



Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

***Estructura y funcionamiento de ecosistemas forestales subtropicales: stocks y flujos de CO<sub>2</sub> en bosques nativos bajo distintos manejos y en plantaciones forestales de pino de la provincia de Misiones***

Tesis presentada para optar al Título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área **Ciencias Biológicas**

***Lic. Maria Virginia Eva Diaz Villa***

Director de tesis: Dr. Guillermo Hernán Goldstein

Directora Asistente: Dra. Piedad María Cristiano

Consejero de Estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología Funcional (LEF), IEGEBA-CONICET, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, FCEN-UBA

Fecha de defensa: 13 de julio de 2020

# ***Estructura y funcionamiento de ecosistemas forestales subtropicales: stocks y flujos de CO<sub>2</sub> en bosques nativos bajo distintos manejos y en plantaciones forestales de pino de la provincia de Misiones***

## **Resumen**

Los bosques tropicales y subtropicales juegan un papel central en el sistema climático global al constituir los mayores sumideros de CO<sub>2</sub> a nivel mundial y contener la mayor parte del carbono (C) almacenado en bosques. Estos bosques están expuestos a las mayores tasas de deforestación y degradación a nivel mundial. En este sentido, conocer sus flujos de C y cómo se modifican por las actividades productivas a las que son sometidos resulta fundamental para la mitigación del cambio climático. El bosque subtropical húmedo del noreste de Argentina constituye la mayor extensión y último remanente del bosque Atlántico, una de las mayores extensiones de bosque subtropical húmedo del mundo. Sin embargo, estos bosques han sido sometidos a la extracción de árboles de interés forestal o reemplazados por plantaciones monoespecíficas de pino, eucalipto o yerba mate, principalmente. El objetivo general de este trabajo fue caracterizar los flujos de C, su dinámica estacional y anual, así como los determinantes climáticos de los mismos en ecosistemas forestales del NE argentino con diferentes tipos de uso: bosques nativos conservados, bosques nativos degradados por extracción selectiva de madera y plantaciones de pino. Se combinaron mediciones de estructura y funcionamiento a campo e información obtenida de sensores remotos. En general, las plantaciones forestales presentaron dinámicas completamente diferentes a las de los bosques nativos, con tasas de crecimiento de árboles mayores y menor absorción de radiación solar. Por otro lado, los bosques nativos con extracción selectiva (degradados), presentaron tasas de crecimiento y producción de hojas mayores a los de los bosques conservados. Así mismo, el uso de la luz fue similar entre los bosques nativos, lo que podría indicar un cambio en el funcionamiento de los bosques con extracción hacia un mayor crecimiento de árboles y de los estratos intermedios e

inferiores del bosque, así como un mayor aprovechamiento de los recursos lumínicos y del suelo que en los bosques conservados. Por último, las condiciones climáticas en la región son favorables para el crecimiento durante todo el año y los tres ecosistemas presentaron mayor dependencia a la demanda evaporativa de la atmósfera que a la temperatura o precipitaciones.

**Palabras clave:** carbono – productividad primaria – índice de área foliar – bosques degradados – *Pinus taeda* – MODIS – EVI – análisis de series temporales

***Structure and functioning of subtropical forest ecosystems: stocks and CO<sub>2</sub> flows in native forests under different forest management and in pine plantations in Misiones province***

## **Abstract**

Tropical and subtropical forests play a central role in global climate system by constituting the largest carbon (C) sink worldwide and having most of the C stored in forests. In turn, these forests are currently exposed to the highest rates of deforestation and degradation worldwide. Understanding tropical and subtropical forests C fluxes and how they are modified by human activities is fundamental for climate change mitigation. The humid subtropical forest of northeastern Argentina constitutes the largest and last remnant of the Atlantic forest, one of the largest extensions of humid subtropical forest in the world. However, these forests have been subjected to the extraction of trees of forest interest or replaced by monospecific plantations of pine, eucalyptus or yerba mate, mainly. The general objective of this work was to characterize C flows, their seasonal and annual dynamics, as well as their climatic determinants in forest ecosystems of the Argentine NE with different types of use: preserved native forests, degraded native forests by selective logging of commercial trees and pine plantations, combining field measurements and remote sensing information. In general, pine plantations presented completely different dynamics than those of native forests, with higher tree growth rates and lower absorption of solar radiation. On the other hand, native forests with selective extraction (degraded), exhibited higher growth rates and leaf production than those of preserved forests. Likewise, light absorption was similar among native forests, which could indicate a change in the functioning of harvested forests towards increased growth of trees and intermediate and lower strata of the forest, as well as greater use of light and soil resources than in conserved forests. Finally, climatic conditions in this region are favorable for growth throughout the year and the three ecosystem types were more dependent on atmospheric evaporative demand than to temperature or precipitations.

**Key words:** carbon – primary productivity – leaf area index – degraded forests –*Pinus taeda* – MODIS – EVI – time series analysis

# Agradecimientos

Esta tesis representa el cierre de un ciclo de cinco años y una cuarentena, de enorme crecimiento personal y profesional, y que no podría haber transitado sin el apoyo y colaboración de muchas personas, a quienes agradezco profundamente:

A mis directores, Guillermo y Piedad, que confiaron en mí para llevar a cabo este proyecto y me formaron en esta profesión. Mi agradecimiento más profundo por abrirme las puertas del LEF e impulsarme a desarrollar proyectos creativos y emocionantes y por brindarme un grupo de trabajo que supo sostenerme y acompañarme hasta en los momentos más difíciles.

A mis compañeras y compañeros del LEF. Especialmente a Sole, compañera de infinitas aventuras y desventuras en el campo (y la ruta), nada de todo esto hubiera sido posible sin ella. A Nori, que me aguanta desde la tesis de licenciatura y sabe organizarme las ideas mejor que nadie. A Thais, compañera desde el principio de la carrera que con sus preguntas siempre me hace reflexionar y darle otra vuelta de tuerca a mis ideas. Y a quienes se sumaron después pero ya parece que nos conocemos desde siempre: Maru, Juli, Fer, Santi. De todas y todos ellos aprendo día a día y les agradezco poder compartir con ustedes este camino.

Agradezco al CONICET por becarme para hacer este estudio. A la FCEyN, UBA y a sus docentes por formarme en esta disciplina fascinante. Al FONCyT por financiar en parte esta investigación. A Parques Nacionales por darme

la posibilidad de trabajar en el Parque Nacional Iguazú, mi lugar preferido en el mundo. Y al CIES, mi segunda casa durante tres años.

A Guille Küppers, que se subió a cada árbol que le pedí para bajarme las hojitas, gracias por la ayuda en el campo y todo lo que aprendí del monte y sus especies.

A mi amiga Elo y mi amigo Kalmu, que además de acompañarme y bancarme en mis proyectos desde siempre, vinieron conmigo de campaña y les pude mostrar y compartir esta parte de mí.

Y a todas las personas que colaboraron de una u otra manera para que podamos realizar el trabajo de campo, a pesar de las complicaciones: a Balta, que nos alojó cuando teníamos donde parar y a Oscar que nos ayudó durante las primeras (y más problemáticas) campañas.

A Octavio, que me ayudó a pensar y llevar adelante la idea del tercer capítulo de esta tesis, y es el genio detrás de los modelos que ahí se proponen.

A José Crespo, por su ayuda (y paciencia) con los análisis estadísticos.

A mis amigos nuevos de Iguazú, con quienes compartimos tardes y días en el CIES, especialmente a Mile, Cami, Agas, Eze, el Negro, Joha, Rodri, Tato, Fran, Toto, que devinieron familia después de meses de campaña.

Y por supuesto, a quienes me bancan desde siempre:

A mis hermanos, Dani, Pau, Gabi y Mimi, y a mis amigos, que durante todos estos años me acompañaron, brindaron conmigo por cada logro y me sostuvieron cada vez que necesité.

A mi manada y refugio y al flaqui, compañero del amor y sostén incondicional que me banca en todas y me enseña a ser mejor persona.

Y a mi mamá, a quién le dedicó esta y todas mis tesis, por apoyarme a perseguir mis sueños, por enseñarme a seguir adelante aunque todo se venga abajo, y, como le dije hace 5 años, por heredarme el amor por las plantas y la biología.

A todos ustedes, infinitas gracias.

*A mi mamá,  
por su amor infinito*

# Índice

Resumen .....	ii
Abstract.....	iv
Agradecimientos.....	vi
Índice .....	ix
Índice de tablas .....	x
Índice de figuras .....	xi
Introducción General .....	1
1.1 Introducción .....	2
1.2. Objetivo General.....	7
1.3. Estructura de la tesis .....	8
1.4. Área de Estudio .....	8
Patrones de asignación de carbono y nutrientes bajo diferentes tipos de usos de la tierra en bosques subtropicales húmedos.....	15
2.1. Introducción .....	16
2.2. Materiales y Métodos.....	25
2.3. Resultados .....	32
2.4. Discusión .....	43
Productividad Primaria Bruta y Neta en los distintos ecosistemas forestales.....	51
3.1. Introducción .....	52
3.2. Materiales y Métodos.....	64
3.3. Resultados .....	71
3.4. Discusión .....	84
Análisis de series temporales del EVI y su relación con variables climáticas.....	92
4.1. Introducción .....	93
4.2. Materiales y Métodos.....	97
4.3. Resultados .....	102
4.4. Discusión .....	106
Discusión General y Conclusiones .....	111
Anexo I – Material suplementario capítulos 2 y 3 .....	119
Anexo II – Fotografías .....	127
Anexo III – Material suplementario capítulo 4.....	136
Bibliografía.....	139

# Índice de tablas

Tabla 2.1. Media $\pm$ error estándar de diversidad específica ( $H'$ ), densidad de árboles, área basal, biomasa aérea estimada, densidad de madera y diámetro a la altura del pecho (DAP) medio y máximo, para cada ecosistema. Diferentes letras indican diferencias significativas entre ecosistemas ( $p < 0.05$ ). .....	32
Tabla 3.1. Productos MODIS utilizados y sus principales características. ....	69
Tabla 3.2. Coordenadas geográficas centrales de los píxeles utilizados para cada producto utilizando del sensor MODIS-Terra. Los píxeles se corresponden con las parcelas instaladas en el campo. ....	69
Tabla 3.3. Resultados de las relaciones lineales evaluadas entre la productividad primaria neta estimada mediante el modelo de Monteith (1972) (PPNc), la productividad primaria bruta obtenida del sensor MODIS (PPB <sub>MODIS</sub> ), el índice de área foliar (IAF) y el EVI para cada ecosistema. BNC: Bosque Nativo conservado, BND: Bosque Nativo Degradado, PFP: Plantación Forestal de Pino. Se muestran únicamente las relaciones significativas .....	81
Tabla 4.1. Resultados del modelo seleccionado para cada una de las parcelas del Bosque Nativo Conservado (BNC) en el Parque Nacional Iguazú. T: temperatura, P: precipitaciones, RG: radiación global, ETP: evapotranspiración potencial. ....	103
Tabla 4.2. Resultados del modelo seleccionado para cada una de las parcelas del Bosque Nativo Degradado (BND) en el Parque Provincial Puerto Península. T: temperatura, P: precipitaciones, RG: radiación global, ETP: evapotranspiración potencial. ....	104
Tabla 4.3. Resultados del modelo seleccionado para cada una de las parcelas de las Plantaciones Forestales de Pino (PFP) de Pindó S.A. T: temperatura, P: precipitaciones, RG: radiación global, ETP: evapotranspiración potencial. ....	104
Anexo I.1. Especies registradas en cada parcela. En cada caso, se indica la proporción en que se registró, la densidad de madera, el DAP máximo registrado para la especie, la posición del dosel y su fenología. ....	119
Anexo III.1: Modelos evaluados en el análisis del EVI con las variables climáticas. Para cada parcela se reporta el BIC obtenido, y la suma de BIC total obtenido para cada modelo. ....	136

# Índice de figuras

Figura 1.1. Principales flujos de C en ecosistemas terrestres. El C ingresa al ecosistema a través de la productividad primaria bruta (PPB). Los tejidos aéreos y subterráneos de las plantas devuelven parte de este C como respiración autótrofa (Ra). La productividad primaria neta (PPN) es la diferencia entre las ganancias de C por PPB y las pérdidas por Ra. La mayor parte de la PPN es transferida al suelo como hojarasca, raíces, ramas e incluso árboles muertos que se convierte en materia orgánica a través de la descomposición por parte de los microorganismos del suelo. Una parte de la PPN es consumida por animales y finalmente también será transferida al suelo por las excreciones y muerte de los animales. La mayor parte del C que ingresa al suelo se pierde por respiración heterótrofa (Rh), que también incluye la respiración de animales, aunque esta suele ser despreciable. Otras vías de pérdida de C son los disturbios (Fdistubio), las emisiones de compuestos volátiles de C (EVC) y por lixiviado de compuestos orgánicos disueltos (Flixiviado). La productividad neta del ecosistema (PNE) es la acumulación neta de C en el ecosistema, y equivale a la diferencia entre los ingresos por PPB y todas las vías de pérdida de C. Dado que los flujos Flixiviado, EVC son despreciables en comparación con Ra y Rh, la PNE puede suponerse equivalente a la diferencia entre la PPB y las pérdidas por respiración, Ra y Rh. Adaptado de Chapin et al. (2002). .....	4
Figura 1.2. Evolución de la pérdida de cobertura boscosa del Bosque Atlántico entre los años 1900 – 2010. Tomado de WWF (2017). .....	11
Figura 1.3. Localización de los ecosistemas forestales estudiados en la provincia de Misiones, Argentina. ....	12
Figura 1.4. Climodiagrama de Puerto Iguazú, Misiones. Los promedios mensuales de todas las variables se estimaron con datos de la Estación Meteorológica Puerto Iguazú para la serie de tiempo comprendida entre los años 1960 y 1990. ....	13
Figura 2.1: Esquema de las mediciones realizadas en cada una de las tres parcelas (90 x 90 m) de cada ecosistema: en las dos franjas de 50 x 10 m se estimó el área basal, densidad de especies y diversidad específica. La producción de hojarasca se evaluó utilizando 9 trampas de 0,5 m <sup>2</sup> . Se tomó una muestra compuesta de suelo, tomando 6 submuestras al azar. El crecimiento de	

truncos se midió en 3 individuos (inds) de las 5 especies dominantes de cada parcela. Los árboles seleccionados se encontraron distribuidos en toda la parcela. ....	29
Figura 2.2. Media $\pm$ error estándar del crecimiento acumulado del perímetro de fustes por estación para cada tipo de ecosistema. Las mediciones se realizaron entre mayo de 2017 y febrero de 2019. Cada punto es un promedio de todas las especies dentro de cada tipo de ecosistema.....	35
Figura 2.3. Media $\pm$ error estándar del crecimiento acumulado del perímetro de fustes por especie a través de las estaciones para a) bosques nativos preservados, b) bosques nativos degradados y c) plantaciones de pinos, en los paneles de la izquierda. En los paneles de la derecha se muestran los incrementos en área basal individual por estaciones para d) bosques nativos preservados, e) bosques nativos degradados y f) plantaciones de pinos. Las mediciones se realizaron entre mayo de 2017 y febrero de 2019. Cada punto es un promedio de todos los individuos dentro de una especie en cada tipo de ecosistema. ....	36
Figura 2.4. Media $\pm$ error estándar de la tasa de producción diaria de hojarasca por estación. Las mediciones se realizaron entre noviembre de 2017 y febrero de 2019. En el gráfico inserto se muestra el valor estimado para cada estación, basado en el modelo estadístico con el mejor ajuste. Se informa también la producción anual de hojarasca por ecosistema. ....	38
Figura 2.5. Biomasa de raíces entre el suelo y el metro de profundidad. Las calicatas se realizaron en una parcela por ecosistema. ....	39
Figura 2.6. Media + error estándar de la producción anual de raíces para cada ecosistema. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). ....	40
Figura 2.7. Media + error estándar de a) concentración de materia orgánica (MO), carbono (C) y nitrógeno (N) en el suelo [ $\text{kg m}^{-2}$ ], b) concentración de fósforo (P) disponible en el suelo [ $\text{g m}^{-2}$ ], c) concentración de materia orgánica (MO) en la hojarasca, concentración de carbono (C) y nitrógeno (N) [ $\text{kg kg de hojarasca}^{-1}$ ] y, d) fósforo total en la hojarasca [ $\text{mg kg de hojarasca}^{-1}$ ]. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ). ..	41
Figura 2.8. Media + error estándar de las distintas fracciones de materia orgánica en el suelo [ $\text{kg m}^{-2}$ ]: sustancias húmicas menores a 100 $\mu\text{m}$ , materia orgánica particulada (M.O.P.) mayores a 100 $\mu\text{m}$ y residuos mayores o iguales a 2 mm,	

para cada ecosistema. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).....	42
Figura 2.9. Media + error estándar de la relación C:N del suelo y la hojarasca para cada ecosistema. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).....	43
Figura 3.1. Ilustración esquemática del concepto de Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR) a distintas escalas: EUR (a) y (c) corresponden a mediciones instantáneas de EUR realizadas a escala de hoja, estimada como la relación entre la tasa fotosintética y la RFA. EUR (b) y (d) son mediciones de EUR realizadas a escala de ecosistema entre la Productividad Primaria Bruta (PPB) y la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) o Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (ARFA). (a) y (b) corresponde a mediciones realizadas en hojas de sol y (c) y (d) en hojas de sombra, para cada escala respectivamente. Adaptado de Gonsamo y Chen 2017. ....	53
Figura 3.2. Firmas espectrales típicas de distintas coberturas terrestres. Tomado de Chuvieco (1990). ....	57
Figura 3.3. Esquema de las mediciones realizadas en cada una de las tres parcelas (90 x 90 m) de cada ecosistema: En una transecta de 50 m se midió la cobertura de sotobosque entre el suelo y los 3 m de altura, en 10 puntos, separados cada 5 m. El IAF y fRFA se midieron en 6 puntos, separados cada 10 m... ..	66
Figura 3.4. Valores estacionales medios $\pm$ EE de a) IAF y b) fRFA para cada ecosistema. Las mediciones se realizaron entre febrero 2017 y febrero 2019. En cada gráfico se muestra en el recuadro inferior derecho, los valores estimados para cada estación en función del modelo ajustado para cada variable. ....	73
Figura 3.5. Media mensual $\pm$ EE del índice verde mejorado (EVI) obtenidos del sensor MODIS-Terra para cada ecosistema. ....	74
Figura 3.6. Cobertura media de sotobosque $\pm$ EE entre el suelo y los 3 m de altura, medida en cada estación para cada uno de los ecosistemas de estudio ....	75
Figura 3.7. Relaciones lineales entre el índice de área foliar (IAF) y la integral de la cobertura de sotobosque (CS) en cada uno de los ecosistemas estudiados. Se muestra la relación lineal solo en el caso de que sea significativa ( $p < 0,05$ ) y el coeficiente de determinación ( $R^2$ ). ....	76

Figura 3.8. Media $\pm$ EE de las estimaciones mensuales de la producción primaria neta estimada con datos de campo (PPNc) mediante el modelo de Monteith (1972) para cada ecosistema. ....	77
Figura 3.9. Comparación de las estimaciones de PPN realizadas a través del modelo de eficiencias (Monteith 1972) y la relación con la producción de hojarasca propuesta por Malhi (2011).....	78
Figura 3.10. Valores mensuales medios $\pm$ EE de producción primaria bruta obtenidos del sensor MODIS-Terra (PPB <sub>MODIS</sub> ) para cada ecosistema estudiado. ....	79
Figura 3.11. Regresiones lineales entre a) PPNc y IAF, b) PPNc y EVI, c) PPNc y PPB <sub>MODIS</sub> , d) PPB <sub>MODIS</sub> y IAF, e) PPB <sub>MODIS</sub> y EVI, f) EVI y IAF. Las regresiones se realizaron a partir de los valores mensuales de cada una de las variables para el período febrero 2017-febrero 2019, para cada uno de los ecosistemas analizados. ....	81
Tabla 3.3. Resultados de las relaciones lineales evaluadas entre la productividad primaria neta estimada mediante el modelo de Monteith (1972) (PPNc), la productividad primaria bruta obtenida del sensor MODIS (PPB <sub>MODIS</sub> ), el índice de área foliar (IAF) y el EVI para cada ecosistema. BNC: Bosque Nativo conservado, BND: Bosque Nativo Degradado, PFP: Plantación Forestal de Pino. Se muestran únicamente las relaciones significativas. ....	81
Figura 3.12. a) Comparación de los valores medios mensuales del IAF <sub>MODIS</sub> y IAF <sub>campo</sub> para cada ecosistema y b) medias mensuales $\pm$ EE de los valores del IAF <sub>MODIS</sub> entre febrero de 2017 y diciembre de 2018. ....	83
Figura 3.13. Comparación entre la media $\pm$ EE de la productividad primaria neta obtenida del sensor MODIS (PPN <sub>MODIS</sub> ) y la estimada mediante el modelo de eficiencias con datos medidos a campo (PPNc) para cada tipo de ecosistema. ....	84
Figura 5.1. Esquema comparativo de las variables analizadas en los distintos ecosistemas: bosque nativo conservado (BNC), bosque nativo degradado (BND) y plantaciones forestales de pino (PFP). Se muestran las estimaciones de productividad primaria bruta (PPB) obtenidas del sensor MODIS, las estimaciones de productividad primaria neta (PPN), estimadas mediante a) el modelo de eficiencias (Monteith 1972) y b) la relación funcional con la producción de hojarasca (Malhi 2011), y la estimación de la respiración autótrofa (Ra) estimada como la diferencia entre la PPB y la PPN estimada mediante el modelo de eficiencias. Así mismo, se muestran las estimaciones de productividad de troncos (PPNtroncos), foliar (PPNhojas), y de raíces	

(PPNraíces finas), así como la biomasa aérea y el contenido de carbono (C) orgánico en el suelo estimados para cada ecosistema. No se incluyen estimaciones de reemplazo de ramas, descomposición de biomasa muerta de árboles y raíces gruesas.....	115
Anexo II.1. a) y b) Fotografías de cobertura del dosel y, c) y d) estructura de los sitios de estudio en los bosques nativos conservados.....	128
Anexo II.2. a) y b) Fotografías de la estructura de los sitios de estudio en los bosques nativos degradados. ....	129
Anexo II.3. a) Fotografía de la estructura y cobertura del dosel en los sitios del bosque nativo degradado. b) Fotografía representativa de la mayor cobertura de lianas y sotobosque que presentaron los bosques nativos degradados. c) y d) Fotografías de claros del dosel de los bosques nativos degradados. ....	130
Anexo II.4. a) y b) Fotografías de los sitios de estudio en las plantaciones de pino. .	131
Anexo II.5. a) Colocación de dendrómetros en árboles del bosque nativo conservado, b) y c) dendrómetros colocados en <i>Pinus taeda</i> y <i>Plinia rivularis</i> , respectivamente. ....	132
Anexo II.6. a) Obtención de tarugos de madera para estimación de la densidad de madera, b) y c) detalle del tarugo obtenido mediante barrenos de incremento. ....	132
Anexo II.7. Trampas de hojarasca, al inicio y al final del período de recolección, colocadas en a) y b) bosques nativos y c) y d) plantaciones de pino. ....	133
Anexo II.8. a) Obtención y b) tamizado de muestras de suelo para ensayo de producción de raíces. Núcleos de crecimiento libre de raíces c) antes y d) después de ser colocados en el suelo. e) Retiro de núcleos de crecimiento un año después. ....	134
Anexo II.9. a) Fotografía de la calicata realizada en una parcela de cada uno de los ecosistemas estudiados. b) Obtención de muestras para análisis del perfil de raíces en el suelo hasta el metro de profundidad. ....	135
Anexo II.10 a) separación manual de raíces en seco y b) lavado de raíces .....	135

# CAPÍTULO 1

## Introducción General

## 1.1 Introducción

Todas las formas de vida en la Tierra están constituidas por carbono (C) y por lo tanto dependen de la actividad fotosintética de las plantas (Lambers et al. 2008): a través de la fotosíntesis, la energía solar se almacena en materia orgánica que será consumida por animales y microorganismos. Una vez muerta parte o toda la planta, la materia orgánica se transfiere al suelo donde es consumida por los microorganismos del suelo a través del proceso conocido como descomposición. Como resultado, parte del C se libera  $\text{CO}_2$ , que es devuelto a la atmósfera, y los nutrientes minerales, necesarios para la actividad fotosintética y otras funciones metabólicas, y compuestos de C complejos que no son consumidos por los microorganismos y que se almacenan en el suelo como materia orgánica recalcitrante (Chapin et al. 2002). El C del suelo puede a su vez tener distintos destinos: los disturbios pueden provocar pérdidas del C estable del suelo y devolverlo a la atmósfera como  $\text{CO}_2$  o bien transferirse a las rocas y sedimentos a través de procesos geológicos. De esta forma, es posible identificar distintos reservorios terrestres de C, cada uno con un tiempo promedio de almacenamiento del C diferente (tiempos de residencia) e interconectados entre sí: 1) la atmósfera, el menor reservorio de C y con menor tiempo de residencia, 2) la litósfera, que incluye las rocas y sedimentos, constituye el reservorio terrestre más grande y estable, y 3) la biósfera, es decir el C almacenado en las plantas y la materia orgánica del suelo de los distintos ecosistemas. El mayor de estos intercambios ocurre entre la atmósfera y la vegetación. El movimiento del C a través de los distintos reservorios es lo que se conoce como Ciclo de C (Schleisinger 1997).

