por bosque nativo-plantación joven; sin embargo, la riqueza dentro del bosque nativo fue mayor que en la plantación ($R^2 = 0,79$; $p < 0,0001$) (Fig. 3.5a). En el caso de los bordes formados por bosque nativo y pinar de edad intermedia, maduro y eucalipto la riqueza de las especies arbóreas nativas mostró un patrón de respuesta al borde de transición ($R^2 = 0,75$; $p < 0,0001$, $R^2 = 0,93$; $p < 0,0001$ y $R^2 = 0,58$; $p = 0,0016$, respectivamente). La extensión del efecto borde en la riqueza de las especies arbóreas se restringió a los primeros metros dentro de la plantación de edad intermedia y madura (<25 m) mientras que en la plantación de eucalipto se extendió hasta los 300 metros (Tabla 3.2). La magnitud del efecto borde dentro del bosque nativo fue relativamente baja (menor a $\pm 0,5$ en todos los casos) para los cuatro bordes estudiados mientras que dentro de las plantaciones la magnitud mostró el patrón inverso (relativamente alta).

La altura de las especies arbóreas nativas y exóticas solo presentó respuesta al borde (de transición) en el borde formado por bosque nativo-pino maduro ($R^2 = 0,62$; $p < 0,0001$) (Fig. 3.6 c). En el caso de los bordes generados por bosque nativo y plantación joven y mediana no hubo respuesta al borde ($R^2 = 0,78$; $p < 0,0001$, $R^2 = 0,4$; $p = 0,02$ y $R^2 = 0,58$; $p = 0,0016$, respectivamente) (Fig. 3.6 a, b, Tabla 3.2). En el borde bosque nativo-eucalipto no hubo diferencias en la altura entre el bosque y la plantación (Fig. 3.6 d, Tabla 3.2). Para esta variable, sólo se observó efecto borde en la plantación de pino maduro, siendo mayor la altura de la plantación forestal que la del bosque nativo. La magnitud del efecto borde fue relativamente baja (menor al 0.5 a ambos lados del borde) mientras que la extensión del efecto borde solo se limitó a los primeros 10 metros. Para los bordes formados por bosque nativo y plantaciones joven y mediana, el cambio en la altura de la vegetación es tan abrupto que no presentan efecto borde (extensión igual a cero), mientras que en el caso del borde formado por bosque nativo-eucalipto no hay diferencias en altura entre los ambientes.

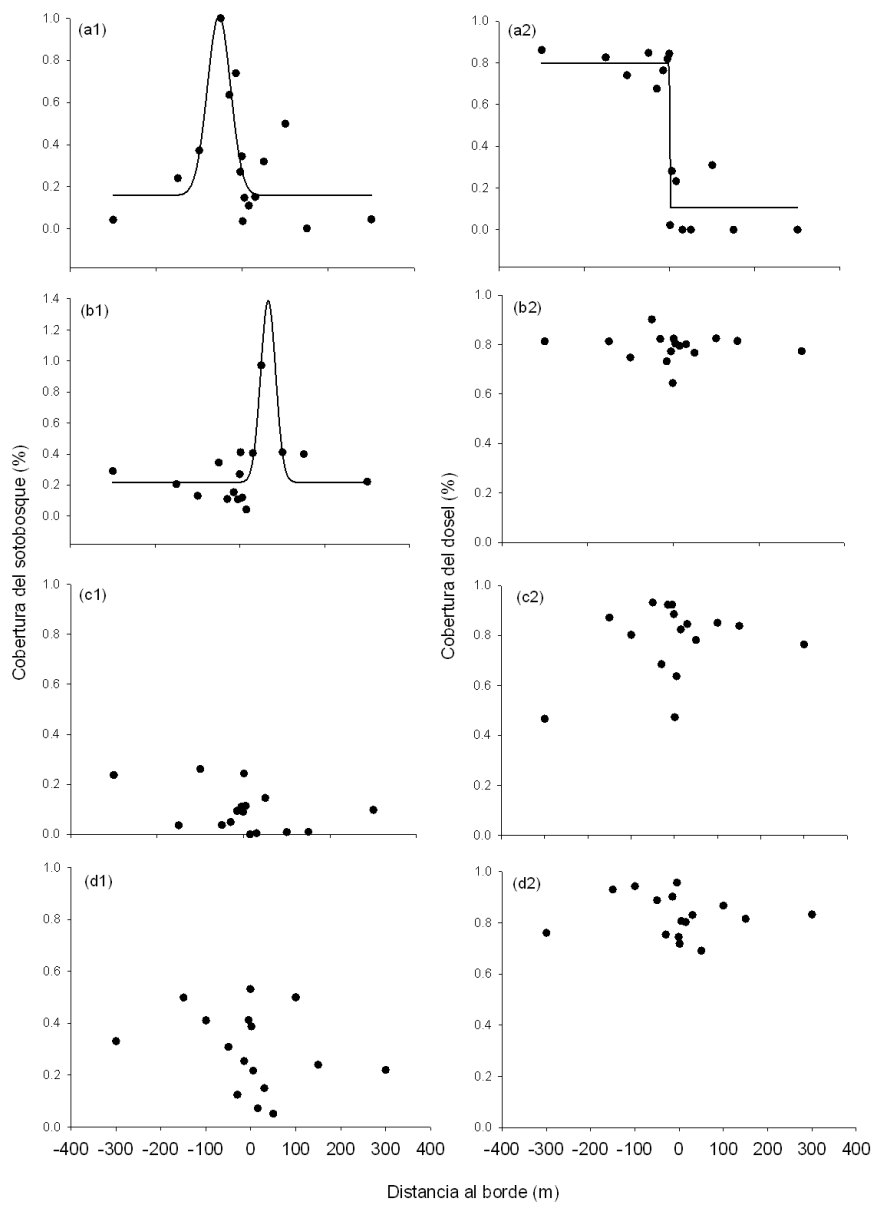


Figura 3.2. Porcentaje de cobertura del sotobosque (izquierda) y del dosel (derecha) en cuatro bordes entre bosque nativo (valores negativos) y plantación forestal (valores positivos) en el Bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) eucalipto.

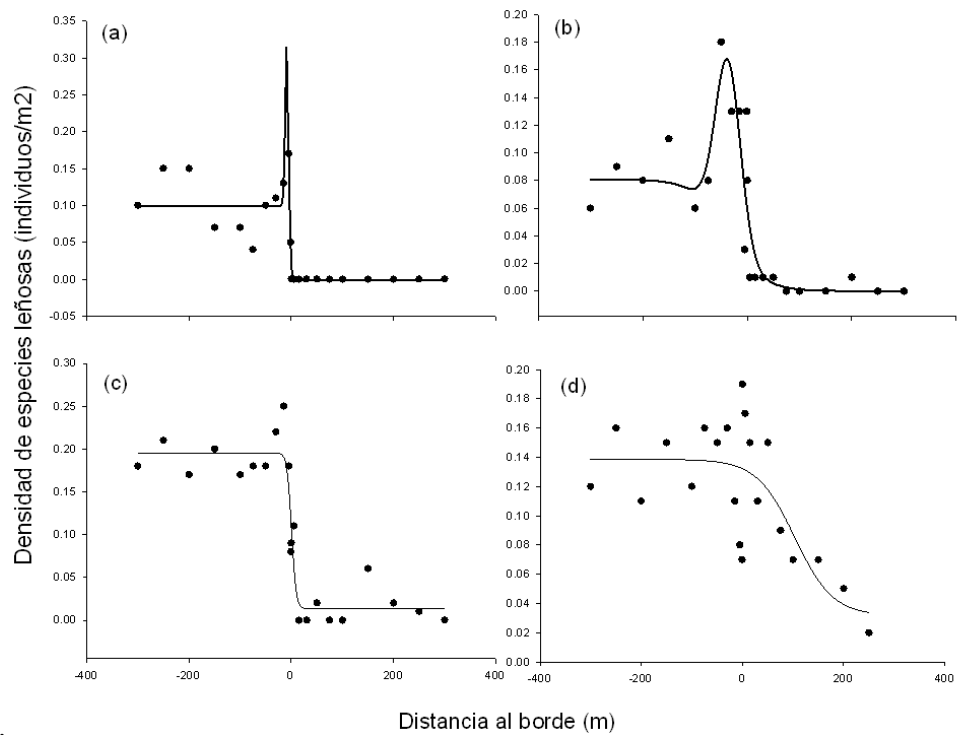


Figura 3.3. Densidad de especies arbóreas nativas en cuatro bordes entre bosque nativo (valores negativos) y plantación forestal (valores positivos) en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) Eucalipto.

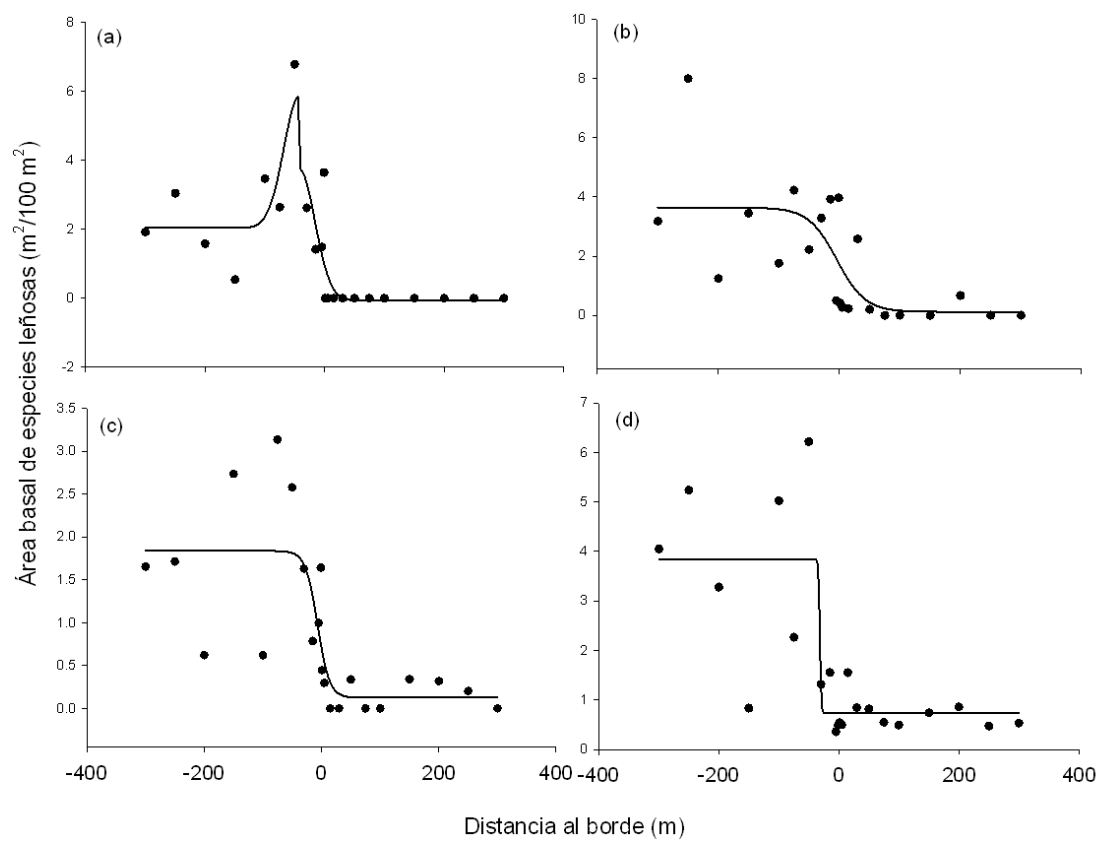


Figura 3.4. Área basal de especies arbóreas nativas en cuatro bordes entre bosque nativo (valores negativos) y plantación forestal (valores positivos) en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) eucalipto.

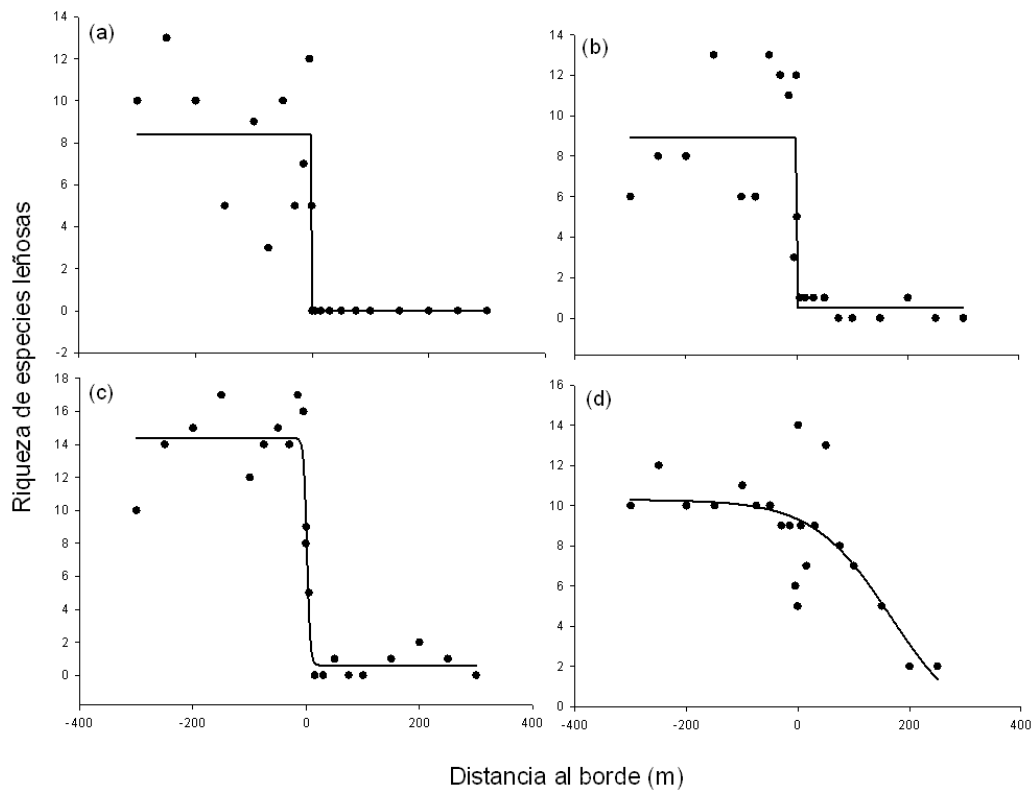


Figura 3.5. Riqueza de especies arbóreas en cuatro bordes entre bosque nativo (valores negativos) y plantación forestal (valores positivos) en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) eucalipto.

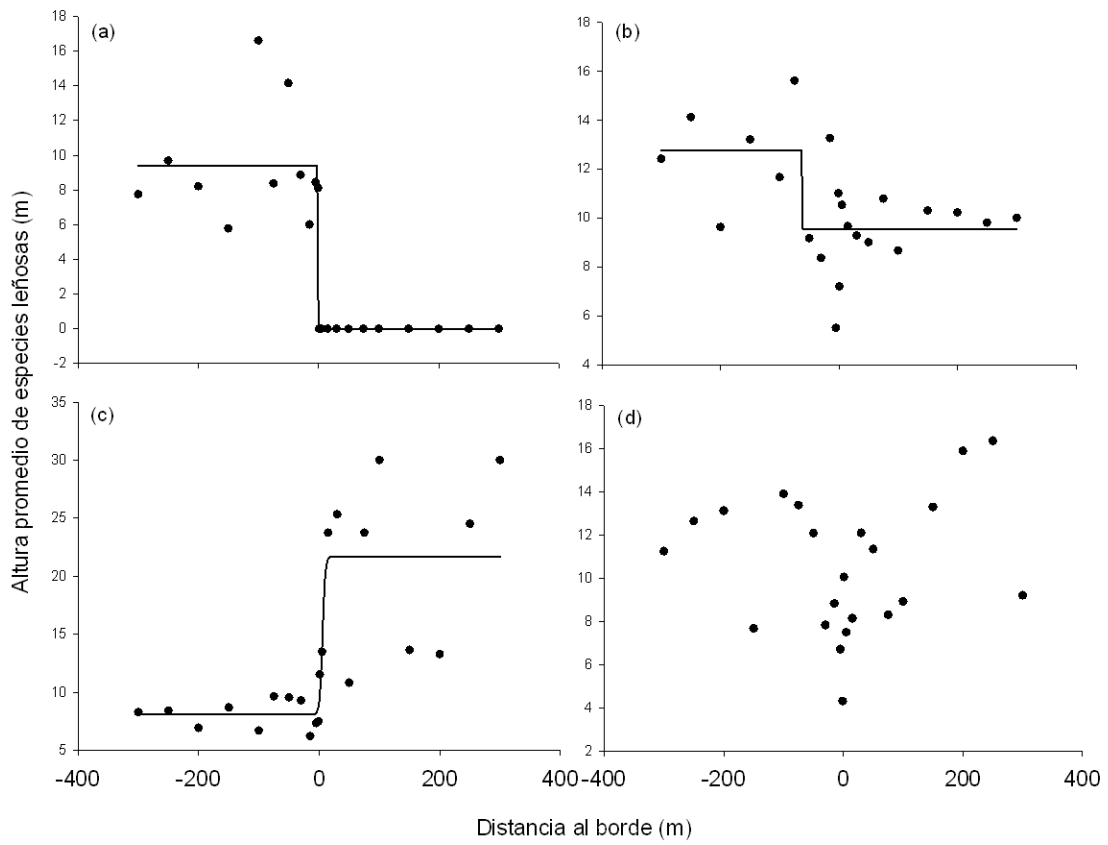


Figura 3.6. Altura promedio de especies arbóreas nativas y exóticas en cuatro bordes entre bosque nativo (valores negativos) y plantación (valores positivos) en el Bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) eucalipto.

Tabla 3.2. Efecto borde sobre la estructura de la vegetación en cuatro bordes entre bosque nativo y plantación forestal en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto, Exp.: exponencial, Sig.: sigmoidea, UM: unimodal modificada, Ymax: asíntota superior de la curva de mejor ajuste, Ymin: asíntota inferior de la curva de mejor ajuste.

	Ambiente	Modelo	Ymax	Ymin	Magnitud		Extensión (m)
					B. nativo	P. forestal	
Densidad	J	UM	0.098	0	0.52	1.00	35
	I	UM	0.08	0.0001	0.35	1.00	220
	M	Sig.	0.195	0.013	-0.28	0.79	31
	E	Sig.	0.138	0.033	-0.02	0.60	260
Riqueza	J	Sig.	8.4	0	0	0	0
	I	Sig.	8.9	0.5	-0.28	0.82	2
	M	Sig.	24.37	0.6	-0.22	0.88	23
	E	Sig.	10.19	1.36	-0.05	0.74	367
Área basal	J	UM	2.0371	0	0.48	1.00	170
	I	Sig.	4.4	0	-0.46	1.00	155
	M	Sig.	1.84	0.13	-0.4	0.72	73
	E	Sig.	3.8	0.73	-0.68	0.00	7
Altura	J	Sig.	9.38	0	0.00	0.00	0
	I	Sig.	12.76	9.54	0.00	0.00	0
	M	Sig.	21.7	8.11	0.06	-0.41	10
	E	media	-	-	0.00	0.00	0

Discusión

La estructura de la vegetación cambió en la zona de transición entre bosque nativo y plantaciones forestales, y estos cambios estuvieron influenciados por la edad de la plantación contigua al bosque nativo. Además, los resultados fueron consistentes con el grado de contraste otorgado *a priori* a cada uno de los bordes: la intensidad de contraste en la estructura de la vegetación entre el bosque nativo y las plantaciones forestales disminuyó desde el borde bosque nativo-pino joven hacia el borde bosque nativo-eucalipto. En general, se encontraron tres tipos de respuesta de la estructura de la vegetación al efecto borde: respuesta de transición, positiva y nula.

En el caso de la densidad de especies leñosas se encontró mayor densidad cerca del borde en los bordes con alto contraste en la vegetación mientras que en los bordes

con bajo contraste el patrón fue de transición. Esta diferencia podría deberse a la mayor incidencia de luz, temperatura y menor humedad en los bordes con alto contraste (Kapos, 1989; Culf et al., 1996), beneficiando de esta manera el establecimiento de especies pioneras y generando así una mayor densidad de especies leñosas en este tipo de bordes (Oosterhoorn y Kapelle, 2000). Adicionalmente, las especies pioneras que se establecieron durante esta etapa del ciclo forestal (los primeros 5 años) se encuentran sometidas a cambios en la disponibilidad de luz, temperatura y humedad durante los períodos siguientes, debido al aumento de la altura y densidad de las plantaciones contiguas (Denyer et al., 2006). Estos cambios en las condiciones abióticas del ecotono podrían generar la muerte de los individuos de especies pioneras en los períodos posteriores, ya que tienen menor supervivencia bajo el dosel arbóreo que las especies más tolerantes a la sombra (Campanello et al. 2011).

La altura de la vegetación representa una barrera física ante las semillas dispersadas por viento. Los bordes compuestos por plantaciones con menor altura promedio que el bosque nativo se encuentran sometidos a vientos más fuertes (Laurance, 1997) con un ambiente libre de barreras físicas para la dispersión de semillas anemocóricas. Los ambientes con dosel alto representan sitios más seguros para los dispersores debido a la menor tasa de predación (Howe y Smallwood, 1982). Por lo tanto, en los bordes compuestos por plantaciones con altura similar al bosque nativo se espera encontrar una mayor dispersión de semillas endozoocóricas que en aquellos bordes con mayor diferencia en la altura promedio.

Uno de los principales factores que parece influir en la respuesta al borde de las variables estudiadas es la edad de la plantación; en este trabajo se observó, en los bordes formados por bosque nativo-plantaciones más recientes, una mayor respuesta de estas variables (un gran contraste entre ambientes). Esto podría deberse a que el bosque nativo se encuentra muy expuesto al ambiente circundante, pero este impacto parece moderarse con el tiempo (al cerrarse el borde). En este sentido, las plantaciones forestales representan un sistema dinámico, con ciclos de corte de aproximadamente 15 años. A lo largo del ciclo la estructura del borde cambia, como también cambia la magnitud y extensión del efecto borde sobre la estructura de la vegetación. Por ende, al planificar estrategias de conservación a escala de paisaje es importante tomar en cuenta los tipos de borde que integran ese paisaje.

La estructura general del borde determina la luz, humedad y nutrientes disponibles en el suelo (Williams Linera, 1990a). Estos factores influyen directamente sobre el éxito de germinación y establecimiento de las especies de plantas (Serio-Silva y Rico-Gray 2008). Los patrones observados son consistentes con una posible respuesta de la composición y estructura de la vegetación a los cambios ambientales originados por el efecto borde. A su vez, los agentes dispersores (viento, animales) son influenciados por los cambios en la vegetación afectando a la lluvia de semillas. Por ejemplo, la presencia y distribución de determinadas especies de plantas puede favorecer la presencia de algunas especies de la fauna nativa (Toh et al., 1999; Slocum y Horwitz, 2000) y la estructura de la vegetación influye en la velocidad del viento (Laurance, 1997).

IV

EFEECTO BORDE EN LOS PATRONES DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS: ENDOZOOCORIA VS ANEMOCORIA

Introducción

La transición entre ambientes adyacentes desarrolla características particulares que difieren de las existentes en el interior de los mismos, debido al efecto borde producido por la interacción entre los ambientes (Murcia, 1995). La línea de contacto entre ambientes (o borde) genera cambios en las condiciones ambientales de éstos que pueden influenciar atributos de las comunidades y poblaciones así como también procesos ecológicos (Oosterhoorn y Kapelle, 2000). Estudios recientes generaron un marco conceptual que integra las perspectivas teórica y analítica y usa una visión continua del efecto borde (desde el interior de un ambiente hacia el interior del otro). Este marco conceptual permite estudiar los mecanismos subyacentes de las respuestas al efecto borde por parte de las comunidades y poblaciones (Ries et al., 2004; Ewers y Didham, 2006; Porensky, 2011; Zurita et al., 2012; Peyras et al., 2013). Ries y Sisk (2004) propusieron tres modelos predictivos de la abundancia de poblaciones cerca de los bordes basados en la distribución de recursos: 1) efecto de masa (*spillover*), 2) bordes como ambientes mejorados, y 3) distribución de recursos. Estos modelos biológicos significan un aporte fundamental para entender la respuesta de comunidades y poblaciones al borde; sin embargo, los mecanismos que modulan respuestas funcionales aún se encuentran muy poco explorados.

El efecto borde ha sido reconocido como uno de los factores que mayor influencia tiene sobre procesos ecológicos tales como la invasión de especies (Cadenasso y Pickett, 2001; Honnay et al., 2002), la interacción entre especies (Fagan et al., 1999; Harper et al., 2005), el ciclado de nutrientes (Sizer et al., 2000), la polinización (Chacoff et al., 2008) y la herbivoría (Cadenasso et al., 2003). La mayoría de los estudios se ha enfocado en la influencia del efecto borde en factores abióticos (Didham y Lawton,

1999) o en la estructura de poblaciones y comunidades (Ewers y Didham, 2006), mientras que la respuesta de procesos ecológicos como la dispersión de semillas fueron menos estudiados (Willson y Crome, 1989; Ingle, 2003). La mayoría de los trabajos que han analizado el efecto borde en procesos ecológicos consideraron un lado del borde (Willson y Crome, 1989; Restrepo et al., 1999; Cadenasso et al., 2003) o han usado un enfoque binario de tipo interior vs borde (Lopes de Melo et al., 2006; Estrada-Villegas et al., 2007).

La dispersión de semillas es un proceso clave en el mantenimiento y regeneración de las comunidades de plantas (Howe y Smallwood, 1982; Chapman, 1995). Se trata de un proceso pasivo mediado por agentes de dispersión tales como el viento o los animales. El efecto borde puede alterar los patrones de dispersión de semillas a través de cambios en las condiciones abióticas y/o del comportamiento y abundancia de los agentes dispersores (Willson y Crome, 1989). Estudios anteriores demuestran que los mecanismos que actúan sobre la dispersión de semillas difieren en relación al agente dispersor. La altura de liberación de las semillas (Thomson et al., 2011), la velocidad y turbulencia del viento (Augsperger y Franson, 1987) son factores determinantes de los patrones de lluvia de semillas dispersada por el viento. Mientras que el movimiento de los vertebrados entre ambientes a través del borde determina los patrones de dispersión de semillas (Ries y Sisk, 2004). Las tasas de visita y el tiempo de forrajeo de los animales frugívoros son afectados por la disponibilidad local de comida, la cual está determinada por la densidad y composición de plantas con fruto carnoso (Da Silva et al., 1996; García et al., 2010; Herrera et al., 2011), la forma y tamaño de los frutos (Wheelwright, 1993; Kalko et al., 1996; Wendeln et al., 2000), los tipos de microhábitat (Jordano y Schupp, 2000), la altura de la vegetación y el riesgo de predación (McDonnell y Stiles, 1983).

La hipótesis de este capítulo es que los patrones de dispersión de semillas en el ecotono entre ambientes adyacentes están determinados por el grado de contraste entre los ambientes y por el agente de dispersión (Hipótesis 1). En este sentido, se esperan tres posibles patrones de respuesta de la lluvia de semillas al efecto borde: 1) respuesta de transición, 2) positiva y 3) nula.

En ambientes abiertos los vientos son típicamente más fuertes que en ambientes cerrados; de esta manera las semillas dispersadas en ambientes abiertos son expuestas a

vientos horizontales más fuertes en un rango vertical más amplio que aquellas liberadas en el interior del bosque (Nathan et al., 2002). Consecuentemente, se espera que, para la lluvia de semillas anemocóricas, 1) la riqueza y el número de semillas disminuya desde bordes con alto contraste (por ejemplo, bosque nativo-plantación joven) hacia bordes con bajo contraste (por ejemplo, bosque nativo-plantación madura) (PREDICCIÓN 1.a); 2) el tipo de respuesta de la riqueza y abundancia de la lluvia de semillas anemocóricas al borde sea el mismo para todos los niveles de contraste (respuesta de transición) entre bosque nativo y plantación forestal (Fig. 4.1a,b) (PREDICCIÓN 1.b); 3) la extensión del efecto borde sobre la lluvia de semillas anemocóricas disminuya, y la magnitud aumente, desde ambientes con alto contraste hacia ambientes con bajo contraste con el bosque nativo (Fig. 4.1a,b), como consecuencia de la reducción de barreras físicas y el incremento de la velocidad del viento del primer caso (Pazos et al., 2013) (PREDICCIÓN 1.c).

La aptitud de las plantaciones forestales para la fauna nativa (particularmente las aves) aumenta con la edad de la plantación en asociación al desarrollo del sotobosque (Zurita et al., 2006; Nájera y Simonetti, 2009). Consecuentemente, se espera que la riqueza y abundancia de semillas zoocóricas aumente desde la plantación con mayor contraste hacia aquellas con menor contraste con el ambiente natural (PREDICCIÓN 1.a). Se espera que la respuesta de las semillas zoocóricas se ajuste al comportamiento de sus dispersores en respuesta a la distribución de recursos y la aptitud del hábitat (Ries y Sisk, 2004), presentando tres tipos de respuesta según el contraste entre ambientes: nula, de transición y positiva (PREDICCIÓN 1.b) (Fig. 4.1c, d). Se espera que la extensión del efecto borde en la riqueza y abundancia de la lluvia de semillas zoocóricas disminuya, y la magnitud aumente, desde bordes con bajo contraste hacia aquellos con alto contraste (contrario a lo esperado en los patrones de lluvia de semillas anemocóricas) (PREDICCIÓN 1.c).

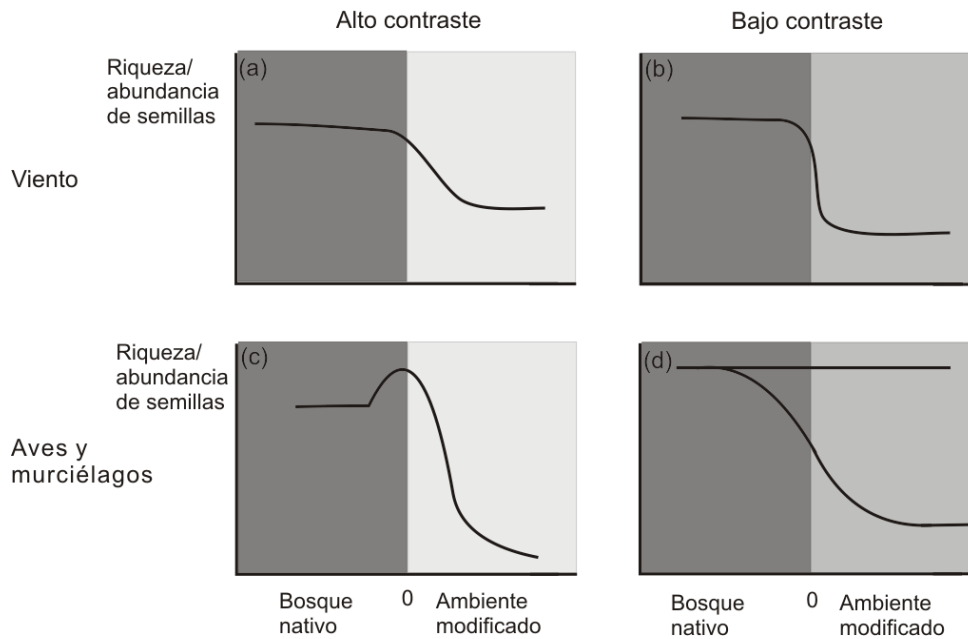


Figura 4.1. Modelos predictivos de los cambios en la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas cerca de los bordes basados en el contraste entre los ambientes y el agente de dispersión. Se espera que la lluvia de semillas anemocóricas (a, b) muestre respuesta de transición (con diferente magnitud) en todos los bordes (con alto y bajo contraste) descritos por el modelo sigmoide ($V.D = Y_0 + a / (1 + e^{-(Distancia - x_0)/b})$). Se espera que la lluvia de semillas zoocóricas muestre respuesta positiva en bordes con alto contraste (c) (modelo unimodal $V.D = Y_0 + a * e^{-.5 * ((Distancia - x_0)/b)^2}$) o el modelo combinado $V.D = Y_0 + a / (1 + e^{-(Distancia - x_0)/b}) + a * e^{-.5 * ((Distancia - x_0)/b)^2}$) y de transición o nula en bordes con bajo contraste (d) (modelo medio $V.D = Y_0$).

Materiales y métodos

Las semillas de especies leñosas colectadas durante el muestreo anual descrito en el capítulo II (Metodología general) fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible (morfoespecie, especie, género o familia) y se las clasificó, según el síndrome de dispersión, en anemocóricas y endozoocóricas.

En cada sitio de muestreo se identificó y midió el DAP de todas las especies leñosas con un $DAP \geq 5$ cm, el área basal y la densidad en un área de 100 m^2 . Para estimar la cobertura de sotobosque y dosel se tomaron fotos a 1,5 m del suelo hacia el cielo (cobertura de dosel) y el suelo (cobertura de sotobosque). Para más detalles ver el capítulo II.

Análisis de datos

Para estudiar la respuesta de la lluvia de semillas al efecto borde se analizó la abundancia y riqueza de las semillas anemocóricas y endozoocóricas mediante el procedimiento propuesto por Ewers y Didham (2006), y modificado por Porensky (2011) y Zurita et al. (2012) para variables continuas. Primero se ajustó cada variable dependiente (abundancia y riqueza de semillas anemocóricas y endozoocóricas) a cinco modelos que representan las posibles respuestas teóricas, y luego se comparó la capacidad de los modelos para explicar los patrones de la lluvia de semillas usando el criterio de información de Akaike con una corrección para muestras de tamaño pequeño (AICc) (Burnham y Anderson, 2002) (PREDICCIÓN 1.b). Los modelos se encuentran descritos en el capítulo II (Metodología general).

Para cuantificar la influencia del efecto borde en la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas se estimó la magnitud (la diferencia de la variable respuesta entre el interior de cada ambiente y el borde) y extensión (distancia de influencia) del efecto borde según la metodología descrita en el capítulo II (Metodología general) (PREDICCIÓN 1.c). Para explorar la influencia del contraste entre ambientes en la magnitud y extensión del efecto borde sobre la riqueza y número de semillas dispersadas en las plantaciones, se realizaron correlaciones simples entre las variables respuesta (magnitud, extensión e Y_{min}) y el grado de contraste entre ambientes (distancia Euclidiana en el MDS, capítulo III).

Resultados

Se colectó un total de 17156 semillas en las 88 trampas durante 12 meses. Las semillas pertenecían a 102 especies o morfoespecies, 68 con síndrome endozoocórico y 34 anemocórico. La mayoría de las semillas pertenecían a las familias Fabaceae, Lauraceae, Cecropiaceae, Solanaceae y Piperaceae (Apéndice C).

La abundancia y riqueza total de las semillas dispersadas disminuyó desde el borde con menor contraste (eucalipto) hacia el borde con mayor contraste (pino joven) (Fig. 4.2). La proporción (en abundancia y riqueza) de semillas endozoocóricas

disminuyó desde las plantaciones con bajo contraste hacia aquellas con alto contraste, mientras que la proporción de semillas anemocóricas siguió el patrón opuesto (Fig. 4.2).

Las semillas anemocóricas mostraron patrones similares de respuesta al borde en todos los sitios de estudio, y la respuesta de la lluvia de semillas endozoocóricas varió entre los bordes (Apéndice D). La abundancia y riqueza de semillas anemocóricas presentó respuestas de transición en todos los bordes (Fig. 4.3a-d) con la excepción de la abundancia de semillas en el borde bosque nativo-pino edad intermedia (Fig. 4.3b₁). La lluvia de semillas endozoocóricas mostró respuestas positivas en los bordes con alto contraste en la vegetación (plantaciones de pino joven y de edad intermedia) (Fig. 4.4 a, b), a excepción de la riqueza en el borde bosque nativo-pino joven (Fig. 4.4a); y una variedad de respuestas en los bordes con bajo contraste (pino maduro y eucalipto), incluyendo la respuesta neutral (abundancia de semillas en el pino maduro, Fig. 4.4c₁), de transición (abundancia y riqueza de semillas en el eucalipto, Fig. 4.4d) y positiva (riqueza de semillas en el pino maduro, Fig. 4.4c₂).

La aptitud de las plantaciones forestales para favorecer la dispersión de semillas endozoocóricas (Y_{min} , asíntota inferior) disminuyó con la disimilitud entre el bosque nativo y las plantaciones forestales ($r = -0,90$, $P = 0,05$) (Fig. 4.5b, Tabla 4.1). Además, la magnitud del efecto borde sobre la riqueza de las semillas dispersadas por vertebrados voladores, aunque marginalmente, se correlacionó positivamente con la disimilitud de la vegetación (distancia euclidiana) entre el bosque nativo y las plantaciones ($r = 0,95$, $P = 0,07$) (Fig. 4.5c, Tabla 4.1). En la abundancia de la lluvia de semillas anemocóricas, hubo una correlación marginal y positiva entre el contraste entre los ambientes y la aptitud de las plantaciones forestales ($r = 0,90$, $P = 0,06$) (Fig. 4.5a, Tabla 4.1). Para el resto de los bordes no hubo correlación entre el contraste entre ambientes y la magnitud y extensión del efecto borde o la asíntota (Y_{min}) ($r < 0,5$, $P > 0,1$ en todos los casos).

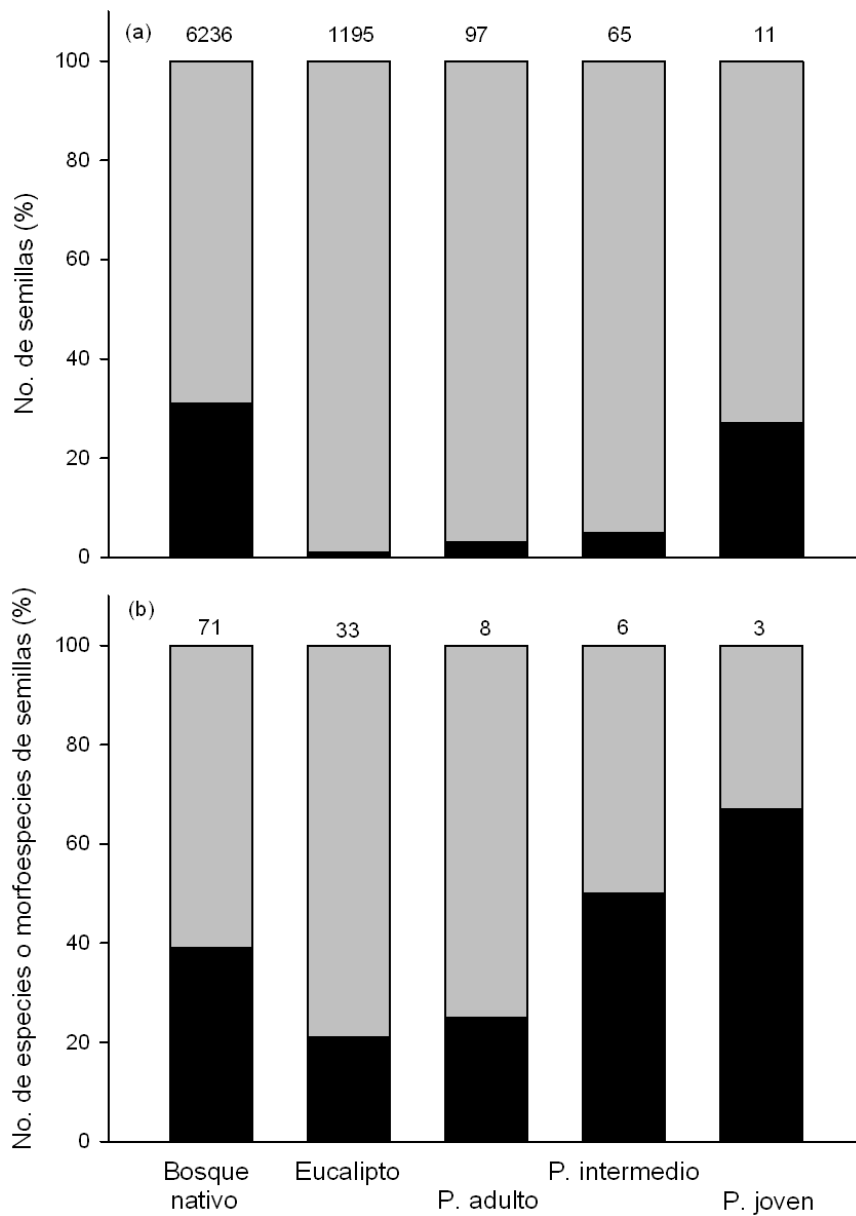


Figura 4.2. Abundancia (a) y riqueza (b) de la lluvia de semillas anemocóricas (barras negras) y endozoocóricas (barras grises) en el bosque nativo y cuatro plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. Los números sobre las barras indican el número total de semillas (a) y el número de especies o morfotipos (b) colectados en el interior de cada ambiente (>100 m desde el borde).

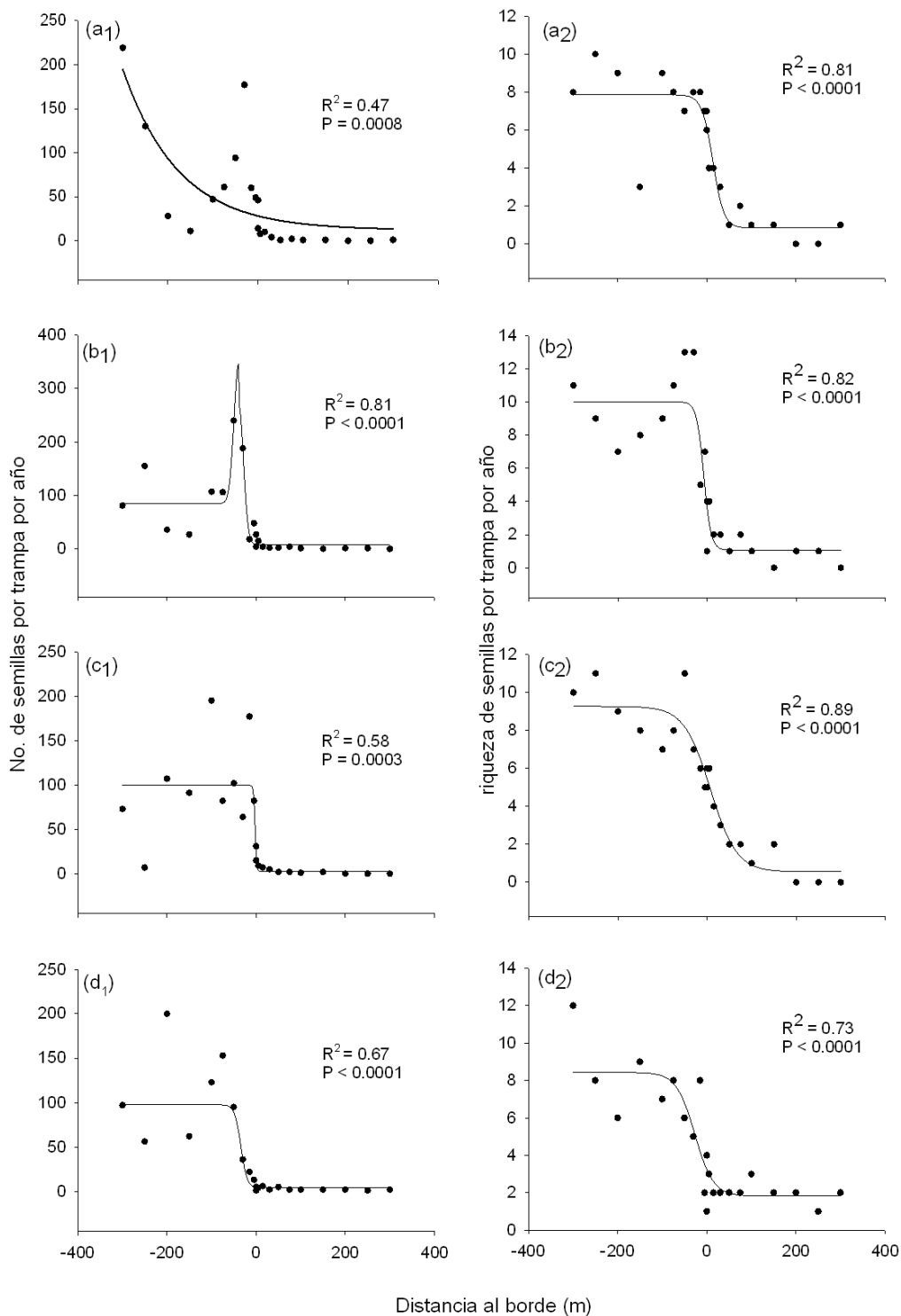


Figura 4.3. Riqueza (izquierda) y abundancia (derecha) anual de la lluvia de semillas anemocóricas por trampa en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. Los valores negativos indican las distancias en el bosque nativo mientras que los valores positivos indican las distancias dentro de la plantación. (a) pino joven, (b) pino edad intermedia, (c) pino adulto y (d) eucalipto. Las curvas corresponden a la regresión de mejor ajuste.