Si bien todas las formas de vida vegetales intervienen en el ciclo del C, los bosques juegan un papel prioritario debido a la capacidad de los árboles de almacenar el C en tejidos estables a largo plazo, como la madera, que les permite a los bosques regular el ciclado de C a nivel global y modificar la concentración de  $\text{CO}_2$  a nivel mundial. El C ingresa a los ecosistemas a través de la producción primaria bruta (PPB), que se define como la tasa de absorción del C atmosférico por unidad de tiempo y de espacio,

y que constituye el total del C absorbido por fotosíntesis a nivel ecosistémico. De este C, aproximadamente la mitad es devuelto a la atmósfera a través de la respiración de las plantas (R), siendo la diferencia entre estos dos procesos (PPB-R) la producción primaria neta del bosque (PPN), es decir la cantidad de C asimilado por las plantas por unidad de tiempo y de espacio. La PPN representa entonces los aumentos en la biomasa de la vegetación en un cierto intervalo de tiempo y unidad de área. La mayor parte del C asimilado por la vegetación es transferido al suelo a través de la caída de hojarasca y tallos y la descomposición de raíces muertas. En el suelo, a través del proceso de descomposición, una gran parte del C es nuevamente liberado a la atmósfera por la respiración de los organismos descomponedores (Rh). El total de C que finalmente es almacenado en los ecosistemas, la producción neta del ecosistema (PNE), equivale a la diferencia entre el C que ingresa a través de la PPB y el que se pierde por: la respiración de plantas (R), la respiración de animales y microorganismos del suelo (Rh) y las pérdidas por disturbios o lixiviados (Chapin et al. 2002). Los bosques son responsables de aproximadamente el 50% de la PPN terrestre, a la que los bosques tropicales y subtropicales contribuyen con el 33% (Bonan 2016). De esta manera, el total de C almacenado en los ecosistemas forestales se estima en 861 Pg C (Pan et al. 2011), de los cuales el 44% se encuentra almacenado en el suelo, el 42% en la biomasa aérea (troncos, ramas y hojas) y subterránea (raíces), y el resto en biomasa muerta (tronco y ramas) (8%) y en la hojarasca (5%). Biogeográficamente, el 55% del C total se encuentra almacenado en los bosques tropicales y subtropicales (471 Pg C), seguido de los bosques boreales (32%, 272 Pg C) y, por último, los templados (14%, 119 Pg C) (Pan et al. 2011).

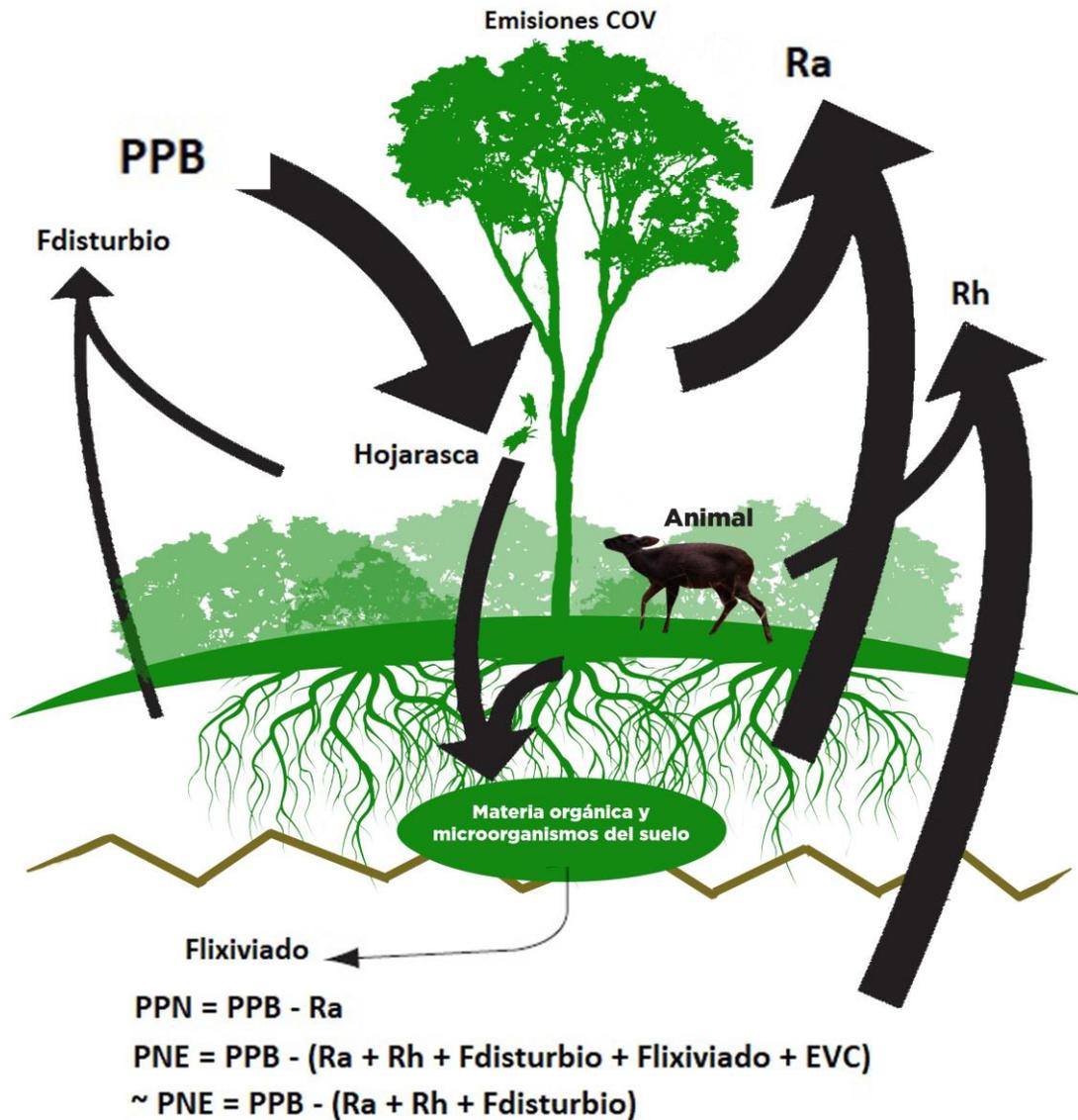


Figura 1.1. Principales flujos de C en ecosistemas terrestres. El C ingresa al ecosistema a través de la productividad primaria bruta (PPB). Los tejidos aéreos y subterráneos de las plantas devuelven parte de este C como respiración autótrofa (Ra). La productividad primaria neta (PPN) es la diferencia entre las ganancias de C por PPB y las pérdidas por Ra. La mayor parte de la PPN es transferida al suelo como hojarasca, raíces, ramas e incluso árboles muertos que se convierte en materia orgánica a través de la descomposición por parte de los microorganismos del suelo. Una parte de la PPN es consumida por animales y finalmente también será transferida al suelo por las excreciones y muerte de los animales. La mayor parte del C que ingresa al suelo se pierde por respiración heterótrofa (Rh), que también incluye la respiración de animales, aunque esta suele ser despreciable. Otras vías de pérdida de C son los disturbios (Fdisturbio),

las emisiones de compuestos volátiles de C (EVC) y por lixiviado de compuestos orgánicos disueltos (Flixiviado). La productividad neta del ecosistema (PNE) es la acumulación neta de C en el ecosistema, y equivale a la diferencia entre los ingresos por PPB y todas las vías de pérdida de C. Dado que los flujos Flixiviado, EVC son despreciables en comparación con Ra y Rh, la PNE puede suponerse equivalente a la diferencia entre la PPB y las pérdidas por respiración, Ra y Rh. Adaptado de Chapin et al. (2002).

Los bosques son un recurso invaluable para el hombre en la medida en que nos permiten cubrir múltiples necesidades: obtención de alimentos, medicinas o materiales de construcción. Asimismo, brindan servicios vitales para la conservación de los suelos y de la biodiversidad, el mantenimiento de los reservorios de C, la regulación hidrológica de cuencas, la provisión de agua potable y la reducción de inundaciones o aludes (Constanza et al. 1997, Díaz et al. 2006, Vitousek et al. 1997, Ponette-Gonzalez et al. 2009). La creciente demanda mundial de alimento, fibras y productos maderables ha provocado la pérdida de más del 40% de la superficie boscosa a nivel global. Los ecosistemas de bosques que no han sido modificados por el hombre, bosques primarios, apenas existen, mientras que todo el resto de los bosques han sufrido algún tipo de alteración (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Existen distintas formas de modificación de la estructura de los bosques, desde la extracción selectiva de unos pocos árboles de gran valor comercial realizada con técnicas de impacto mínimo hasta el desmonte casi completo y/o la transformación a otro tipo de uso de la tierra. Como contrapartida a los beneficios productivos que se obtienen del uso o reemplazo de los bosques, se pierden o deterioran los servicios esenciales que estos brindan, con consecuencias que van desde una escala local hasta efectos a escala global (Balvanera 2012). En este estudio, se considerará la degradación de los bosques como aquellos cambios que afectan las características de los bosques, expresadas como la estructura o funcionamiento que determinan la capacidad de los mismos de brindar bienes y servicios ecosistémicos (Simula 2009, Thompson et al. 2013)

A partir de la revolución industrial, las actividades humanas han alterado el ciclo de C de diversas maneras. Debido al aumento exponencial en la población mundial y el uso cada vez mayor de energía proveniente de combustibles fósiles, la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera se incrementó exponencialmente. Como el CO<sub>2</sub> es uno de los principales Gases de Efecto Invernadero (GEI), el aumento en la concentración de este gas en la atmósfera provocó un aumento en la temperatura media de la tierra (Falkowski et al. 2000). Desde principios de la década del 70, el reconocimiento de los impactos que las actividades humanas tienen sobre el medio ambiente llevó a la elaboración de numerosos acuerdos y protocolos con el objetivo de mitigar las consecuencias de las actividades productivas sobre los ecosistemas. En 1979, se convoca a la Primera Conferencia Mundial Sobre el Clima, donde se reconoce por primera vez el Calentamiento Global como un problema grave e insta a las naciones a controlar y prever los cambios potenciales sobre el clima. En 1988, se crea el Panel Intergubernamental del Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) con el objetivo de evaluar la magnitud de los cambios climáticos, sus efectos ambientales y sociales, y desarrollar estrategias de respuesta. Finalmente, en 1992 se firma la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC), entrando en vigor en 1994, que reconoce que las actividades humanas provocan un aumento en la temperatura media de la tierra a través de la emisión de Gases de Efecto Invernadero (GEI), particularmente compuestos de C como CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub>. A partir de 1995 comienzan a celebrarse anualmente las Conferencias de las Partes -naciones- (COP por sus siglas en inglés). Sucesivos acuerdos intentaron regular la emisión de GEI, como el Protocolo de Kyoto (PK), firmado en 1997 que obliga a los países industrializados a cumplir metas de reducción de emisiones para mantener el aumento de la temperatura de la tierra por debajo de los 2 °C (CMNUCC 2019).

La deforestación y degradación de los bosques tropicales y subtropicales han sido identificados como una importante fuente de emisiones de GEI por los foros nacionales e internacionales sobre cambio climático (IPCC 2013). La preservación,

restauración y manejo sustentable de los bosques existentes han sido propuestas como una de las maneras para mitigar el cambio climático en el marco propuesto por los Mecanismos de Desarrollo Limpio en el PK (MDL-PK) (CMNUCC1997). Algunos ejemplos de estas medidas son la reducción de emisiones por degradación y deforestación de bosques (REDD+), el aumento del secuestro de C en la biomasa (AR) a través de plantaciones forestales con especies de rápido crecimiento y/o el aumento del consumo de productos forestales madereros (PFM) (Zanetti et al. 2017). Dentro de este marco internacional, la problemática de la deforestación y degradación de los bosques condujo, en nuestro país, a la elaboración, sanción y promulgación en el año 2007 de la ley 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos. En este contexto, el estudio del efecto de las distintas actividades forestales sobre la emisión/absorción de CO<sub>2</sub> resulta de suma importancia.

## **1.2. Objetivo General**

Como consecuencia de las actividades propuestas por los MDL-PK (CMNUCC 1997) para generar sumideros temporales de C y disminuir las concentraciones de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, las superficies dedicadas a las plantaciones forestales se han expandido en la región reemplazando a bosques naturales, áreas de sabanas y pastizales (Zanetti et al. 2017). En este contexto, el objetivo general de este trabajo es caracterizar los reservorios y flujos de carbono (C) en ecosistemas forestales del noroeste argentino con diferentes tipos de uso (bosques nativos conservados, bosques nativos degradados por extracción selectiva de madera y plantaciones de pino), la dinámica estacional y anual de éstos, así como los determinantes climáticos que influyen en sus patrones. Este proyecto se desarrolló en la provincia de Misiones, donde la superficie dedicada a las forestaciones comerciales aumenta año a año (Friedl et al. 2017), y donde grandes extensiones de bosques nativos con distinto grado de uso todavía coexisten.

### **1.3. Estructura de la tesis**

Esta tesis se compone de 5 capítulos. En el Capítulo 1 se describen los procesos que hacen al ciclo del C en el contexto del cambio climático, así como una caracterización de los sitios de estudio. Los capítulos 2 a 4 comienzan con sus introducciones específicas incluyendo objetivos, hipótesis y predicciones, materiales y métodos, resultados y discusión del tema. En el Capítulo 2 se presentan los resultados relativos a la asignación de C en cada tipo de ecosistema forestal (bosques nativos conservados, bosques que tuvieron extracción selectiva y plantaciones forestales): stocks de C en biomasa y suelo, crecimiento de troncos, producción de hojarasca, producción de raíces, C y N en suelo. En el Capítulo 3 se analiza la productividad primaria neta en relación con la dinámica foliar. Se incluyen resultados del Índice de Área Foliar (IAF), fPAR, cobertura de sotobosque, concentración de clorofila en hojas, y variables derivadas de sensores remotos, como EVI y los productos de PPB/PPN de MODIS. En el Capítulo 4 se analiza la relación entre el EVI y las variables climáticas. Por último, en el Capítulo 5 se presenta una discusión general integrada de los temas abarcados en esta tesis y sus principales conclusiones.

### **1.4. Área de Estudio**

Tradicionalmente, los bosques subtropicales han sido considerados como parte de los bosques tropicales, de los bosques templados o bien como una transición entre ambos (Zhang et al. 2016). Si bien los bosques subtropicales húmedos pueden asemejarse en estructura a los bosques tropicales, se caracterizan por presentar condiciones climáticas específicas como rangos de variación estacionales de la temperatura similares a los rangos de variación diarios (Tan et al. 2012, Zhang et al. 2012, Cristiano et al. 2014). Las temperaturas medias se encuentran dentro del rango óptimo para mantener altas tasas fotosintéticas y tasas de respiración relativamente bajas, resultando en un secuestro neto de C durante prácticamente todo el año (Zhang et al. 2016). Estos bosques se ubican hacia el norte y sur de los trópicos de Cáncer y

Capricornio, y se extienden hasta aproximadamente los 30° N y S, respectivamente, ubicándose principalmente en el sureste asiático y en América del Sur, en el norte de Argentina (Pcia. de Misiones). Si bien a partir de la ley de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de Bosques Nativos la tasa de deforestación de los bosques misioneros disminuyó, durante las últimas cuatro décadas, el área dedicada a las plantaciones de árboles se ha quintuplicado (Izquierdo et al. 2008). Muchos de los bosques subtropicales húmedos en Argentina han sido reemplazados recientemente por plantaciones de árboles de rápido crecimiento, principalmente de *Pinus* sp., alcanzando el 82,8% de la superficie implantada. El principal destino de las plantaciones es la producción de madera, seguida de la producción de pasta de celulosa (Chemes et al. 2015). La mayoría de los remanentes de bosque nativo se encuentran en parques nacionales, provinciales y reservas privadas, mientras que la totalidad de estos han experimentado algún grado de intervención por la extracción selectiva de árboles con alto valor comercial (Campanello et al. 2019).

Los bosques subtropicales húmedos de Argentina corresponden a la parte sur del complejo de eco-regiones del Bosque Atlántico, que se extiende a lo largo de la costa atlántica de Brasil y el sureste de Paraguay (Olson y Dinerstein 2002, Fundación Vida Silvestre y WWF 2017). Hace solo 100 años, el Bosque Atlántico era el segundo complejo ecorregional de bosques más extenso en los Neotrópicos, después de los bosques amazónicos, con una superficie total de 1.000.000 km<sup>2</sup>. Sin embargo, a diferencia de los bosques amazónicos, más del 80% de la cobertura original del Bosque Atlántico se ha perdido debido a actividades humanas durante las últimas décadas. En la actualidad sólo quedan 226.124 km<sup>2</sup> de los cuales la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná, o Selva Paranaense, retiene la mayor superficie (Fundación Vida Silvestre y WWF 2017). Actualmente, la mayor extensión de esta ecorregión se encuentra en la Provincia de Misiones (10.000 km<sup>2</sup>) (Galindo-Leal y Gusmão-Câmara 2003, SAyDS 2006) (Fig. 1.2). Estos bosques constituyen una de las cinco regiones con

mayor diversidad y más amenazadas del mundo (Myers et al. 2000, Oyarzabal et al. 2018).

En la provincia de Misiones, la extracción selectiva de árboles maderables, junto con la explotación de la yerba mate, se remonta a finales del siglo XIX con los primeros asentamientos de colonos. Las principales especies extraídas eran lapacho, incienso, loro negro y cedro (Campanello et al. 2019). La extracción de árboles grandes produce grandes cambios tanto en la estructura del bosque, en su dinámica e interacciones bióticas y en las condiciones microclimáticas del mismo (Riutta et al. 2018). La conversión de tierras boscosas en plantaciones monoespecíficas de especies de rápido crecimiento, como pino y eucaliptus, comenzó a principios de la década del '70, promovidas por incentivos fiscales (Campanello et al. 2019). En el período comprendido entre 1973 y 2006, la superficie boscosa se redujo del 65 al 49% de la superficie total de la provincia, mientras que la superficie implantada aumento del 1 al 10% (Izquierdo et al. 2008).

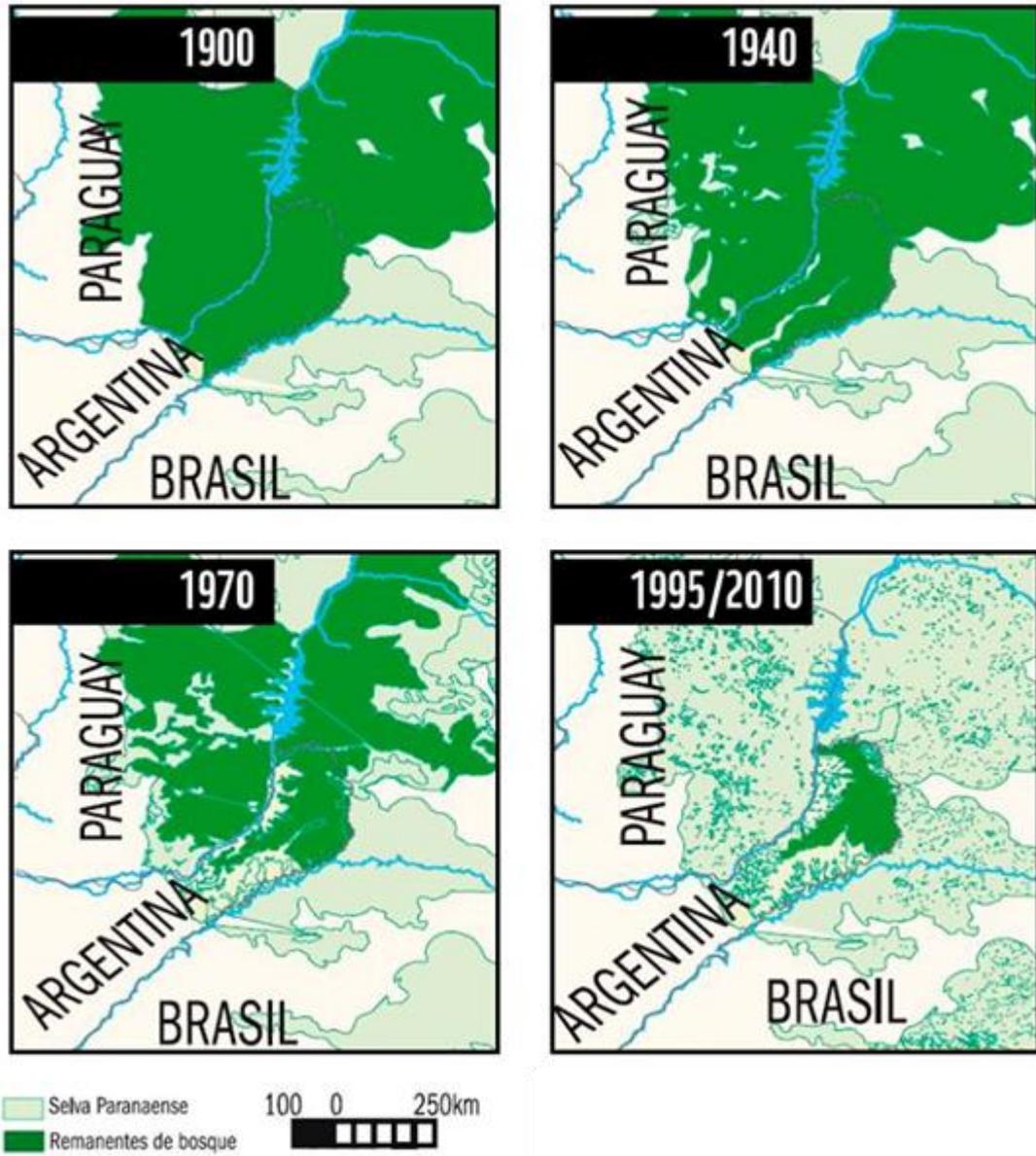


Figura 1.2. Evolución de la pérdida de cobertura boscosa del Bosque Atlántico entre los años 1900 – 2010. Tomado de WWF (2017).

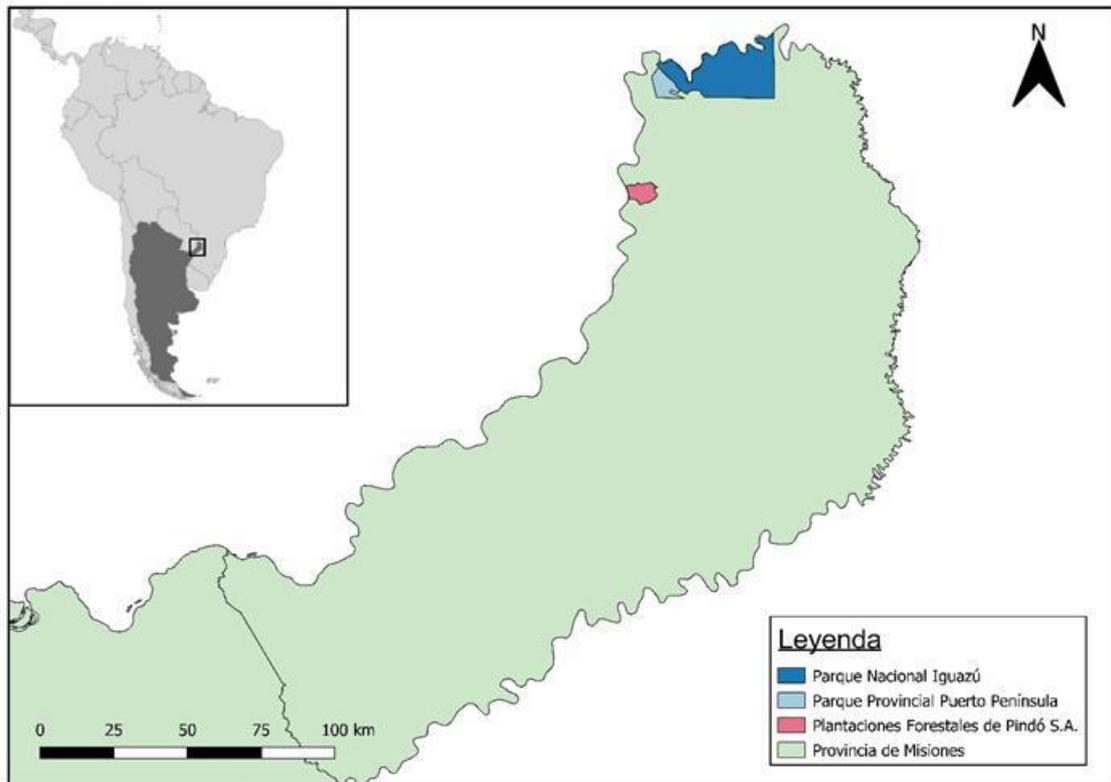


Figura 1.3. Localización de los ecosistemas forestales estudiados en la provincia de Misiones, Argentina.

Este estudio se realizó al norte de la Provincia de Misiones, en dos bosques nativos subtropicales húmedos ubicados en Puerto Iguazú, uno en el Parque Nacional Iguazú (PNI) y el otro en el Parque Provincial Puerto Península (PPPP), y en plantaciones comerciales de *Pinus taeda* de la empresa forestal Pindó S. A., ubicadas en la localidad de Puerto Esperanza (Fig. 1.3). La precipitación media anual en la región es de aproximadamente 2000 mm y se distribuye uniformemente a lo largo del año. Aunque no hay una estación seca, pueden ocurrir anomalías climáticas, como una disminución de la precipitación durante unas pocas semanas consecutivas que desencadenan efectos de sequía a corto plazo. La temperatura media anual es de 21 °C, con promedios mensuales de 25 °C en enero y de 15 °C en julio, que representan los meses más cálidos y fríos del año, respectivamente. En invierno pueden ocurrir heladas (temperaturas debajo de los 0 °C) en un periodo de 2 a 9 días, por lo que las temperaturas son favorables para el crecimiento durante la mayor parte del año (Gatti

et al. 2008) (Fig. 1.4). La humedad relativa del aire es alta durante todo el año, con valores mensuales promedio que van desde 73 a 85%. Los suelos, que se derivan de rocas basálticas que contienen una alta concentración de Fe, Al y Si, corresponden al tipo 9a (Ligier et al. 1990) e incluyen Alfisoles, Molisoles e Inceptisoles (SoilSurvey Staff 1992).

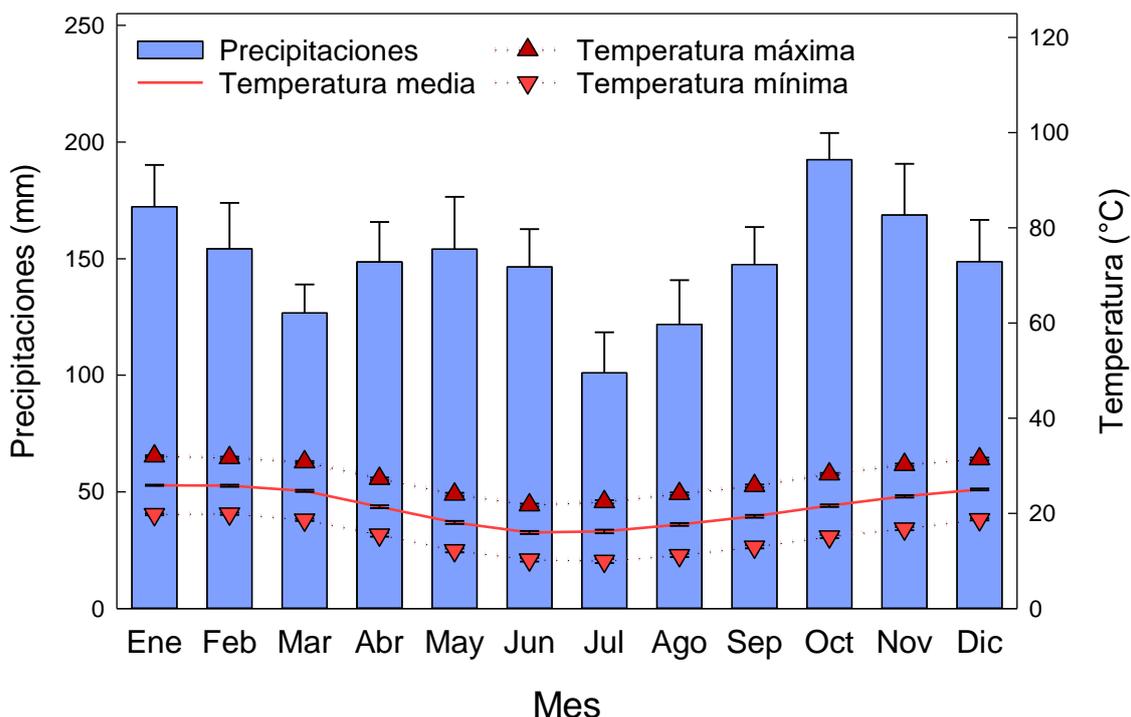


Figura 1.4. Climodiagrama de Puerto Iguazú, Misiones. Los promedios mensuales de todas las variables se estimaron con datos de la Estación Meteorológica Puerto Iguazú para la serie de tiempo comprendida entre los años 1960 y 1990.

Las condiciones climáticas de las regiones subtropicales húmedas posibilitan una gran variedad de formas de vida vegetales. Más del 90% de estas especies son compartidas con las de las regiones tropicales, mientras que el resto de las especies se suponen asociadas a la resistencia a bajas temperaturas, típicas de regiones templadas (Oliveira Filho et al. 2013). El Bosque Atlántico presenta gradientes florísticos a lo largo de su extensión que se asocian a una mayor estacionalidad en las precipitaciones y una disminución en las temperaturas medias. De esta forma, se distinguen dos núcleos, los

bosques lluviosos, en la costa de Brasil, y los bosques semidecíduos del Bosque Atlántico, en el norte de la provincia de Misiones. Este último núcleo presenta una menor riqueza de especies y una mayor proporción de especies deciduas (Oliveira Filho y Fontes 2000). Si bien no se observa una marcada estacionalidad en las condiciones climáticas, los patrones fenológicos de las especies deciduas y brevi-deciduas sí muestran una estacionalidad asociada a los cambios en la temperatura y las horas de luz diaria (Morellato et al. 2000, Di Francescantonio 2017).

# CAPITULO 2

**Patrones de asignación de carbono y nutrientes bajo diferentes tipos de usos de la tierra en bosques subtropicales húmedos**

## 2.1. Introducción

La capacidad de los ecosistemas de actuar como sumideros de C depende del balance entre la ganancia y las pérdidas de C del ecosistema. Si las pérdidas del ecosistema a través de la respiración autótrofa y heterótrofa, supera las ganancias de C a través de la fotosíntesis (productividad primaria bruta), los ecosistemas se comportarán como fuentes de C, reforzando los efectos antrópicos sobre el sistema climático. Si, por el contrario, las ganancias superan a las pérdidas, estarán actuando como sumidero neto de C. Como se mencionó anteriormente, la capacidad de los árboles de almacenar C en sus troncos hace que estos sistemas sean especialmente importantes para la mitigación del cambio climático.

Los procesos de ganancia y pérdida de C, a su vez, están determinados por cómo se distribuyen los productos de la fotosíntesis (compuestos de C) entre los distintos compartimentos de las plantas y en el suelo. Las plantas exhiben patrones de asignación de recursos que tienden a maximizar el crecimiento (ganancia de C) en respuesta al balance entre la adquisición de recursos aéreos, como luz y CO<sub>2</sub>, y subterráneos, como agua y nutrientes (Chapin et al. 2002). Así, los cambios en partición de C entre los órganos aéreos y subterráneos van a estar influenciados por la disponibilidad de nutrientes, agua y luz. Por ejemplo, las plantas pueden asignar mayor cantidad de recursos de C al crecimiento de raíces cuando la disponibilidad de agua o nutrientes es limitante, o priorizar la asignación a estructuras aéreas, como tronco, ramas, hojas, cuando el recurso limitante es la luz (Chapin et al. 2002). Por otro lado, las plantas retienen sólo una parte de la biomasa que producen, mientras que otra se pierde ya sea porque es consumida por herbívoros o por senescencia como ocurre con las hojas, ramas y raíces finas. En cualquiera de los dos casos, la biomasa muerta (necromasa) eventualmente llegará al suelo donde será consumida por los animales y microorganismos del suelo durante el proceso de descomposición, devolviendo CO<sub>2</sub>, nutrientes y compuestos de C complejos.

A través de la descomposición, los microorganismos y fauna edáfica transforman la necromasa en materia orgánica del suelo, y como consecuencia, se producen pérdidas de CO<sub>2</sub> hacia la atmósfera. La cantidad de C que se pierda como CO<sub>2</sub> dependerá de cuán eficiente sea la transformación del material muerto en materia orgánica (Cotrufo et al. 2013). La eficiencia de este proceso estará determinada por las condiciones ambientales, como la temperatura y humedad del suelo (Austin y Vivanco 2006), de la composición de la comunidad edáfica y de la calidad del material en descomposición, compuesto principalmente por la hojarasca aportada desde los árboles (Zaninovich 2017). La calidad de la hojarasca está determinada por la naturaleza química y física de los compuestos de C (Cornwell et al. 2008), la cantidad relativa de compuestos estructurales (como lignina, celulosa) y no estructurales (azúcares, aminoácidos). La hojarasca de mayor calidad nutritiva para la micro- y mesofauna del suelo estará compuesta por una mayor proporción de compuestos no estructurales, y mayor cantidad de N que aquella de menor calidad (Cornwell et al. 2008, Manzoni et al. 2012). Por ejemplo, los tejidos lignificados, como ramas, troncos y raíces gruesas, contienen mayor cantidad de lignina y celulosa que hojas o raíces finas (Aber y Melillo 1991), las hojas aciculares tienen menor cantidad de compuestos solubles que las hojas de especies de hoja ancha (Berg y McLaugherty 2008). Las diferencias en la calidad del material en descomposición determinarán la tasa a la cual ese material se descomponga y la proporción de la masa original que se incorporará como materia orgánica del suelo, estable a largo plazo. La hojarasca de mayor calidad se descompondrá de una manera más eficiente, es decir que una mayor proporción del C contenido se incorporará al suelo, en cambio, la de menor calidad, perderá en comparación una mayor proporción de C como CO<sub>2</sub> (Cotrufo et al. 2013).

En resumen, la capacidad de los ecosistemas de mitigar el calentamiento global estará determinada por la partición entre producción y pérdidas de biomasa, entre la producción de tejidos de corta o larga vida y entre la biomasa aérea y la subterránea. Los cambios en la asignación de C en la vegetación podrían afectar tanto a las tasas de

crecimiento individual de árboles, como a los ciclos biogeoquímicos terrestres a través de cambios en la cantidad y calidad de hojarasca producida y de las tasas de descomposición de la misma (Litton et al. 2007).

### *2.1.1. Impactos de las actividades productivas*

Los bosques tropicales y subtropicales húmedos tienen un rol dual en el ciclo de carbono (C) a nivel global. Por un lado, almacenan el 45% del C terrestre siendo responsables de la tercera parte de la productividad primaria bruta (PPB), y son considerados uno de los principales sumideros de C (Zhang et al. 2016, Anderson-Teixeira et al. 2016). Por otro lado, los cambios en el uso del suelo y la deforestación constituyen una fuente neta de emisión de C, parcialmente compensada por la captura de C en los bosques secundarios o en recuperación (Pan et al. 2011). De esta manera, la capacidad de mitigar el cambio climático en los bosques tropicales y subtropicales está determinada por los cambios en el uso del suelo, que consisten en la deforestación y degradación de bosques por extracción selectiva de árboles. En particular, la superficie boscosa del Bosque Atlántico se redujo a una tasa de más de 15.000 ha por año entre los años 1998 y 2006, que fueron convertidas principalmente a cultivos (UMSEF 2008). Si bien la tasa de pérdida de bosque nativo se redujo a partir de la sanción de la ley 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos, durante el 2018 se perdieron más de 3.000 ha de bosques (UMSEF 2019). Cabe señalar, que en la provincia de Misiones las causas más importantes de la deforestación son la extracción de madera y la conversión de tierras boscosas en plantaciones de especies leñosas de rápido crecimiento, como pino y eucaliptus, de yerba mate, té y tabaco (Zanetti et al. 2017).

En estos bosques, las actividades de extracción de árboles provocan claros en el dosel, mayores a los que se forman naturalmente. Los claros son colonizados rápidamente por lianas y bambúseas, impidiendo la cicatrización de los claros al reducir la regeneración de árboles, disminuyendo su crecimiento y aumentando su mortalidad

(Campanello et al. 2012, Montti et al. 2011). A medida que los bosques se recuperan, sin embargo, las tasas de acumulación de biomasa pueden superar en gran medida a los bosques no explotados (Berry et al. 2010). En las plantas, la colonización de recursos disponibles (i.e. claros del dosel) se produce fundamentalmente a través del balance entre crecimiento y senescencia de tejido nuevos y viejos, respectivamente (Chapin et al. 2002). En este sentido, la remoción de los árboles grandes libera recursos, como por ejemplo los lumínicos, lo que favorece la asignación de recursos al crecimiento de troncos y producción de hojas frente a los recursos destinados al mantenimiento y defensa, como ocurre en los bosques maduros (Anderson-Teixeira et al. 2016, Riutta et al. 2018). Estudios previos en bosques con extracción selectiva han registrado tasas de crecimiento de troncos hasta un 50% mayores que las de bosques conservados (Bischoff et al. 2005, Berry et al. 2010). En este mismo sentido, Riutta et al. (2018) encontraron que, tras recuperar la cobertura del dosel, bosques disturbados por extracción selectiva presentan tasas de productividad primaria neta mayores que bosques conservados con la misma área basal.

Los cambios en la cobertura del dosel y composición florística de la comunidad, producidos por las actividades forestales, alteran los aportes de materia orgánica desde el dosel al suelo, alterando la composición química de la materia orgánica, pudiendo modificar las tasas de mineralización de nutrientes en el suelo y, por lo tanto, su disponibilidad para las plantas (Conti et al. 2016, Guo et al. 2016). Por otro lado, la mayor cantidad de residuos y biomasa muerta (necromasa) generada durante las extracciones de árboles, podrían provocar un aumento en la concentración de nutrientes disponibles (Yamada et al. 2014). Litton et al. (2007) encontraron que un aumento en la disponibilidad de nutrientes aumenta la asignación a la producción de tejidos aéreos (hojas y troncos) en detrimento de los recursos subterráneos, como la producción de raíces. Cabe señalar que, mientras que la asignación de recursos al dosel se conserva en los ecosistemas de bosques y cambia poco con la edad, competencia o disponibilidad de recursos, la asignación de recursos al crecimiento de troncos o a la biomasa

subterránea son los flujos que mayor sensibilidad presentan a la disponibilidad de recursos (Litton et al. 2007).

Como se indicó en el capítulo anterior, una de las principales estrategias para la mitigación del cambio climático, consiste en el fomento a la industria forestal, especialmente aquellas destinadas a la producción de madera, y en consecuencia en el incremento de áreas forestadas (Inthamossou 2015, Zanetti et al. 2017, Romaniuk et al. 2018), bajo la hipótesis de que especies leñosas de rápido crecimiento secuestran una alta cantidad de CO<sub>2</sub> debido a la rápida acumulación de C en troncos. Sin embargo, estudios en plantaciones forestales en el área, demostraron que las plantaciones forestales pueden actuar como fuente emisora de CO<sub>2</sub> durante gran parte del año (Posse et al. 2016), ya que la capacidad de los ecosistemas de actuar como sumideros de C depende no sólo de las tasas de ganancia de C, a través de la PPN, sino también de las pérdidas de C debidas a la respiración heterótrofa, particularmente la de los microorganismos del suelo durante el proceso de descomposición (Chapin et al. 2002). Posse et al. (2016) mostraron que la gran acumulación de material vegetal en descomposición, especialmente después de períodos de poda o raleo, provoca pérdidas de C que superan las tasas de acumulación de C en troncos. Trabajos anteriores realizados en la misma área de estudios (Zaninovich et al. 2016), compararon el aporte de material vegetal al suelo entre bosques nativos y plantaciones forestales. En estos, si bien no se observaron cambios en el total de material aportado por la vegetación, el tamaño de los detritus fue diferente entre ambos ecosistemas (menores y mayores a 2 cm). Las plantaciones de pino mostraron un aumento en la cantidad de material de menor tamaño, en comparación con los bosques nativos. La mayor proporción de detritus de menor tamaño disminuye el tiempo de residencia del C en el suelo y, por lo tanto, disminuye su capacidad de actuar como sumidero de C.

Como se explicó anteriormente, la velocidad de descomposición del material vegetal dependerá no sólo de su cantidad, sino también de la composición química del mismo (Sánchez Cicerón 2011). En particular, tanto el contenido de Nitrógeno (N) como

la relación C:N son importantes para determinar la tasa de descomposición (Burgess et al. 2002). En general, cuando la relación C:N es menor a 20:1, se produce mineralización del nitrógeno, es decir que el N orgánico contenido en la materia orgánica es transformado en N inorgánico por los organismos del suelo, quedando disponible para ser utilizado por las plantas. Sin embargo, cuando los restos de material vegetal se encuentran en grandes volúmenes, o cuando presentan relaciones C:N mayores a 30:1, el N mineral del suelo es inmovilizado -retenido- por la biomasa microbiana que los descompone. De este modo, el N se dispone para el crecimiento de los microorganismos (Ambus y Jenssen 2001) y no se encuentra disponible para las plantas. Las relaciones C:N mayores a 25 determinan un efecto neto de inmovilización, mientras que relaciones C:N inferiores a 25 promueven la mineralización neta de N (Trinsoutrot et al. 2000, Sánchez Cicerón 2011, Liu y Sun 2013). En ecosistemas forestales, la lignina es el compuesto aromático más abundante de la materia orgánica, considerado dentro de los compuestos más estables y resistentes al ataque microbiano (Conti et al. 2016). Si bien la concentración de C no cambia sustancialmente entre las fracciones de distintos tamaños del material en descomposición, se modifica la forma en que se encuentra este C: el contenido de lignina es diferente entre tejidos de vida corta (como hojas) o larga (como madera), y es también diferente entre especies. Así, el contenido de lignina en el material en descomposición, dependerá de la composición de la comunidad vegetal y del tipo de material que es aportado al suelo. El contenido de lignina en los restos vegetales ejerce especial influencia al final de la descomposición cuando se descomponen los compuestos estructurales (Cotrufo et al. 2013), al determinar la mineralización o inmovilización del N (Berg y McLaugherty 2008). Así, cuanto más alto es el contenido inicial de lignina, mayor es la cantidad de N inmovilizado por unidad de C respirado (Melillo et al. 1982). En el caso del pino, las acículas poseen propiedades poco favorables para el ataque microbiano ya que, por un lado, tienen una capa cerosa externa que impide la entrada de agua, sobre todo al inicio de la descomposición (Cape, 1983), y, por otro lado, las acículas tienen una menor superficie de contacto. De esta

forma, los cambios en el uso del suelo, mediante la modificación de la composición de especies en un ecosistema, pueden afectar procesos ecosistémicos como la descomposición foliar y reciclaje de nutrientes, pudiendo influir en el ciclo de C.

### *2.1.2. Objetivos, hipótesis y predicciones*

Dado que en los próximos años el balance regional de C estará fuertemente influenciado por los flujos de C en los bosques degradados o en las superficies de bosques convertidas a otros usos, más que por los de los bosques intactos (Anderson-Teixeira et al. 2013), comprender cómo los distintos tipos de uso impactan en las dinámicas de asignación de recursos dentro de los ecosistemas modificados resulta de vital importancia. El **objetivo principal** de este capítulo fue analizar cómo modifican, los distintos tipos de usos forestales, la asignación de recursos asimilados por fotosíntesis a los componentes leñosos y foliares y su relación con la calidad del suelo.

La **hipótesis general** de este capítulo es que las actividades forestales implican pérdida de diversidad y complejidad estructural de los ecosistemas por la extracción de árboles o el reemplazo total del bosque y que estas modificaciones alteran la asignación de recursos dentro del ecosistema. En particular, las actividades de cosecha selectiva de árboles implican la extracción de grandes volúmenes de biomasa aérea, que podría reducir la competencia por los recursos lumínicos y del suelo en comparación con bosques no intervenidos, pudiendo afectar las tasas de producción de troncos, hojas y raíces, así como las concentraciones de materia orgánica y nutrientes en el suelo. Dado que la extracción selectiva de árboles no modifica considerablemente la composición de especies, no se espera que la calidad de la hojarasca se vea afectada. En cuanto a las plantaciones forestales, las plantaciones de pino estudiadas se destinan a la producción de madera que utilizan especies de rápido crecimiento y están sujetas a prácticas de raleo, podas y fertilizaciones que incrementan las tasas de productividad de troncos. Al ser un sistema monoespecífico, no presentan la variedad de patrones fenológicos presentes el bosque nativo, afectando las tasas de producción de hojas. Además, los

aportes nutricionales por fertilización artificial pueden afectar las tasas de producción de biomasa subterránea. La mayor cantidad de compuestos recalcitrantes presentes en las hojas de los pinos puede afectar las tasas de descomposición de la materia orgánica y mineralización de nutrientes.

Los **objetivos específicos**, hipótesis cuando corresponda, y predicciones son:

1. **Caracterizar la estructura y composición de la vegetación en función de la densidad de individuos, el área basal, diversidad específica, diámetro a la altura del pecho (DAP) promedio y máximo de árboles del dosel.** Se espera que los bosques nativos conservados presenten mayor diversidad específica y densidad de árboles que los bosques degradados y las plantaciones de pino. A su vez se espera que las plantaciones de pino presenten mayor DAP promedio, área basal y altura media que los bosques nativos. En cuanto al DAP medio y máximo, se espera que las plantaciones de pino presenten valores similares entre sí y mayores a los de los bosques nativos, mientras que se espera que los bosques nativos presenten mayor diferencia entre estos dos DAP.
2. **Estimar y comparar el C almacenado en los distintos compartimentos de cada ecosistema, incluyendo biomasa aérea y de raíces y en el suelo.** Se espera que la biomasa aérea total (almacenada tanto en troncos como en hojas) sea mayor en los bosques nativos conservados que en los degradados. Se espera que la biomasa aérea sea mayor en las plantaciones que en los bosques nativos. Por último, debido a que ambos tipos de actividades implican la extracción de biomasa aérea, que finalmente llegará al suelo, se espera que el C almacenado en el suelo de los bosques nativos conservados sea mayor que en los otros dos ecosistemas.
3. **Analizar las diferencias en las tasas de crecimiento de árboles entre los tres tipos de ecosistemas estudiados.** La extracción de biomasa leñosa podría reducir la competencia por los recursos del suelo en comparación con bosques no intervenidos, resultando en menores tasas de crecimiento de troncos en los bosques nativos conservados que en los degradados. Las plantaciones forestales

destinadas a la producción de madera utilizan especies de rápido crecimiento, por lo tanto, se espera que el bosque nativo presente menores tasas de crecimiento que las plantaciones de pino.

4. **Caracterizar la dinámica temporal de la productividad del dosel a través de mediciones de producción de hojarasca para cada uno de los ecosistemas estudiados.** Como se mencionó anteriormente, la extracción de biomasa leñosa podría reducir la competencia por los recursos lumínicos en comparación con bosques no intervenidos, resultando en menores tasas de producción de hojarasca en los bosques nativos conservados que en los degradados. Debido a la variedad de especies deciduas y siempreverdes que presenta el bosque nativo, se espera que presente mayores tasas de producción de hojarasca que las plantaciones monoespecíficas de pino.
5. **Describir y analizar entre los distintos tipos de usos la distribución de biomasa de raíces en el suelo hasta el metro de profundidad, así como la producción anual de nuevas raíces en los primeros 15 cm del suelo.** Se espera que la producción de raíces en los bosques conservados sea mayor que en los degradados. En el caso de las plantaciones de pino, se espera una mayor producción de raíces en los bosques nativos que en las plantaciones de pino.
6. **Analizar la calidad de hojarasca (concentración de nitrógeno y fósforo) aportada al suelo.** Como la extracción selectiva de árboles no modifica considerablemente la composición de especies, se espera que la calidad de la hojarasca producida en ambos bosques nativos, conservados y degradados, sea similar. Sin embargo, debido al reemplazo total del bosque por un cultivo monoespecífico de pino, que presenta mayor cantidad de compuestos recalcitrantes, se espera que la calidad de la hojarasca de ambos bosques nativos sea mayor que la de las plantaciones de pino.
7. **Analizar y comparar las concentraciones de nutrientes (nitrógeno y fósforo), materia orgánica particulada y carbono orgánico del suelo.** Debido a que se

espera que en los bosques nativos conservados haya menor aporte de hojarasca y sus nutrientes al suelo, se espera que la concentración de nutrientes, materia orgánica particulada y carbono orgánico sea menor en los bosques conservados que en los degradados. Así mismo, se espera que las plantaciones de pino presenten concentraciones de nutrientes inferiores al bosque nativo conservado, como consecuencia de la menor calidad de hojarasca producida. Sin embargo, debido a la calidad diferencial de la hojarasca producida en los ecosistemas, sí se espera que la materia orgánica particulada y el carbono orgánico sea mayor en los bosques nativos que en las plantaciones de pino.

## **2.2. Materiales y Métodos**

### *2.2.1. Diseño experimental*

En cada tipo de ecosistema, bosques nativos conservados dentro del Parque Nacional Iguazú (PNI), bosques nativos con extracción selectiva hasta hace 15-20 años, ubicados en el Parque Provincial Puerto Península (PPPP) y plantaciones forestales de pino (PFP), se establecieron 3 parcelas de 90 x 90 m (1800 m<sup>2</sup>). En el caso de las plantaciones de pino, las parcelas se establecieron cada una sobre lotes coetáneos diferentes, sometidos a las mismas prácticas de manejo. Se seleccionaron sitios que se encontraran a más de 50 m de las rutas o caminos y que presentaran una cobertura homogénea más allá de los límites de cada parcela. Los ecosistemas se definieron utilizando mapas temáticos (Merenson et al. 2001, UMSEF 2005, Gibbs et al. 2007, IGN 2014), Google Earth y observaciones a campo.

El Parque Nacional Iguazú fue establecido en 1934 y es considerado el remanente de bosque mejor conservado en la provincia, aunque todos los bosques nativos que se encuentran en el área de estudio han tenido en algún momento algún tipo de intervención forestal comercial (Anexo II.1). El Parque Provincial Puerto Península se estableció en 2004 y se mantuvo bajo explotación selectiva de especies maderables a distintas intensidades hasta esa fecha (Anexo II.2 y II.3). La plantación

forestal de pino estudiada se plantó durante el año 2001 con una densidad de árboles inicial de 1600 individuos por hectárea y estuvo sujeta a diferentes prácticas de manejo de producción de madera. Se realizaron controles de malezas y plagas durante los primeros años hasta 2005 y podas anuales durante el período 2004-2006. En 2007, 2010 y 2015, los raleos (reducción del número de árboles por superficie) llevaron la densidad de árboles desde 800, 400 y hasta 170 individuos por hectárea, respectivamente (Anexo II.4).