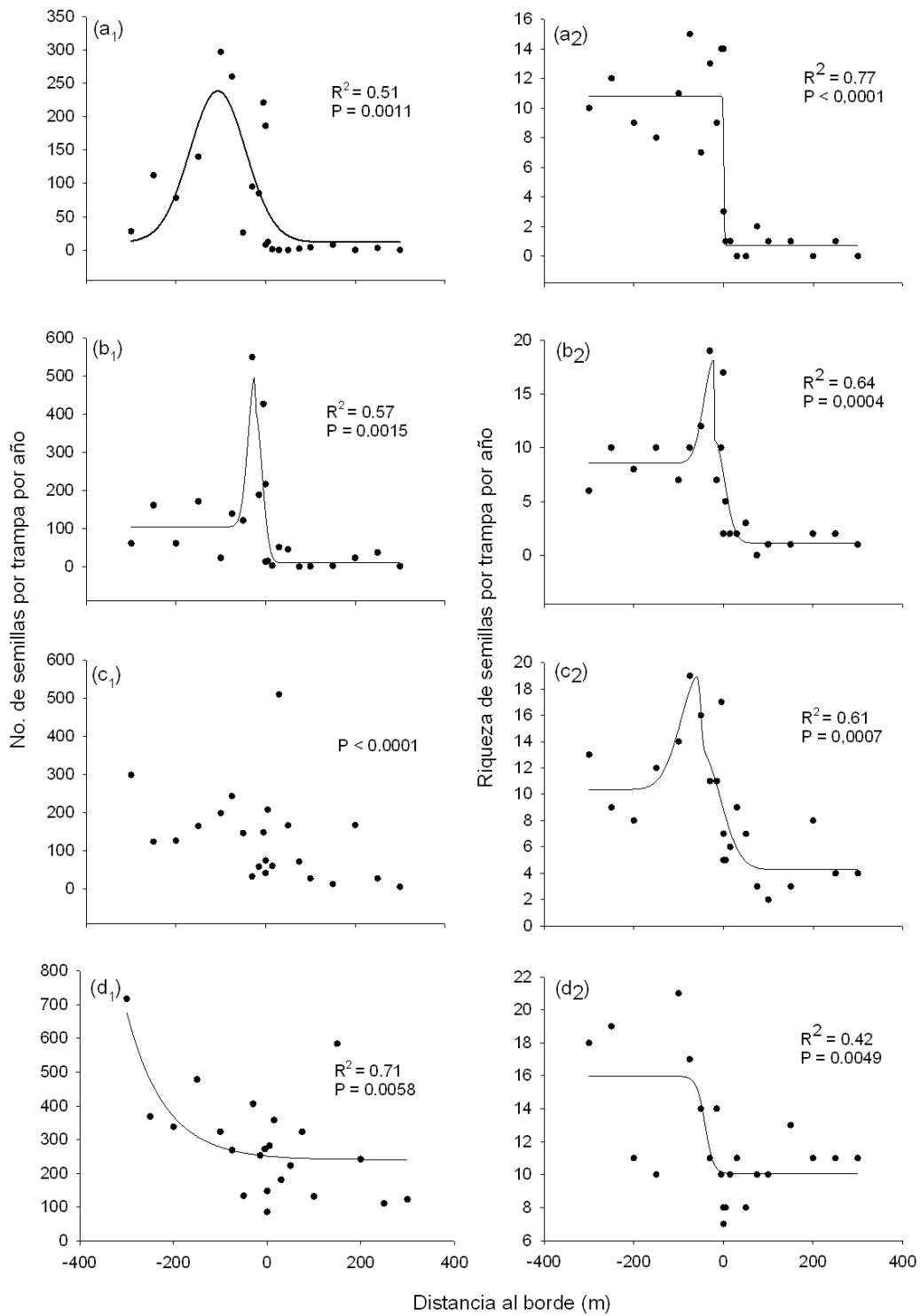


Figura 4.4. Riqueza (izquierda) y abundancia (derecha) de la lluvia anual de semillas zoocóricas por trampa en el Bosque Atlántico del noreste de Argentina. Los valores negativos indican las distancias en el bosque nativo mientras que los valores positivos indican las distancias dentro de la plantación. (a) pino joven, (b) pino edad intermedia, (c) pino adulto y (d) eucalipto. Las líneas corresponden a la regresión de mejor ajuste.

Tabla 4.1. Respuesta al borde de la lluvia de semillas anemocóricas y endozoocóricas en cuatro bordes entre el bosque nativo y las plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. R: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto, Exp.: exponencial, Sig.: sigmoidea, UM: unimodal modificado, Ymax: asíntota superior de la curva de mejor ajuste, Ymin: asíntota inferior de la curva de mejor ajuste.

	Ambiente	Agente de dispersión	modelo	Ymax	Ymin	Magnitud		Extensión (m)
						Bosque nativo	plantación	
Abundancia	R	Viento	Exp.	205.36	21.64	-0.75	0.35	-
		Vertebrados	UM	238.80	12.91	0.89	0.69	50
	I	Viento	UM	346.50	7.64	0.96	0.02	-
		Vertebrados	UM	495.29	9.78	0.65	0.87	-
	M	Viento	Sig.	99.70	2.62	-0.62	0.80	5
		Vertebrados	Media	-	-	0.00	0.00	-
	E	Vertebrados	Exp.	1038.45	216.50	-0.46	0.02	-
Riqueza	R	Viento	Sig.	7.85	0.84	-0.12	0.76	32
		Vertebrados	Sig.	10.79	0.07	-0.12	0.85	2
	I	Viento	Sig.	7.85	1.07	-0.47	0.55	20
		Vertebrados	UM	17.89	1.14	0.36	0.74	20
	M	Viento	Sig.	9.26	0.55	-0.26	0.82	76
		Vertebrados	UM	18.90	4.28	0.29	0.35	270
	E	Vertebrados	Sig.	8.43	1.83	-0.44	0.28	55
								80

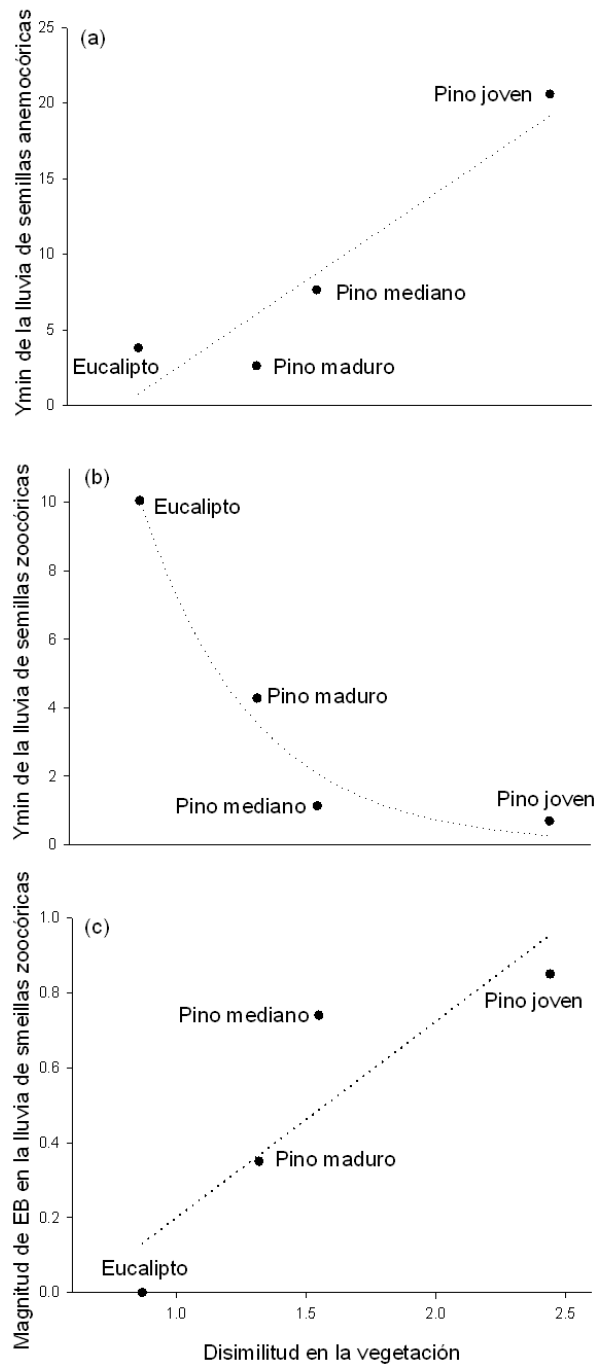


Figura 4.5. Relación entre el contraste de la estructura de la vegetación entre ambientes (distancia Euclidiana en el análisis de MDS) sobre el Ymin (asíntota inferior) y la magnitud (la diferencia entre la asíntota superior e inferior) entre el bosque nativo y las plantaciones forestales en el Bosque Atlántico del noreste de Argentina. Ymin (a) del efecto borde en la abundancia de la lluvia de semillas anemocóricas, Ymin (b) del efecto borde en la riqueza de la lluvia de semillas endozoocóricas, y la magnitud (c) del efecto borde en la riqueza de la lluvia de semillas endozoocóricas en la plantación.

Discusión

El efecto borde influyó en los patrones de lluvia de semillas dependiendo del grado de contraste entre ambientes y del agente dispersor. El marco analítico vigente desarrollado para explorar la respuesta de las poblaciones y comunidades al efecto borde (Ewers y Didham, 2006; Porensky, 2011; Zurita et al., 2012), fue adecuado para describir la respuesta de la dispersión de semillas; sin embargo, los mecanismos detrás de los patrones observados difieren dependiendo del agente de dispersión.

La respuesta observada en la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas anemocóricas fue de transición en la mayoría de los bordes estudiados como se espera para la lluvia de semillas dispersada por factores abióticos (Davies-Colley et al., 2000). Sin embargo, contrariamente a lo esperado, se encontró una mayor influencia del efecto borde en bordes de alto contraste que en bordes de bajo contraste. Se esperaba que la ausencia de barreras físicas facilitara el movimiento de las semillas desde el bosque nativo hacia las plantaciones recientes, resultando en una mayor extensión y menor magnitud del efecto borde en la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas anemocóricas en comparación a las plantaciones maduras. Una posible explicación es que la dirección del viento predominante en el área de estudio es sur, y las transectas estaban localizadas con las plantaciones hacia el sur y el bosque nativo hacia el norte del borde; entonces, la dirección del viento tendió a desplazar las semillas hacia el interior del bosque nativo.

Ries y Sisk (2004) propusieron un modelo basado en la distribución espacial de recursos alrededor del borde para predecir la respuesta de las especies de animales al efecto borde. De acuerdo con Ries y Sisk (2004), se esperan respuestas positivas al borde cuando los recursos están concentrados cerca del borde o cuando la distribución de recursos a ambos lados del borde es complementaria (diferente); mientras que las respuestas de transición y nulas se esperan en casos de distribución suplementaria de recursos. Lopez de Casenave et al. (1995) mostraron que, en el bosque semiárido del Chaco, la abundancia y área basal de los árboles de sotobosque con frutos carnosos es mayor en el borde que en el interior del bosque. En el sur del Bosque Atlántico, la densidad/actividad de las aves fue mayor en bordes con alto contraste (bosque nativo-ambientes abiertos) que en aquellos de bajo contraste (bosque nativo-plantaciones

maduras) (Zurita et al., 2012), lo cual, probablemente, se encuentra asociado a la mayor concentración de recursos (artrópodos, flores y frutos) en los primeros (Oosterhoorn y Kappelle, 2000). La lluvia de semillas endozoocóricas tuvo el mismo patrón de respuesta al efecto borde que el esperado para el agente dispersor: positivo en bordes de alto contraste (recursos complementarios) y de transición en bordes con bajo contraste (recursos suplementarios).

La proporción de las semillas endozoocóricas en la lluvia de semillas aumentó con la edad de la plantación siendo las plantaciones recientes las que tuvieron menor proporción de semillas endozoocóricas en la lluvia de semillas. Un patrón similar fue observado por Tabarelli y Peres (2002) en distintos estadios de la sucesión secundaria en el Bosque Atlántico del sudeste de Brasil. Nuestros resultados también son consistentes con la evidencia que indica que la aptitud de las plantaciones forestales para las aves nativas aumenta con la edad de la plantación en el bosque Atlántico (Zurita y Belloq, 2012). La contribución de los mamíferos terrestres y arbóreos a la lluvia de semillas también es importante en la regeneración natural de los bosques subtropicales (Howe y Smallwood, 1982); sin embargo, aves y murciélagos son mucho más abundantes que los otros dispersores en las plantaciones forestales.

Bordes con alto contraste producen mayor influencia del efecto borde en semillas endozoocóricas, siendo menos aptos para semillas dispersadas por aves y murciélagos que los bordes con bajo contraste en la vegetación. Para las semillas anemocóricas se observó el patrón opuesto, bordes con alto contraste en la vegetación son más aptos que los bordes con bajo contraste.

La inclusión de las respuestas funcionales en el estudio del efecto borde mejora nuestro conocimiento a mediano y largo plazo sobre los efectos de la fragmentación en el funcionamiento de los ecosistemas. La regeneración natural de las especies de bosque nativo dentro de las plantaciones forestales es altamente dependiente de la llegada de semillas. Los resultados indican la relevancia de considerar el contraste entre ambientes y el agente dispersor al planear técnicas de restauración pasivas o activas en zonas de influencia del efecto borde; esto es particularmente importante en ambientes altamente fragmentados como el bosque Atlántico. Además, entender los efectos del disturbio humano en la dispersión de semillas es una prioridad para predecir potenciales efectos

en la estructura y funcionamiento del bosque y para desarrollar técnicas de restauración de bajo costo.

EFFECTO BORDE SOBRE EL TAMAÑO Y PESO DE LAS SEMILLAS DISPERSADAS

Introducción

La dispersión de semillas es el primer paso para el mantenimiento de la diversidad de árboles tropicales y la regeneración del bosque nativo (Howe y Smallwood, 1982; Chapman, 1995). El disturbio antrópico de los ambientes naturales puede afectar el proceso de dispersión de semillas, al producir la desaparición local de algunos dispersores, alterar patrones de comportamiento, etc. En particular, el efecto borde de origen antrópico puede alterar los patrones de dispersión de semillas a través de cambios en el comportamiento y abundancia de los dispersores y las condiciones abióticas (Willson y Crome, 1989). Un atributo importante de la lluvia de semillas que puede ser afectado por el efecto borde es el tamaño y/o peso promedio de las semillas que la componen. Numerosos estudios han evaluado el efecto borde sobre la abundancia y riqueza de semillas dispersadas en el ecotono (Willson y Crome 1989; Ingle 2003), pero muy pocos abordan el problema considerando rasgos de historia de vida de las especies dispersadas relacionados con el éxito de germinación y establecimiento futuro, como el tamaño y peso de las semillas (Lopes de Melo et al., 2006).

El tamaño y peso de las semillas se encuentra correlacionado positivamente con la cantidad de reserva en las semillas (Dalling y Harms, 1999; Green y Juniper, 2004), la resistencia a la herbivoría (Hammond et al., 1999; Green y Juniper, 2004), el tamaño de las plántulas (Moles y Westoby, 2004) y el éxito reproductivo (Leishman et al., 2000). Además, el tamaño de las semillas está relacionado con la historia de vida de las especies; en general, plantas pioneras presentan semillas de tamaño relativamente pequeño mientras que las especies tolerantes a la sombra tienen semillas más grandes (Westoby, 1998).

Los patrones de dispersión de las semillas varían según su tamaño y/o peso debido a diferencias en la interacción con los agentes dispersores bióticos o abióticos. En semillas dispersadas por viento, Green y Johnson (1993) encontraron que la capacidad de dispersión de las semillas de mayor peso era menor que en aquellas de menor peso. Por lo tanto, el peso junto con la altura de liberación de las semillas, la estructura de la vegetación local y la velocidad horizontal del viento son factores determinantes de la distancia de dispersión (Soons et al., 2004). Estudios previos demuestran que el tamaño y/o peso de las semillas dispersadas por vertebrados depende en gran medida del ensamble de vertebrados frugívoros y su comportamiento (Christian, 2001). Las semillas más grandes son dispersadas por unas pocas especies (Christian, 2001; Hamann y Curio, 1999), generalmente animales de gran tamaño, con mayor presión de caza y en su mayoría especialistas de bosque (Markl, 2012); dadas sus características, estos dispersores son un grupo muy sensible a los bordes. Por el contrario, las semillas pequeñas pueden ser dispersadas por muchas especies de frugívoros y la extinción de alguno de ellos suele tener bajo impacto en las redes de dispersión (Corlett, 1998). El movimiento de los vertebrados voladores entre los ambientes adyacentes es el principal responsable de los patrones de dispersión de semillas endozoocóricas en el ecotono. El uso de las plantaciones forestales por aves y murciélagos tiende a aumentar con la edad de la plantación, asociada al desarrollo del sotobosque (Zurita et al., 2006; Nájera y Simonetti, 2009). Por lo tanto, plantaciones de mayor edad tienden a presentar un ensamble de vertebrados más parecido al bosque nativo con respecto a las plantaciones de menor edad.

En este capítulo se pone a prueba la hipótesis de que la lluvia de semillas en los bordes con diferente estructura de la vegetación difiere, en relación a la distancia al borde, en la abundancia y riqueza de especies de semillas dentro de las diferentes categorías de tamaño, peso y modo de dispersión (Hipótesis 2). Entonces, en las semillas anemocóricas se espera que (1) el peso promedio de las semillas dispersadas desde el bosque nativo sea mayor en la plantación joven y disminuya hacia las plantaciones de mayor edad (PREDICCIÓN 2.a); (2) que la magnitud del efecto borde en el peso promedio de las semillas dispersadas aumente (desde el borde hacia el interior de las plantaciones), y que la extensión disminuya desde la plantación joven hacia el eucalipto (PREDICCIÓN 2.b); (3) la extensión del efecto borde sobre la

diversidad en el peso de las semillas dispersadas desde el bosque nativo hacia las plantaciones forestales sea mayor, y la magnitud menor, en bordes de bajo contraste que en bordes de alto contraste (PREDICCIÓN 2.c). En relación a las semillas endozoocóricas se espera que, debido a la variedad de respuestas de los diferentes grupos de dispersores, la dispersión de semillas pequeñas y grandes responda de diferentes maneras a los tipos de borde: 4) en bordes con alto contraste (bosque nativo-plantación joven) la abundancia y riqueza de la lluvia de semillas endozoocóricas grandes y pequeñas responderá de manera similar al borde, mientras que en bordes de menor contraste (bosque nativo-plantaciones adultas) no se espera encontrar efecto borde sobre la abundancia y riqueza de las semillas de menor tamaño (respuesta nula) y si en las semillas de mayor tamaño (PREDICCIÓN 2.d); 5) se espera que la magnitud del efecto borde sobre la riqueza y el número de semillas de menor tamaño en la lluvia de semillas sea mayor en bordes de alto que de bajo contraste. Mientras que en el caso de las semillas de mayor tamaño se espera que la magnitud del efecto borde sea similar en situaciones de bajo y alto contraste entre ambientes adyacentes (PREDICCIÓN 2.e).

Materiales y métodos

Todas las semillas de especies leñosas colectadas durante el muestreo anual, descrito en la metodología general (capítulo II), fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible (morfoespecie, especie, género o familia). De cada una de las especies se tomó un mínimo de tres y un máximo de 20 semillas (según disponibilidad) que fueron secadas en estufa a 60°C durante 48 horas, pesadas (balanza digital con precisión de 1 microgramo) y medidas (con calibre) en el diámetro más largo. Para cada una de esas variables y especie/morfoespecie se obtuvo un valor promedio.

A partir del largo promedio de las semillas dispersadas por vertebrados se determinaron clases de tamaño según la clasificación de Tabarelli y Peres (2002) para el bosque Atlántico siendo: muy pequeñas (1-3 mm), pequeñas (3,1-6 mm), medianas (6,1-15 mm) y grandes (15,1-30 mm). En el caso de las semillas dispersadas por factores abióticos no se utilizaron categorías de tamaño, debido a la diversidad morfológica que presenta este síndrome de dispersión; en cambio, se calculó el peso promedio y el coeficiente de variación del peso (desvío estándar/peso promedio) de las

semillas capturadas para cada distancia. El coeficiente de variación se usó como una medida de la diversidad del peso de la lluvia de semillas para el total de las semillas anemocóricas capturadas en cada distancia en los cuatro ecotonos.

Análisis de datos

Para poner a prueba las predicciones se realizaron análisis de regresión en función de la distancia al borde con las siguientes variables de respuesta: peso promedio (PREDICCIÓN 2.a) y su coeficiente de variación (PREDICCIÓN 2.c) de la lluvia de semillas anemocóricas, y riqueza y número de semillas endozoocóricas (PREDICCIÓN 2.d). El análisis de datos utilizado para la selección de la curva de mejor ajuste en cada tipo de borde se realizó según lo descrito en la metodología general (capítulo II). Para poner a prueba las PREDICCIONES 2.b y 2.c se calculó la magnitud y extensión del efecto borde sobre el peso promedio y el coeficiente de variación de la lluvia de semillas anemocóricas en los cuatro bordes estudiados. Para poner a prueba la PREDICCIÓN 2.e se realizaron los mismos cálculos para la riqueza y abundancia de las diferentes categorías de tamaño presentes en la lluvia de semillas endozoocóricas. Luego se realizaron correlaciones simples entre estas variables (magnitud, extensión y aptitud) y el grado de contraste entre ambientes (distancia Euclidiana en el MDS, capítulo III).

Resultados

Un total de 13449 semillas endozoocóricas y 3707 semillas anemocóricas fueron encontradas en las 88 trampas durante 12 meses. En El bosque nativo, la plantación de pino maduro y el eucalipto se encontraron representadas las cuatro categorías de tamaño de semillas endozoocóricas; en la plantación joven solo se encontraron semillas muy pequeñas y medianas, y en la plantación de edad intermedia semillas muy pequeñas, pequeñas y medianas (Fig. 5.1). En los cinco ambientes las semillas muy pequeñas fueron las más abundantes mientras que las semillas grandes fueron las más escasas, registrándose 14 semillas grandes en todo el muestreo, todas de *Syagrus romanzoffiana*. El peso promedio de las semillas anemocóricas dispersadas en el bosque nativo y la

plantación de pino de edad intermedia fue mayor al peso promedio de las semillas dispersadas en la plantación de eucalipto (Fig. 5.2).

La abundancia y riqueza en la lluvia de semillas presentaron tres tipos de respuesta al borde dependiendo del tamaño de las semillas y del grado de contraste entre el bosque nativo y las plantaciones forestales: respuesta nula, de transición y positiva (Fig. 5.3, Fig. 5.4, Tabla 5.1). La magnitud del efecto borde sobre la riqueza en la lluvia de semillas muy pequeñas y medianas ($r = 0,95$; $P = 0,08$ y $r = 0,95$; $P = 0,08$, respectivamente) y el número de semillas muy pequeñas ($r = 1,00$; $P = 0,07$) (Fig. 5.5, Tabla 5.1).se correlacionó marginal y positivamente con el contraste entre ambientes. Se encontró una relación positiva entre la extensión del efecto borde sobre la abundancia de las semillas endozoocóricas muy chicas y el contraste ($r = 0,95$; $P = 0,08$) (Fig. 5.6a, Tabla 5.1). Por último, la aptitud de las plantaciones forestales para las semillas endozoocóricas se relacionó negativamente con el contraste ($r = 1,00$; $P = 0,08$) (Fig. 5.6b, Tabla 5.1).