En cada parcela, se establecieron dos franjas de 10 x 50 m en las que se identificaron las especies arbóreas presentes y se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP; diámetro a 1,3 m de altura sobre el suelo) de todos los individuos de más de 10 cm de DAP (Fig. 2.1). Para cada especie registrada (Anexo I.1), se obtuvo la densidad de madera de Atencia (2003). En cada parcela, se seleccionaron 3 individuos de las 5 principales especies de cada parcela para medir crecimiento radial. Los individuos seleccionados se distribuyeron en toda la parcela de 90x90 m. En cada individuo se colocó un dendrómetro que consistió en una cinta de aluminio rodeando el diámetro del árbol, pasando por una hebilla y conectada a sí misma por un resorte. A medida que aumenta el radio del tronco, la marca se aleja de la hebilla y el resorte se tensa, manteniendo el dendrómetro ajustado al tronco (Anexo II.5). Las mediciones se realizaron estacionalmente en los meses de mayo, agosto, noviembre de 2017, febrero, mayo, agosto, diciembre de 2018 y febrero de 2019. A cada individuo se le midió la altura y se extrajo una muestra de madera utilizando un barrenador de incremento para estimar la densidad de madera (Anexo II.6). La altura se midió utilizando un hipsómetro manual: se midió el ángulo que se forma al orientar el instrumento en dirección a la copa del árbol ubicándose el observador a una distancia de 15 m. La densidad de madera ( $\rho$ ) se calculó como  $\rho = M/V$ , donde M (masa de la muestra) es el peso seco de la muestra (P) dividida por la aceleración de la gravedad ( $g=9,81 \text{ m s}^{-2}$ ) y V es el volumen fresco de la muestra. El volumen se estimó sumergiendo la muestra en un recipiente con agua destilada, apoyado sobre una balanza digital. La muestra se mantuvo sumergida con la

ayuda de una aguja pequeña, evitando todo contacto con las paredes del recipiente. El volumen de la muestra se calculó por medio del peso del volumen de agua desplazada, considerando para peso específico del agua  $1 \text{ g/cm}^3$  (Scholz et al. 2007).

Desde el centro de la parcela y formando una cruz se establecieron, cada 10 m, 9 trampas de hojarasca de  $0,5 \text{ m}^2$  (Fig. 2.1) (Anexo II.7). Dada la imposibilidad de realizar mediciones continuas de producción de hojarasca, se asumió que la hojarasca producida se mantendría constante en cada estación y se colectó la hojarasca producida durante el mes intermedio de cada estación, en noviembre de 2017, febrero, mayo, agosto, diciembre de 2018 y febrero de 2019. Las trampas fueron vaciadas al comenzar la medición y colectadas 15-20 días después. La hojarasca colectada en cada trampa se secó en estufa por 48 hs a  $60^\circ$  y se registró el peso seco de cada una. Se estimó la tasa de producción diaria de hojarasca por parcela para cada estación. En base a estos datos, en el capítulo 3 se estimará la producción primaria neta ( $\text{PPN}_H$ ) utilizando la relación funcional propuesta por Malhi et al. (2011). De cada parcela, se armó una muestra compuesta conformada por muestras de todas las estaciones de aproximadamente 0,5 kg para realizar análisis químicos. Los análisis incluyeron contenido de materia orgánica [% m/m] (Norma IRAM-SAGyP 29571 - 1), Nitrógeno total (N) [% m/m], mediante el método de Kjeldahl y Fósforo soluble (P) [mg/kg], mediante el método de Fosfomolibdato (Instituto de Suelos – INTA 2010).

En cada parcela se tomaron muestras compuestas de suelo para estimar las distintas fracciones de C. Para ello se tomaron entre 5 y 6 submuestras utilizando un barreno de suelo, un cilindro metálico de 5 cm de diámetro y 15 cm de alto, hasta completar aproximadamente 1 kg por parcela. Las muestras de suelo y hojarasca se enviaron también al Instituto de Suelos del CIRN, INTA donde se realizaron análisis de materia orgánica particulada, mediante el método de Cambardella-Elliot (Cambardella y Elliot 1992) y fertilidad potencial del suelo, que incluyó materia y C orgánico [% p/p] (Normas IRAM-SAGyP 29571 - 2 o 3), N total [% p/p] (Norma IRAM-SAGyP 29572), relación C:N [s/u] y P extractable [mg/kg] (Norma IRAM-SAGyP 29570 - 1 o 2) (Instituto

de Suelos – INTA 2010). A su vez, en cada parcela se realizó un ensayo para estimar la producción de raíces mediante el método de "núcleos de crecimiento" (Addo-Danso et al. 2016, Sun et al. 2017). Para ello, en cada parcela se tomaron 2 muestras de suelo utilizando un barreno de 10 cm de diámetro y 40 cm de alto. Las muestras fueron tamizadas en el momento y el suelo libre de raíces se colocó en un tubo de red ("núcleo") que se colocó nuevamente en el suelo (Anexo II.8). Los núcleos se retiraron en febrero 2019. La presencia de animales en el área de estudio alteró los resultados del ensayo, al remover algunos de los núcleos por lo cual se redujeron los números de réplicas por ecosistema.

Por último, en una parcela de cada ecosistema, se realizó una calicata de 1 m de profundidad (Anexo II.9). Se tomaron muestras de suelo para determinar la densidad aparente y la distribución de la biomasa de raíces, utilizando cilindros de 10 cm de diámetro y 5 cm de alto. En ambos casos, las muestras se tomaron a las profundidades: 0-5, 5-10, 10-15, 15-25, 25-35, 35-45, 45-55, 55-65, 65-75, 75-85, 85-95 y 95-105 cm. Para las mediciones de densidad aparente, las muestras se secaron a estufa a 105 °C hasta peso constante y luego pesadas en seco. La densidad aparente se estimó como la relación entre el peso seco y el volumen del cilindro ( $D_{ap} = P_{seco}/Vol_{cilindro}$ ) (Instituto de Suelos – INTA 2010). Los resultados de los análisis de contenido de nutrientes en el suelo (%) se transformaron para obtener el contenido de nutrientes en el espacio ( $kg\ m^{-2}$ ), utilizando la ecuación:

$$\text{Concentración [kg m}^{-2}\text{]} = P.G.D_{ap} \quad \text{Ec. 1}$$

Donde P es el contenido de nutrientes en porcentaje, G el espesor del suelo (en este caso 10 cm), y  $D_{ap}$  es la densidad aparente estimada para cada ecosistema (Zaninovich 2017).

Las muestras de raíces fueron primero tamizadas en seco utilizando de forma secuenciada tamices de mallas de 2,38 y 1,41 mm, y se separaron las raíces de forma manual. Luego, cada fracción de tierra se traspasó a tamices de mallas de 1,68 y 0,84, respectivamente. Las muestras se sumergieron en agua para separar las raíces más

pequeñas por flotación (Anexo II.10). Las raíces separadas fueron secadas en estufa a 40°C por 72 hs y pesadas.

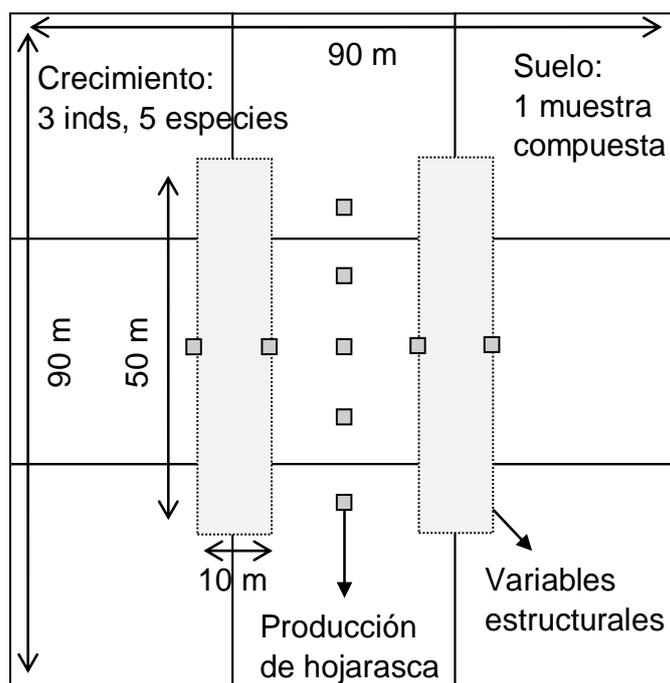


Figura 2.1: Esquema de las mediciones realizadas en cada una de las tres parcelas (90 x 90 m) de cada ecosistema: en las dos franjas de 50 x 10 m se estimó el área basal, densidad de especies y diversidad específica. La producción de hojarasca se evaluó utilizando 9 trampas de 0,5 m<sup>2</sup>. Se tomó una muestra compuesta de suelo, tomando 6 submuestras al azar. El crecimiento de troncos se midió en 3 individuos (inds) de las 5 especies dominantes de cada parcela. Los árboles seleccionados se encontraron distribuidos en toda la parcela.

### 2.2.2. Estimación de variables de estructura

A partir de la identificación de especies presentes y de las mediciones de DAP realizadas en las dos sub-parcelas establecidas y, se calculó el promedio ponderado por la abundancia de la densidad de madera y del DAP medio y máximo de cada parcela (Rosenfield y Muller 2019), se estimó el Área Basal (AB), calculada como la sumatoria de las secciones transversales del tronco a 1,3 m de altura por hectárea, la densidad de individuos y el índice de diversidad de Shannon-Wiener de cada parcela (Magurran 1991). La biomasa aérea de los bosques nativos se estimó como la sumatoria de la

biomasa estimada para cada árbol ( $BA_i$ ) utilizando ecuaciones alométricas basadas en el DAP y la densidad de la madera para bosques húmedos, desarrolladas por Chave et al. (2005) [Ec. 2]. En los individuos en los que se realizaron las mediciones de crecimiento de troncos, debido a que se contaba con mediciones de altura (H) de cada individuo seleccionado, se estimó la biomasa aérea ( $BA_i$ ) utilizando el modelo desarrollado por Chave et al. (2005) para bosques húmedos (bosques donde la evapotranspiración supere las precipitaciones durante más de un mes y menos de cinco, con precipitaciones entre 1500-3500 mm anuales, generalmente semi-decíduos) a partir de las mediciones de DAP, H y  $\rho$  de cada individuo [Ec. 3]. En el caso de palmeras, la biomasa aérea se estimó utilizando ecuaciones alométricas desarrolladas por Brown et al. (2005) (Vieira et al. 2008) [Ec. 4]. La biomasa aérea en las plantaciones de pino ( $BA_p$ ) se estimó utilizando modelos de predicción regional de la biomasa aérea de *P. taeda* en Misiones (Fassola et al. 2010) [Ec. 5]:

$$\langle BA_i \rangle_{est} = \rho * e^{-1.4999 + 2.148 \ln(DAP) + 0.207 (\ln(DAP))^2 - 0.0281 (\ln(DAP))^3} \quad \text{Ec. 2}$$

$$\langle BA_i \rangle_{est} = e^{-2.997 + \ln(\rho DAP^2 H)} \cong 0.0509 * \rho DAP^2 H \quad \text{Ec. 3}$$

$$\langle BA_p \rangle_{est} = 6.66 + 12.86 * DAP^{0.5} * \ln(DAP) \quad \text{Ec. 4}$$

$$\langle BA_{pt} \rangle_{est} = e^{-3.09 + 2.62 \ln(DAP)} \quad \text{Ec. 5}$$

Donde BA es la biomasa aérea estimada en cada caso,  $\rho$  es la densidad promedio de la madera, DAP es el diámetro a la altura del pecho tomado a 1,3 m y H es la altura. La cantidad de C almacenado se estimó como el 48% de la biomasa aérea (Condit 2008).

### 2.2.3. Análisis de datos

Las diferencias en las variables estructurales (diversidad, densidad de árboles, área basal, biomasa aérea, medias ponderadas de densidad de madera, DAP y DAP máximo) se analizaron mediante ANOVA de un factor con tres niveles (tipos de

ecosistemas). Cuando fue necesario, se modeló la varianza, permitiendo varianzas diferentes para cada ecosistema, de manera de cumplir el supuesto de homocedasticidad. A partir de las mediciones de crecimiento radial acumulado, se estimaron los incrementos en área en cada estación para cada individuo a partir de los cuales se estimó el área bajo la curva de incrementos en área en el tiempo. El área bajo la curva estimada para cada individuo se comparó mediante un ANOVA de un factor entre ecosistemas. Los datos se transformaron mediante raíz cuadrada de manera de cumplir el supuesto de normalidad, y se modeló la varianza, permitiendo varianzas diferentes para cada ecosistema, de manera de cumplir el supuesto de homocedasticidad. Por otro lado, se calculó la biomasa inicial y acumulada para la última fecha de medición (febrero 2019) y se calculó la diferencia (ganancias netas de biomasa). Los datos se transformaron mediante logaritmo natural para alcanzar el supuesto de normalidad y se analizaron las diferencias entre ecosistemas. En ambos casos, debido a que las especies presentes no fueron las mismas en todas las parcelas, se incluyeron las variables 'parcela' y 'especie' como variables aleatorias anidadas. Finalmente, se realizó la transformación inversa de los valores estimados por el modelo para obtener la biomasa acumulada promedio para cada ecosistema.

La tasa de producción diaria de hojarasca se modeló utilizando modelos lineales generales para analizar las diferencias entre ecosistemas a través del tiempo. Para el análisis, se tomaron en cuenta las observaciones realizadas entre el verano (febrero 2018) y la primavera del 2018 (noviembre 2018), de manera de evitar las posibles variaciones interanuales. Se modeló la varianza a través de la función de potencia. Se realizaron comparaciones múltiples a posteriori entre ecosistemas para cada estación utilizando el método de Tukey ( $\alpha=0,05$ ).

Las diferencias entre los distintos ecosistemas en la concentración de nutrientes (N y P), de materia orgánica particulada y C orgánico en el suelo y de N, C y P total en hojas, se analizó mediante ANOVA de un factor. En todos los casos se modelaron las varianzas, permitiendo varianzas diferentes entre ecosistemas, de manera de lograr el

cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianzas. A partir de las concentraciones de C y N encontradas en suelo y hojarasca se estimó, para cada uno, la relación C:N y se analizaron las diferencias mediante ANOVA de dos factores, ecosistema (3 niveles, bosque conservado, degradado y plantación de pino) y origen (2 niveles, suelo u hojarasca).

Como se indicó, debido a la frecuente presencia de animales que alteran o eliminan elementos de muestreo en el sitio de estudio, al cabo de un año se observó la pérdida de muestras (núcleos) para la producción de raíces por lo que no fue posible analizar las diferencias entre ecosistemas a partir de muestras por parcela. Sin embargo, se consideraron todas las muestras obtenidas para un mismo ecosistema y se analizaron las diferencias mediante ANOVA de un factor.

En todos los casos, el mejor modelo se seleccionó utilizando el Criterio de Información de Akaike (Akaike 1974). Todos los análisis se realizaron utilizando la librería nlme (Pinheiro et al. 2018) en el software libre R (R Core Team 2018).

### **2.3. Resultados**

Todos los parámetros estructurales evaluados fueron mayores en ambos bosques nativos que en las plantaciones forestales de pino, a excepción del DAP medio y máximo, que fueron mayores en las plantaciones de pino que en los bosques nativos (Tabla 2.1). En el caso de los bosques nativos, ambos bosques exhibieron parámetros estructurales similares, excepto en el caso de la densidad de individuos donde el bosque nativo conservado presentó valores significativamente mayores que en el bosque nativo degradado (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Media  $\pm$  error estándar de diversidad específica ( $H'$ ), densidad de árboles, área basal, biomasa aérea estimada, densidad de madera y diámetro a la altura del pecho (DAP) medio y máximo, para cada ecosistema. Diferentes letras indican diferencias significativas entre ecosistemas ( $p < 0.05$ ).

	BOSQUE NATIVO CONSERVADO	BOSQUE NATIVO DEGRADADO	PLANTACIÓN FORESTAL DE PINO
Diversidad específica (H')	3,76 ± 0,1 A	3,80 ± 0,15 A	-
Densidad de árboles (ind. ha <sup>-1</sup> )	527 ± 85 A	330 ± 85 B	170 ± 25C
Área Basal (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	27,84 ± 4,27 A	22,40 ± 5,38 A	15,95 ± 2,05 B
Biomasa Aérea (Mg ha <sup>-1</sup> )	312,5 ± 46,7A	252,4 ± 53,9 A	85,3 ± 11,3 B
Densidad de madera (kg m <sup>-3</sup> )	764,51 ± 31,3 A	717,53 ± 23,1 A	621,3 ± 18,7 B
DAP medio (cm)	26,75 ± 3,61 A	24,88 ± 6,64 A	29,92 ± 4,02 A
DAP máximo (cm)	33,84 ± 1,2 A	35,13 ± 3,01 A	47,80 ± 6,4 B

El incremento en el perímetro de troncos fue, en promedio, casi seis veces mayor en las plantaciones forestales de pino ( $3,09 \pm 0,48$  cm/año), que en los bosques nativos ( $0,62 \pm 0,2$  y  $0,815 \pm 0,2$  cm/año en los bosques nativos conservados y degradados, respectivamente) (Fig. 2.2). Asimismo, la biomasa final acumulada promedio en las plantaciones luego de dos años fue de  $50,9 \pm 2,28$  kg por individuo mientras que en los bosques nativos fue de  $5,75 \pm 1,12$  kg por individuo en el conservado y  $6,39 \pm 1,15$  kg por individuo en el degradado ( $F=7,67$ ;  $p=0,022$ ). Aunque los bosques nativos no mostraron diferencias significativas entre ellos, el crecimiento acumulado fue ligeramente mayor en los bosques nativos degradados que en los bosques nativos conservados (Fig. 2.2). Tanto en los bosques nativos conservados como en los degradados, *Nectandra lanceolata* y *Guarea pohlii* exhibieron la mayor tasa de crecimiento lineal acumulado. En los bosques conservados, *N. lanceolata* alcanzó un aumento de 5 cm en el perímetro del tallo luego de dos años, mientras que *G. pohlii* tuvo un aumento promedio de 3 cm. Otras especies, en cambio, mostraron incrementos

pequeños en el perímetro del tallo, con poca variación entre las estaciones (Fig. 2.3.a). En el bosque nativo degradado, *G. pohlii* tuvo las tasas de crecimiento ligeramente más altas que en los bosques nativos preservados, mientras que *N. lanceolata* exhibió tasas de crecimiento más bajas, de casi 3 cm después de dos años. Al contrario de los bosques preservados, todas las demás especies estudiadas en estos bosques mostraron tasas de crecimiento intermedias (Fig. 2.3.b). Los pinos tuvieron las tasas de crecimiento más altas, alcanzando un aumento promedio de 6 cm (Fig. 2.3.c). Los incrementos de área basal individual por estaciones, por otro lado, exhibieron diferencias entre los ecosistemas y el tiempo ( $F = 18.56$ ;  $p = 0.0027$ ) (Fig. 2.3.d-f). En ambos bosques nativos, las tasas de crecimiento alcanzaron su punto máximo durante la primavera y el verano de 2018, y se mantuvieron relativamente constantes después, con una ligera disminución durante los meses fríos (Fig. 2.3.d-e). Las plantaciones de pino mostraron incrementos de sección transversal del tallo 2.5 veces mayores que los de los bosques nativos, con una tendencia creciente a lo largo del tiempo. Los mayores incrementos en la sección transversal se observaron durante el comienzo de la primavera, y los más bajos durante la temporada de frío (Fig. 2.3.f). La variabilidad entre parcelas explicó el 13,5% de la variabilidad total, mientras que la variabilidad entre especies en cada parcela explicó el 18.9% de la variabilidad total.

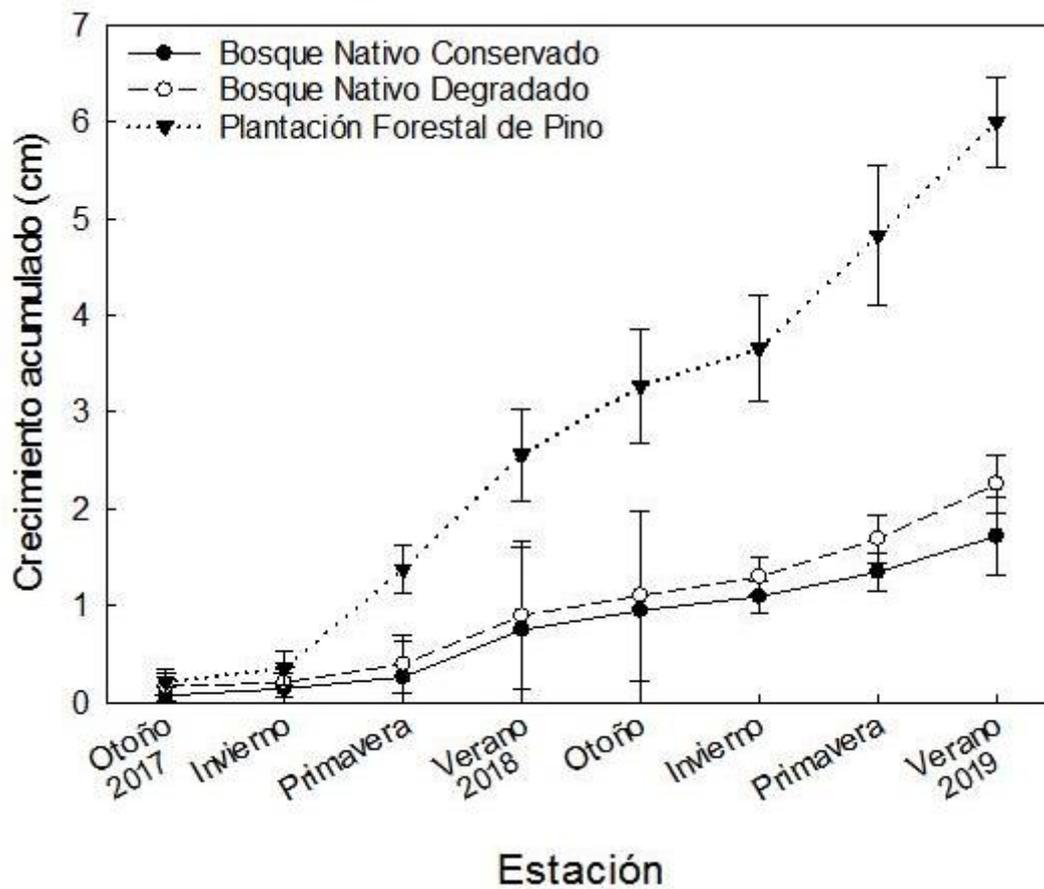


Figura 2.2. Media  $\pm$  error estándar del crecimiento acumulado del perímetro de fustes por estación para cada tipo de ecosistema. Las mediciones se realizaron entre mayo de 2017 y febrero de 2019. Cada punto es un promedio de todas las especies dentro de cada tipo de ecosistema.

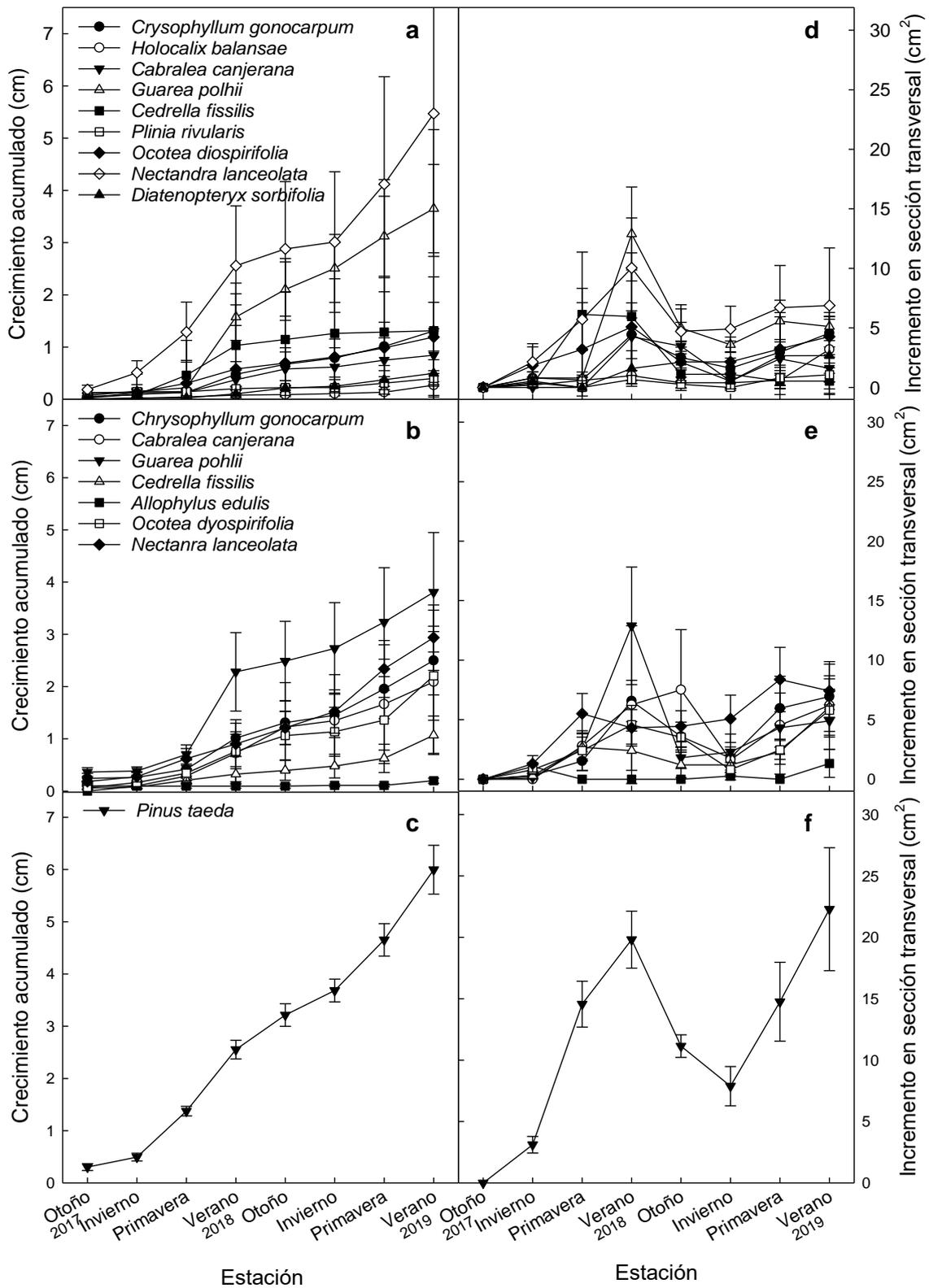


Figura 2.3. Media  $\pm$  error estándar del crecimiento acumulado del perímetro de fustes por especie a través de las estaciones para a) bosques nativos preservados, b) bosques nativos degradados

y c) plantaciones de pinos, en los paneles de la izquierda. En los paneles de la derecha se muestran los incrementos en área basal individual por estaciones para d) bosques nativos preservados, e) bosques nativos degradados y f) plantaciones de pinos. Las mediciones se realizaron entre mayo de 2017 y febrero de 2019. Cada punto es un promedio de todos los individuos dentro de una especie en cada tipo de ecosistema.

La tasa de producción diaria de hojarasca mostró diferencias entre los ecosistemas y a lo largo del tiempo ( $F= 5,26$ ;  $p=0,0014$ ). Se observó una tendencia creciente en la producción de hojarasca de todos los ecosistemas a lo largo del tiempo de estudio. Sin embargo, fue posible observar que, en general, las mayores tasas se observaron durante las estaciones de invierno-primavera, donde las tasas de producción fueron similares entre los tres ecosistemas. Durante el verano-otoño, las plantaciones forestales de pino presentaron tasas significativamente diferentes a las del bosque nativo conservado, siendo menores durante el verano y mayores durante el otoño (Fig. 2.4). El bosque nativo degradado presentó tasas intermedias durante estas estaciones, aunque se observó una tendencia a ser mayor que en el bosque nativo conservado en la mayor parte del año. Por otro lado, la dinámica temporal también mostró diferencias entre ecosistemas. Los bosques nativos conservados presentaron una disminución en la tasa de producción diaria de hojarasca durante el otoño, de  $1,07 \pm 0,12 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ , mientras que el resto del año se mantuvo entre el  $2,22 \pm 0,34$  y  $2,57 \pm 0,43 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ . Los bosques nativos degradados, por su parte, no presentaron diferencias en la tasa de producción diaria de hojarasca entre estaciones, aunque sí se observó una tendencia a una menor producción durante el otoño ( $1,59 \pm 0,21 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ ) y una mayor producción durante el invierno ( $3,12 \pm 0,57 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ ). Las plantaciones forestales de pino mostraron una dinámica estacional diferente a la de los bosques nativos. El mínimo de producción se observó durante el verano ( $1,18 \pm 0,14 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ ) y el máximo durante el invierno ( $2,45 \pm 0,4 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ ), mientras que la tasa de producción de hojarasca durante el resto del año se mantuvo entre  $1,71 \pm 0,23$  y  $2,02 \pm 0,3 \text{ g/m}^2 \text{ día}$ . La autocorrelación estacional estimada para la producción diaria de hojarasca entre estaciones fue del

52%. Si bien no se observaron diferencias significativas en la producción de hojarasca anual ( $F=0,8957$ ;  $p=0,41$ ), se observó una tendencia a una mayor producción de hojarasca en los bosques nativos degradados en comparación con los bosques conservados ( $784,85 \pm 125,56$  vs  $708,23 \pm 87,67$   $\text{g/m}^2$  año, respectivamente), mientras que las plantaciones forestales presentaron una producción anual de hojarasca menor ( $703,93 \pm 123,91$   $\text{g/m}^2$  año).

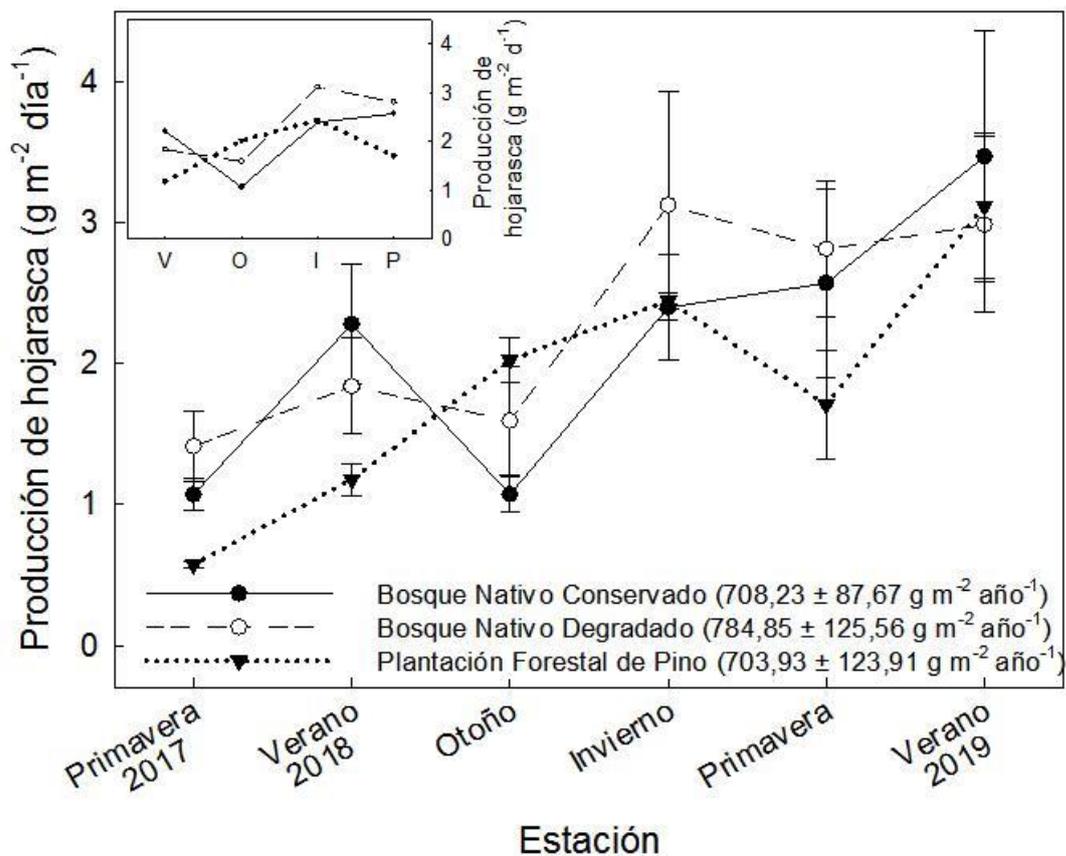


Figura 2.4. Media  $\pm$  error estándar de la tasa de producción diaria de hojarasca por estación. Las mediciones se realizaron entre noviembre de 2017 y febrero de 2019. En el gráfico inserto se muestra el valor estimado para cada estación, basado en el modelo estadístico con el mejor ajuste. Se informa también la producción anual de hojarasca por ecosistema.

La biomasa de raíces en el perfil del suelo hasta 1,1 m de profundidad se muestra en la figura 2.5. En las plantaciones de pino sólo se observó la presencia de raíces en los primeros 30 cm del suelo, mientras que en los bosques nativos las observaciones

alcanzaron el metro de profundidad. En el bosque nativo conservado se observa un máximo de biomasa radical a los 30 cm causado por la presencia de raíces de mayor tamaño. Sin embargo, se observó una tendencia a una mayor biomasa de raíces en los bosques nativos degradados que en los conservados. Por otro lado, la estimación de producción de raíces mostró una mayor producción de nuevas raíces en los bosques conservados que en los degradados y las plantaciones forestales de pino ( $F= 4,30$ ;  $p < 0,05$ ) (Fig. 2.6).

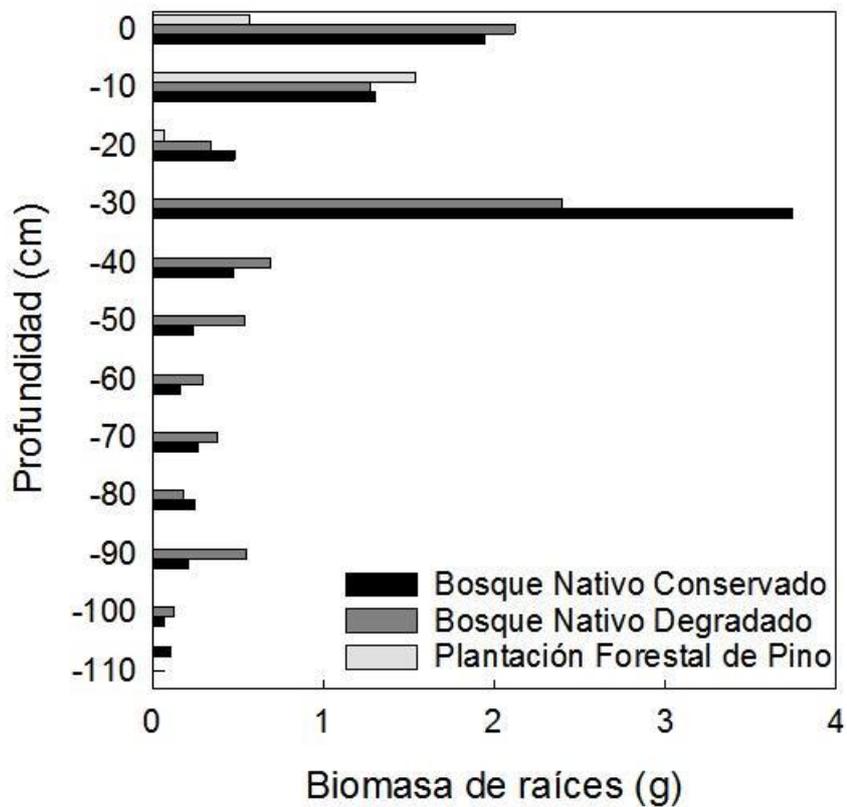


Figura 2.5. Biomasa de raíces entre el suelo y el metro de profundidad. Las calicatas se realizaron en una parcela por ecosistema.

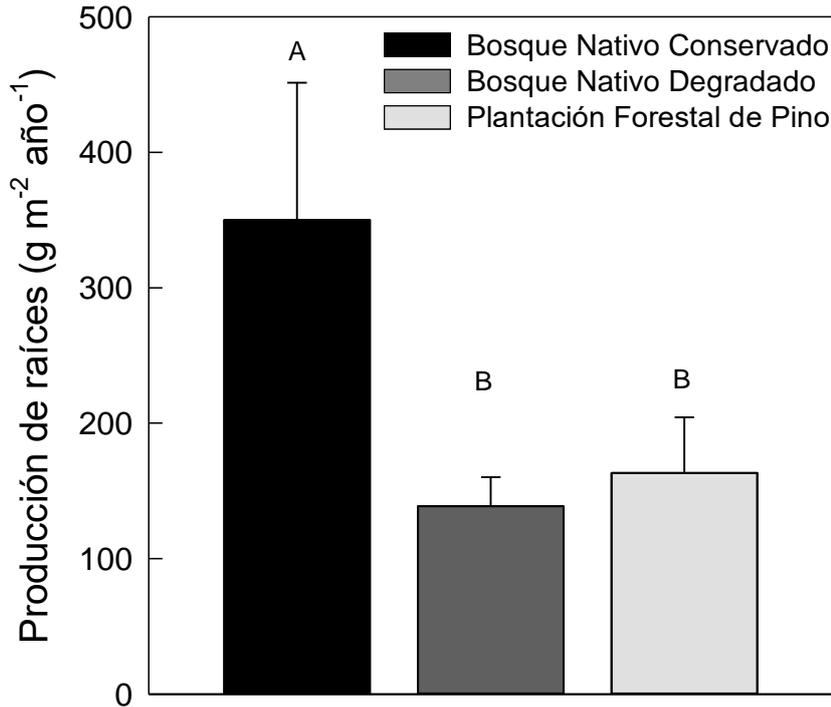


Figura 2.6. Media + error estándar de la producción anual de raíces para cada ecosistema. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

Los análisis de suelo presentaron diferencias significativas en la concentración de N, presentando mayores valores en los bosques nativos que en las plantaciones de pino ( $F = 8,84$ ;  $p = 0,016$ ), mientras que no se observaron diferencias en la concentración de C orgánico y P disponible entre los ecosistemas ( $F = 2,15$ ;  $p = 0,20$  y  $F = 0,92$ ;  $p = 0,45$ ) (Fig. 2.7.a y b). En la hojarasca, la concentración de N y P fue menor en las plantaciones forestales de pino que en los bosques nativos, sin embargo, tanto la materia orgánica como el C aportado en la hojarasca fueron mayores que en los bosques nativos, que no presentaron diferencias entre sí (Nitrógeno:  $F = 58,84$ ;  $p < 0,001$ ; Fósforo:  $F = 105,29$ ;  $p < 0,001$ ; Materia orgánica:  $F = 84,08$ ;  $p < 0,001$ ; C orgánico:  $F = 84,08$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 2.7.c y d). La materia orgánica presentó diferencias en la fracción mayor a  $100 \mu\text{m}$ , correspondientes a la fracción de materia orgánica particulada ( $F = 8,36$ ;  $p = 0,016$ ). Las fracciones de materia orgánica particulada menor a  $100 \mu\text{m}$  y mayor o igual a  $2 \text{mm}$  no

presentaron diferencias significativas entre ecosistemas ( $F= 3,76$ ;  $p= 0,09$  y  $F= 2,19$ ;  $p= 0,19$ , respectivamente) (Fig. 2.8).

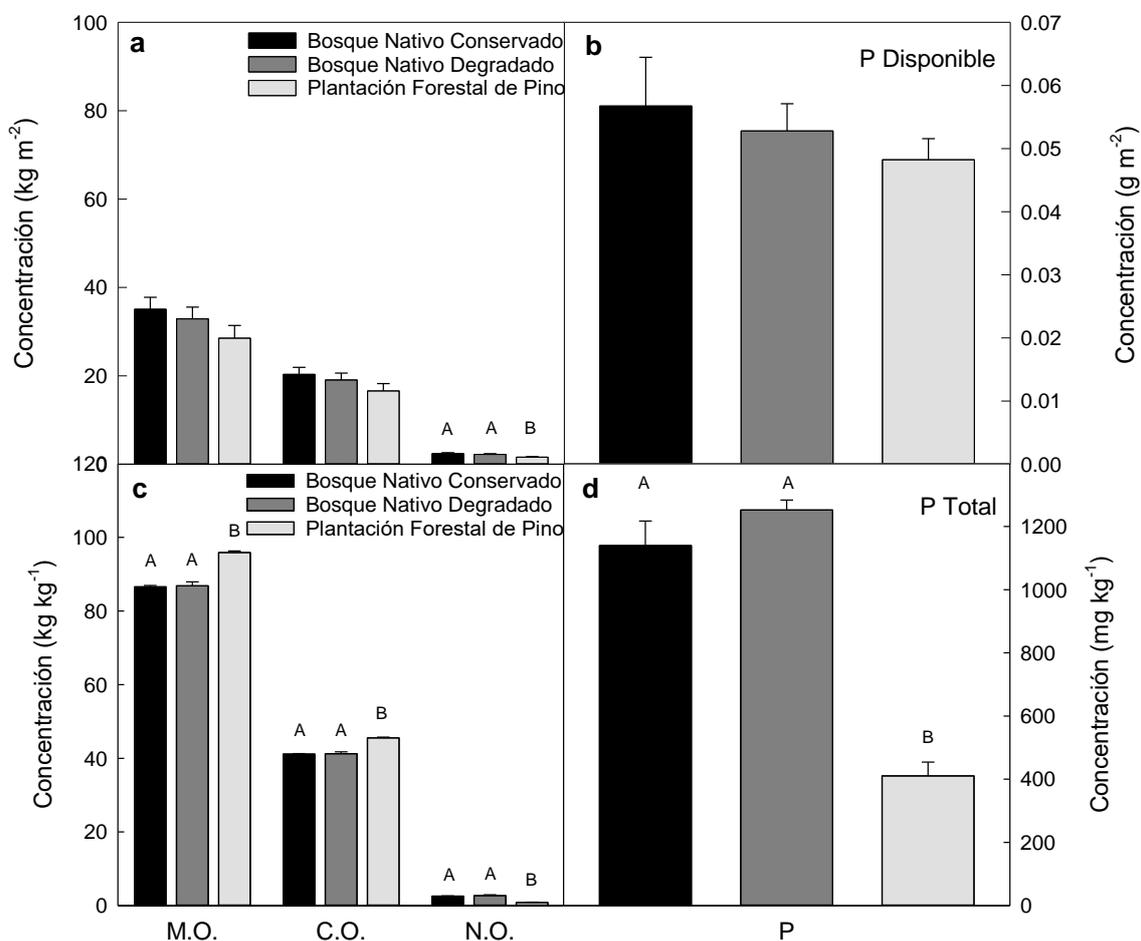


Figura 2.7. Media + error estándar de a) concentración de materia orgánica (MO), carbono (C) y nitrógeno (N) en el suelo [ $\text{kg m}^{-2}$ ], b) concentración de fósforo (P) disponible en el suelo [ $\text{g m}^{-2}$ ], c) concentración de materia orgánica (MO) en la hojarasca, concentración de carbono (C) y nitrógeno (N) [ $\text{kg kg}$  de hojarasca $^{-1}$ ] y, d) fósforo total en la hojarasca [ $\text{mg kg}$  de hojarasca $^{-1}$ ]. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

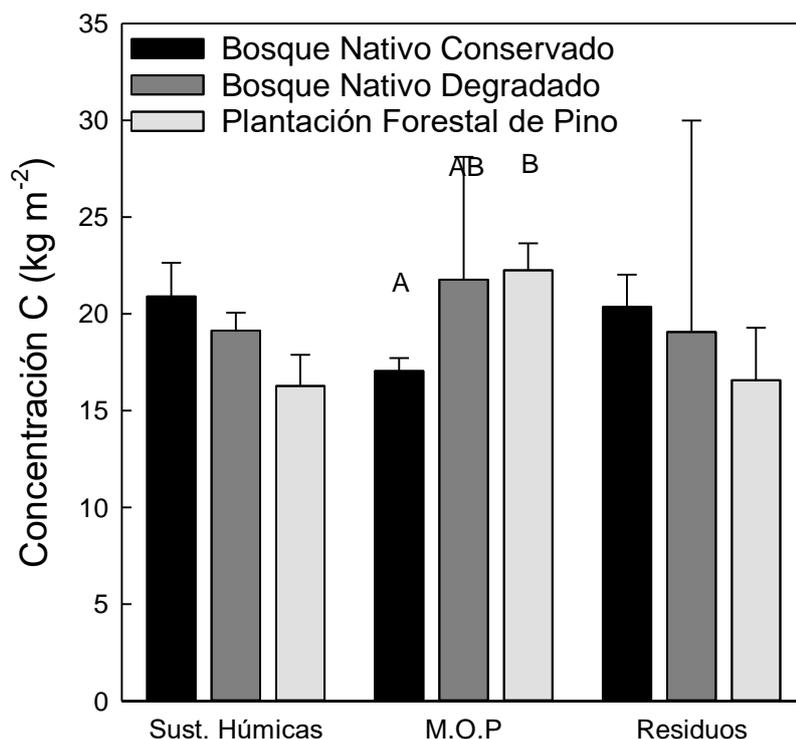


Figura 2.8. Media + error estándar de las distintas fracciones de materia orgánica en el suelo [ $\text{kg m}^{-2}$ ]: sustancias húmicas menores a  $100 \mu\text{m}$ , materia orgánica particulada (M.O.P.) mayores a  $100 \mu\text{m}$  y residuos mayores o iguales a  $2 \text{mm}$ , para cada ecosistema. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

La relación C:N mostró diferencias tanto entre ecosistemas como entre compartimentos-suelo u hojarasca. ( $F = 16,487$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 2.9). Las plantaciones de pino mostraron los mayores valores en la relación C:N, tanto en la hojarasca como en el suelo, así como la mayor diferencia entre ambos: la relación disminuye de  $54,61 \pm 6,41$  en las hojas a  $10,40 \pm 0,35$  en el suelo, lo que representa una diferencia del 80%. En los bosques nativos, en cambio, la relación se redujo en menos del 50%, pasando de  $16,04 \pm 0,74$  en los bosques conservados y  $15,62 \pm 0,70$  en los degradados, a  $8,60 \pm 0,25$  y  $8,56 \pm 0,24$  en el suelo, respectivamente.

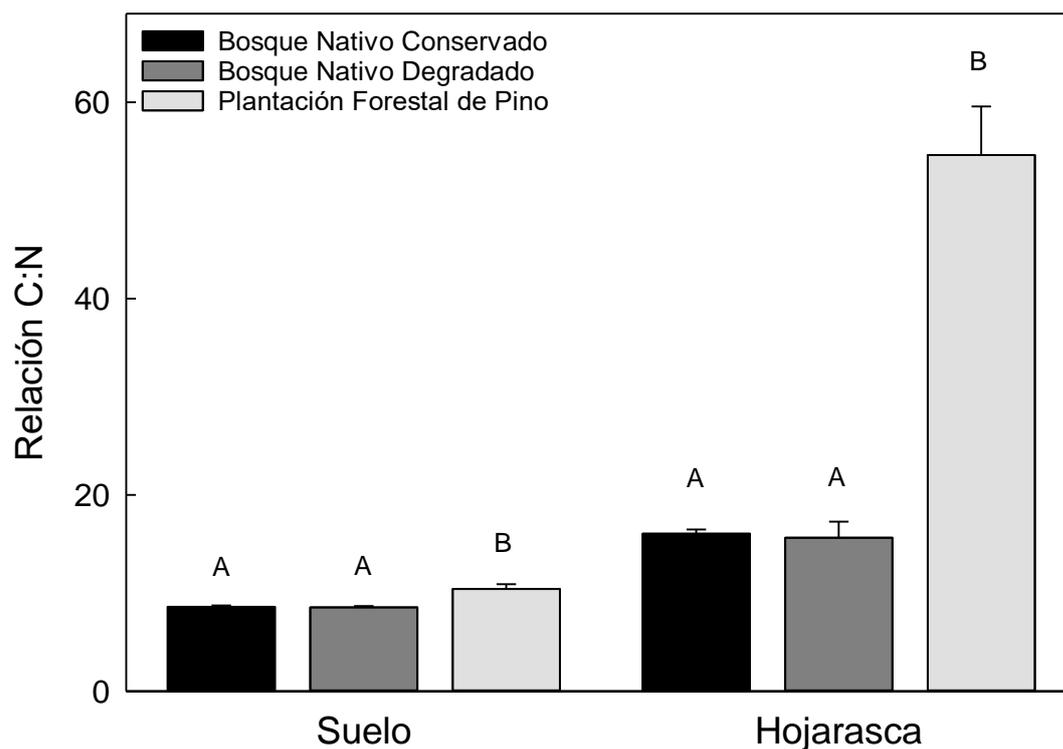


Figura 2.9. Media + error estándar de la relación C:N del suelo y la hojarasca para cada ecosistema. Diferentes letras mayúsculas indican diferencias significativas ( $p < 0,05$ ).

## 2.4. Discusión

En los ecosistemas boscosos, los cambios acelerados en el uso de la tierra pueden alterar los componentes del ciclo del C, pudiendo disminuir la cantidad de C almacenado y la capacidad de los mismos de secuestrarlo. Se considera que la remoción de árboles de valor comercial disminuirá la asimilación de carbono a nivel local, debido a la reducción en la biomasa foliar que resulta de la disminución en la densidad de árboles (Campanello et al. 2007). Otra idea generalizada es que las plantaciones forestales tienen la capacidad de mantener tasas de productividad más altas en comparación con los bosques maduros y que funcionan como sumideros continuos de carbono (Shvidenko et al. 1997, Peichl et al. 2010, Korkanç 2014). Sin embargo, la información sobre los stocks de C almacenados en biomasa y el suelo en estos bosques es escasa, así como las alteraciones en los flujos de C dentro del bosque debido a las distintas historias de uso (Vieira et al. 2011, Rosenfield et al. 2013).

### *Impacto de la extracción selectiva de madera en los reservorios y flujos de C*

Existen pocos estudios que aborden los cambios en los reservorios y flujos de C provocados por la extracción de madera en bosques tropicales y subtropicales (Anderson-Teixeira et al. 2016, Riutta et al. 2018, Campanello et al. 2019). Como se esperaba (Hipótesis 2), las prácticas de extracción de 5,4 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> de árboles en los bosques degradados resultó en una disminución de 60 Mg ha<sup>-1</sup> en la biomasa aérea estimada y en la densidad de individuos en 200 árboles ha<sup>-1</sup>. Las estimaciones de área basal y biomasa aérea realizadas para ambos tipos de bosques nativos se corresponden con la historia de uso del bosque y los impactos provocados por la extracción selectiva (SAyDS 2007). Sin embargo, contrario a lo que se esperaba según la primera hipótesis, se observó una tendencia a una mayor diversidad y DAP máximo en los bosques degradados que en los conservados. La biomasa aérea estimada de los bosques nativos conservados fue mayor a la reportada en otros estudios (Gasparri et al. 2008, Vieira et al. 2011, Lindner et al. 2012). Si bien los bosques degradados mostraron visibles impactos en su estructura producidos por la actividad extractiva reciente (como la disminución del 40% en la densidad de árboles por hectárea), estos resultados muestran una rápida recuperación de los mismos, alcanzando valores similares en los parámetros estructurales al bosque conservado en menos de 20 años.