El peso promedio de las semillas dispersadas por viento dentro de las plantaciones forestales disminuyó de manera exponencial desde el borde hacia el interior de las plantaciones. La extensión del efecto borde disminuyó desde el borde con mayor contraste (bosque nativo-pino joven, extensión: 222 m) hacia el borde con menor contraste (bosque nativo-eucalipto, extensión: 2 m) (Fig. 5.7). El coeficiente de variación del peso de las semillas dispersadas por viento tuvo respuesta de transición en todos los casos (Fig. 5.8), siendo máximo en el bosque nativo y mínimo en las plantaciones. Esto indica que en el bosque nativo la diversidad de las semillas dispersadas por viento es mayor, decayendo gradualmente hacia las plantaciones. Sin embargo, la magnitud del efecto borde para el coeficiente de variación del peso de semillas dispersadas por anemocoria no fue mayor en bordes con bajo contraste.

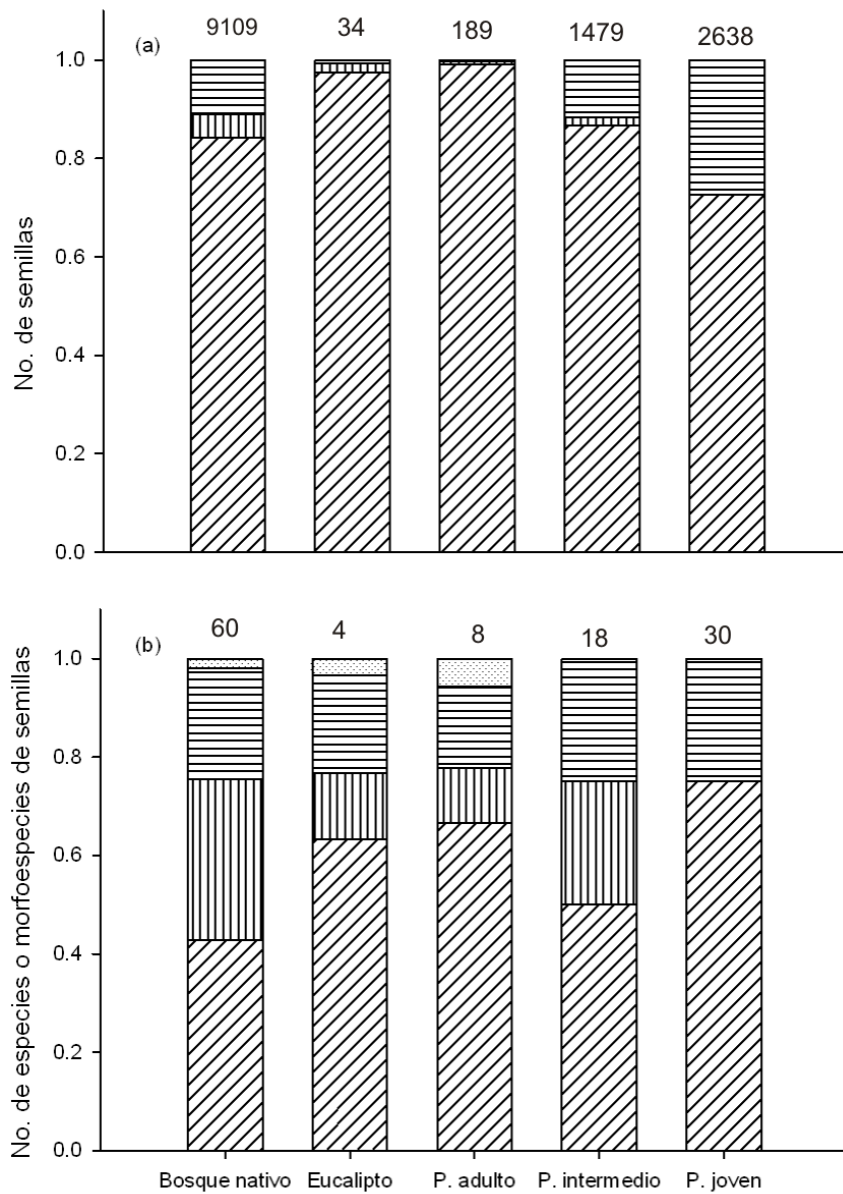


Figura 5.1. Abundancia (a) y riqueza (b) de semillas muy pequeñas (rayado diagonal), pequeñas (rayado vertical), medianas (rayado horizontal) y grandes (puntos) dispersadas por vertebrados voladores en bosque nativo y cuatro plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. Los números sobre las barras representan el total de semillas y de especies/morfoespecies colectados en cada ambiente.

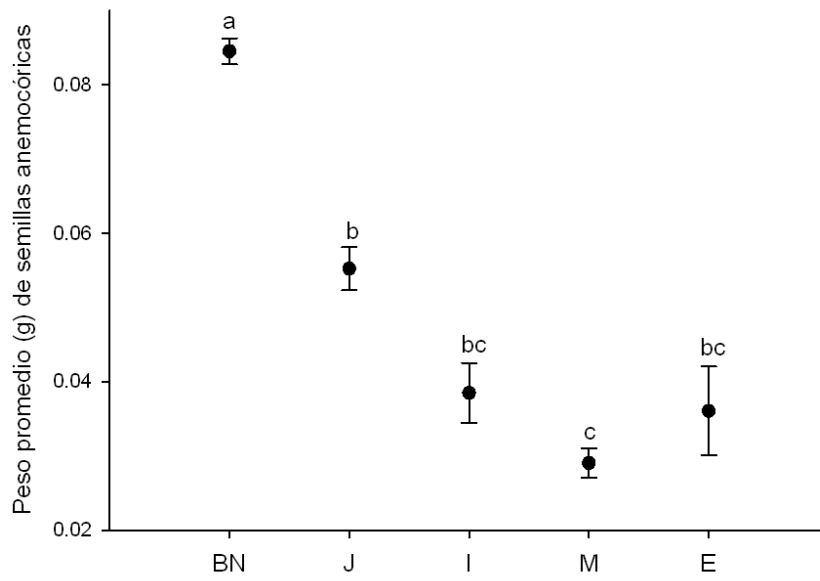


Figura 5.2. Peso promedio del total de las semillas dispersadas por viento en bosque nativo y cuatro plantaciones forestales en el bosque Atlántico del nordeste de la Argentina. ($H=66.97$; $p<0.001$) BN: bosque nativo, J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro y E: eucalipto. Las barras indican error estándar. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas.

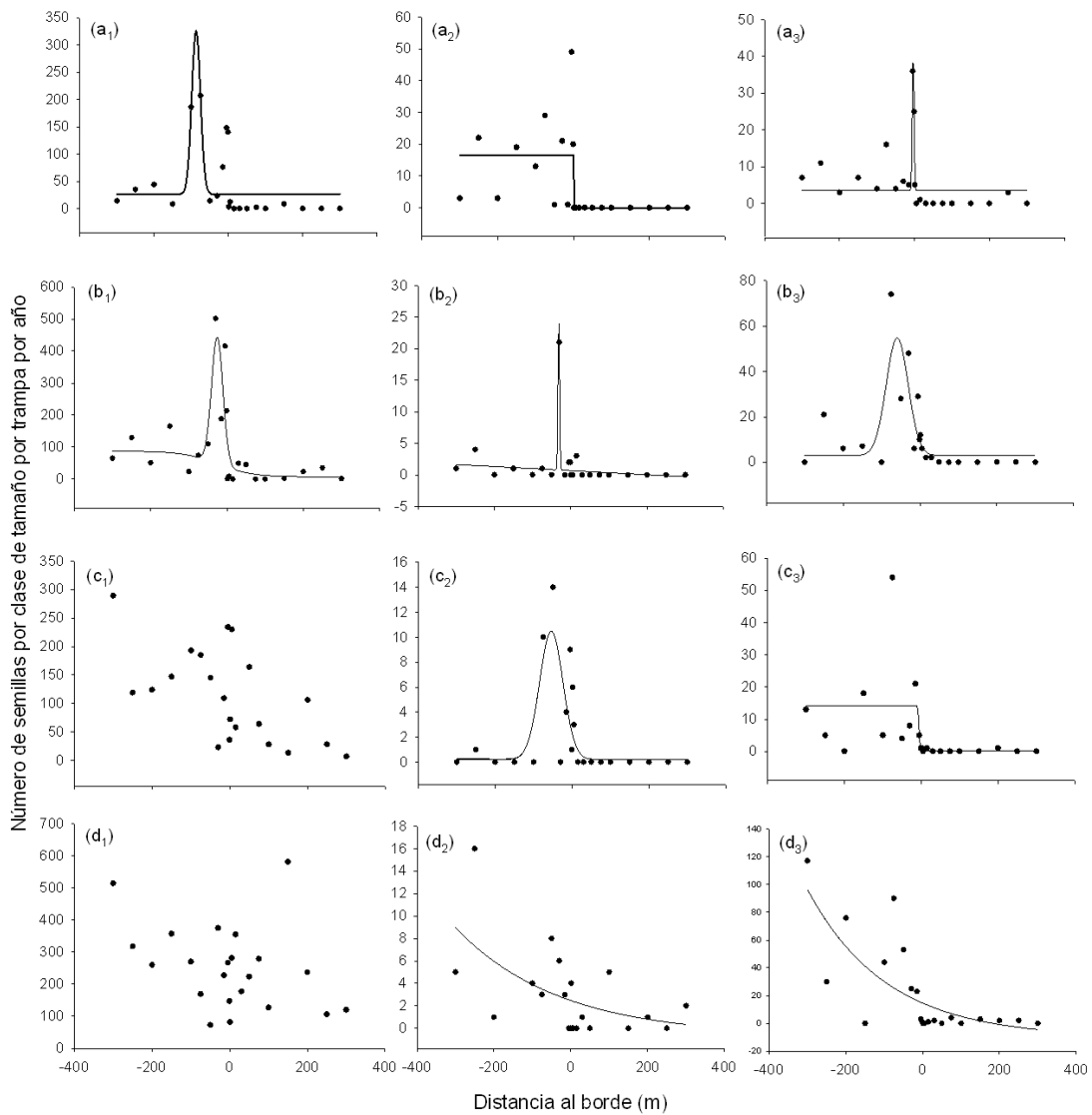


Figura 5.3. Número de semillas endozoocóricas por clase de tamaño en función de la distancia al borde en el bosque Atlántico del nordeste de Argentina. Los números en subíndice corresponden a: (1) semillas muy pequeñas, (2) pequeñas y (3) medianas. (a) pino joven, (b) pino edad intermedia, (c) pino maduro y (d) eucalipto. Los valores negativos del eje x corresponden al bosque nativo y los valores positivos a la plantación.

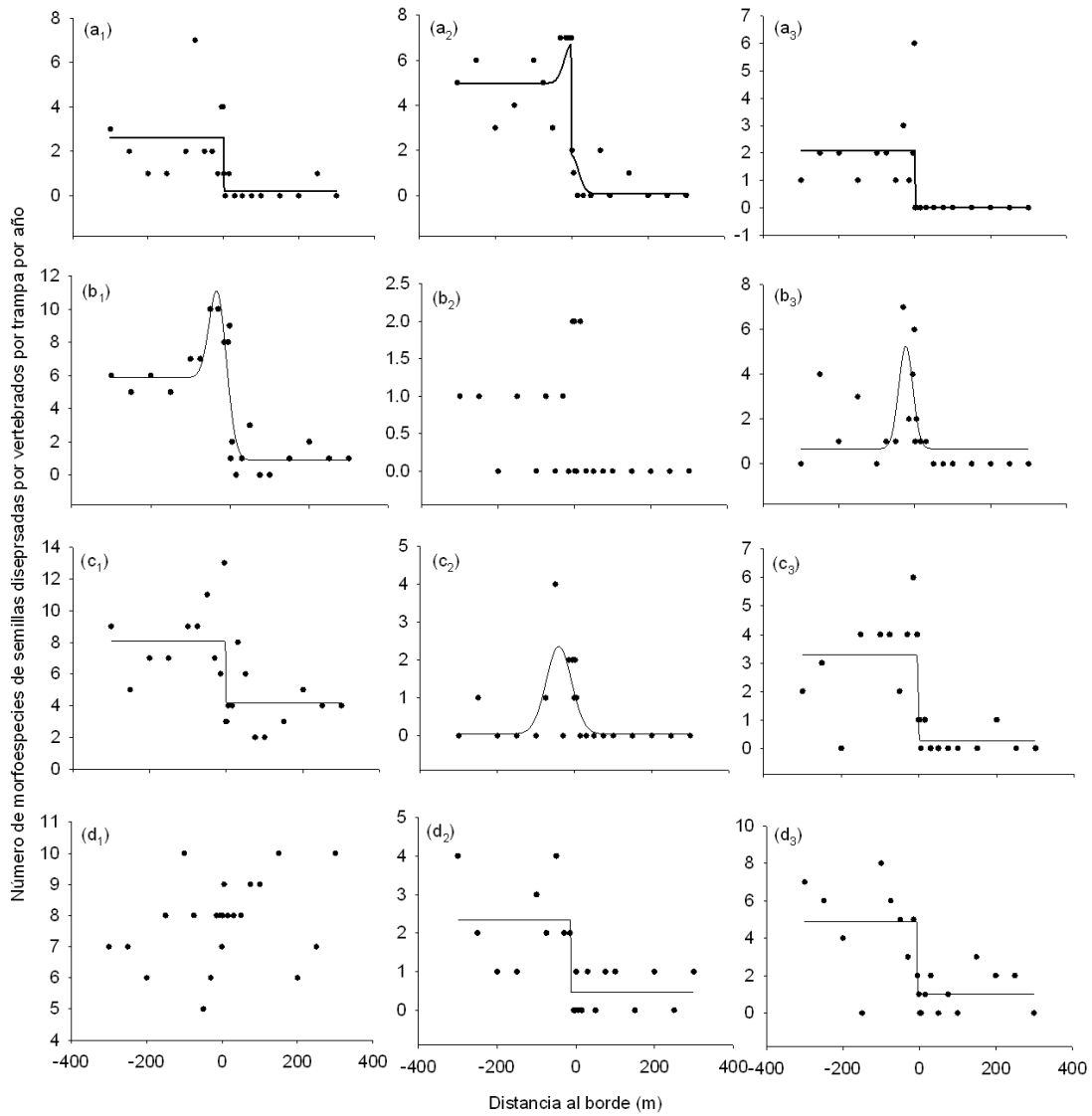


Figura 5.4. Riqueza de especies de las semillas endozoocóricas por clase de tamaño en función de la distancia al borde en el bosque Atlántico del nordeste de Argentina. Los números en subíndice corresponden a: (1) semillas muy pequeñas, (2) pequeñas y (3) medianas. (a) pino joven, (b) pino de edad intermedia, (c) pino maduro y (d) eucalipto. Los valores negativos del eje x corresponden al bosque nativo y los valores positivos a la plantación.

Tabla 5.1. Respuesta e influencia (magnitud y extensión) del efecto borde sobre la lluvia de semillas endozoocóricas en cuatro bordes entre bosque nativo y plantación forestal en el Bosque Atlántico del noreste de Argentina. J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto, Exp.: exponencial, Sig.: sigmoidea, UM: unimodal modificada, Ymax: asíntota superior de la curva de mejor ajuste, Ymin: asíntota inferior de la curva de mejor ajuste.

	Ambiente	Tamaño	Modelo	R ²	p	Respuesta	Ymax	Ymin	Magnitud		Extensión (m)
									bosque nativo	plantación	
Número de semillas	J	muy chicas	Unimodal	0,51	0,0011	positiva	26,32	26,32	0,85	0	173
		chicas	Sig.	0,41	0,02	transición	16,45	0	0	0	0
		medianas	Unimodal	0,89	<0,0001	positiva	3,50	3,50	0,85	0,60	22
	I	muy chicas	UM	0,56	0,0019	positiva	87,22	6,63	0,19	0,90	314
		chicas	UM	0,93	<0,0001	positiva	1,64	0	0,88	1	458
		medianas	Unimodal	0,55	0,0006	positiva	2,98	2,98	0,90	0,50	185
	M	muy chicas	Media	-	<0,0001	nula	113,64	113,64	0	0	0
		chicas	Unimodal	0,49	0,0014	positiva	0,22	0,22	0,96	0,82	214
		medianas	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	E	muy chicas	Media	-	<0,0001	nula	252,09	252,09	0	0	0
chicas		Exp.	0,23	0,03	transición	-	-	-	-	> 600	
		medianas	Exp.	0,49	0,0006	transición	-	-	-	-	> 600
Riqueza de semillas	J	muy chicas	UM	0,83	<0,0001	transición	4,98	0,08	0,15	0,91	80
		chicas	Sig.	0,46	0,0027	positiva	2,09	0	0	0	0
		medianas	Sig.	0,39	0,0073	transición	2,64	0,20	0	0,86	2
	I	muy chicas	UM	0,80	<0,0001	positiva	5,88	0,88	0,31	0,68	43
		chicas	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
		medianas	UM	0,38	0,0097	positiva	0,67	0,67	0,77	0,61	109
	M	muy chicas	Sig.	0,47	0,0022	transición	8,09	4,19	0	0	0
		chicas	UM	0,44	0,0039	positiva	0,05	0,05	0,67	0,41	232
		medianas	Sig.	0,59	0,0002	transición	3,30	0,25	-0,72	0,36	6
	E	muy chicas	Media	-	<0,0001	nula	7,80	7,80	0	0	0
chicas		Sig.	0,52	0,001	transición	2,33	0,46	-0,67	0	0	
medianas		Sig.	0,51	0,0012	transición	4,88	1	-0,66	0	3	

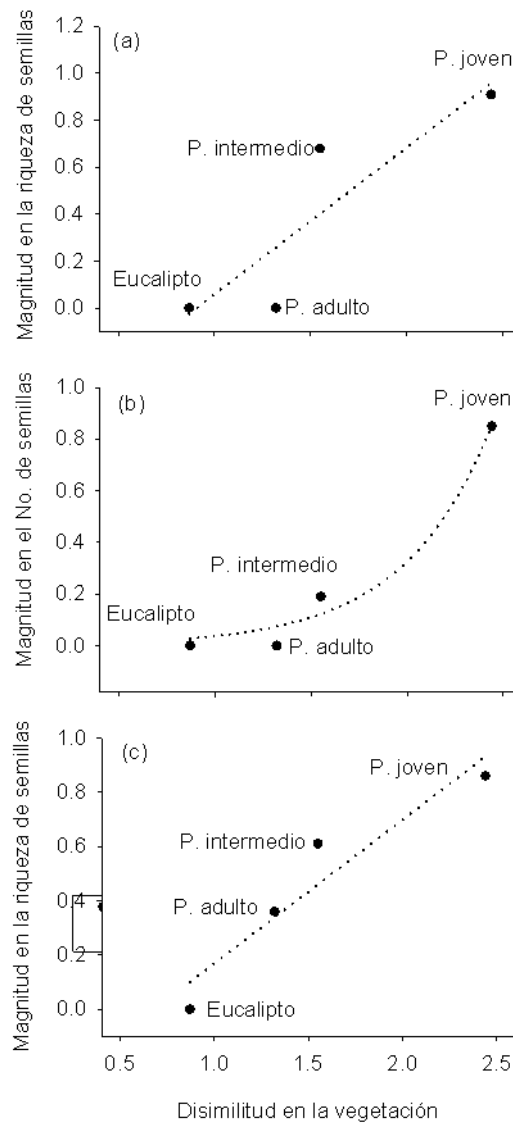


Figura 5.5. Relación entre el contraste de la estructura de la vegetación entre ambientes (distancia euclidiana en un análisis de MDS) sobre la magnitud (la diferencia entre la asíntota superior e inferior) del efecto borde en la riqueza de la lluvia de semillas endozoocóricas entre el bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. Magnitud (a) del efecto borde en la riqueza de semillas muy pequeñas en la plantación, magnitud (b) del efecto borde en el número de semillas muy pequeñas en el bosque nativo y la magnitud (c) del efecto borde en la riqueza de semillas medianas en el bosque nativo.

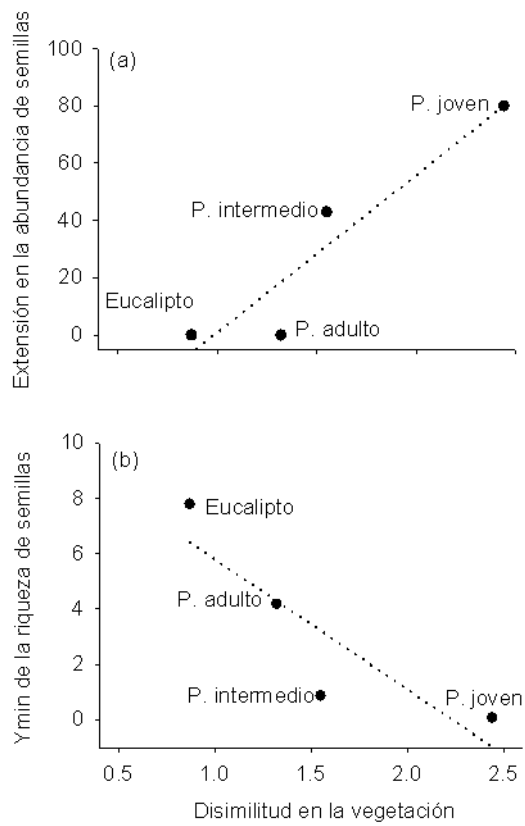


Figura 5.6. Relación entre el contraste de la estructura de la vegetación entre ambientes (distancia Euclidiana en el análisis de MDS) sobre la extensión del efecto borde y el Ymin entre el bosque nativo y la plantación forestal en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. Extensión (a) del efecto borde en la abundancia de la lluvia de semillas endozoocóricas muy chicas, Ymin (b) de la riqueza de la lluvia de semillas endozoocóricas muy pequeñas.