En coincidencia con la hipótesis planteada (Hipótesis 3), se observó una tendencia a un mayor crecimiento de troncos en los bosques nativos degradados que en los conservados (0,62 ± 0,20 y 0,82 ± 0,20 cm año<sup>-1</sup>, respectivamente). Resultados similares se encontraron en otros bosques tropicales y subtropicales, donde las tasas de crecimiento de troncos se incrementan a medida que el bosque se recupera luego de la extracción (Anderson-Teixeira et al. 2013, Riutta et al. 2018). Por ejemplo, Figueira et al. (2008) observaron aumentos en las tasas de crecimiento de troncos después de estar sometidos a extracción selectiva, especialmente en zonas cercanas a los claros del dosel. En este sentido, la tendencia a la mayor tasa de crecimiento de troncos en los

bosques degradados puede explicarse a través de los cambios en la disponibilidad de luz. Bajo esta hipótesis, la extracción selectiva de árboles provoca una reducción en la competencia por los recursos lumínicos de los bosques, generando un cambio en la asignación de recursos hacia el crecimiento en diámetro o secundario y producción de nuevos tejidos.

Las tasas de producción de hojarasca anual observadas en este estudio (7,08 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> en los bosques conservados y 7,85 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> en los bosques degradados) se encuentran en el rango de valores reportados para bosques húmedos tropicales de Sudamérica (entre 5,19 y 12,47 Mg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, Chave et al. 2010). Parcialmente en concordancia con la hipótesis planteada (Hipótesis 4), no se observaron diferencias significativas en la producción de hojarasca anual, aunque se observó una tendencia hacia una mayor producción de hojarasca en los bosques degradados. De manera similar, en un estudio realizado en la misma área de estudio a lo largo de un gradiente de degradación, Zaninovich et al. (2016), tampoco observaron cambios en la producción de hojarasca en bosques degradados, a pesar de las disminuciones en área basal. Estos resultados podrían indicar una mayor tasa de producción y recambio de hojas a causa de las dinámicas de exploración y colonización de los espacios liberados por los árboles extraídos, tal como lo señalan Fotis et al. (2018). Otra posible explicación es el aumento en la proporción de especies de crecimiento rápido debido a la mayor disponibilidad de recursos lumínicos. Estas especies presentan hojas de vida corta y mayor recambio en comparación con especies de crecimiento lento, que tienden a conservar sus recursos (Campanello et al. 2011).

La mayor asignación de recursos a la producción de biomasa aérea, como troncos y hojas, en los bosques degradados se correspondió con una menor asignación de recursos a la biomasa subterránea (Hipótesis 5). La producción anual de raíces en estos bosques fue de 138,7 g m<sup>-2</sup>, en comparación con 350,12 g m<sup>-2</sup> en los bosques conservados, 2,5 veces menor. Existe un balance funcional entre la asignación de recursos a hojas y raíces, en función de las necesidades de asimilación de C por las

hojas o de nutrientes por las raíces (Cannell 1994). En ese sentido, estos resultados podrían explicarse por una mayor asignación de recursos a la producción de tejidos aéreos para colonizar los recursos lumínicos disponibles, o bien por un aumento en la disponibilidad de nutrientes que provoca una disminución en la demanda de C desde las raíces (Riutta et al. 2018).

Las tasas de crecimiento de árboles en bosques degradados están fuertemente asociadas al ciclado de nutrientes, especialmente nitrógeno (N), fósforo (P), e incluso carbono (C), siendo las tasas de asimilación de nutrientes proporcionales a las tasas de acumulación de biomasa (Yang et al. 2011). El principal aporte de nutrientes al suelo ocurre a través de la descomposición del material vegetal muerto aportado por la vegetación. La descomposición de la materia orgánica (MO), para ser fuente de nutrientes, dependerá tanto de la estructura y complejidad química del material orgánico como del grado de protección que encuentre en el suelo (Galantini y Suñer 2008). En los bosques nativos degradados, la producción de hojarasca anual, así como las concentraciones de N y P total de la misma (2676,77 mg g<sup>-1</sup> y 1,25 mg g<sup>-1</sup>, respectivamente), fue levemente mayor que la de los bosques conservados (2566,77 mg g<sup>-1</sup> y 1,14 mg g<sup>-1</sup>, respectivamente) (Hipótesis 6). La concentración de estos nutrientes en el suelo, sin embargo, no presentó diferencias entre estos bosques, aunque si se observaron diferencias en el C almacenado en las fracciones lábiles de la materia orgánica particulada (Hipótesis 7). En estos bosques, se observó una tendencia a un mayor contenido de C en estas fracciones (1,73% en el bosque nativo conservado y 2,38% en los bosques nativos degradados), coincidentes con los mayores aportes de hojarasca observados. La MO lábil tiene un significado especial para el funcionamiento del ecosistema edáfico, ya que representa una fuente de energía primaria para los organismos heterótrofos y una reserva de nutrientes, tanto para los microorganismos del suelo como para las plantas (Galantini y Suñer 2008). En este sentido la mayor concentración de C en las fracciones lábiles podría significar un aumento en la disponibilidad de nutrientes. Por otro lado, la relación C:N en el suelo, así como la

concentración de nitrógeno orgánico, no presentaron diferencias significativas entre estos bosques (relación C:N de 16 y 15, en bosques conservados y degradados respectivamente). La relación C:N tiene una estrecha relación con la composición de la comunidad de microorganismos del suelo (Högberg et al. 2007, Wan et al. 2014). La similitud en la relación C:N con los bosques conservados podría indicar que las prácticas de extracción en estos bosques no produjeron cambios sustanciales en el funcionamiento de la biota edáfica.

En conjunto, estos resultados indicarían que, en estos bosques, el aumento en la disponibilidad de recursos del suelo promueve la exploración y colonización de los claros, promoviendo la producción de hojarasca en detrimento de la asignación de recursos a la biomasa subterránea. La mayor producción de hojarasca se corresponde con un mayor contenido de materia orgánica lábil en el suelo. La descomposición de las fracciones más lábiles de la materia orgánica ocurriría de manera más rápida, pudiendo sostener mayores tasas de crecimiento. Las menores tasas de producción anual de raíces observadas en los bosques nativos degradados en comparación con los bosques conservados se condicen con la hipótesis de menores limitaciones nutricionales debido a una reducción en la competencia provocada por la extracción de árboles de gran porte.

#### *Impacto de las plantaciones forestales de pino en los reservorios y flujos de C*

Las plantaciones de pino estudiadas mostraron parámetros estructurales típicos de plantaciones forestales destinadas a la producción de madera para aserrado y que se encuentran cercanas a su turno de corte: baja densidad de individuos (entre 200 y 500 árboles por hectárea) y área basal y un alto DAP promedio, mayor a la de los bosques nativos (Pinazo et al. 2007, Di Marco 2014, Trentini et al. 2017), acorde con la hipótesis planteada (Hipótesis 1). La densidad de madera obtenida fue mayor a la reportada en estudios anteriores en la misma área de estudio (Di Marco 2014). Sin embargo, contrario a lo planteado en la segunda hipótesis, la biomasa aérea estimada fue menor a la reportada para plantaciones forestales de pino con raleos intensos,

similares a los realizados en estas plantaciones (Pinazo et al. 2007). Estas diferencias probablemente se deben a diferencias en la edad de las plantaciones estudiadas en este trabajo, dado que el área basal también fue menor a la reportada en otros estudios (Pinazo et al. 2007, Zaninovich 2017).

Las plantaciones destinadas a la producción de madera están sujetas a distintas prácticas forestales que promueven el crecimiento radial de troncos como el desmalezado durante los primeros dos a tres años y tres raleos y podas durante los primeros años (Di Marco 2014). Al inicio de este estudio, las plantaciones de pino contaban con 16 años de edad y su turno de corte se proyectó para el año 2020. Los individuos de *Pinus taeda* implantados provienen de cruzamientos controlados y selección de genotipos que maximizan las tasas de crecimiento y disminuyen la variabilidad entre individuos (Schultz et al. 1994). Como era esperado, y similar a lo reportado por Trentini et al. (2017), las tasas de crecimiento en estos sistemas fueron 3 veces mayores que los bosques nativos ( $3,09 \pm 0,5$  cm por año vs  $0,7 \pm 0,2$  cm por año en promedio de los bosques nativos) (Hipótesis 3). Cabe destacar que estos sistemas, presentaron patrones diferentes según la escala de análisis: a nivel individual, las prácticas de manejo favorecen el rápido crecimiento radial de troncos, sin embargo, a escala ecosistémica, debido a la baja área basal y densidad de árboles, la biomasa aérea estimada fue un 60% menor a la del bosque nativo conservado, disminuyendo drásticamente el reservorio de C.

El aporte de materia orgánica desde el dosel al suelo fue de  $7,04 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , con tasas de producción de hojarasca relativamente constantes a lo largo del año y, contrario a lo que se esperaba (Hipótesis 4), similares a las exhibidas por los bosques nativos. Estos resultados son comparables con los registrados por Pérez et al. (2006) en plantaciones de pino en la misma área de estudio, pero con mayor densidad de árboles ( $16 \pm 1,1$  Mg por hectárea por año y 1600 individuos por hectárea). Por otra parte, aunque la cantidad total de material aportado al suelo no fue diferente al observado en los bosques nativos, acorde con la hipótesis planteada (Hipótesis 6), la

calidad del mismo (relación C:N) fue más de 5 veces inferior que la de los bosques nativos. Cabe señalar, que los valores estimados de la relación C:N fueron mayores que los reportados en otros trabajos para plantaciones de la misma especie en la misma área de estudio (Sánchez Cicerón 2011, Zaninovich 2017). Esto se relacionaría con la baja concentración de N observado en la hojarasca. Por otra parte, como se señaló, la estructura y composición química de las acículas del pino presentan características que enlentecen la descomposición, como una cutícula gruesa, así como mayores concentraciones de lignina y polifenoles, en comparación con las especies nativas (Sánchez Cicerón 2011).

Similar a lo observado en bosques nativos degradados, las plantaciones forestales de pino estudiadas presentaron una mayor asignación de recursos a la biomasa aérea, resultando en tasas de producción anual de raíces menor a la de los bosques nativos conservados (Hipótesis 5). La mayor asignación de recursos al tronco y a las hojas ha sido reportada en diversos trabajos de la literatura (Kinerson et al. 1977, Cuevas et al. 1991, Maier et al. 2004, Angel et al. 2019). Asimismo, Pérez et al. (2006) estudiaron las tasas de reabsorción de nutrientes en plantaciones de pino en el área de estudio, reportando tasas de reabsorción de aproximadamente el 60% para el N y P. Estos autores indican que en estos sistemas el suministro de nutrientes externos e internos presenta una importancia similar, lo que podría explicar la menor producción de raíces. Además, las prácticas de manejo continuo a las que están expuestas (por ejemplo, control de malezas, adelgazamiento y poda), pueden afectar negativamente la absorción de CO<sub>2</sub> al modificar los flujos de emisión de C de la vegetación y del suelo, por ejemplo, a través de la respiración del suelo, pudiendo convertirlas en una fuente neta de C (Posse et al. 2016). Parcialmente en concordancia con la hipótesis planteada (Hipótesis 7), solo la concentración de N en el suelo fue menor a la observada en los bosques nativos, mientras que no se observaron diferencias en la concentración de P. Las concentraciones registradas en este trabajo fueron menores a la registrada por Goya et al. (2003) y Pérez et al. (2006). Asimismo, la cantidad de materia orgánica en

el suelo de las plantaciones forestales también fue menor a la observada en los bosques nativos, y se observó una tendencia a un menor contenido en las fracciones más estables de la materia orgánica (1,73% vs 2,1% en promedio entre ambos bosques nativos) lo que representa pérdidas netas de C, así como una disminución en el tiempo de residencia del C en el suelo debido al aumento en las fracciones menos estables.

La relación C:N observada en suelos de las plantaciones de pino fue mayor que la de los bosques nativos, aunque no tan amplia como la registrada en la hojarasca. La gran diferencia en la relación C:N entre la hojarasca y el suelo de la plantación (de  $54,6 \pm 6,4$  en hojas vs  $10,4 \pm 0,3$  en el suelo) sugieren una alta pérdida de C ya sea por respiración edáfica durante el proceso de descomposición del material vegetal o bien por lixiviación (Wan et al. 2014). La acumulación de C orgánico en el suelo presenta una relación inversa con la relación C:N de la hojarasca, disminuyendo a medida que disminuye la calidad de la misma (mayor relación C:N) (Zhou et al. 2019).

# CAPÍTULO 3

## **Productividad Primaria Bruta y Neta en los distintos ecosistemas forestales**

### 3.1. Introducción

Los bosques tienen una separación funcional en el secuestro y almacenamiento de carbono (C): por un lado, la biomasa leñosa y, por el otro, la biomasa de las hojas fotosintéticamente activas. Si bien el almacenamiento de C en los bosques ocurre en la biomasa leñosa, es la biomasa foliar la que, a través de la fotosíntesis, regula el intercambio de C, agua y energía con la atmósfera (Castro-Izaguirre et al. 2016). La fotosíntesis es el proceso por el cual el  $\text{CO}_2$  atmosférico ingresa a las hojas y es fijado en compuestos de C. Este proceso ocurre a través de dos tipos de reacciones: 1) las reacciones de la fase lumínica, donde la clorofila absorbe radiación solar correspondiente al rango de luz visible del espectro (radiación fotosintéticamente activa o RFA) y es almacenada transitoriamente en compuestos químicos y 2) las reacciones de la fase bioquímica, donde los productos de la fase lumínica se utilizan para la conversión del  $\text{CO}_2$  en azúcares. La tasa de ingreso de C a un ecosistema puede estar limitada por distintos factores en cada fase. Así, cuando la concentración de  $\text{CO}_2$  dentro de la hoja es baja, la fotosíntesis está limitada por la difusión de  $\text{CO}_2$  hacia la hoja. La regulación de la difusión de  $\text{CO}_2$  es posible únicamente mediante la apertura de estomas que conlleva, inevitablemente, a la pérdida de agua. Si, en cambio, la concentración de  $\text{CO}_2$  en la hoja es alta, la fotosíntesis se encuentra limitada por la tasa de fijación del C. Este proceso puede estar limitado por una insuficiente cantidad de luz o de disponibilidad de nutrientes necesarios para la actividad enzimática fotosintética (como nitrógeno y fósforo). A través de la apertura de estomas y cambios en la composición química de las hojas, las plantas mantienen un equilibrio de co-limitación entre ambos procesos (difusión de  $\text{CO}_2$  y tasa de fijación del C) (Chapin et al. 2002).

En los bosques tropicales y subtropicales donde la disponibilidad de agua no es limitante, las plantas son capaces de mantener la concentración interna de  $\text{CO}_2$  de la hoja relativamente constante a través del control estomático. Cuando la irradiancia es alta, las plantas abren sus estomas de manera de permitir una mayor difusión de  $\text{CO}_2$  hacia la hoja y los cierran bajo condiciones de baja irradiancia. En este último caso, la fijación del C se encuentra limitada por la disponibilidad de productos de la fase lumínica, y aumenta

linealmente a medida que aumenta la disponibilidad de luz (Fig. 3.1). La pendiente inicial (fase lineal) de esta curva es una medida de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), es decir la eficiencia con la que las plantas convierten la RFA y el CO<sub>2</sub> en azúcares (Gonsamo y Chen 2018). A altas irradiancias, las reacciones de la fase lumínica se saturan y la EUR disminuye.

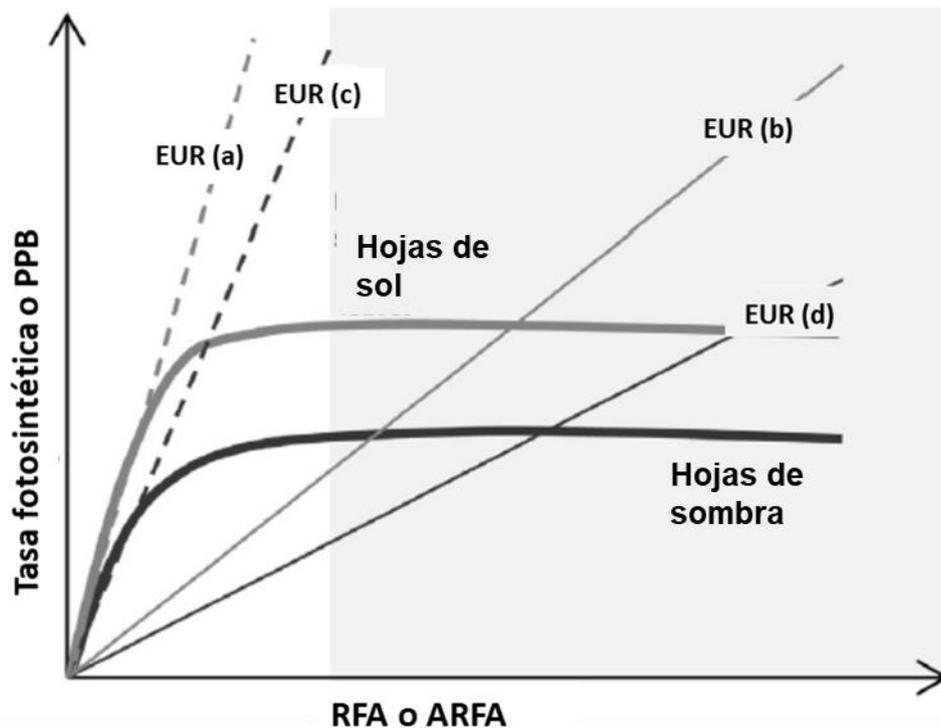


Figura 3.1. Ilustración esquemática del concepto de Eficiencia en el Uso de la Radiación (EUR) a distintas escalas: EUR (a) y (c) corresponden a mediciones instantáneas de EUR realizadas a escala de hoja, EUR (b) y (d) son mediciones de EUR realizadas a escala de ecosistema entre la Productividad Primaria Bruta (PPB) y la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) o Radiación Fotosintéticamente Activa Absorbida (ARFA). (a) y (b) corresponde a mediciones realizadas en hojas de sol y (c) y (d) en hojas de sombra, para cada escala respectivamente. Adaptado de Gonsamo y Chen 2017.

Debido a que la radiación solar es un recurso direccionado que se va agotando a medida que atraviesa el dosel, existe un máximo en la cantidad de hojas que es capaz de retener: si la radiación solar recibida por las hojas del dosel inferior o sotobosque no es

suficiente para compensar las pérdidas de C por respiración, la hoja tendrá un balance de C negativo y entrará en proceso de senescencia (Chapin et al. 2002). El uso del recurso lumínico es, por lo tanto, un factor determinante del funcionamiento del bosque ya que la disponibilidad de luz es el recurso que más limita el crecimiento, supervivencia y reproducción de plantas en bosques tropicales y subtropicales (Chazdon et al. 1996).

La cantidad de hojas en un bosque se puede cuantificar mediante el Índice de Área Foliar (IAF), un índice estructural-funcional definido como el área proyectada de las hojas por unidad de área de la superficie del suelo (Bonan 2015). El IAF y su variabilidad determinan cómo se distribuye la radiación dentro del bosque: la mayor absorción de radiación solar en los niveles superiores del dosel modifica no sólo la cantidad sino también la calidad de la radiación que alcanza el sotobosque. Las hojas absorben radiación solar en las longitudes de onda del visible, la RFA, que abarca las longitudes de onda de 400 a 700 nm, mientras que reflejan o transmiten la mayor parte de las longitudes de onda del infrarrojo (mayores a 700 nm). A medida que atraviesa el dosel, la relación entre la radiación en el rojo y el infrarrojo (R:IR) disminuye (Chadzon et al. 1996). Así, a medida que atraviesa el dosel, se producen cambios en la calidad de la radiación: los distintos ángulos foliares reflejan la luz en múltiples direcciones, a diferencia de la radiación proveniente del sol que llega a la superficie en una única dirección predominante. Estos dos tipos de radiaciones se denominan radiación directa, a aquella que proviene de una sola dirección, y difusa, es decir que llega a la superficie desde todas las direcciones posibles, y por lo tanto de manera atenuada respecto a la radiación solar incidente. En función de estos procesos es que, en el sotobosque de bosques con doseles cerrados, predomina la radiación difusa, interrumpida por flecos de luz breves de radiación solar directa que penetra a través de claros transitorios. La formación de claros mayores en el dosel impacta profundamente en el ambiente lumínico del sotobosque, modificando tanto la cantidad y la calidad de la radiación, así como las condiciones micro-meteorológicas del mismo (Hardwick et al. 2015, Trentini et al. 2017): los doseles más densos y cerrados, absorben mayor radiación solar en las capas superiores del dosel, permitiendo una menor temperatura del aire en las capas

inferiores del bosque. Esto provoca, a su vez una disminución en la cantidad de vapor de agua que es capaz de contener la atmósfera, reduciendo la demanda de agua por la atmósfera y, por lo tanto, las tasas de transpiración desde los niveles inferiores del dosel del bosque (Law et al. 2001).

A escala ecosistémica, las plantas responden a la disponibilidad de luz produciendo hojas con diferentes capacidades fotosintéticas. Las hojas del dosel superior reciben la mayor cantidad de radiación solar y por lo tanto presentan mayor capacidad fotosintética. Para esto, las plantas producen hojas más gruesas con una mayor cantidad de células del mesófilo, y asignan una mayor cantidad de nitrógeno a estas hojas (Seeman et al. 1987, Terashima et al. 2001, Hikosaka 2016). Asimismo, si bien la concentración total de clorofila se mantiene relativamente constante entre hojas de sol y de sombra, la relación entre la clorofila a y b disminuye en las hojas de sombra del sotobosque (Lichtenthaler y Babani 2004). Esto resulta como consecuencia de la mayor asignación de recursos a los complejos captadores de luz (complejos antena), que tiene una mayor proporción de clorofila b que de clorofila a. Así, una relación clorofila a/b disminuida refleja una mayor inversión de la planta a los complejos antena para compensar la menor disponibilidad de luz (Evans 1988). A medida que la luz atraviesa el dosel, la RFA va disminuyendo, por lo que las hojas que se producen presentan menor capacidad fotosintética que las hojas del tope (Dewar 1996, Haxeltine y Prentice 1996). En este sentido, en un estudio realizado sobre las principales especies del Bosque Atlántico, Campanello et al. (2011) analizaron las diferencias en la capacidad fotosintética de especies en un gradiente de tolerancia a la sombra, y encontraron que aquellas especies menos tolerantes presentaron mayor tasa de asimilación y menor área foliar específica que aquellas que presentaron mayor tolerancia a la sombra.

La producción primaria bruta (PPB) equivale a la suma de la fotosíntesis neta realizada por todas las hojas individuales del ecosistema. Por lo tanto, es el proceso por el cual la energía lumínica ingresa al mismo y es almacenada en compuestos de C y se encuentra fuertemente relacionado con el IAF del ecosistema. Diversos estudios han

demostrado que muchas de las conclusiones obtenidas a escala de hoja pueden extrapolarse a la escala ecosistémica, como por ejemplo la curva de respuesta a la intensidad lumínica. Mientras que, a escala de hoja, la respuesta se vuelve rápidamente no lineal, la distribución vertical de la luz y de la capacidad fotosintética de las hojas en los doseles de los bosques maximiza el rendimiento individual de cada hoja, permitiendo extender el rango de radiación solar para el que la EUR se mantiene constante, es decir que la relación entre la PPB y la radiación sigue una función lineal (Medlyn 1997) (Fig. 3.1).

En la práctica, no es posible tener mediciones directas de la PPB, ya que partes importantes de los sistemas respiratorios se encuentran asociados a los fotosintéticos, e incluso aumentan a medida que aumenta la tasa fotosintética. En cambio, lo que sí es posible medir de manera directa son las tasas fotosintéticas netas o bien, a escala ecosistémica, la Productividad Primaria Neta o PPN (Monteith 1972). Es por esto, que Monteith propone el uso de una relación lineal entre la radiación RFA absorbida por la vegetación (ARFA) y la PPN, determinada por la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) [Ec. 1].

$$PPN = \int EUR \cdot ARFA \cdot dt \quad \text{Ec. 1}$$

La variable ARFA puede ser descompuesta en otras dos variables: la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y la fracción de la energía que es interceptada por el dosel, la fracción de Radiación Fotosintéticamente Activa interceptada (fRFA):

$$PPN = EUR \int PAR \cdot fRFA \cdot dt \quad \text{Ec. 2}$$

Este modelo sencillo permite utilizar información provista por sensores remotos. Esta cualidad le confiere la posibilidad de obtener información espacial y temporalmente muy detalladas en tiempo real de variables difíciles de estimar a campo en los bosques, como la PPN.

### *3.1.1. Aplicación de los sensores remotos en el estudio de la vegetación*

La información proporcionada por la teledetección puede ser muy valiosa para comprender la dinámica espacial y temporal de la vegetación. Los sensores pasivos que se

utilizan en el sensoramiento remoto de la superficie terrestre captan la radiación solar reflejada en distintas longitudes de onda (bandas) por la superficie terrestre. Los tejidos fotosintéticos absorben la mayor parte de la radiación que se encuentra en el rango del visible, mientras que reflejan o transmiten la radiación de longitudes de onda mayores (infrarrojo). La información espectral proveniente de estas regiones permite caracterizar la vegetación debido al patrón característico de absorción y reflexión de la luz en estas zonas del espectro, llamado firma espectral (Fig. 3.2) (Goward et al. 1985, Tucker et al. 1985, Box y Holben 1989, Burke et al. 1991, Prince 1991, Paruelo et al. 2000, Moran 2000 en Scotford y Miller 2005). Cualquier factor que afecte el estado fisiológico o la capacidad fotosintética de las plantas afectará el patrón de reflexión en dichas longitudes de onda.

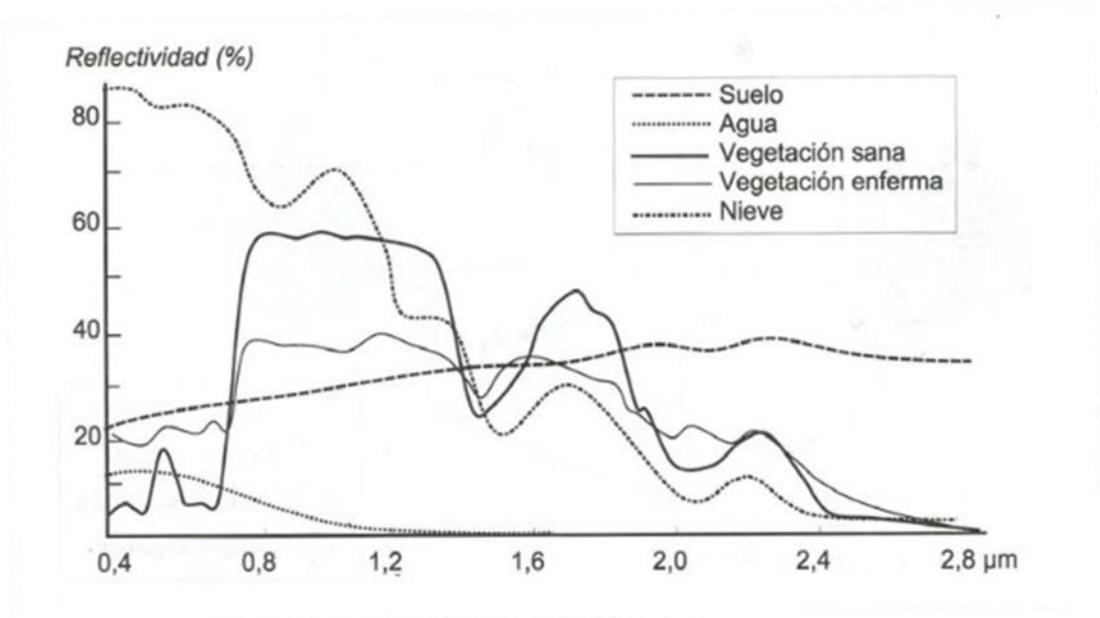


Figura 3.2. Firmas espectrales típicas de distintas coberturas terrestres. Tomado de Chuvieco (1990).

La información espectral puede ser resumida en índices de vegetación (IV) (Myneni et al. 1995), generalmente basados en la información centrada en la porción del visible e infrarrojo cercano del espectro, que permiten resaltar características específicas de la vegetación. Dentro de los IV, el NDVI (Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada o Índice Verde Normalizado) es el índice tradicionalmente más utilizado. Este índice utiliza las diferencias en la reflectancia de los tejidos fotosintéticos en las fracciones del rojo ( $R_R$ )

e infrarrojo cercano ( $R_{IRc}$ ) del espectro electromagnético:  $(R_R - R_{IRc}) / (R_R + R_{IRc})$ . Numerosos trabajos han encontrado una fuerte correlación entre el NDVI y variables biológicas de importancia en diferentes ecosistemas del mundo como la cantidad de biomasa verde, el IAF, la PPN, entre otras (Tucker et al. 1985, Moulin et al. 1998, Oesterheld et al. 1998, Gower et al. 1999, Paruelo et al. 1997, Paruelo et al. 2000). Sin embargo, esta relación se pierde a altos valores de IAF, exhibiendo problemas de saturación (Cristiano et al. 2010). Los problemas de saturación parecerían estar más asociados a la alta absorción de RFA que resulta en valores de  $R_R$  menores al 0,05% (Huete et al. 1997). El índice de vegetación mejorado (EVI) es un índice espectral similar al NDVI, y es cada vez más utilizado en estudios de ecosistemas porque permite linealizar la relación asintótica del NDVI con el IAF. Además, está estrechamente relacionado con la cantidad de biomasa verde y contenido de clorofila en las hojas y con la cantidad de radiación fotosintéticamente activa absorbido por la vegetación (fRFA) (Huete et al. 1997, Huete et al. 2002, Doughty et al. 2008, Galvao et al. 2011, Muraoka et al. 2013). También, numerosos estudios realizados en diferentes tipos de ecosistemas y utilizando datos de covarianza de vórtices como referencia, han demostrado que el EVI tiene una fuerte relación también con la PPB (Xiao et al. 2004, Sims et al. 2006, Glenn et al. 2008).

### 3.1.2. *Imágenes del sensor MODIS*

Uno de los sensores remotos más utilizados en estudios de ecología es el sensor MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectro-radiometer o espectro-radiómetro de imágenes de resolución moderada), que se encuentra montado sobre los satélites Terra y Aqua. Estos dos satélites orbitan alrededor de la Tierra con una frecuencia diaria, y en direcciones opuestas: el satélite Terra cruza el ecuador de norte a sur por la mañana, mientras que Aqua pasa de sur a norte por el ecuador por la tarde. Terra MODIS y Aqua MODIS están visualizando toda la superficie de la Tierra cada 1 o 2 días, adquiriendo datos en 36 bandas espectrales (Frazier 2010). El sensor MODIS ofrece distintos productos, que abarcan desde la reflectancia (porcentaje de radiación solar reflejada) registrada en cada

porción del espectro electromagnético o banda, hasta índices y estimaciones de distintos procesos ecológicos. Uno de los productos más utilizados es el producto MOD13Q1 V6 que proporciona un valor de NDVI y EVI por píxel.

Además, MODIS ofrece otros productos de teledetección a escala global como, por ejemplo, estimaciones de IAF y fRFA (producto MOD15, MODIS, NASA), que se encuentran disponibles de forma gratuita y ha habido un esfuerzo creciente en la validación de campo de estos productos. Sin embargo, la mayor parte de este esfuerzo se concentró en los bosques templados y boreales del norte, mientras que todavía se necesitan más estudios en bosques tropicales y subtropicales. Las estimaciones del IAF y la fRFA también se basan en las reflectancias de las bandas del rojo ( $R_R$ ) e infrarrojo cercano ( $R_{IRc}$ ) y en la teoría de transporte de fotones. Este modelo tiene como objetivo derivar el régimen de radiación solar, tanto dentro del dosel como de la radiación de salida, en función de la arquitectura individual de cada individuo y del dosel, las propiedades ópticas de cada elemento vegetal (hojas, ramas) y del suelo, y las condiciones atmosféricas que determinan la radiación incidente. Las reflectancias estimadas a partir de las mediciones de radiancia por el sensor se relacionan a la transmitancia, absorbancia y reflectancia del dosel de manera específica para cada cobertura vegetal. Para esto, se utiliza un mapa de cobertura vegetal que distingue entre seis tipos de biomas, cada uno representando un patrón de arquitectura de los árboles individuales (orientación foliar, relaciones alométricas tallo-tronco-ramas, área de copa y foliar) y del dosel (topografía, distribución de tallos) (Knyazikhin et al. 1999).

Los productos de PPB y PPN de MODIS (productos MOD17A2 y A3, respectivamente), se derivan a su vez de los productos de IAF y fRFA. En primer lugar, para cada píxel, estimaciones diarias de fRFA y PAR (obtenidas de la oficina de asimilación de datos de la NASA, DAO por sus siglas en inglés), son multiplicadas para obtener estimaciones diarias de APAR. La relación entre APAR y PPB (la EUR) [~Ec. 1] se estima de manera específica para cada uno de los tipos de cobertura vegetal, en función de variables meteorológicas. Como segundo paso en la estimación de PPN, se calculan los costos de respiración de mantenimiento de hojas y raíces (Running et al. 1999). Las

estimaciones de respiración se basan en las estimaciones de IAF y relaciones alométricas desarrolladas para cada tipo de cobertura vegetal y se realizan de manera diaria, obteniendo estimaciones diarias de PPN. Finalmente, al acumulado anual de las estimaciones de PPN diarias, se le restan los costos anuales de respiración debido al crecimiento de hojas, raíces y tejidos leñosos (Running et al. 1999). En base a esta información es posible realizar monitoreos del intercambio de C con la atmósfera. Sin embargo, la mayoría de estos trabajos fueron realizados en la región Amazónica, mientras que muy pocos se enfocan en el estudio de las dinámicas de productividad del bosque Atlántico. A pesar de las limitaciones por saturación del sensor a la radiación reflejada que presentan las estimaciones de PPB y PPN en ecosistemas de alto IAF (Propastin et al. 2012, Kimball et al. 2017), como son los bosques tropicales y subtropicales húmedos, estas estimaciones deben igualmente ser estudiadas a escala local (Delgado et al. 2018).

### *3.1.3. Impactos de las actividades productivas*

Las actividades productivas que el hombre realiza en los ecosistemas subtropicales del N de Misiones, como la extracción selectiva de madera o el reemplazo del bosque por plantaciones forestales, pueden alterar de múltiples formas tanto los regímenes de luz (cantidad, calidad y distribución de la radiación) dentro del bosque como el aprovechamiento de la misma al alterar la composición de especies (Clark et al. 1995, Paula et al. 2011, Berenguer et al. 2014, Rutishauser et al. 2016). Los niveles de radiación solar a su vez tienen impactos en la reproducción, supervivencia y crecimiento de plántulas, así como en las condiciones micrometeorológicas del bosque, al aumentar la temperatura del aire y del suelo (Whitmore et al. 1993).

La extracción selectiva de árboles afecta fuertemente la dinámica de formación y cierre de los claros, ya que genera claros entre 5 y 6 veces mayores que los producidos por disturbios naturales (Pereira et al. 2002). Fauset et al. (2017) estudiaron los perfiles verticales de luz en sectores conservados y con extracción selectiva de especies forestales del bosque atlántico en Brasil y encontraron que, a pesar de la diferente estructura de los

bosques, el porcentaje de luz que llega al suelo es generalmente bajo (1-2%) y varía poco entre bosques preservados, con extracción selectiva y bosques secundarios, aunque estos últimos presentan una variabilidad espacial mayor, es decir que existen áreas donde la radiación incidente es mayor. En estas áreas, la mayor radiación solar recibida por los niveles inferiores del bosque promueve el crecimiento del sotobosque, especialmente de lianas y bambúseas. Campanello et al. (2007) mostraron que, en el bosque subtropical húmedo de Misiones, la extracción selectiva de árboles promueve la formación de claros de gran tamaño que son colonizados por lianas y bambúseas, impidiendo el establecimiento de especies arbóreas. Cristiano et al. (2014), en estudios anteriores realizados en estos mismos bosques y en plantaciones forestales de pino y eucalipto, mostraron que los altos valores de IAF exhibidos por los bosques nativos permiten sostener valores de NDVI altos incluso durante la estación fría. Los autores proponen la existencia de mecanismos de compensación de las disminuciones en el NDVI del dosel que podrían ocurrir a través de un aumento en la concentración de clorofila foliar de las especies perennes del dosel o bien producto del crecimiento de la vegetación del sotobosque. Las plantaciones forestales, en cambio, presentaron valores de NDVI menores, así como menor IAF. La mayor variabilidad en el IAF producto de las actividades extractivas podría disminuir la PPN, al aumentar los costos de construcción de nuevos tejidos durante las fases de exploración y colonización del dosel (Reiter et al. 2005, Fotis et al. 2018). Por otro lado, el aumento en la cantidad de recursos disponibles puede provocar un cambio hacia estadios sucesionales de mayor crecimiento, aumentando la eficiencia en el uso del C (EUC), es decir la relación entre PPN y PPB (PPN/PPB), y por lo tanto el secuestro de C en árboles (Figueira et al. 2008).

En el caso del reemplazo total del bosque por plantaciones forestales, el aprovechamiento del recurso lumínico está fuertemente determinado por las prácticas de manejo a las que están sometidas: las plantaciones sujetas a podas y raleos presentan una densidad de individuos menor y mayor apertura del dosel lo que permite una mayor penetración de la radiación solar directa al sotobosque. La diversidad y cobertura del sotobosque luego de los raleos puede aumentar considerablemente, contribuyendo al

mantenimiento de características estructurales y funcionales de los ecosistemas nativos (Neill y Puettmann 2013). Trentini et al. (2017) estudiaron los efectos de estas prácticas sobre las condiciones micrometeorológicas y la cobertura de sotobosque del stand en la misma área de estudio. En comparación con plantaciones no raleadas, la temperatura del aire fue mayor por la mayor radiación solar recibida en los niveles inferiores, provocando a su vez una mayor evapotranspiración del suelo y una disminución en la disponibilidad de agua en el suelo. El aumento en los niveles de radiación solar recibida también provocó un aumento en la cobertura y riqueza del sotobosque, así como un incremento radial de troncos de hasta 2 cm (Trentini et al. 2017). Numerosos estudios han analizado la relación existente entre las tasas de crecimiento de *P. taeda* y la radiación solar interceptada por el dosel, que aumenta tanto con la edad de la plantación como con la densidad de individuos (Ruha et al. 1996, Will et al. 2001). Estas observaciones se corresponden con los altos valores de NDVI que presentan estos sistemas, similares a los observados en los bosques nativos misioneros (Cristiano et al. 2014).

La comprensión de la dinámica temporal del IAF y la fRFA resulta fundamental para comprender la variabilidad en la productividad primaria de los ecosistemas estudiados, asumiendo una EUR intra- e inter-anual constante. El impacto de las actividades antrópicas en el IAF y la fRFA podría afectar las tasas de productividad de estos sistemas y conocer su dinámica es esencial para la comprensión de los ciclos climáticos, hidrológicos y biogeoquímicos.

#### *3.1.4. Objetivos, hipótesis y predicciones*

El **objetivo principal** de este capítulo fue evaluar el impacto de las distintas actividades forestales sobre la productividad primaria, bruta y neta, y sus determinantes ecológicos como el IAF, la fRFA, la cobertura de sotobosque y la capacidad fotosintética estimada a través del EVI a través de mediciones a campo y la utilización de productos satelitales.

La **hipótesis general** de este capítulo es que las actividades productivas, sea de extracción o reemplazo del bosque, disminuyen la biomasa aérea, mediante la disminución en la densidad de individuos o por las prácticas de podas y raleos, pudiendo disminuir la biomasa de hojas del dosel y aumentando la radiación solar en los niveles inferiores del bosque o plantación. Asimismo, el EVI se encuentra funcionalmente relacionado con la biomasa foliar del ecosistema ya que se basa en la diferencia de reflectancias en las bandas del rojo e infrarrojo, determinadas por la absorción de radiación solar para la fotosíntesis (en la banda del rojo) y la transmisión y reflexión del infrarrojo por las hojas. Por último, la PPB equivale a la suma de la fotosíntesis realizada por todas las hojas de un ecosistema, por lo que la asimilación de C se relaciona directamente con la cantidad de biomasa foliar presente. La disminución en la biomasa foliar o actividad fotosintética producida por las actividades productivas reduce las tasas de productividad primaria.

Los **objetivos específicos**, hipótesis cuando corresponda, y predicciones son:

1. **Caracterizar y comparar la dinámica temporal del índice de área foliar (IAF) y la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (fRFA).** Se espera que la extracción selectiva de especies de interés forestal disminuya el IAF y fRFA medidos a campo. En las plantaciones forestales de pino, se espera también un menor IAF y fRFA que el bosque nativo conservado.
2. **Caracterizar la dinámica de la actividad fotosintética mediante el índice de vegetación mejorado (EVI), para los distintos ecosistemas forestales.** Como se espera que ambos tipos de actividades productivas disminuyan la biomasa foliar, se espera que el EVI también sea menor.
3. **Estimar y comparar la cobertura de la vegetación del sotobosque hasta los 3 m de altura entre los distintos ecosistemas forestales estudiados.** Como las actividades forestales disminuyen la biomasa aérea, la radiación solar en los niveles inferiores del bosque nativo degradado será mayor, permitiendo una mayor cobertura de sotobosque que los bosques nativos conservados. En las plantaciones forestales, debido a las prácticas de poda y raleo, la radiación solar no es totalmente absorbida

por los árboles, dejando una gran cantidad de radiación disponible para ser aprovechada por la vegetación del sotobosque, por lo que se espera que presente una mayor cobertura del sotobosque que el bosque nativo conservado.

4. **Estimar y comparar la Productividad Primaria Neta (PPN) para cada ecosistema en base al modelo de eficiencias de Monteith (1972) y a la producción de hojarasca (Malhi et al. 2011).** Como se espera que la reducción en la biomasa aérea y la densidad de individuos resulte en una reducción del IAF y la fRFA medidos a campo, determinantes de la productividad primaria, se espera que los bosques nativos conservados exhiban mayor PPN que los bosques nativos degradados y las plantaciones forestales de pino.
5. **Comparar la dinámica temporal de la Productividad Primaria Bruta obtenida del sensor MODIS ( $PPB_{MODIS}$ ) entre los distintos ecosistemas forestales.** Se espera que la mayor cantidad de biomasa foliar en los bosques nativos conservados se relacione con una mayor  $PPB_{MODIS}$  que en los otros dos ecosistemas estudiados.
6. **Evaluar las relaciones entre la  $PPNc$ ,  $PPB_{MODIS}$ , el EVI y el IAF entre sí.** Dado que la  $PPB$  equivale a la suma de la fotosíntesis realizada por todas las hojas del bosque, se espera observar una relación funcional entre el EVI, el IAF medido a campo y la  $PPB_{MODIS}$  más que con  $PPNc$ , ya que esta última depende además de las pérdidas por respiración.
7. **Validar los datos de IAF del producto MODIS (MOD15A2) con los valores de IAF medidos a campo para los tres ecosistemas forestales y de  $PPN_{MODIS}$  (MOD17A3) con las estimaciones de PPN realizadas con datos de campo ( $PPNc$ ).**

## 3.2. Materiales y Métodos

### 3.2.1. Diseño Experimental

En las mismas parcelas descritas en la sección de Materiales y Métodos del Capítulo 2, el IAF y la fRFA se midieron estacionalmente mediante un método no destructivo, utilizando un ceptómetro AccuPARLp-80 (DecagonDevices, Pullman, WA, EE. UU.). El IAF se definió

como el área proyectada de hoja por unidad de área de suelo. Las estimaciones del IAF se basan en el modelo de transferencia radiativa a través del dosel, y se calcula a partir de la diferencia de radiación solar captada en áreas abiertas (radiación RFA incidente,  $RFA_i$ ) y debajo del dosel (radiación RFA transmitida,  $RFA_t$ ). El fRFA se estimó como:  $(1 - RFA_t / RFA_i) * 100$  [%].

En cada parcela, se trazaron dos líneas transectas paralelas de 50 m donde se midieron el IAF y la fRFA, en una, y la cobertura del sotobosque, en la otra. Cada medición del IAF y fRFA constituye un promedio ponderado de 6 mediciones realizadas cada 10 m a lo largo de la transecta (Fig. 3.3). Las mediciones de IAF y fRFA se realizaron estacionalmente en los meses de mayo, agosto, noviembre de 2017, febrero, mayo, agosto, diciembre de 2018 y febrero de 2019, realizando 6 repeticiones en cada estación. La cobertura del sotobosque se estimó a través del método de interceptación puntual a lo largo de la transecta tomando un punto cada cinco metros (10 puntos en total, Fig. 3.3). En cada punto, se registró la ausencia o presencia de vegetación del sotobosque en seis intervalos de 0,5 m, entre el suelo y 3 metros de altura. La cobertura del sotobosque se midió estacionalmente durante un año en mayo, agosto, diciembre de 2018 y febrero de 2019.

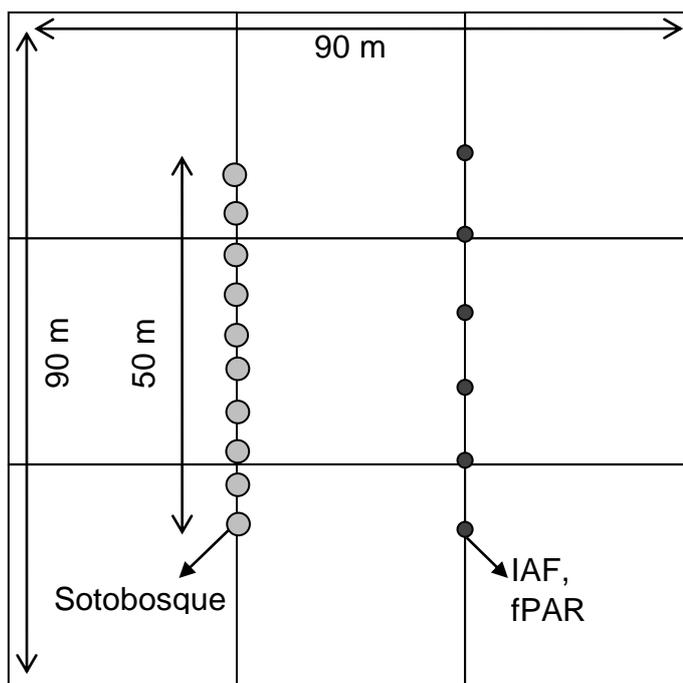


Figura 3.3. Esquema de las mediciones realizadas en cada una de las tres parcelas (90 x 90 m) de cada ecosistema: En una transecta de 50 m se midió la cobertura de sotobosque entre el suelo y los 3 m de altura, en 10 puntos, separados cada 5 m. El IAF y fRFA se midieron en 6 puntos, separados cada 10 m.

### 3.2.2. Estimación de la Productividad Primaria Neta

La Producción Primaria Neta (PPN) se estimó utilizando datos registrados a campo a través de dos modelos: el modelo de Monteith (1972) [Ec. 3] y una relación entre la PPN y la producción anual de hojarasca propuesta por Malhi et al. (2011) para bosques tropicales [Ec. 5].

$$PPN_c = EUR * ARFA \quad \text{Ec. 3}$$

Donde EUR es la eficiencia en el uso de la radiación solar y ARFA es la radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel. Los valores de ARFA se estimaron a partir de las mediciones a campo de la fracción de radiación fotosintéticamente activa absorbida por el dosel (fRFA) e información satelital de radiación global. Los valores de la EUR utilizados (EUR bosques nativos = 0,569 gC/MJ, EUR plantaciones forestales de pino = 0,425 gC/MJ) fueron tomados de Huang et al. (2014), como valores estimados para bosques subtropicales de China similares a nuestros bosques misioneros. Las mismas se estimaron como la relación entre la PPB, medida a través de sensores de flujo turbulento, y la RFA incidente (Huang et al. 2014). La ARFA se calculó mediante la Ec. 4 como:

$$ARFA = fRFA * RFA \quad \text{Ec. 4}$$

Los valores de RFA (radiación fotosintéticamente activa) se estimaron como el 47% de la radiación global diaria incidente y se multiplicaron por la cantidad de días de cada mes para obtener la radiación fotosintéticamente activa acumulada durante cada mes (RFAac). Los valores estacionales de fRFA se interpolaron para obtener datos mensuales. Dado que las mediciones se realizaron cada 3 meses, el valor de interpolación para los meses intermedios se estimó como uno y dos tercios de la diferencia entre dos mediciones consecutivas (Cristiano et al. 2014).

En esta tesis se asumió que el 100% de la radiación solar interceptada (fRFA) fue absorbida (Akmal y Janssens 2004, Lindquist et al. 2005). La información de radiación global fue brindada por el Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais de Brasil (INPE) (Ceballos et al. 2004). A partir de la estimación anual de producción de hojarasca descrita en el capítulo 2, se estimó la PPN mediante el modelo propuesto por Malhi (2011) como:

$$PPN_H = 2,27*PH \quad \text{Ec. 5}$$

Donde PH es la producción anual de hojarasca, estimada en base a la tasa diaria de producción de hojarasca. Como se indicó en el capítulo 2, para las estimaciones de PPN<sub>H</sub> se utilizaron únicamente las mediciones de producción de hojarasca realizadas durante 2018.

### 3.2.3. Sensores Remotos

Los productos satelitales MODIS se proyectan en una cuadrícula sinusoidal donde el globo se divide en una cuadrícula de 36 x 18 escenas a lo largo del eje norte-sur, para fines de producción y distribución, cada una de aproximadamente 10° x 10° (Myneni et al. 2002). En este estudio, se utilizó la escena h13-v11. Se realizan correcciones atmosféricas para eliminar el vapor de agua, las nubes, los aerosoles pesados y las sombras de las nubes. Las imágenes fueron proporcionadas por el Instituto de Clima y Agua (ICYA), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

En la tabla 3.1 se detallan los productos utilizados del sensor MODIS-Terra y sus características. El producto MOD13 utiliza información de la reflectancia azul, roja e infrarroja cercana (centrada en 469, 645 y 858 nm, respectivamente) para estimar el EVI como:

$$EVI = 2,5 * \left( \frac{(R_{IRC} - R_R)}{(R_{IRC} + 6 * R_R - 7,5 * R_A + 1)} \right)$$

Donde R<sub>IRC</sub> corresponde a la reflectancia del infrarrojo cercano, R<sub>R</sub> a la reflectancia roja y R<sub>A</sub> a la reflectancia azul (Huete et al. 2002).

El producto MOD15 utiliza la información de la reflectancia roja e infrarroja cercana, y se basa en modelos de transferencia radiativa inversa. Los parámetros necesarios para realizar las estimaciones son el tipo de cobertura del suelo, la geometría del sensor, la reflectancia en las bandas roja e infrarroja cercana y sus incertidumbres. En el caso de doseles densos, la reflectancia en estas bandas, especialmente en el infrarrojo cercano, se satura y las estimaciones son poco sensibles a cambios en las propiedades del dosel (Myneni et al. 1999).