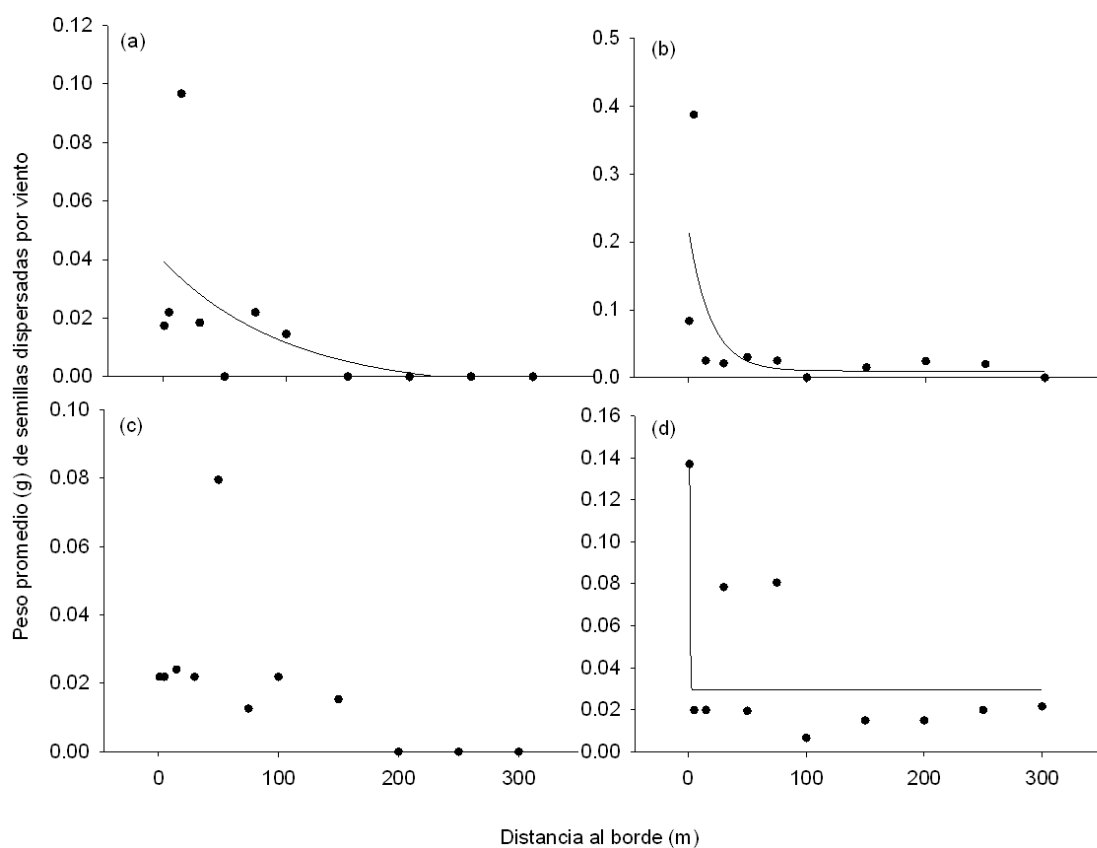


Figura 5.7. Peso promedio de las semillas dispersadas por viento desde el borde hacia la plantación forestal en el bosque Atlántico del nordeste de la Argentina. (a) pino joven, (b) pino edad intermedia, (c) pino maduro y (d) eucalipto.

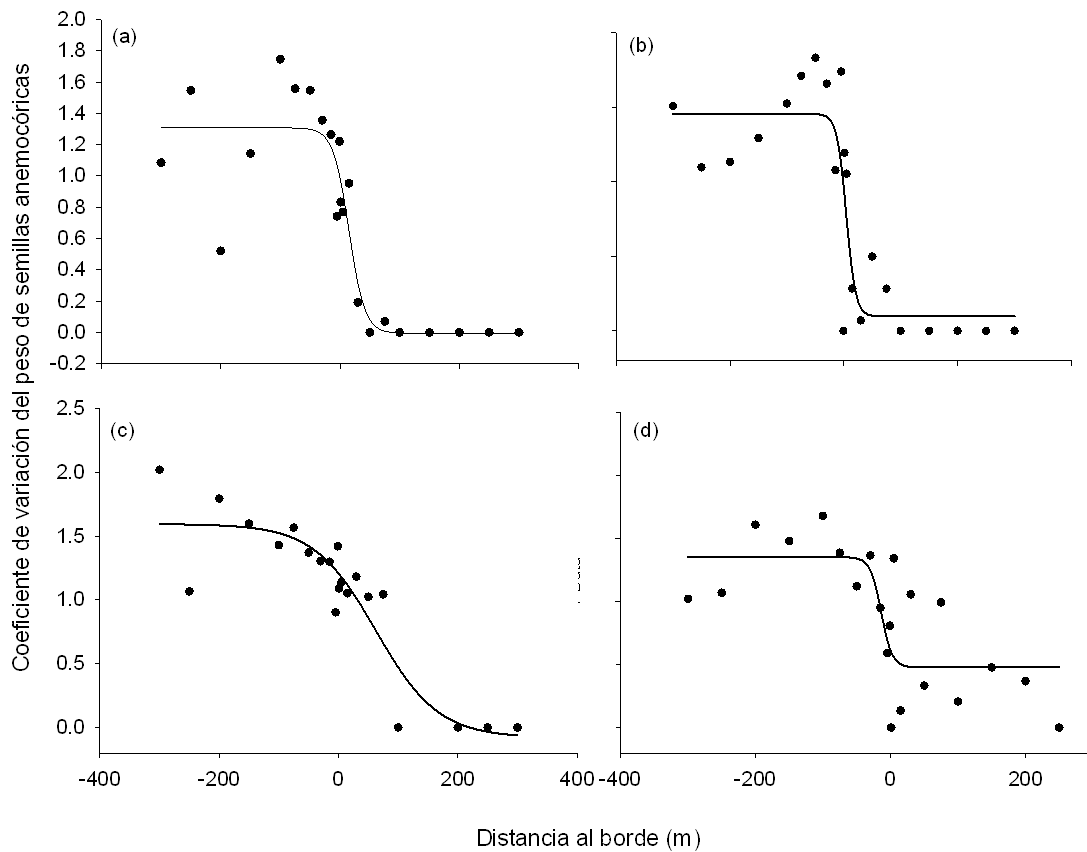


Figura 5.8. Coeficiente de variación del peso de las semillas dispersadas por viento en función de la distancia al borde en el bosque Atlántico del nordeste de Argentina. (a) pino joven, (b) pino edad intermedia, (c) pino maduro y (d) eucalipto. Los valores negativos del eje x corresponden al bosque nativo y los valores positivos a la plantación.

Discusión

La influencia del efecto borde sobre el tamaño y peso de las semillas dispersadas dependió del tipo de borde y del agente de dispersión. Las respuestas observadas para la abundancia y riqueza de semillas endozoocóricas en los tipos de borde bosque nativo-plantación forestal apoyan la hipótesis que las semillas más grandes son más sensibles al efecto borde. La influencia del efecto borde sobre las semillas anemocóricas dispersadas dependió del peso de las semillas y del contraste entre ambientes.

Hubo una tendencia a la disminución del peso promedio de las semillas anemocóricas dispersadas en las plantaciones según el grado de contraste entre el

bosque nativo y las plantaciones. El peso promedio de las semillas dispersadas en las plantaciones recientes (alto contraste) fue mayor que en las plantaciones maduras (bajo contraste). Este patrón podría deberse a que el aumento de barreras físicas y la disminución de la velocidad del viento (Pazos et al., 2013) desde la plantación de pino joven hacia la plantación de eucalipto podría dificultar la llegada de las semillas de mayor tamaño. Si bien el peso de las semillas dispersadas podría explicar el patrón observado cabe destacar que en este trabajo no se tuvo en cuenta la morfología de las semillas anemocóricas dispersadas (aladas, plumosas, pilosas, etc), un factor muy influyente en el mecanismo de transporte (Augsperger, 1986).

En relación a las semillas dispersadas por aves y murciélagos, las semillas muy pequeñas fueron las más abundantes en todos los ambientes, y las semillas grandes las menos abundantes. Esto podría estar relacionado con la alta tasa de defaunación y extracción de madera que ha sufrido el área de muestreo a lo largo de su historia (Escobar, 2010). Las aves y los mamíferos más sensibles a la caza son los de mayor tamaño como las pavas de monte, tucanes, yeruvá, entre otros (Da Silva y Tabarelli, 2000; Galetti, 2001); y estos son a su vez los dispersores de semillas más grandes. Un posible ejemplo de esto es el caso de la palmera Pindó que, si bien está presente en el área, solo se colectaron un total de 14 semillas durante el muestreo. En relación a la alta tasa de extracción de madera, los sitios de muestreo se encuentran dentro del área de distribución original de la especie *Euterpe edulis* (Gatti et al., 2008), una palmera con semillas de gran tamaño e importancia económica; sin embargo durante el muestreo no se registró la presencia de esta especie en la zona ni se colectaron sus semillas.

En el bosque nativo, el ecotono se encuentra bajo condiciones ambientales muy diferentes al interior del bosque. Mayor incidencia de luz, temperatura y viento, y menor humedad (Williams Linera, 1990a) son algunas de las condiciones ambientales que caracterizan a los bordes. En particular, en los sistemas forestales el borde es dinámico y estas condiciones se ven sujetas al ciclo de corte siendo extremas en los inicios de la plantación y más suaves en las últimas etapas de la misma. El tamaño de las semillas se encuentra directamente relacionado con las condiciones de germinación y establecimiento de las plantas (Moles y Westoby, 2004). Semillas más pequeñas germinan en poco tiempo (Rose y Poorter, 2003; Baraloto et al., 2005) y, en general, sus plántulas se desarrollan mejor en condiciones de alta luminosidad (Salisbury, 1942;

Foster y Janson, 1985; Hewitt, 1998). Las semillas más grandes en general presentan dormancia y sus plántulas son tolerantes a la sombra (Foster y Janson, 1985). Las condiciones más extremas benefician el establecimiento de plantas pioneras (semillas pequeñas) (cita) y perjudican el establecimiento de las plantas tolerantes a la sombra (semillas grandes). Si la lluvia de semillas en la zona de borde se compone en su mayoría por semillas de menor tamaño a lo largo de todo el ciclo forestal, la probabilidad que el proceso de regeneración natural del bosque sea alterado aumenta, ya que el ecotono quedaría atascado en estadios sucesionales tempranos con dominancia de pioneras y la consecuente pérdida de diversidad de la comunidad de plantas.

Desde una perspectiva evolutiva, la reducción en el tamaño de las semillas tiene importantes consecuencias negativas en la dinámica de las poblaciones y comunidades de plantas. En bosques semidecíduos y zonas de selva defaunadas, Galetti et al. (2013) demostraron la influencia de la defaunación en la reducción en el tamaño de las semillas de *Euterpe edulis* que puede resultar en un incremento de la vulnerabilidad de las semillas a la desecación y en la disminución del tamaño de las plántulas, dando como resultado poblaciones más sensibles al daño por herbivoría. Las comunidades de plantas provenientes de especies de semillas de menor tamaño estarían compuestas, principalmente, por plantas pioneras con la consecuente pérdida de las especialistas de bosque (Foster y Janson, 1985) y su fauna asociada.

La relevancia de incluir el tamaño y peso de las semillas dispersadas en los trabajos sobre el efecto borde, radica en su gran influencia en la ecología y evolución de las comunidades de plantas. Las plantaciones forestales presentan diferentes situaciones de luminosidad, temperatura y humedad a lo largo de su crecimiento; esto implica que el éxito de germinación y establecimiento de las semillas dispersadas dependerá en gran medida de la edad de la plantación y el tamaño de la semilla. Este trabajo muestra la importancia de considerar la influencia del contraste entre ambientes adyacentes al borde y el agente dispersor sobre el tamaño y/o peso de las semillas dispersadas en el ecotono.

VI

POSIBLES MECANISMOS GENERADORES DE LOS PATRONES DE LLUVIA DE SEMILLAS EN LOS BORDES

Introducción

Los factores determinantes de la distribución espacial de las semillas dispersadas difieren según el agente dispersor. Por un lado, la distribución espacial de las semillas dispersadas por agentes abióticos se encuentra influenciada por factores como la morfología y peso de las semillas, la altura a la que son liberadas, la velocidad de las corrientes de aire y el tiempo de abscisión de las semillas (Augspurger, 1986; Augspurger y Franson, 1987; Greene y Johnson, 1996, Pazos et al., 2013). Por otro lado, la distribución de las semillas dispersadas por vertebrados es mucho más variable, dependiendo tanto de las características de la planta y su fruto como de la identidad y el comportamiento del dispersor (Schupp, 1993). Sin embargo, aún se desconoce cómo actúan estos factores para determinar los patrones de distribución de semillas observados en ambientes modificados.

En esta Tesis se estudió la influencia del efecto borde en los patrones de distribución de semillas debido a la influencia de los bordes sobre los agentes dispersores y la vegetación (ver Capítulo III). El patrón de lluvia de semillas dispersadas por animales dependerá de la respuesta de la fauna al borde la cual es muy compleja, ya que está influenciada por el comportamiento de los dispersores y por la distribución de recursos en el borde. En la zona de transición entre ambientes suelen estar ausentes las especies características del interior del bosque (por ejemplo, los dispersores de mayor tamaño), mientras que los bordes son preferidos por especies más generalistas (especies de borde). En este sentido, la función de cada especie como dispersor de semillas seguirá un patrón particular asociado a los tipos de hábitats que pueda utilizar, su grado de especialización y su comportamiento. Por ejemplo, en franjas

de tala rasa en la amazonia peruana, se ha registrado que la llegada de semillas dispersadas por murciélagos desde el bosque disminuye menos que en el caso de las semillas dispersadas por aves (Gorchov et. al., 1993). Esta diferencia en el patrón de dispersión de semillas es consistente con que los murciélagos son más propensos a defecar en vuelo (de Foresta et al., 1984) en lugar de hacerlo en perchas como las aves.

En las semillas dispersadas por viento el tamaño de las semillas es un factor determinante de la distancia de dispersión; semillas más grandes alcanzan distancias de dispersión más cortas (Greene y Johnson, 1993). Además, la altura y densidad de la vegetación juega también un papel relevante ya que influyen directamente sobre la velocidad horizontal de viento. Áreas abiertas presentan vientos más fuertes que los existentes en ambientes cerrados (Nathan et al., 2002). En este sentido, el efecto borde sobre las semillas dispersadas por viento se encuentra fuertemente influenciado por el contraste entre los ambientes.

El objetivo de este capítulo es estudiar los posibles mecanismos por los cuales el efecto borde influye en las semillas dispersadas en la zona de transición entre el bosque nativo y plantaciones forestales. La hipótesis de trabajo es que el patrón de la lluvia de semillas endozoocóricas en el ecotono está determinado por los movimientos de los dispersores, los cuales dependen de la disponibilidad de recursos (Hipótesis 3). Se espera que la abundancia y riqueza de aves y murciélagos frugívoros esté positivamente correlacionada con la abundancia, densidad y área basal de las especies arbóreas con frutos carnosos (PREDICCIÓN 3.a); y que la abundancia y riqueza de semillas dispersadas por aves y murciélagos esté positivamente relacionada con la abundancia y riqueza de sus dispersores (PREDICCIÓN 3.b). En cuanto al patrón de semillas arbóreas dispersadas por viento en las plantaciones, la hipótesis es que la misma está influenciada por las barreras físicas y el peso de las semillas (Hipótesis 4). Esperamos que la abundancia de la lluvia de semillas sea mayor en plantaciones forestales con menor altura y densidad de la vegetación (PREDICCIÓN 4.a), y que el peso promedio de la lluvia de semillas en las plantaciones se encuentre inversamente relacionado con la densidad y altura de los árboles (PREDICCIÓN 4.b).

Materiales y métodos

Muestreo de aves y murciélagos

El muestreo de aves y murciélagos se realizó en los cuatro ecotonos entre bosque nativo y plantaciones forestales descritos en el Capítulo II, que representan un gradiente de contraste entre ambos ambientes. En cada sitio de muestreo se realizaron capturas de aves y murciélagos con redes de niebla (12 x 2 m) ubicadas a 15, 150 y 300 metros del borde y hacia cada uno de los ambientes, con 3 réplicas (red) por distancia. Las redes de niebla operaron al amanecer (aves) y en el crepúsculo (murciélagos) por un total de 8 horas diarias durante los meses de octubre 2010 a marzo 2011. Durante los muestreos de murciélagos se evitó las noches de luna llena, debido a la menor actividad de los mismos en estas condiciones (Lang et al., 2006). Todos los individuos capturados fueron identificados a nivel de especie. Para colectar las heces, las aves fueron colocadas en un recipiente durante 5 minutos y luego fueron liberadas. A los murciélagos se los colocó en una bolsa de tela durante 30 minutos únicamente en los casos en que el individuo no haya defecado en la red; en tal caso, las heces fueron guardadas antes de retirar el murciélago de la red. El material colectado a partir de las heces se guardó en un sobre y se secó en estufa a 60°C durante 48 horas; luego se separaron las semillas presentes y se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible.

Las semillas utilizadas para abordar las predicciones planteadas en este capítulo (PREDICCIONES 3.a,b y 4.a,b) fueron las capturadas en las trampas de semillas. El diseño experimental utilizado para la captura de las semillas se encuentra descrito en el Capítulo II de Metodología general (Diseño de muestreo general). La metodología utilizada para estimar las variables de vegetación (riqueza, área basal y densidad de especies arbóreas) está descrita en el Capítulo III, mientras que el procedimiento realizado para obtener el peso de las semillas dispersadas por viento se encuentra descrito en el Capítulo V.

Análisis de datos

Se realizaron análisis de regresión simple para examinar la influencia de la riqueza, área basal y densidad de especies arbóreas con fruto carnoso en el número de individuos y la riqueza total de especies de aves y murciélagos frugívoros (PREDICCIÓN 3.a). De la misma manera se examinó la relación entre el número de individuos y la riqueza de aves y murciélagos frugívoros con el número y riqueza de la lluvia de semillas endozoocóricas (PREDICCIÓN 3.b). Para estas regresiones se utilizaron los datos provenientes de las trampas de semillas y de las redes de niebla correspondientes a las distancias 15, 150 y 300 m desde el borde hacia el interior de cada ambiente (bosque nativo y plantaciones forestales).

Utilizando análisis de regresión simple se relacionó la abundancia y riqueza promedio en la lluvia de semillas anemocóricas en cada plantación con la altura y densidad promedio de las especies arbóreas, nativas y exóticas, en dichos ambientes (PREDICCIÓN 4.a). También se examinó la influencia de la densidad de especies arbóreas, nativas y exóticas, presentes en las plantaciones en el peso promedio de las semillas dispersadas por viento (PREDICCIÓN 4.b). Adicionalmente, se analizó la correlación entre la abundancia del murciélago *Sturnira lilium* y la cobertura del arbusto *Piper sp* en cada ambiente.

Adicionalmente y de manera descriptiva, se estimó el porcentaje de ocurrencia y frecuencia de cada especie/morfoespecie de semilla representada en las heces de las aves y murciélagos frugívoros capturados. El porcentaje de ocurrencia se calculó como el cociente entre el número de heces en que aparece cada especie/morfoespecie de semillas y el número total de heces. El porcentaje de frecuencia se calculó como el cociente entre el número de semillas pertenecientes a cada especie/morfoespecie presentes en cada caca y el número total de semillas.

Resultados

Aves y murciélagos

Se muestrearon un total de 3125.4 horas/red, de las cuales 1788 horas/red corresponden al muestreo de aves y las restantes 1337.4 horas/red al muestreo de murciélagos. Se capturó un total de 251 aves que representaron a 46 especies de las cuales 22 fueron frugívoras (Apéndice E). De las especies frugívoras capturadas, se

colectaron un total de 18 muestras de heces con semillas pertenecientes a 11 especies de plantas (Tabla 6.1). Con respecto a los murciélagos, se capturó un total de 60 individuos pertenecientes a cuatro especies de las cuales tres son frugívoras (Apéndice F). De las especies frugívoras capturadas se colectaron un total de 27 muestras de heces con semillas pertenecientes a 6 especies de plantas (Tabla 6.2).

Tabla 6.1. Porcentaje de ocurrencia y frecuencia de las especies de semillas encontradas en las heces de aves capturadas. %o: porcentaje de ocurrencia, %f: porcentaje de frecuencia. M: morfoespecie

	<i>B. ruficapillus</i> (n=2)		<i>T. mellanops</i> (n=4)		<i>Turdus</i> (n=3)		<i>P. fascicauda</i> (n=8)	
	%o	%f	%o	%f	%o	%f	%o	%f
Urticaceae								
<i>Urera tubiflora</i>	0	0	75	58	0	0	0	0
Rubiaceae								
<i>Geophila repens</i>	0	0	0	0	0	0	12.5	12.5
Solanaceae								
<i>S. granulosum-leprosum</i>	0	0	25	25	0	0	0	0
<i>Solanum sp</i>	0	0	0	0	0	0	25	25
Sapindaceae								
<i>Allophylus edulis</i>	0	0	0	0	0	0	12.5	12.5
Moraceae								
<i>Sorocea ilicifolia</i>	50	50	0	0	0	0	0	0
<i>Maclura tinctoria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
Lauraceae								
<i>Ocotea puberula</i>	50	50	0	0	33	33.3	0	0
Cecropiaceae								
<i>C. pachystachya</i>	0	0	25	16.4	0	0	0	0
M81	0	0	0	0	33	16.6	0	0
M97	0	0	0	0	33	22.2	0	0
Pulpa	0	0	0	0	66	27.7	50	50

Tabla 6.2. Porcentaje de ocurrencia y frecuencia de las semillas encontradas en heces de murciélagos.
%o: porcentaje de ocurrencia, %f: porcentaje de frecuencia.

	<i>S. lilium</i>		<i>C. perspicillata</i>	
	(n=27)		(n=1)	
	%o	%f	%o	%f
Piperaceae				
<i>Piper amalago</i>	44.4	17.9	0	0
Solanaceae				
<i>Solanum granulosum-leprosum</i>	18.5	11.1	100	100
M49	3.7	3.7	0	0
M96	11.1	14.9	0	0
Cecropiaceae				
<i>Cecropia pachystachya</i>	11.1	41.4	0	0
Moraceae				
<i>Maclura tinctoria</i>	3.7	10.8	0	0
Pulpa	22.2	0.2	0	0

Mecanismos asociados a la lluvia de semillas

El número de aves frugívoras aumentó junto con el área basal de las especies arbóreas de fruto carnoso (Fig 6.1) en los bordes formados por bosque nativo y las plantaciones de pino joven, edad intermedia y maduro ($R^2=0.83$ y $p=0.007$ $R^2=0.9$ y $p=0.002$ y $R^2=0.73$ y $p=0.01$, respectivamente); mientras que en el borde bosque nativo-eucalipto no se encontró relación ($R^2<0.5$ y $p > 0.05$). No se encontró relación entre el número de aves frugívoras y la abundancia y densidad de las especies arbóreas con fruto carnoso ($R^2<0.5$ y $p > 0.05$, en ambos casos).

El número de semillas endozoocóricas dispersadas aumentó con el número de aves frugívoras en todos los tipos de borde (bosque nativo-P. joven: $R^2=0.77$, $p=0.01$; bosque nativo-P. edad intermedia: $R^2=0.48$, $p=0.07$; bosque nativo-P. maduro: $R^2=0.67$, $p=0.02$; bosque nativo-eucalipto: $R^2=0.71$, $p=0.02$) (Fig 6.2). La riqueza de semillas endozoocóricas dispersadas aumentó con la riqueza de aves frugívoras en los bordes formados por bosque nativo y plantaciones de pino joven, mediano y maduro (Fig 6.3) ($R^2=0.68$, $p=0.02$; $R^2=0.55$, $p=0.05$ y $R^2=0.65$, $p=0.03$, respectivamente),

mientras que en el borde formado por bosque nativo-eucalipto no presentaron relación ($R^2 < 0.5$ y $p > 0.05$).

Si bien el número total de semillas anemocóricas no presentó una relación significativa con la densidad de las especies arbóreas, se pudo observar una tendencia a una disminución del número total de semillas anemocóricas ante el aumento de la densidad de especies leñosas (fig 6.4a). Por otro lado, la riqueza de semillas dispersadas por viento disminuyó al aumentar la densidad de las especies arbóreas presentes en las plantaciones ($R^2 = 0.92$; $p = 0.03$) (Fig 6.4b). Además, el peso promedio del total de las semillas anemocóricas dispersadas en las plantaciones disminuyó frente al aumento de la altura de las especies leñosas ($R^2 = 0.92$; $p = 0.02$), mientras que en el caso de la densidad de las especies leñosas se observó la misma tendencia (Fig. 6.5).

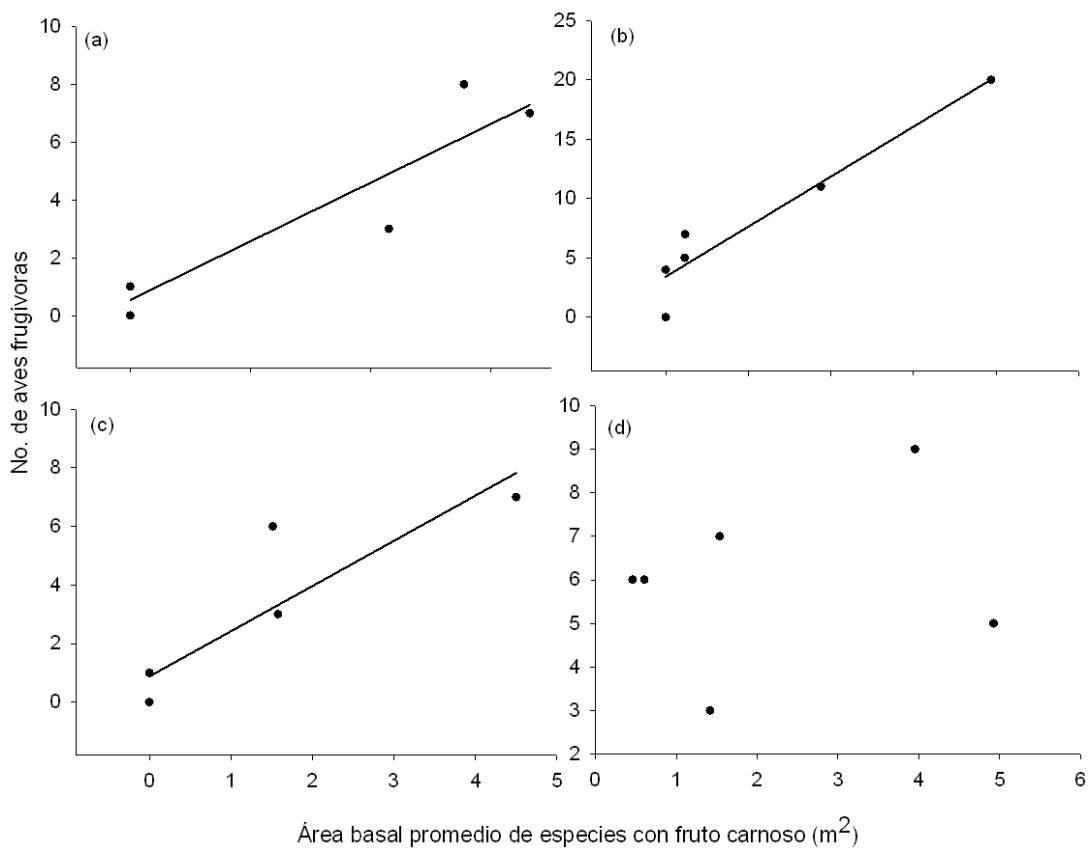


Figura 6.1. Número de aves frugívoras capturadas en 1788 horas/red en función del área basal promedio de especies arbóreas con fruto carnoso en el ecotono entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) eucalipto.

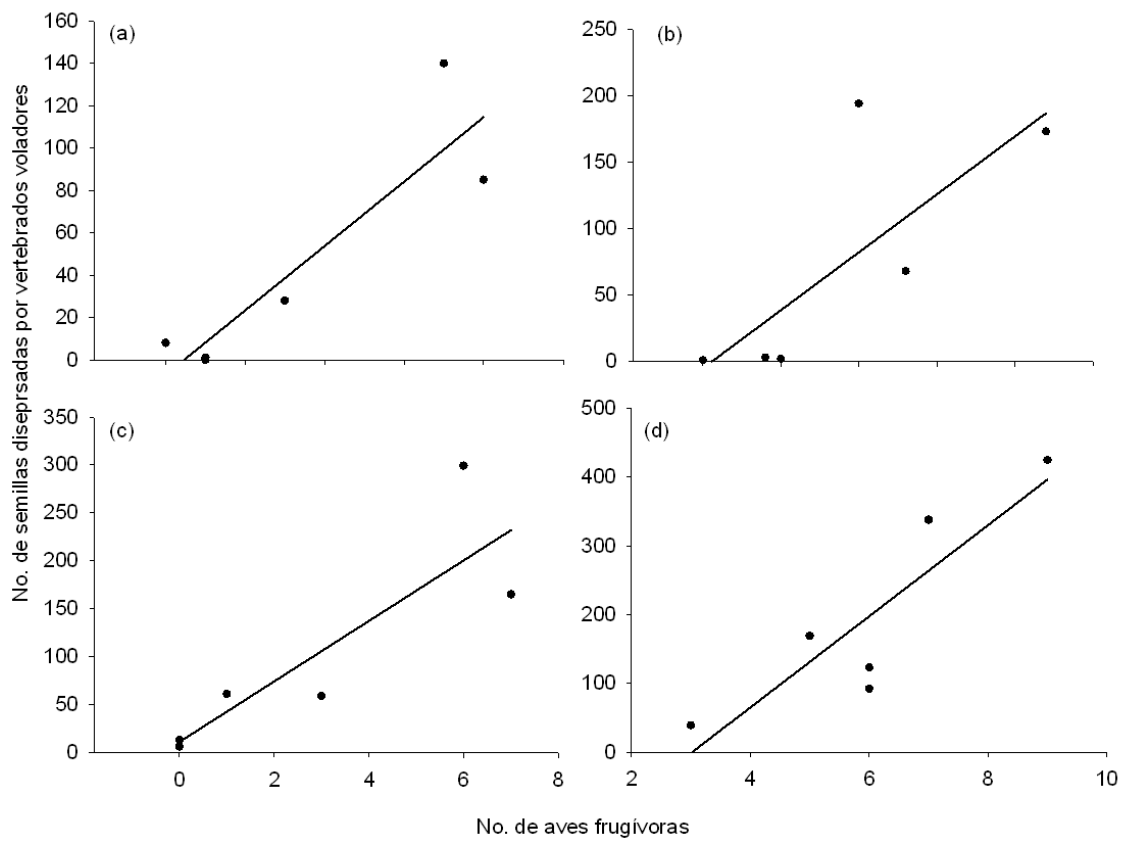


Figura 6.2. Número de semillas endozoocóricas presente en la lluvia de semilla (por trampa por año) en función del número de aves frugívoras capturadas en el ecotono entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) Pino joven, (b) Pino edad intermedia, (c) Pino maduro y (d) eucalipto.

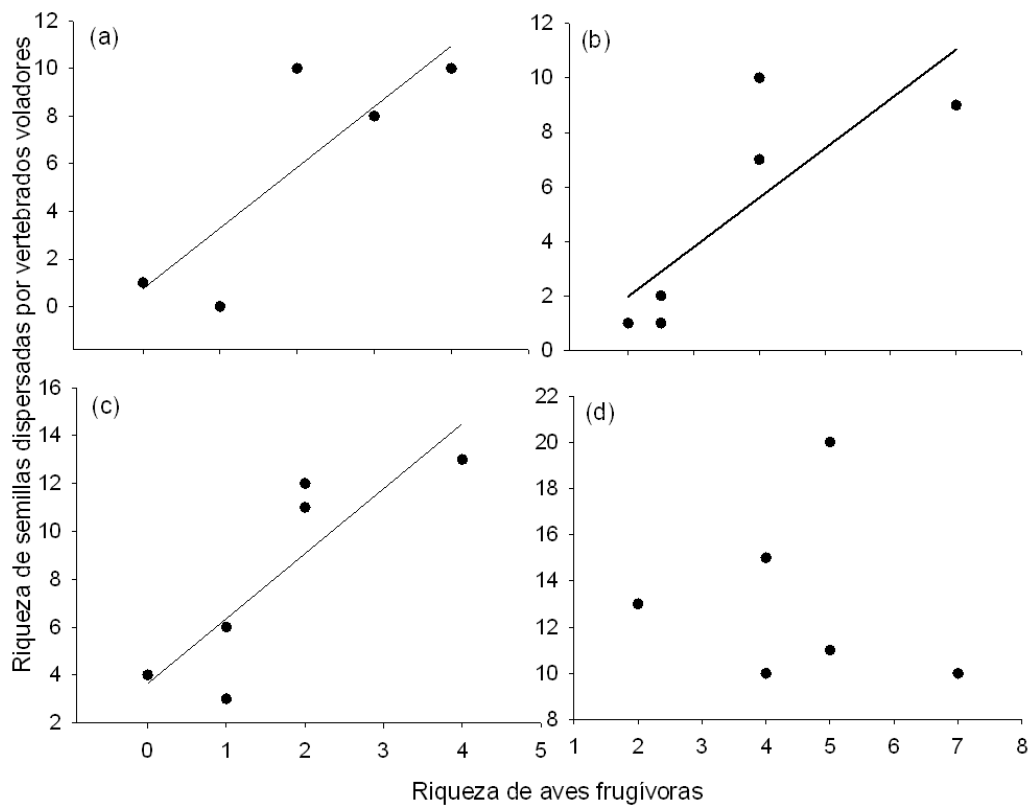


Figura 6.3. Número de especies en la lluvia de semillas endozoocóricas (por trampa por año) en función de la riqueza de aves frugívoras capturadas en el ecotono entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina. (a) bosque nativo-pino joven, (b) bosque nativo-pino edad intermedia, (c) bosque nativo-pino maduro y (d) bosque nativo-eucalipto.

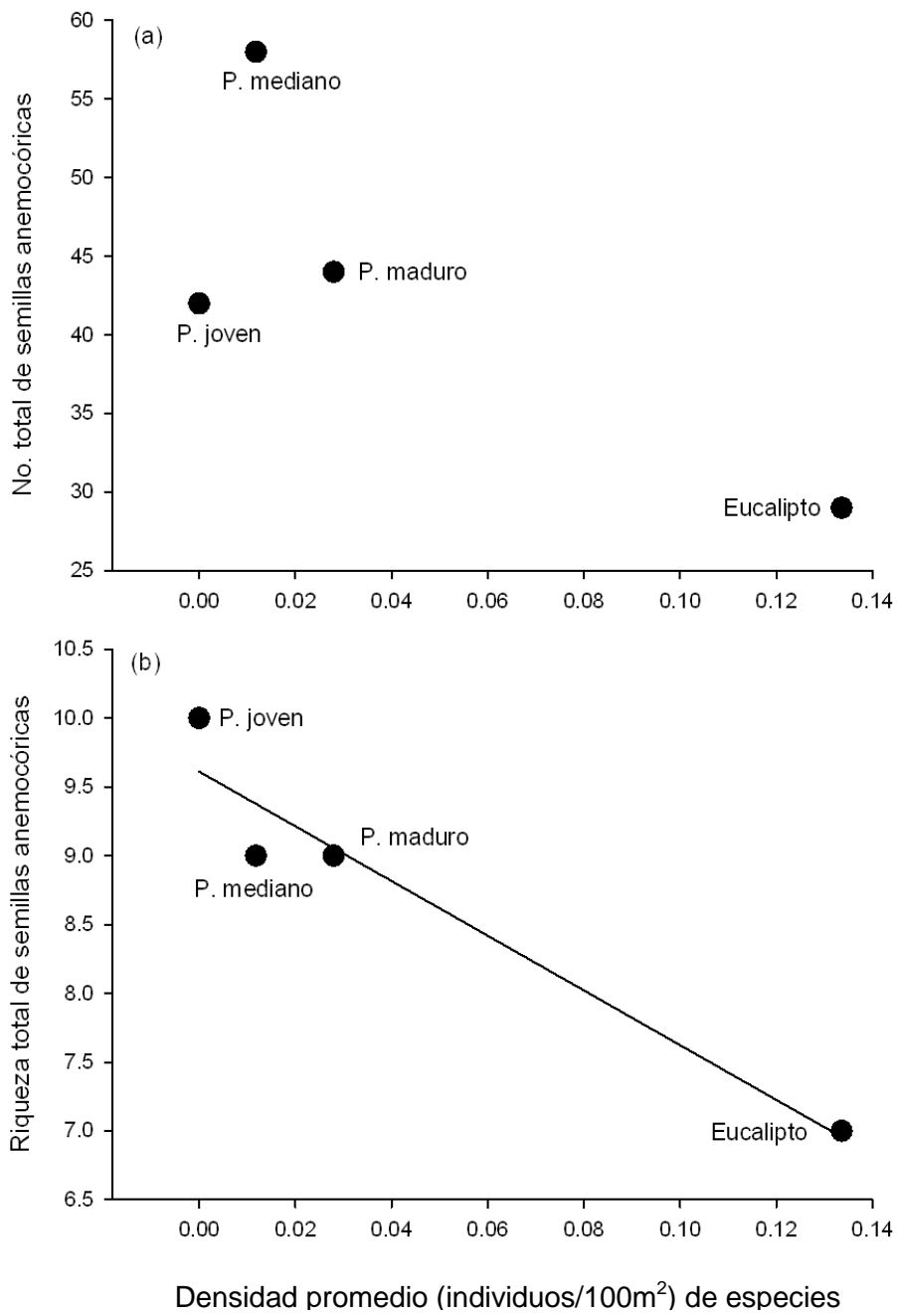


Figura 6.4. Número (a) y riqueza (b) total de semillas anemocóricas en función de la densidad promedio de especies leñosas, nativas y exóticas, presentes en cuatro plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina.

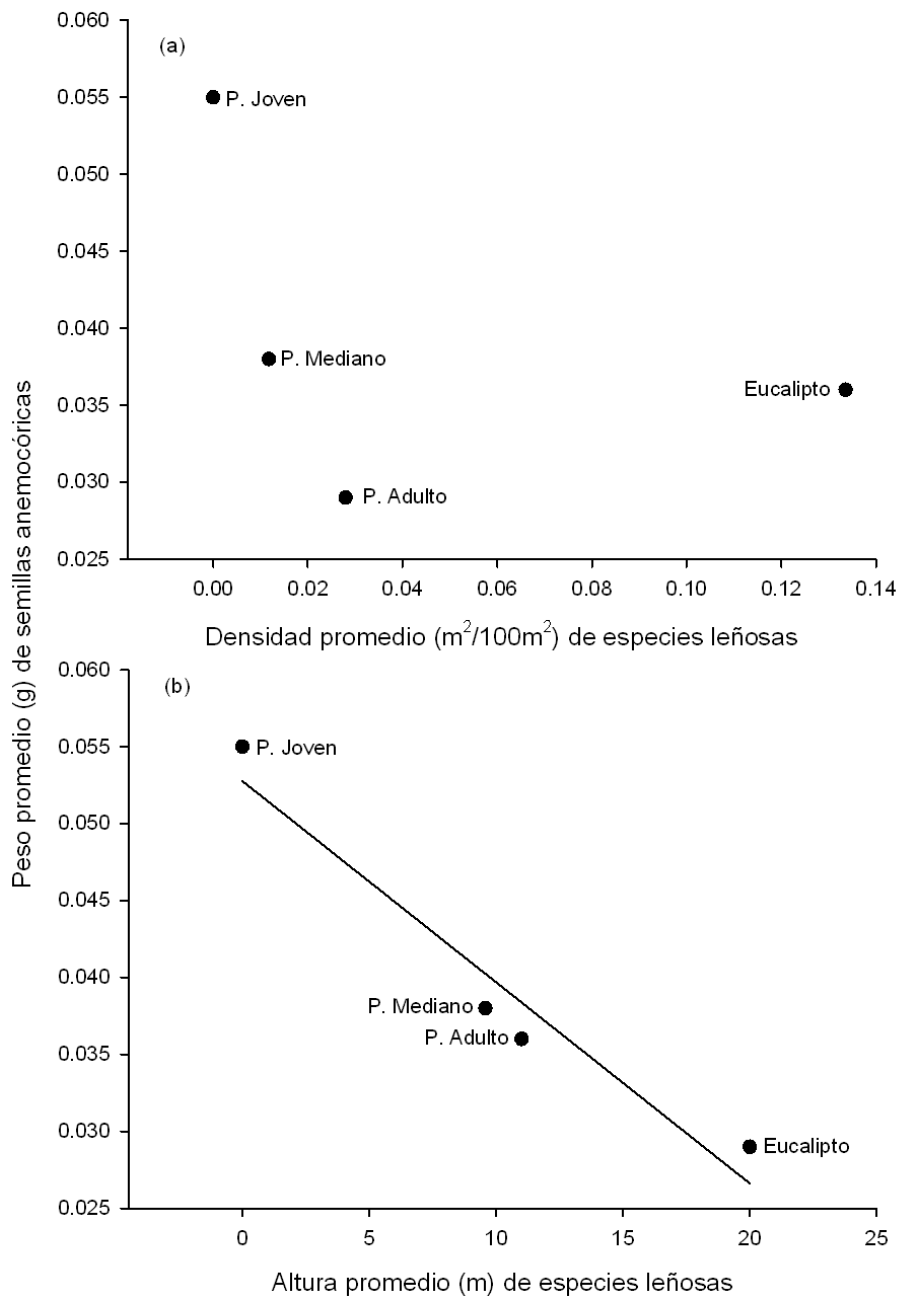


Figura 6.5. Peso promedio de la lluvia de semillas anemocóricas en función de la densidad y altura promedio de especies leñosas, nativas y exóticas, presentes en cuatro plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de la Argentina.

Discusión

Los resultados fueron consistentes con nuestras predicciones; así, el patrón de la lluvia de semillas endozoocóricas en el ecotono estuvo positivamente relacionado con la abundancia y riqueza de los dispersores y estos a su vez con la disponibilidad de recursos. Asimismo, en el caso de la lluvia de semillas anemocóricas los resultados apoyan la hipótesis de que en el ecotono la lluvia de semillas está fuertemente influenciada por las barreras físicas y que a su vez estas influyen en el peso de las semillas dispersadas.

De acuerdo a lo esperado, el número de aves frugívoras aumentó con el área basal de las especies leñosas con frutos carnosos presentes para cada distancia dentro de cada ecotono, a excepción del borde bosque nativo-eucalipto. Sin embargo, no se encontró relación con la densidad y riqueza de las especies arbóreas de frutos carnosos. Guariguata y Ostertag (2001) encontraron que, durante el proceso de sucesión en bosques subtropicales, el área basal era mayor en bosques maduros mientras que la densidad de fustes es mayor en etapas tempranas de la sucesión. En este sentido, al considerar al área basal como un indicador de la edad de las plantas, individuos de mayor área basal son individuos de mayor edad, sitios con mayor área basal en sus especies leñosas podrían presentar mayor disponibilidad de frutos. En muchas especies (sobre todo las tolerantes a la sombra) la fructificación no se produce hasta una determinada edad o estructura de la planta.

El número de semillas endozoocóricas dispersadas aumentó con el número de aves frugívoras pero no con el número de murciélagos. La ausencia de relación en el caso de los murciélagos posiblemente se deba a la baja tasa de captura de este taxón (57 individuos en total). El aumento de la riqueza de semillas ante la riqueza de frugívoros, observado en la mayoría de los ecotonos, podría estar indicando que en bordes con alto contraste es importante el aporte a la lluvia de semillas de diferentes especies de dispersores. Sin embargo, en bordes con bajo contraste la redundancia en el consumo de frutos por parte de los dispersores podría superar este factor y pocas especies de aves podrían dispersar diferentes especies de plantas.

Con respecto a la lluvia de semillas anemocóricas, tal como se esperaba, el número y riqueza de semillas totales dispersadas en cada plantación se correlacionó

negativamente con la densidad de las especies leñosas presentes en las mismas. Esto es consistente con la idea que en los ambientes más abiertos (plantaciones más jóvenes, menos densas) la velocidad del viento es mayor facilitando el transporte de las semillas anemocóricas. Además, se encontró una relación negativa entre el peso promedio de las semillas anemocóricas dispersadas en las plantaciones con la altura y la densidad de especies leñosas presentes en la plantación. Esto apoya la idea que la estructura de la vegetación, y sobre todo la densidad y altura de especies leñosas, tienen una fuerte influencia sobre el peso de las semillas anemocóricas presentes en la lluvia de semillas. Además, Greene y Johnson (1993) encontraron que las sámaras de mayor tamaño son dispersadas a menores distancias debido a que tienen mayor velocidad de caída.

VII

DISCUSIÓN GENERAL

Aporte a la teoría ecológica

El estudio del efecto borde ha tomado importancia creciente tanto en la teoría ecológica como en la ecología aplicada, ya que es un componente clave para entender cómo los disturbios antrópicos y la estructura del paisaje influyen en la dinámica de las comunidades y ecosistemas y en los procesos evolutivos. Sin embargo, la falta de un marco teórico unificado que permita entender y predecir los efectos de borde, ha dificultado la tarea de investigación. Esta tesis representa una contribución al expandir el marco teórico y analítico actual, desarrollado para explorar la respuesta de las poblaciones y comunidades al efecto borde (Ewers y Didham, 2006; Porensky, 2011; Zurita et al., 2012), para incluir aspectos funcionales (dispersión de semillas) en el efecto borde. Los resultados obtenidos son consistentes con que los mecanismos que determinan los patrones de distribución de poblaciones y comunidades en los bordes son los mismos que actúan para determinar las variaciones en los procesos ecológicos, como la dispersión de semillas. De esta manera, esta tesis es un aporte importante hacia una unificación y síntesis donde se postulen, prueben y definan los principios universales de las funciones de los bordes en el ecosistema.

El objetivo de esta tesis fue proponer posibles modelos de respuesta de la lluvia de semillas al efecto borde según el agente de dispersión, el peso y/o tamaño de las semillas y el contraste entre los hábitats, y probarlo en bordes con diferente contraste en la estructura de la vegetación (bajo y alto contraste). El objetivo no fue generalizar una respuesta para cada tipo de borde. En este sentido, se plantearon dos objetivos relacionados con patrones de respuesta al efecto borde sobre diferentes aspectos funcionales de la lluvia de semillas (agente de dispersión y tamaño/peso de las semillas) y un tercer objetivo que intenta explorar los mecanismos generadores de esos patrones.

Tal como se esperaba, el contraste entre ambientes explicó la magnitud de las respuestas de la lluvia de semillas al efecto borde, mientras que no sucedió lo mismo con la extensión. Los resultados de este estudio contribuyen al marco teórico actual sobre efecto borde (Fagan et al., 1999; Ries et al., 2004; Ries y Sisk, 2004). Los modelos predictivos y explicativos, como el modelo basado en la distribución de recursos propuesto por Ries y Sisk (2004), pueden expandirse conceptualmente con la incorporación de estos resultados referidos a aspectos funcionales del ecosistema y procesos ecológicos como la dispersión de semillas.

Si consideramos que las respuestas de la lluvia de semillas al efecto borde se deben principalmente a los mecanismos que actúan sobre los agentes dispersores, entonces, los patrones observados se podrían explicar por los mismos mecanismos propuestos por Ries et al (2006). En este sentido, los resultados de este trabajo apoyan la idea de que en bordes con alto contraste en la vegetación, los patrones de lluvia de semillas endozoocóricas (respuesta positiva) podrían estar dados por la distribución complementaria de recursos y/o por bordes como ambientes mejorados (*enhanced habitats*). Por el contrario, en los bordes de bajo contraste los patrones de lluvia de semillas (de transición) podrían estar dados por una distribución suplementaria de recursos. Los patrones de lluvia de semillas anemocóricas (de transición) están dados por el flujo de semillas transportadas por el viento desde la fuente (bosque nativo) hacia las plantaciones. Estos patrones estarían influenciados por la altura y densidad de la vegetación en el ecotono.

Aporte a la ecología aplicada

Luego de casi 40 años de investigación en ecología de la conservación, existe el consenso en la comunidad científica de que la fragmentación y la pérdida del hábitat constituyen dos de los procesos antrópicos con mayores impactos sobre la biodiversidad (Laurance y Bierregaard, 1997; Fahrig, 2003). En este contexto, el efecto borde es uno de los procesos más relevantes en la respuesta de las poblaciones y comunidades y en el desarrollo de funciones ecosistémicas (Murcia, 1995; Banks-Leite et al., 2010; Wimp et al., 2011; Porensky, 2011; van Halder et al., 2011). Pese a la reconocida importancia y relativamente larga historia de investigación sobre el efecto borde, la comprensión de los mecanismos implicados es considerablemente limitada, por lo que la teoría

disponible es todavía insuficiente para definir herramientas efectivas para tratar el problema. En consecuencia, en los últimos años son muchos los investigadores dedicados a la búsqueda de explicaciones generales para los patrones observados de efecto borde.

La inclusión de las respuestas funcionales en el estudio del efecto borde mejora nuestro conocimiento sobre los efectos de la fragmentación en el funcionamiento de los ecosistemas. El estudio de la lluvia de semillas es fundamental ya que se reconoce a la dispersión de semillas como un factor clave en la sucesión ecológica secundaria en general, y como uno de los principales limitantes en el proceso de regeneración de bosques nativos en particular (Holl, 1999). La regeneración natural de las especies de bosque nativo dentro de ambientes antropizados es altamente dependiente de la llegada de semillas, la que a su vez depende de la distancia a los árboles fuente generalmente localizados en el bosque nativo (Da Silva et al., 1996; Nepstad et al., 1996; Wunderle, 1997) y de la presencia (e intensidad) de los agentes dispersores. Los resultados de este trabajo indican la relevancia de considerar el contraste entre ambientes y el agente dispersor al planear técnicas de restauración pasivas o activas en zonas de influencia del borde; esto es particularmente importante en ambientes altamente fragmentados como el bosque Atlántico. En términos generales, la diversidad de semillas y la distancia a la que penetran en las plantaciones depende del grado de contraste entre la plantación y el bosque nativo; programas de restauración en sitios deforestados requieren una intervención activa debido a la falta de propágulos mientras que en las plantaciones maduras esto no sería un problema en cercanías al bosque nativo. Además, entender los efectos del disturbio humano en la dispersión de semillas es una prioridad para predecir potenciales efectos en la estructura y funcionamiento del bosque y para desarrollar técnicas de restauración de bajo costo.

Laurance y colaboradores (2008) encontraron que la estructura de la matriz contigua al bosque nativo puede tener una gran influencia sobre el efecto borde. Bordes de bosque en contacto con bosques en estadios sucesionales tempranos tienen menor efecto borde relacionado con cambios microclimáticos y tasa de mortalidad de árboles que aquellos bosques en contacto con pasturas. El efecto borde producido entre bosque nativo y plantaciones forestales es altamente variable en tiempo y espacio, debido a los tiempos de corte en los sistemas forestales. Actualmente, las plantaciones forestales en

la provincia de Misiones se cortan entre 12 y 21 años luego de ser plantadas (dependiendo su destino para pulpa o madera, respectivamente). Por lo tanto, un mismo sitio de bosque nativo se encuentra sometido a una secuencia en cuanto a la estructura del borde, que varía mucho en la intensidad del efecto borde sobre la lluvia de semillas, como así también en otros aspectos de la dinámica del bosque. Esta variabilidad podría influenciar no solo la lluvia de semillas sino también la suerte de las semillas dispersadas (predación, germinación, establecimiento de sus plántulas, etc). De esta manera, a lo largo del tiempo, el efecto borde puede penetrar más intensamente en el bosque nativo, aumentando la degradación del mismo. En este sentido, es fundamental establecer una estrategia de protección sobre los bordes de bosque y la matriz circundante con el objetivo de reducir el deterioro generado por el efecto borde.

Esta tesis se centró en estudiar la influencia del efecto borde en la dispersión de semillas; sin embargo, para comprender la real influencia del efecto borde sobre la regeneración de la vegetación es necesario adoptar una visión más amplia. En este sentido, es necesario desarrollar estudios que integren la influencia del efecto borde sobre el ciclo completo de las plantas, el cual incluye procesos previos (polinización, fructificación) y posteriores (latencia, germinación y establecimiento de las plántulas) a la dispersión de semillas. En particular, los pasos de germinación y establecimiento de las plántulas se destacan dentro de las plantaciones forestales para el desarrollo de la vegetación.

VIII

CONCLUSIONES

Con el objetivo de ir más allá de la descripción de los patrones observados y en busca de los mecanismos subyacentes, en esta tesis se han abordado temas que están actualmente en la frontera del conocimiento en la ecología de comunidades; de esta forma constituye un aporte para el entendimiento de los procesos generadores del efecto borde sobre la dispersión de semillas y el desarrollo de una teoría que unifique los principios generales de las funciones de los bordes.

Analizando la influencia del efecto borde en un proceso ecológico como la dispersión de semillas, se encontró que el mismo influye diferencialmente en los patrones de lluvia de semillas dependiendo del grado de contraste entre ambientes y el agente dispersor. Así mismo, se exploró el marco analítico vigente desarrollado para estudiar la respuesta de las poblaciones y comunidades al efecto borde en la respuesta de la dispersión de semillas, y se concluyó que los mecanismos detrás de los patrones observados difieren dependiendo del agente de dispersión (Capítulo IV).

Con el objetivo de explorar la influencia del efecto borde sobre rasgos funcionales de las semillas dispersadas, se mostró que el efecto borde influyó de manera diferencial sobre el tamaño y/o peso de las semillas dispersadas dependiendo del tipo de borde y del síndrome de dispersión. Las respuestas observadas para la abundancia y riqueza de semillas anemocóricas y endozoocóricas en los diferentes tipos de borde bosque nativo-plantación forestal apoyan la hipótesis que las semillas grandes son más sensibles al efecto borde (Capítulo V).

Cómo un primer acercamiento hacia los mecanismos generadores de los patrones observados de la lluvia de semillas endozoocóricas en el ecotono, se encontró que la lluvia de semillas endozoocóricas está positivamente relacionada con la riqueza y abundancia de los dispersores, y estos, a su vez, por la disponibilidad de recursos. En el caso de la lluvia de semillas anemocóricas los resultados apoyan la hipótesis de que en

el ecotono la lluvia de semillas está fuertemente influenciada por las barreras físicas (altura y densidad de la vegetación) y que a su vez estas influyen en el peso de las semillas dispersadas (Capítulo VI).

Preguntas sin responder

La generación de nuevos interrogantes es la proyección natural de la respuesta a un interrogante. Durante el desarrollo de esta tesis se respondieron algunas preguntas relacionadas a los patrones de la lluvia de semillas en el ecotono y se exploraron algunos posibles mecanismos generadores de esos patrones, pero muchos otros interrogantes han quedado sin respuesta. En general, los principales interrogantes surgen de la necesidad de integrar la influencia del efecto borde en el ciclo completo del desarrollo de las plantas (polinización, frutos, dispersión de semillas, latencia, germinación, establecimiento). Y a partir de esto surgen una serie de preguntas particulares como ¿Cómo influye el efecto borde sobre la polinización? ¿Cuál es la suerte de las semillas dispersadas en el ecotono? ¿Depende del tamaño de las semillas?, ¿Hay aporte del banco de semillas dentro de las plantaciones?, ¿Qué pasa con el banco de semillas que queda luego de la tala de la plantación?, ¿Hay aporte de rebrotes de especies nativas dentro de las plantaciones? En relación a cuestiones más aplicadas surgen preguntas como ¿Dejar árboles con fruto carnoso dentro de las plantaciones (luego de la tala) como blanco para los frugívoros, aceleraría el proceso de sucesión dentro de las plantaciones? Además, ¿minimizaría la influencia del efecto borde sobre la lluvia de semillas endozoocóricas?, ¿Hay diferencias en la influencia del efecto borde sobre la lluvia de semillas anemocóricas en plantaciones de igual edad (misma altura) con raleo (más densas) y sin raleo?

LITERATURA CITADA

- Aizen, M.A., Feisinger, P., 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75: 330-351.
- Augspurger, C. K., 1986. Morphology and dispersal potential of wind-dispersed diaspores of neotropical trees. *American journal of Botany*, 73: 353-363.
- Augspurger, C., Franson, S., 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecology*, 68: 27-42.
- Arteaga, L., Zambrana-Torrel, C., Flores-Saldaña P., Ocampo, M., De la Torre P., Moya M. I., 2007. Lluvia de semillas en tierras agrícolas abandonadas en un bosque Boliviano-Tucumano. *Brenesia*, 67: 69-72.
- Banks-Leite, C., Ewers, R.M., Metzger, J.P., 2010. Edge effects as the principal cause of area effects on birds in fragmented secondary forest. *Oikos*, 119: 918-926.
- Baraloto, C., Forget, P. M., Goldberg, D.E., 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 93: 1156-1166.
- Bascompte J, Jordano P., 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38: 567-593.
- Benitez-Malvido J., 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology*, 12: 380-389.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 182-188.
- Brooks, T.M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A., Rylands A.B., Konstant W.R., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S., Magin G., Hilton-Taylor C., 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16: 909-923.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer.
- Cadenasso M. L., Pickett S.T.A., 2000. Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology*, 88: 31-44.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., 2001. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors. *Conservation Biology*, 15: 91-97.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Jones, C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience*, 53: 750-758.
- Campanello, P.I., Gatti, M.G., Ares, A., Montti, L., Goldstein, G., 2007. Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic forest. *Forest Ecology and Management*, 252: 108-117.

- Chacoff, N. P., Aizen, M. A., 2006. Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 43: 18-27.
- Chacoff, N.P., Aizen, M.A., Vaschero, V., 2008. Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 907-913.
- Chapman, C.A., 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology*, 4: 74-82.
- Charles Dominick, P., 1986. Interrelations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. A. Estrada y T. H. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*, pp. 119-135. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Christian, C.E., 2001. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, 413: 635-639.
- Clark, J.S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., HilleRisLambers, J., 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80: 1475-1494.
- Corlett, R.T., 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Review*, 73: 413-448.
- Cubiña, A., Aide, T.M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica*, 33: 260-267.
- Culf, A.D., Esteves, J.L., Marques-Filho, A.O., Rocha, H.R., 1996. Radiation, temperature and humidity over forest and pasture in Amazonia. In: Gash, J.H., Nobre, C.A., Roberts, J.M., Victoria, R.L. (Eds.), *Amazonian Deforestation and Climate*. Institute of Hydrology, London, pp. 175-191.
- Da Silva, J.M.C., Uhl, C., Murray, G., 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation biology*, 10: 491-503.
- Da Silva, J.M.C., Tabarelli, M., 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-74.
- Dalling, J.W., Harms, K.E., 1999. Damage tolerance and cotyledonary resource use in the tropical tree *Gustavia superba*. *Oikos*, 85: 257-264.
- Davies-Colley, R.J., Payne, G.W., van Elswijk, M., 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zealand Journal of Ecology*, 24: 111-121.
- Denyer K., Burns B., Ogden J., 2006. Buffering of native forest edge microclimate by adjoining tree plantations. *Austral Ecology*, 31: 478-489.
- Di Bitetti, M.S., Placci, G., Dietz, L.A., 2003. Una visión de biodiversidad para la ecorregión del bosque Atlántico del Alto Paraná: diseño de un paisaje para la conservación y prioridades para las acciones de conservación. Washington, D.C., World Wildlife Fund.

- Didham, R.K., Lawton, J.H., 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica*, 31: 17-30.
- Duncan, R.S., Chapman, C.A., 1999. Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa. *Ecological Applications*, 9: 998–1008.
- Ellis, E.C., Goldewijk, K.K., Siebert, S., Lightman, D., Ramankutty, N., 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 589-606.
- Ellison, A.M., Denslow, J.S., Loiselle, B.A., Danilo Brenes, M., 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology*, 74: 1733-1749.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, 77: 248–258.
- Escobar, F., 2010. Zonificación preliminar Parque Provincial Puerto Península. Tesis
- Estrada-Villegas, S., Pérez-Torres, J., Stevenson, P., 2007. Dispersión de semillas por murciélagos en un borde de bosque montano. *Ecotropicos*, 20: 1-14.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of applied ecology*, 43: 527-536.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S., Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist*, 153: 165-182.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34: 487-515.
- Foster, S., Janson, C. H., 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 773-780.
- Fox, B.J., Taylor, J.E., Fox, M.D., Williams, C., 1997. Vegetation changes across edges of rainforest remnants. *Biological Conservation*, 82: 1-13.
- Galetti, M., 2001. The future of the Atlantic forest. *Conservation Biology*, 15: 4.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B., Jordano, P., 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 340: 1086-1090.
- Galindo-González, J., Guevara, S., Sosa, V.J., 2000. Bat and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14: 1693–1703.
- Garcia, D., Zamora, R., Amico, G.C., 2010. Birds as Suppliers of Seed Dispersal in Temperate Ecosystems: Conservation Guidelines from Real-World Landscapes. *Conservation biology*, 24: 1070-1079.
- Gascon C., Williamson G. B., da Fonseca G. A. B., 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288: 1356-1358.
- Gatti, M. G., Campanello, P. I., Montti, L. F., Goldstein, G. 2008. Frost resistance in the tropical palm *Euterpe edulis* and its pattern of distribution in the Atlantic Forest of Argentina. *Forest ecology and management*, 256: 633-640.

- Gehlhausen S. M., Schwartz M. W., Augspurger C. K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology*, 147: 21-35.
- Gorchov, D. L., Cornejo, F., Ascorra, C., Jaramillo, M., 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio*, 107: 339-349.
- Greene, D.F., Johnson, E.A., 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology*, 77: 595-609.
- Green, P.T., Juniper, P.A., 2004. Seed–seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patterns of resource allocation and the ‘reserve effect’. *Journal of Ecology*, 92: 397-408.
- Guariguata, M.R., Pinard, M.A., 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forestry Ecology and Management*, 11: 87–99.
- Guariguata, M.R., Ostertag, R., 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148: 185-206.
- Guevara, S., Purata, S.E., Van der Maarel, E., 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, 66: 77-84.
- Hamann, A., Curio, E., 1999. Interactions among frugivores and fleshy fruit trees in a Philippine submontane rainforest. *Conservation Biology*, 13: 766-773.
- Hammond, D.S., Brown, V.K., Zagt, R., 1999. Spatial and temporal patterns of seed attack and germination in a large-seeded neotropical tree species. *Oecologia*, 119: 208-218.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Brosnoff, K.D., Saunders, S.C., Esseen, P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782.
- Heelemann, S., Krug, C.B., Esler, K.J., Reisch, C., Poschlod, P., 2012. Pioneers and Perches—Promising Restoration Methods for Degraded Renosterveld Habitats? *Restoration Ecology* 20: 18-23.
- Herrera, J.M., Morales, J.M., García, D., 2011. Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape. *Journal of Ecology* 99: 1100-1107.
- Hewitt, N., 1998. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 114: 432-440.
- Holl K. D., 1998. Do bird perching structure elevate seed rain and seedling establishment in abandoned tropical pasture? *Restoration ecology*, 6: 253-261.
- Holl K. D., 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Botropica*, 31: 229-242.
- Honnay, O., Verheyen, K., Hermy, M., 2002. Permeability of ancient forest edges for weedy plant species invasion. *Forest Ecology and Management*, 161: 109-122.

- Howe, H.F., Smallwood, J., 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Howe, H.F., 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *Seed dispersal*, 123, 189.
- Ingle, N., 2003. Seed dispersal by birds, wind and bats between Phillipine montane rainforest and sucesional vegetation. *Oecologia*, 134: 251-261.
- Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American naturalist*, 657-677.
- Jordano, P., Schupp, E. W., 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological monographs*, 70: 591-615.
- Jose S., Andrew R. G., George S. J., Kumar B. M., 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management*, 87: 51-62.
- Kalko, E.K., Herre, E.A., Handley, C.O., 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography*, 23: 565-576.
- Kapos, V., 1989. Effects of isolation on the water status of forestpatches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5,173±185.
- Kelm D.H., Wiesner K.R., Von Helvesen O., 2008. Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a neotropical forest pasture mosaic. *Conservation Biology*, 22: 733–741.
- Kowarik, I., 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. Pages15–38 en P.Pysek,K.Prach, M.Rejmanek, y M. Wade, Ed. *Plant invasions—general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Lang, A. B., Kalko, E. K., Römer, H., Bockholdt, C., Dechmann, D. K., 2006. Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia*, 146: 659-666.
- Laurance W. F., 1997. Hyper-disturbed parks: Edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in Tropical Australia. In: *Tropical Forest Remnants* (ed W. F. Laurance) pp. 71-83. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Laurance W.F. Bierregaard R. O., 1997. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Chicago: University of Chicago Press, 616.
- Laurence W. F., Didham R. K., Power M. E., 2001. Ecological boundaries: a search for synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 70-71.
- Laurance W.F., Peres C.A., 2006. *Emerging threats to tropical forests*. Chicago: University of Chicago Press, 534.
- Laurance W. F., Lovejoy T. E., Vasconcelos H. L, Bruna E. M., Didham, R. K, Stouffer P. C., Gascon C., Bierregaard R. O., Laurance S. G., Sampaio E., 2008.

- Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation biology*, 16: 605-618.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T., Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2: 31-57.
- Levey, D. J., 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist*, 129: 471-485.
- Lidicker W. Z. J., 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 14: 333-343.
- Lidicker W. Z. J., Peterson J. A., 1999. Responses of small mammals to habitat edges. In: *Landscape Ecology of Small Mammals* (eds G. W. Barrett and J. D. Peles) pp. 211-227. Springer-Verlag. New York.
- Lopes de Melo, F.P., Dirzo, R., Tabarelli, M., 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 132: 50-60.
- Lopez, J.A., Little, E.L., Ritz, G.R., Rombold, J.S., Hahn, W.J., 2002. Árboles comunes del Paraguay, 2 Edn. Editorial Gráfica Mercurio S.A, Asunción.
- Lopez de Casenave J., Pelotto, J.P., Protomastro, J., 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 72: 61-69.
- Lorenzi, H., 2002. Árvores brasileiras Manual de Identificacao e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil (Vol I, II), 4 Edn. Instituto Plantarum de Estudios da Flora Ltda, Sao Paulo.
- Markl, J. S., Schleuning, M., Forget, P. M., Jordano, P., Lambert, J. E., Traveset, A., Wright, S.J, Böhning-Gaese, K., 2012. Meta-Analysis of the Effects of Human Disturbance on Seed Dispersal by Animals. *Conservation Biology*, 26: 1072-1081.
- Matlack G. R., 1994. Vegetation dynamics of the forest edge-trends in space and successional time. *Journal of Ecology*, 82: 113-123.
- McDonnell, M.J., Stiles, E.W., 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia*, 56: 109-116.
- Mesquita R. C. G., Delamonica P., Laurance W. F., 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, 91: 129-134.
- Moles, A.T., Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92: 372-383.
- Morrone, J.J., 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B., Kent J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-844.

- Nepstad, D., Uhl, C., Pereira, C.A., Silva, J.M.C., 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25–39.
- Newmak W. D., 2001. Tanzanian forest edge microclimatic gradients: dynamic patterns. *Biotropica*, 33: 2-11.
- Nájera, A., Simonetti, J.A., 2009. Enhancing avifauna in commercial plantations. *Conservation Biology*, 24: 319-324.
- Nathan, R., Horn, H.S., Chave, J., Levin, S.A., 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (Eds. D.J. Levey, W.W.R. Silva, M. Galetti), pp. 69-82. CABInternational, Wallingford, UK.
- Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M., 2000. Land use and deforestation in the highlands of Chiapas, Mexico. *Applied Geography* 20: 17-42.
- Ochoa-Gaona S., 2001. Traditional land-use systems and patterns of forest fragmentation in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Environmental Management*, 27: 571-586.
- Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M., Meave J., Sorani V., 2003. Effect of forest fragmentation on the woody flora of the Highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 13: 867-884.
- Odum, E. P., 1958. *Fundamentals of ecology*. Second edition. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Oosterhoorn, M., Kapelle, M., 2000. Vegetation structure and composition along an interior–edge–exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management*, 126: 291–307.
- Pazos, G.E., Greene, D.F., Katul, G., Bertiller, M.B., Soons, M.B., 2013. Seed dispersal by wind: towards a conceptual framework of seed abscission and its contribution to long-distance dispersal. *Journal of Ecology*, 101: 889-904.
- Peyras, M., Vespa, N.I., Bellocq, M.I., Zurita, G. A., 2013. Quantifying edge effects: the role of habitat contrast and species specialization. *Journal of Insect Conservation*, 17: 807-820.
- Porensky, L.M., 2011. When edges meet: interacting edge effects in an African savanna. *Journal of Ecology*, 99: 923-934.
- Pulliam, H. R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349–361.
- Pysek, P., Hulme, P.E., 2005. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process. *Ecoscience*, 12: 302–315.
- Ranney J.W., Bruner M.C., Levenson J.B., 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands. In: *Forest Island Dynamics in Man-dominated Landscapes* (eds R. L. Burgess and D. M. Sharpe) pp. 67-95. Springer-Verlag, New York.
- Restrepo, C., Gomez, N., Heredia, S., 1999. Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest. *Ecology*, 80: 668-685.

- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142: 1141-1153.
- Ries, L., Sisk, T.D., 2004. A predictive model of Edge Effects. *Ecology*, 85: 2917-2926.
- Ries, L., Fletcher Jr, R.J., Battin, J., Sisk, T. D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 491-522.
- Salisbury, E.J. 1942. The reproductive capacity of plants. *Studies in quantitative biology*.
- Sarlov-Herlin I., 2001. Approaches to forest edges as dynamics structures and functional concepts. *Landscape Research*, 26: 27-43.
- Saunders S.C., Chen J., Drummer T.D., Crow T.R., 1999. Modelling temperature gradients across edges over time in a managed landscape. *Forest Ecology and Management*, 117: 17-31.
- Servicio meteorológico nacional, Argentina, 2006. <http://www.smn.gov.ar>
- Shupp, E., 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107/108: 15-29.
- Sizer, N.C., Tanner, E.V., Kossmann Ferraz, I.D., 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 853-863.
- Soons, M.B., Heil, G.W., Nathan, R., Katul, G.G., 2004. Determinants of long-distance seed dispersal by wind in grasslands. *Ecology*, 85: 3056-3068.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. skr.*, 5: 1-34.
- Tabarelli, M., Peres, C.A., 2002. Abiotic and vertebrate seed dispersal in the Brazilian Atlantic forest: implications for forest regeneration. *Biological Conservation*, 106: 165-176.
- Thomas, D.W., 1984. Fruit and energy intake budgets of frugivorous bats. *Physiology of Zoology*, 57: 457-467.
- Thompson, J.N., Willson, M.F., 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution*, 33: 973-982.
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D., Kingsford, R.T., 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299-1307.
- Traveset, A., 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant ecology, evolution and systematics*, 1: 151-190.
- Valla, J.J., 2007. *Botánica: morfología de las plantas superiores*. 1a Edición. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

- Van Halder I., Barbaro L., Jactel H., 2011. Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important. *Journal of Insect Conservation*, 15: 591–601.
- Venable, D.L., Brown, J.S., 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, 107: 31–35.
- Vieira, I.C.G., Salomao, R.P., Rosa, N.A., Nepstad, D.C., Roma, J.C., 1996. O renascimento da floresta no rastro da agricultura. *Ciencia Hoje*, 20: 38–44.
- Vittoz, P., Engler, R., 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117: 109-124.
- Wales, B.A. 1972. Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, 42: 451-471.
- Weathers, K. C., Cadenasso, M. L., Pickett, S. T., 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conservation Biology*, 15: 1506-1514.
- Weltzin J. F., McPherson G. R., 1999. Facilitation of conspecific seedling recruitment and shifts in temperate savanna ecotones. *Ecological Monographs*, 69: 513-534.
- Wendeln, M.C., Runkle, J.R., Kalko, E.K., 2000. Nutritional Values of 14 Fig Species and Bat Feeding Preferences in Panama. *Biotropica*, 32: 489-501.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199: 213-227.
- Wheelwright, N. T., 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio*, 107: 163-174.
- Wiens J.A., Crawford C.S., Gosz J. R., 1985. Boundary dynamics: a conceptual framework for studying landscape ecosystems. *Oikos*, 45: 421-427.
- Wiens J. A., 1995. *Landscape Mosaics and Ecological Theory*. Chapman & Hall, London.
- Williams-Linera G., 1990a. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology*, 78: 356-373.
- Williams-Linera G., 1990b. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica*, 22: 235-241.
- Williams-Linera G., 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el parque ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 41: 443-453.
- Willson, M.F., 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107: 261-280.
- Willson, M.F., Crome, F.H.J., 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 301-308.
- Wimp G.M., Murphy S.M., Lewis D., Ries L., 2011. Do edge responses cascade up or down a multi-trophic food web? *Ecology Letters*, 14: 863–870.

- Wunderle Jr. J.M., 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management*, 99: 223-235.
- Zurita, G.A., Rey, N., Varela, D.M., Villagra, M., Bellocq, M.I., 2006. Conversion of the Atlantic forest into native and exotic tree plantations: effects on bird communities from the local and regional perspectives. *Forest Ecology and Management*, 235, 164-173.
- Zurita, G.A., Bellocq, M.I., 2010. Spatial patterns of bird community similarity: bird responses to landscape composition and configuration in the Atlantic forest. *Landscape ecology*, 25: 147-158.
- Zurita, G., Pe'er, G., Bellocq, M.I., Hansbauer, M.M., 2012. Edge effects and their influence on habitat suitability calculations: a continuous approach applied to birds of the Atlantic forest. *Journal of Applied Ecology*, 49: 503-512.
- Zurita, G. A., Bellocq, M. I., 2012. Bird assemblages in anthropogenic habitats: identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 44: 412-419.

ANEXOS

Apéndice A. Listado de especies de plantas leñosas registradas en cuatro rodales forestales y bosque nativo en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto.

Familias	Especies	BN	J	I	M	E
Aquifoliaceae	<i>Ilex dumosa</i>	X				
Bignonaceae	<i>Jacaranda micrantha</i>	X				
Bignoniaceae	<i>Tabebuia alba</i>	X				
Cactaceae	<i>Pereskia sp</i>	X				
Cardiopteridaceae	<i>Citronella sp</i>	X				
Caricaceae	<i>Jacaratia spinosa</i>	X				X
Celtidaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	X				
Fabaceae	<i>Albicia hassleri</i>	X				
Fabaceae	<i>Calliandra foliolosa</i>					X
Fabaceae	<i>Myrocarpus frondosus</i>	X				X
Hippocrateaceae	<i>Hippocratea volubilis</i>	X				
Lauraceae	<i>Nectandra lanceolata</i>	X			X	
Lauraceae	<i>Ocotea diospyrifolia</i>	X				X
Lauraceae	<i>Ocotea puberula</i>	X				X
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i>	X				
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i>	X				
Meliaceae	<i>Trichilia claussenni</i>	X				
Meliaceae	<i>Tinoubia mucronata</i>	X				
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i>	X				
Myrtaceae	<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	X				X
Rubiaceae	<i>Simira sampaisana</i>	X				
Rutaceae	<i>Helietta apiculata</i>					X
Salicaceae	<i>Banara tomentosa</i>	X				X
Salicaceae	<i>Casearia gossypiosperma</i>	X				
Sapindaceae	<i>Thinouia mucronata</i>	X				
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	X				
Solanaceae	<i>Solanum sp</i>	X				
Solanaceae	<i>Solanum sp</i>	X				X

Familias	Especies	BN	J	I	M	E
Styracaceae	<i>Styrax leprosus</i>					X
Tiliaceae	<i>Heliocarpus popayanensis</i>	X				
Tiliaceae	<i>Luehea divaricata</i>	X			X	X
Annonaceae	<i>Rollinia sp</i>	X				
Apocynaceae	<i>Aspidosperma australe</i>	X			X	
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana catharinensis</i>	X				
Aquifoliaceae	<i>Ilex paraguariensis</i>	X				
Araliaceae	<i>Didymopanax morototoni</i>	X				
Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	X				
Arecaceae	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	X				
Bignonaceae	<i>Handroantlus ectaphyllus</i>	X				
Bignoniaceae	<i>Tabebuia heptaphylla</i>	X				
Bignoniaceae	<i>Mansoa difficilis</i>	X				
Bombacaceae	<i>Ceiba speciosa</i>	X				
Boraginaceae	<i>Cordia americana</i>	X			X	X
Boraginaceae	<i>Cordia ecalyculata</i>	X				X
Boraginaceae	<i>Cordia trichotoma</i>	X				
Cecropiaceae	<i>Cecropia pachystachya</i>	X			X	X
Celtidaceae	<i>Trema michranta</i>	X		X		
Cupay	<i>Copaifera langsdorfii</i>	X				
Dicksoniaceae	<i>Dicksonia sellowiana</i>	X				
Euphorbiaceae	<i>Bernardia pulchella</i>	X				
Fabaceae	<i>Dalbergia frutescens</i>	X				
Fabaceae	<i>Acacia tucumanensis</i>	X			X	
Fabaceae	<i>Apuleia leiocarpa</i>	X				
Fabaceae	<i>Bauhinia forficata</i>	X				X
Fabaceae	<i>Cedrela fissilis</i>	X		X	X	X
Fabaceae	<i>Holocalyx balansae</i>	X				X
Fabaceae	<i>Lonchocarpus campestris</i>	X				X
Fabaceae	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>	X				X
Fabaceae	<i>Machaerium paraguariensis</i>	X				X
Fabaceae	<i>Parapiptadenia rigida</i>	X				X
Fabaceae	<i>Peltophorum dubium</i>	X			X	X
Fabaceae	<i>Inga marginata</i>	X				
Fabaceae	<i>Machaerium stipitatum</i>	X				
Lamiaceae	<i>Vitex megapotamica</i>	X				
Lauraceae	<i>Nectandra megapotamica</i>	X				X
Malvaceae	<i>Bastardiosis densiflora</i>	X				
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i>	X				X
Moraceae	<i>Ficus sp</i>	X				
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	X				X
Moraceae	<i>Sorocea bomplandii</i>	X			X	X
Myrsinaceae	<i>Myrsine umbellata</i>	X				
Myrtaceae	<i>Eugenia burkartiana</i>	X				

Familias	Especies	BN	J	I	M	E
Myrtaceae	<i>Eugenia pyriformis</i>	X				
Myrtaceae	<i>Plinia rivularis</i>	X				
Nyctaginaceae	<i>Pisonia zapallo</i>	X				
Piperaceae	<i>Piper amalago</i>	X				X
Piperaceae	<i>Piper mapirensis</i>	X			X	X
Rosaceae	<i>Prunus subcoriacea</i>	X			X	X
Rutaceae	<i>Balforoudendron riedelianum</i>	X			X	X
Rutaceae	<i>Esenbeckia febrifuga</i>	X				
Rutaceae	<i>Fagara rhoifolia</i>	X				
Rutaceae	<i>Fagara naranjillo</i>	X				X
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i>	X				X
Sapindaceae	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	X				
Sapindaceae	<i>Matayba elaeagnoides</i>	X				
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	X				X
Sapuí, apoyante	<i>Enekartia</i>	X				X
Solanaceae	<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	X		X		X
Urticaceae	<i>Urera tubiflora</i>	X		X		X

Apéndice B. Registros del análisis de escalamiento multidimensional en cuatro bordes entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de Argentina, basado en área basal, cobertura del sotobosque, cobertura de dosel, densidad de fustes y altura de dosel.

Transecta	Distancia	Hábitat	DIM I	DIM II
Eucalipto	50	Plantación	-0.956937	0.61868
Eucalipto	100	Plantación	-0.750389	0.60539
Eucalipto	150	Plantación	-0.159721	-0.45669
Eucalipto	300	Plantación	-0.782838	0.49571
Eucalipto	-50	Bosque	-0.080822	0.06640
Eucalipto	-100	Bosque	0.223894	-0.19090
Eucalipto	-150	Bosque	0.105412	-0.15553
Eucalipto	-300	Bosque	0.087334	-0.29564
Pino maduro	50	Plantación	0.643910	-0.25947
Pino maduro	100	Plantación	0.553321	-1.08063
Pino maduro	150	Plantación	0.295606	-0.62022

Transecta	Distancia	Hábitat	DIM I	DIM II
Pino maduro	300	Plantación	0.462601	-1.13957
Pino maduro	-50	Bosque	-0.594601	0.34964
Pino maduro	-100	Bosque	-0.199878	-0.33695
Pino maduro	-150	Bosque	-0.719400	0.41430
Pino maduro	-300	Bosque	-0.440797	0.06699
Pino intermedio	50	Plantación	0.143897	-0.74874
Pino intermedio	100	Plantación	0.144496	-1.10290
Pino intermedio	150	Plantación	0.155667	-1.10916
Pino intermedio	300	Plantación	0.247565	-1.02926
Pino intermedio	-50	Bosque	-0.618017	0.10156
Pino intermedio	-100	Bosque	-0.521092	0.31593
Pino intermedio	-150	Bosque	-0.793263	0.25362
Pino intermedio	-300	Bosque	-0.822910	0.49930
Pino joven	50	Plantación	1.674753	1.07715
Pino joven	100	Plantación	1.431264	0.36466
Pino joven	150	Plantación	1.673231	1.07788
Pino joven	300	Plantación	1.676927	1.07580
Pino joven	-50	Bosque	-0.762394	0.73818
Pino joven	-100	Bosque	-0.713253	0.51148
Pino joven	-150	Bosque	0.008996	-0.22844
Pino joven	-300	Bosque	-0.612564	0.12144

Apéndice C. Listado de especies o morfoespecies de plantas registradas en la lluvia de semillas en cuatro bordes entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de Argentina.

Familia	Forma de vida	Síndrome de dispersión	Especies/ Morfoespecies
Sapindaceae	Liana	Anemocoria	<i>Thinouia sp</i>
Violaceae	Arbusto	Anemocoria	<i>Anciehtea pyrifolia</i>
Asteraceae	Liana	Anemocoria	<i>Forsteronia sp</i>

Familia	Forma de vida	Síndrome de dispersión	Especies/ Morfoespecies
Rutaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Helietta apiculata</i>
Rutaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Balfourodendron riedelianum</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Parapiptadenia rigida</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Apuleia leiocarpa</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Cedrela fissilis</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Peltophorum dubium</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Diatenopteryx surbifolia</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Albizzia hassleri</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Machaerium stipitatum</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Lonchocarpus sp</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Lonchocarpus muelbergianus</i>
Fabaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Luehea sp</i>
Tiliaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Heliocarpus popayanensis</i>
Boraginaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Patagonula americana</i>
Boraginaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Cordia trichotoma</i>
Malvaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Bastardiopsis densiflora</i>
Malvaceae	Árbol	Anemocoria	<i>Chorisia speciosa</i>
-	Liana	Anemocoria	Sp1
-	Liana	Anemocoria	Sp2
-	Liana	Anemocoria	Sp3
-	Liana	Anemocoria	Sp4
-	Liana	Anemocoria	Sp5
-	Liana	Anemocoria	Sp6
-	Liana	Anemocoria	Sp7
-	Liana	Anemocoria	Sp8
-	Liana	Anemocoria	Sp9
-	Liana	Anemocoria	Sp10
-	Liana	Anemocoria	Sp11
-	-	Anemocoria	Sp12
-	-	Anemocoria	Sp13
-	Arbusto	Anemocoria	Sp14

Familia	Forma de vida	Síndrome de dispersión	Especies/ Morfoespecies
Moraceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Cecropia adenopus</i>
Moraceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Maclura tinctoria</i>
Moraceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Sorocea bomplandii</i>
Moraceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Ficus sp</i>
Lauracea	Árbol	Endozoocoria	<i>Ocotea puberula</i>
Lauracea	Árbol	Endozoocoria	<i>Nectandra megapotamica</i>
Lauracea	Árbol	Endozoocoria	<i>Nectandra lanceolata</i>
Sapotaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>
Arecaceae	Palmera	Endozoocoria	<i>Syagrus romanzoffianum</i>
Piperaceae	Arbusto	Endozoocoria	<i>Piper mapirensense</i>
Piperaceae	Arbusto	Endozoocoria	<i>Piper amalago</i>
Solanaceae	Arbusto	Endozoocoria	<i>Solanum sisymbriifolium</i>
Solanaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Solanum granulosum-leprosum</i>
Solanaceae	-	Endozoocoria	Sp15
Solanaceae	-	Endozoocoria	Sp16
Solanaceae	-	Endozoocoria	Sp17
Meliaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Thrichilia elegans</i>
Meliaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Cabralea canjerana</i>
Rosaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Prunus subcoriaceae</i>
Ulmaceae	Arbusto	Endozoocoria	<i>Trema micrantha</i>
Aquifoliaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Ilex paraguariensis</i>
Amaranthaceae	Liana	Endozoocoria	<i>Chamissoa altissima</i>
Euphorbiaceae	Arbusto o árbol	Endozoocoria	<i>Bernardia pulchella</i>
Araliaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Schefflera morototoni</i>
Melastomataceae	Arbusto	Endozoocoria	Sp18
Melastomataceae	Arbusto	Endozoocoria	Sp19
Rubiaceae	Hierba	Endozoocoria	<i>Geophila repens</i>
Sapindaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Cupania vernalis</i>
Sapindaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Allophylus edulis</i>
Urticaceae	Arbusto	Endozoocoria	<i>Urera tubiflora</i>
Caricaceae	Árbol	Endozoocoria	<i>Jacaratia spinosa</i>

Familia	Forma de vida	Síndrome de dispersión	Especies/ Morfoespecies
Poaceae	Hierba	Endozoocoria	Sp20
-	Arbusto	Endozoocoria	Sp21
-	Arbusto	Endozoocoria	Sp22
-	-	Endozoocoria	Sp23
-	-	Endozoocoria	Sp24
-	-	Endozoocoria	Sp25
-	-	Endozoocoria	Sp26
-	-	Endozoocoria	Sp27
-	-	Endozoocoria	Sp28
-	-	Endozoocoria	Sp29
-	-	Endozoocoria	Sp30
-	-	Endozoocoria	Sp31
-	-	Endozoocoria	Sp32
-	-	Endozoocoria	Sp33
-	-	Endozoocoria	Sp34
-	-	Endozoocoria	Sp35
-	-	Endozoocoria	Sp36
-	-	Endozoocoria	Sp37
-	-	Endozoocoria	Sp38
-	-	Endozoocoria	Sp39
-	-	Endozoocoria	Sp40
-	-	Endozoocoria	Sp41
-	-	Endozoocoria	Sp42
-	-	Endozoocoria	Sp43
-	-	Endozoocoria	Sp44
-	-	Endozoocoria	Sp45
-	-	Endozoocoria	Sp46
-	-	Endozoocoria	Sp47
-	-	Endozoocoria	Sp48
-	-	Endozoocoria	Sp49

Apéndice D. Valores de Akaike corregidos (AICc) usados para comparar los diferentes modelos descriptivos de las respuestas de la lluvia de semillas (anemocórica y endozoocórica) al efecto borde entre bosque nativo y plantaciones forestales en el Bosque Atlántico del noreste de Argentina. J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto.

	Hábitat	Agente de dispersión	Media	Exponencial	Sigmoidea	Unimodal	Unimodal modificada	
Abundancia	J	viento	183.4	171.0	173.0	174.3	175.0	
		vertebrados	201.4	202.6	207.1	188.2	192.2	
	I	viento	189.3	188.2	175.2	172.5	155.9	
		vertebrados	221.2	223.6	217.8	206.9	207.6	
	M	viento	182.4	182.1	165.9	168.8	167.9	
		vertebrados	212.3	212.7	214.6	214.6	218.6	
	E	viento	176.1	166.2	154.0	162.7	157.9	
		vertebrados	240.3	214.2	214.3	240.2	217.8	
	Riqueza	J	viento	58.7	24.7	11.7	19.9	11.8
			vertebrados	72.4	68.4	54.0	60.4	55.2
I		viento	56.4	37.8	22.5	34.9	24.8	
		vertebrados	78.6	70.1	58.8	67.8	52.3	
M		viento	68.2	55.1	32.9	51.4	36.9	
		vertebrados	76.6	74.1	62.7	69.9	54.2	
E		viento	52.9	30.3	26.4	30.0	27.7	
		vertebrados	61.4	56.7	52.1	61.5	54.6	

Apéndice E. Listado de especies de aves capturadas en cuatro bordes entre bosque nativo y plantaciones forestales en el Bosque Atlántico del noreste de Argentina. .

J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto, Ins:

insectívoro, F: frugívoro, N: nectarívoro.

Familia	Especie	Dieta	BN	J	I	M	E
Caprimulgidae	<i>Nyctidromus albicollis</i>	Ins		X			
Columbidae	<i>Geotrygon violacea</i>	F/Ins	X				
Cuculidae	<i>Coccyzus melacoryphus</i>	Ins		X			
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocincla fuliginosa</i>	Ins	X				
Dendrocolaptidae	<i>Dendrocolaptes platyrostris</i>	Ins					X
Dendrocolaptidae	<i>Lepidocolaptes fuscus</i>	F/Ins	X				X
Dendrocolaptidae	<i>Sittasomus griseicapillus</i>	F/Ins	X				X
Dendrocolaptidae	<i>Xiphocolaptes albicollis</i>	Ins	X				
Emberizidae	<i>Coryphospingus cucullatus</i>	Ins		X	X	X	
Emberizidae	<i>Cyanocompsa brissonii</i>	F/Ins	X				X
Emberizidae	<i>Haplospiza unicolor</i>	F/Ins	X				X
Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Ins		X	X	X	
Falconidae	<i>Micrastur ruficollis</i>	Ins	X				
Formicariidae	<i>Conopophaga lineata</i>	F/Ins	X				
Formicariidae	<i>Dysithamnus mentalis</i>	F/Ins	X	X			
Formicariidae	<i>Pyriglena leucoptera</i>	F/Ins	X				X
Formicariidae	<i>Thamnophilus caerulescens</i>	F/Ins				X	X
Furnariidae	<i>Automolus leucophthalmus</i>	F/Ins	X				
Furnariidae	<i>Philydor lichtensteini</i>	Ins	X				
Furnariidae	<i>Synallaxis ruficapillus</i>	Ins		X			
Furnariidae	<i>Synallaxis sp</i>	Ins					X
Furnariidae	<i>Xenops rutilans</i>	Ins	X				
Momotidae	<i>Baryphthengus ruficapillus</i>	F/Ins	X				
Parulidae	<i>Basileuterus culicivorus</i>	F/Ins	X			X	X
Parulidae	<i>Parula pitiayumi</i>	Ins	X				
Picidae	<i>Picumnus temminckii</i>	Ins	X				
Phasianidae	<i>Odontophorus capueira</i>	F/Ins	X				

Pipridae	<i>Chiroxiphia caudata</i>	F/Ins	X				X
Pipridae	<i>Pipra fascicauda</i>	F	X			X	
Thraupidae	<i>Habia rubica</i>	F/Ins	X				
Thraupidae	<i>Tachyphonus coronatus</i>	F/Ins	X				
Thraupidae	<i>Trichothraupis melanops</i>	F/Ins	X	X	X		X
Trochilidae	<i>Amazilia versicolor</i>	N	X	X	X		
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Ins		X		X	X
Trogonidae	<i>Trogon rufus</i>	F/Ins		X			X
Turdidae	<i>Turdus albicollis</i>	F/Ins	X	X	X		X
Turdidae	<i>Turdus amaurochalinus</i>	F/Ins					X
Turdidae	<i>Turdus leucomelas</i>	F/Ins			X		X
Tyraniidae	<i>Elaenia sp</i>	Ins		X			
Tyraniidae	<i>Empidonax euleri</i>	F/Ins	X				
Tyraniidae	<i>Hemitriccus diops</i>	Ins	X				
Tyrannidae	<i>Corythopsis delalandi</i>	Ins	X				X
Tyrannidae	<i>Leptopogon amaurocephalus</i>	F/Ins	X				
Tyrannidae	<i>Myiornis auricularis</i>	Ins		X			X
Tyrannidae	<i>Platyrrinchus mystaceus</i>	Ins	X				X
Vireonidae	<i>Vireo olivaceus</i>	Ins					X

Apéndice F. Listado de especies de murciélagos capturados en cuatro bordes entre bosque nativo y plantaciones forestales en el bosque Atlántico del noreste de Argentina. BN: bosque nativo, J: pino joven, I: pino edad intermedia, M: pino maduro, E: eucalipto, C: carnívoro, Ins: insectívoro, F: frugívoro, N: nectarívoro.

Familia	Especie	Dieta	BN	J	I	M	E
Phyllostomidae	<i>Chrotopterus auritus</i>	C	X				
Phyllostomidae	<i>Sturnira lilium</i>	F	X	X		X	X
Phyllostomidae	<i>Carollia perspicillata</i>	F				X	
Phyllostomidae	<i>Artibeus lituratus</i>	F/Ins			X		X