Para los productos MOD13, MOD15 y MOD17A2, se utilizaron todas las imágenes comprendidas entre enero de 2017 y febrero de 2019, consistiendo un total de 23 imágenes en el caso del producto MOD13 y 46 para los productos MOD15 y MOD17A2. El producto MOD17A3H (PPN<sub>MODIS</sub>), se encuentra disponible sólo hasta 2014. De cada producto, se extrajeron los datos del píxel correspondiente para cada parcela. Para el muestreo en el campo, no fue posible abarcar la extensión total de los píxeles debido a las condiciones específicas del terreno. Sin embargo, en todos los casos, se comprobó la homogeneidad de cobertura en toda la extensión del píxel, mediante inspecciones en el Google Earth y luego en el campo. Las coordenadas geográficas del centro de cada parcela (píxel) se incluyen en la Tabla 3.2. Los valores de NDVI o EVI, así como del IAF o fPAR, provisto por píxel corresponde al mejor valor de píxel disponible de todas las adquisiciones en un período de 8 o 16 días. En el caso de PPB, en cambio, el valor del píxel corresponde a la tasa de PPB acumulada durante 8 días. En total, para el producto MOD15 se utilizaron 3 píxeles (uno por cada parcela), mientras que para los productos MOD13 y MOD17 se obtuvieron 3 píxeles en cada uno de los bosques nativos y 2 en las plantaciones forestales.

Los valores de EVI, IAF<sub>MODIS</sub> y PPB<sub>MODIS</sub> de cada píxel, se promediaron para obtener valores mensuales de cada variable. En el caso de PPN<sub>MODIS</sub>, se realizó un promedio de los 15 años para cada parcela para compararlo con el promedio anual de la PPN estimada a campo (PPNc). Asimismo, se estimó la integral anual del EVI. Previamente, se realizó una inspección de los valores obtenidos y se eliminaron valores extremos.

A partir de los datos mensuales de  $PPB_{MODIS}$  y  $PPNc$ , se obtuvieron los totales anuales. Además, se estimó la tasa de respiración autótrofa ( $R_A$ ) anual mediante la diferencia entre ambas variables ( $PPB_{MODIS} - PPNc$ ).

Tabla 3.1. Productos MODIS utilizados y sus principales características.

PRODUCTO	DESCRIPCIÓN	RESOLUCIÓN ESPACIAL	RESOLUCIÓN TEMPORAL	REFERENCIA
<b>MOD13Q1</b> <b>EVI</b>	Índices de vegetación (EVI/NDVI)	250 m	16 días	Didan 2015
<b>MOD15A2H</b> <b>IAF<sub>MODIS</sub></b>	Índice de área foliar (IAF)/fracción de radiación PAR absorbida (fRFA)	500 m	8 días	Myneni et al. 2015
<b>MOD17A2H</b> <b>PPB<sub>MODIS</sub></b>	Producción Primaria Bruta (PPB)	500 m	8 días	Running et al. 2015
<b>MOD17A3H</b> <b>PPN<sub>MODIS</sub></b>	Producción Primaria Neta (PPN)	1000 m	anual	Running et al. 2011

Tabla 3.2. Coordenadas geográficas centrales de los píxeles utilizados para cada producto utilizando del sensor MODIS-Terra. Los píxeles se corresponden con las parcelas instaladas en el campo.

	BOSQUE NATIVO CONSERVADO		BOSQUE NATIVO DEGRADADO		PLANTACIÓN FORESTAL DE PINO	
	Latitud (S)	Longitud (O)	Latitud (S)	Longitud (O)	Latitud (S)	Longitud (O)
<b>EVI</b>	-25,708985	-54,469237	-25,725649	-54,548391	-26,077676	-54,592134
	-25,688155	-54,483818	-25,727732	-54,544225	-26,077676	-54,600466
	-25,688155	-54,465071	-25,727732	-54,546308	-26,077676	-54,602549
<b>IAF</b>	-25,707388	-54,469919	-25,725388	-54,549117	-26,074580	-54,592316

	-25,689388	-54,466319	-25,728988	-54,545517	-26,078180	-54,603116
	-25,689388	-54,484319	-25,728988	-54,549117	-26,078180	-54,599516
PPB	-25,709181	-54,471878	-25,725911	-54,549900	-26,077245	-54,595795
	-25,688268	-54,467289	-25,725911	-54,545311	-26,077245	-54,600385
	-25,688268	-54,485647	-25,730093	-54,545311	-26,077245	-54,604974
PPN	-25,704991	-54,476464	-25,721722	-54,549897	-26,073055	-54,595792
	-25,688261	-54,485643	-25,730087	-54,549897	-26,073055	-54,604971
	-25,688261	-54,467285	-25,730087	-54,549897	-26,073055	-54,604971

### 3.2.4. Análisis estadísticos de datos

Los valores estacionales del IAF y fRFA se analizaron mediante modelos lineales generales de medidas repetidas en el tiempo, donde se modeló la autocorrelación temporal de primer orden para cada parcela. A su vez, se modeló la varianza de modo de permitir varianzas diferentes por ecosistema. Las parcelas fueron incorporadas en el modelo como variables aleatorias, de manera que se pudo estimar la variabilidad intra- e interparcelas. En el caso de fRFA, se realizó una transformación Log-it de los datos de modo de normalizar la distribución de dicha variable (Baum 2008). Los datos estacionales de estas dos variables se interpolaron para obtener datos mensuales. Dado que las mediciones se realizaron cada 3 meses, el valor de interpolación para los meses intermedios se estimó como uno y dos tercios de la diferencia entre dos mediciones consecutivas (Cristiano et al. 2014).

Para cada parcela, se obtuvo el total de puntos con presencia de sotobosque en cada intervalo de altura y se calculó la integral de la cobertura de sotobosque en altura para cada estación. Estos datos se analizaron mediante un ANOVA de dos factores para evaluar las diferencias entre ecosistemas y estaciones. A su vez, para cada ecosistema, se analizó

la relación entre la integral de la cobertura de sotobosque y el IAF mediante regresiones lineales. Por otro lado, se analizaron las diferencias entre ecosistemas en la distribución de la cobertura de sotobosque en la altura mediante un modelo lineal generalizado para variables con distribución quasi-binomial, de manera de cumplir el supuesto de no dispersión.

Las diferencias entre los ecosistemas en las tasas anuales estimadas de  $PPN_c$ ,  $PPN_H$ ,  $R_A$  y la integral anual del EVI se analizaron mediante ANOVA de un factor. Se realizaron regresiones lineales entre  $PPN_c$ ,  $PPB_{MODIS}$  y EVI mensuales y el IAF medido a campo, así como entre  $PPN_c$  y  $PPB_{MODIS}$ ,  $PPN_c$  y EVI y  $PPB_{MODIS}$  y EVI.

Para la validación de los datos de  $PPN_{MODIS}$  se realizó un ANOVA de dos factores, ecosistema y origen (MODIS o campo). Dado que el producto de  $PPN_{MODIS}$  se encuentra disponible sólo hasta el 2014, y no coincide con las fechas para las que se realizaron las estimaciones con valores de  $fRFA$  medidos a campo, la comparación se realizó utilizando un promedio de las estimaciones realizadas por ambos métodos: se utilizó un promedio de  $PPN$  anual de MODIS entre el 2000 y 2014, así como el promedio de los dos años estimados con mediciones de campo de la  $fRFA$  mediante el modelo de Monteith (1972). La validación de los datos satelitales de  $IAF_{MODIS}$  en base mensual se realizó mediante una regresión lineal simple con el IAF medido a campo.

En todos los casos, se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. En cada caso, la selección de modelos se realizó utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Akaike 1974). Todos los análisis se realizaron utilizando la librería nlme (Pinheiro et al. 2018) en el software libre R (R Core Team 2018).

### **3.3. Resultados**

Los bosques nativos preservados y degradados presentaron dinámicas temporales del IAF similares, con máximos observados durante el verano ( $8,29 \pm 0,45$  y  $8,49 \pm 0,48$ , respectivamente) y mínimos durante la estación fría ( $6,69 \pm 0,45$  y  $5,71 \pm 0,50$ , respectivamente). El IAF en las plantaciones de pino fue significativamente menor que en

los bosques nativos, y también presentó menores variaciones estacionales que los bosques nativos, con valores entre  $4,24 \pm 0,52$  y  $5,53 \pm 0,49$ . Sin embargo, la variabilidad de las parcelas fue mayor que la de los bosques nativos degradados, y la de éstos mayor a la de los bosques nativos conservados ( $F = 2,78$ ,  $p=0,0115$ ) (Fig. 3.4.a). La variabilidad entre parcelas explicó el 21,6% de la variabilidad total, mientras que la correlación temporal fue del 32%. El fRFA, tanto en los bosques nativos preservados como los degradados, mostró pequeñas variaciones estacionales y mantuvo valores máximos durante todo el año, variando de 0,90 a 0,98. En las plantaciones de pino, en cambio, se observaron valores más bajos de fRFA, que oscilaron entre 0,73 y 0,91, así como una dinámica estacional diferente, con mínimos durante la primavera ( $F = 2,12$ ;  $p=0,049$ ) (Fig. 3.4.b). Contrario al IAF, las plantaciones de pino mostraron la menor variabilidad en el fRFA, seguido de los bosques nativos conservados y, por último, los bosques nativos degradados. La variabilidad entre parcelas explicó el 12% de la variabilidad total, mientras que la correlación temporal fue del 78%.

La integral anual del EVI presentó diferencias significativas entre ecosistemas, pero la respuesta fue diferente según el año analizado ( $F= 7,57$ ;  $p= 0,0075$ ). Durante el 2017, las plantaciones de pino presentaron los menores valores ( $5,17 \pm 0,18$ ), seguido de los bosques nativos degradados ( $5,91 \pm 0,02$ ) y, por último, los bosques nativos conservados que presentaron los mayores valores ( $6,23 \pm 0,04$ ). Durante el 2018, las plantaciones forestales mantuvieron los bajos valores ( $5 \pm 0,18$ ), mientras que los bosques nativos no presentaron diferencias entre sí ( $6,21 \pm 0,02$  y  $6,31 \pm 0,04$ , en los degradados y conservados respectivamente). Las diferencias en la integral anual del EVI entre los bosques nativos resultan fundamentalmente de las diferencias en el EVI durante los meses de mayo a agosto-septiembre (Fig. 3.5). Durante los meses de otoño-invierno, los bosques nativos degradados presentaron menor EVI que los bosques nativos conservados. Por ejemplo, durante julio de 2017, el EVI de los bosques nativos degradados fue de  $0,42 \pm 0,009$  mientras que en los bosques nativos conservados fue de  $0,46 \pm 0,006$ .

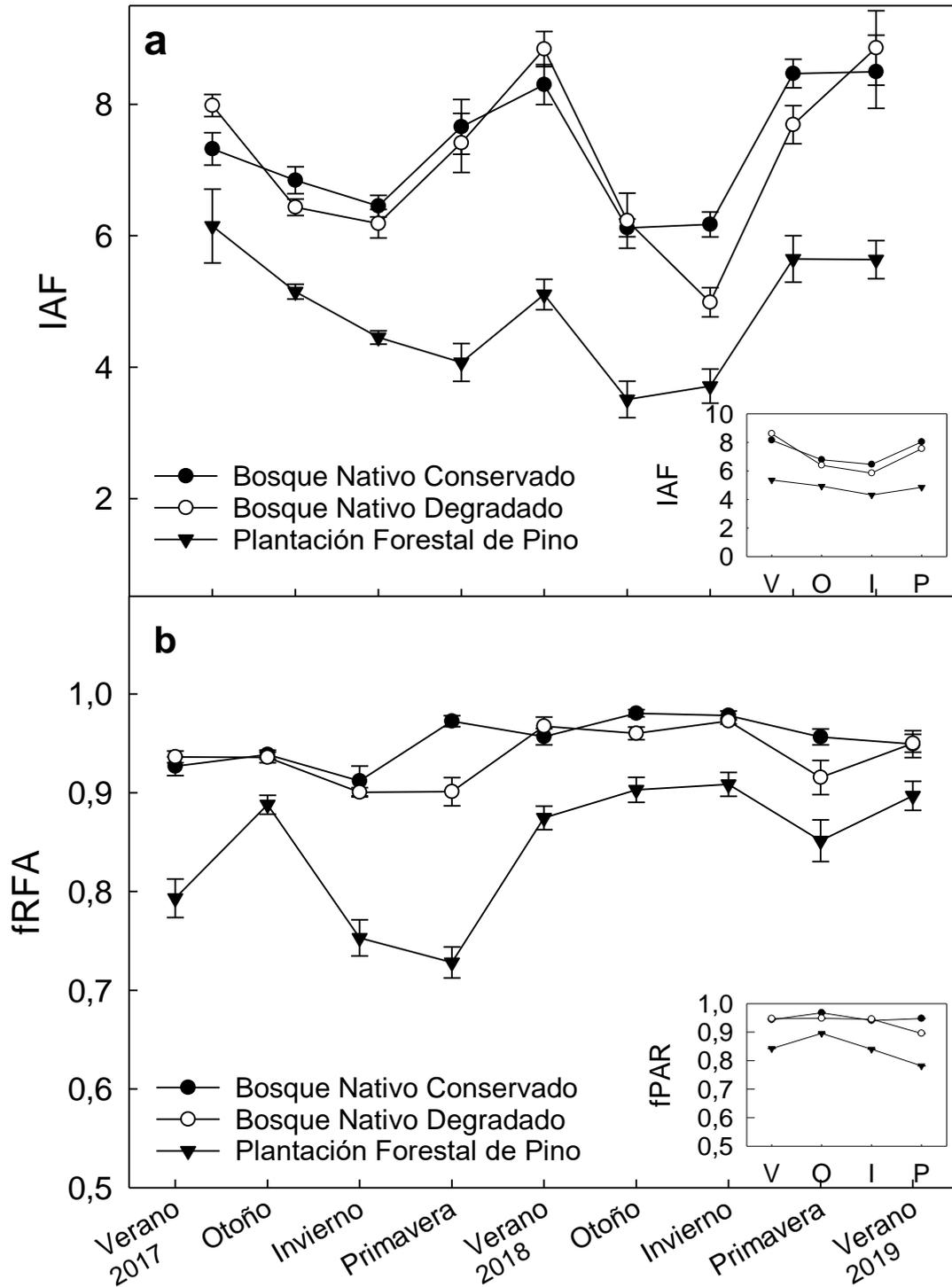


Figura 3.4. Valores estacionales medios  $\pm$  EE de a) IAF y b) fRFA para cada ecosistema. Las mediciones se realizaron entre febrero 2017 y febrero 2019. En cada gráfico se muestra en el recuadro inferior derecho, los valores estimados para cada estación en función del modelo ajustado para cada variable.

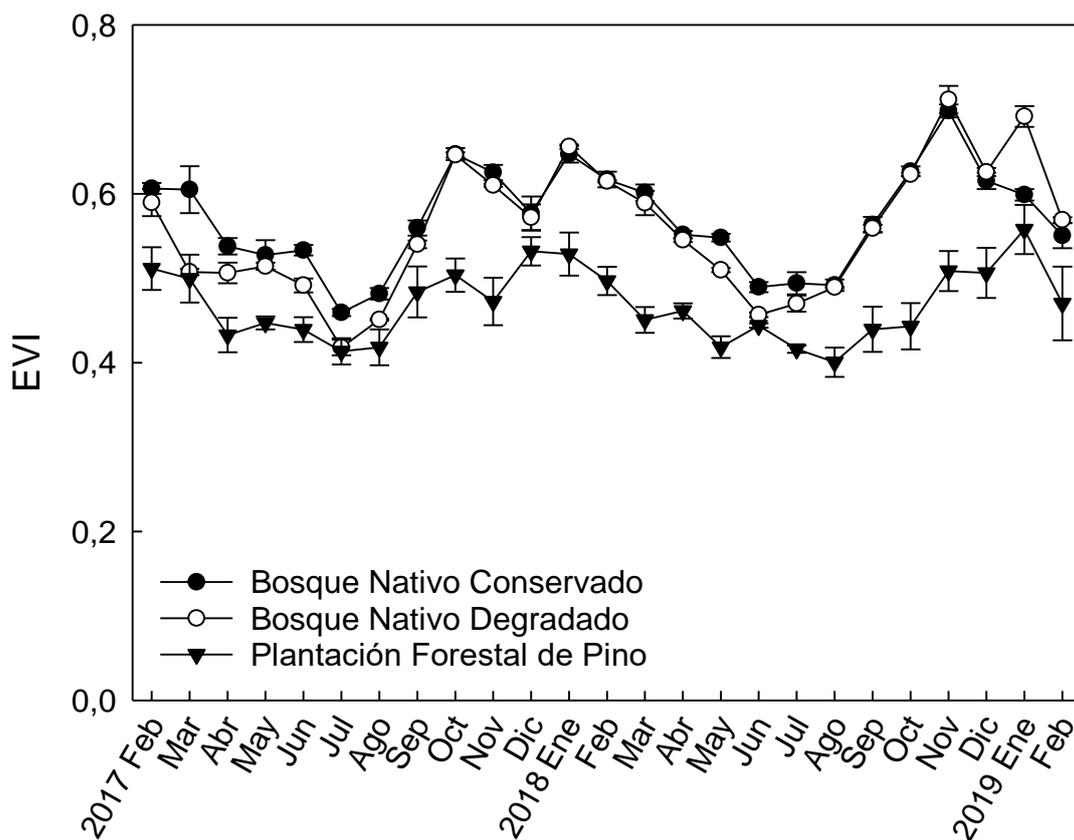


Figura 3.5. Media mensual  $\pm$  EE del índice verde mejorado (EVI) obtenidos del sensor MODIS-Terra para cada ecosistema.

La cobertura total de vegetación del sotobosque presentó diferencias significativas entre ecosistemas ( $F= 12,69$ ;  $p<0,001$ ). En comparación a los bosques nativos conservados, los bosques nativos degradados y las plantaciones de pino presentaron un aumento en la cobertura de sotobosque del 38% y 40%, respectivamente. No se observaron diferencias significativas entre estaciones ( $F= 0,69$ ;  $p=0,57$ ), aunque se observó una tendencia a una mayor cobertura de sotobosque durante el otoño en todos los ecosistemas. La distribución vertical de la cobertura de sotobosque presentó diferencias entre ecosistemas ( $\chi^2=267,54$ ;  $p<0,001$ ). A partir del metro de altura, tanto los bosques nativos degradados como las plantaciones de pino presentaron mayores coberturas que los bosques nativos conservados. Si bien este patrón se observa en todas las alturas, en los primeros intervalos la cobertura de sotobosque es mayor en las plantaciones forestales mientras que a alturas mayores a los 2 m, la mayor cobertura se observó en los bosques

nativos degradados (Fig. 3.6). La cobertura de sotobosque presentó una relación lineal negativa con el IAF solo en los bosques nativos degradados ( $R^2= 0,51$ ;  $F= 10,61$ ;  $p= 0,009$ ), mientras que no se observaron relaciones significativas en los bosques nativos preservados ni en las plantaciones de pinos ( $F= 2,78$ ;  $p= 0,13$  y  $F= 0,69$ ;  $p= 0,43$ , respectivamente) (Fig. 3.7).

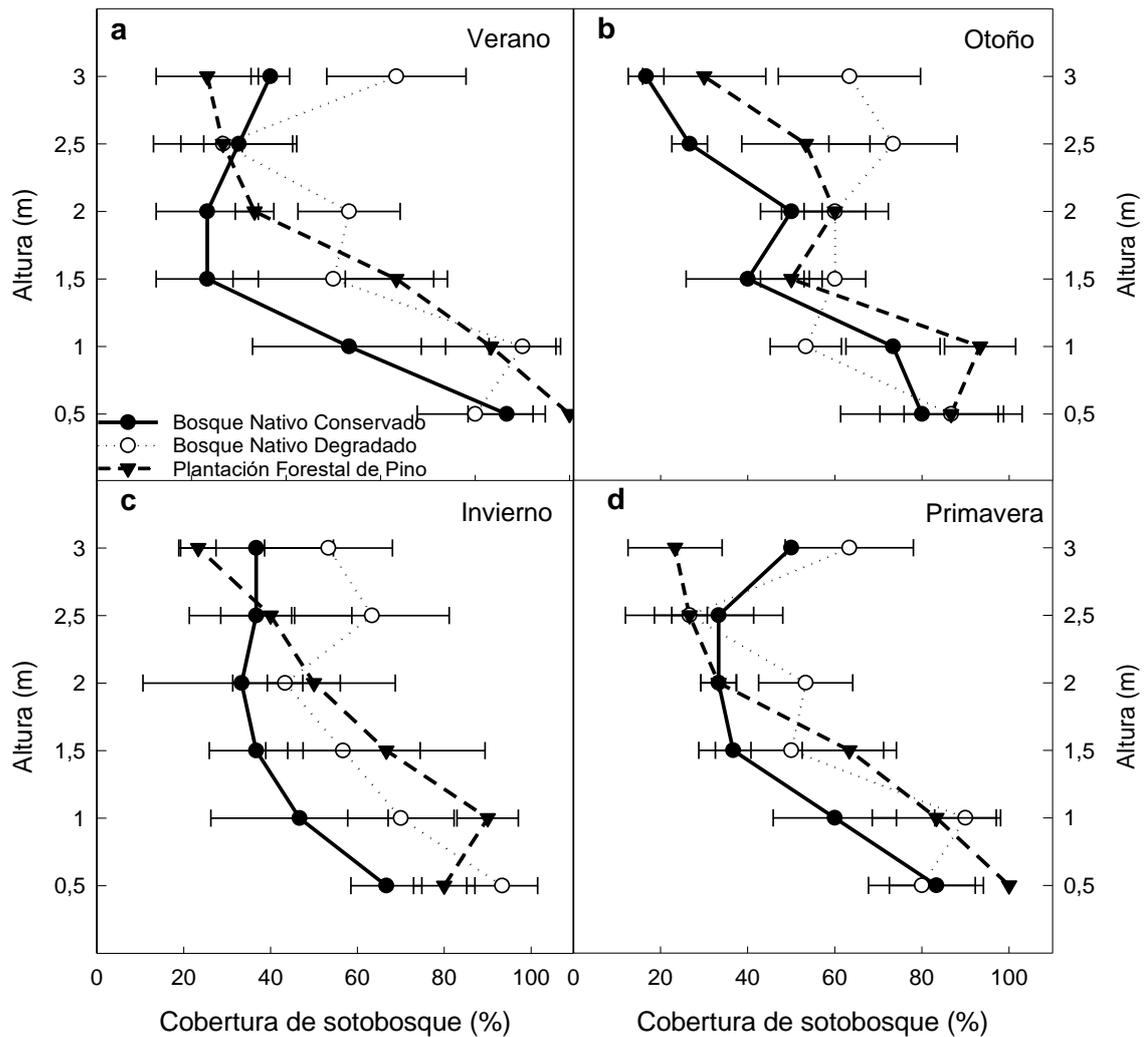


Figura 3.6. Cobertura media de sotobosque  $\pm$  EE entre el suelo y los 3 m de altura, medida en cada estación para cada uno de los ecosistemas de estudio

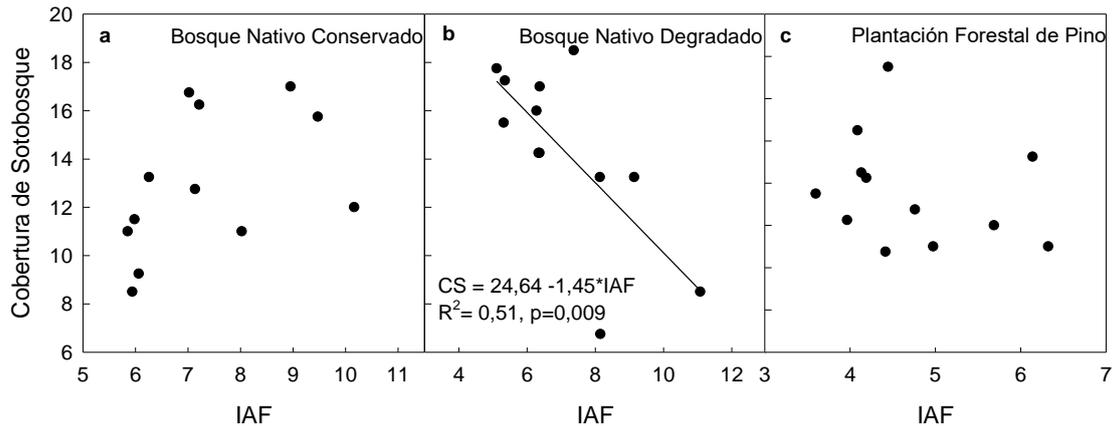


Figura 3.7. Relaciones lineales entre el índice de área foliar (IAF) y la integral de la cobertura de sotobosque (CS) en cada uno de los ecosistemas estudiados. Se muestra la relación lineal solo en el caso de que sea significativa ( $p < 0,05$ ) y el coeficiente de determinación ( $R^2$ ).

Las estimaciones de PPN realizadas en función de los valores de fRFA medidos a campo (PPNc) se muestra en la figura 3.8. Se observaron diferencias significativas entre los bosques nativos y las plantaciones de pino en la PPNc anual. Las plantaciones de pino presentaron valores anuales de PPNc menores ( $1026,59 \pm 53,55 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) que los bosques nativos conservados y degradados, que presentaron valores de PPNc anuales de  $1596,85 \pm 37,87$  y  $1562,74 \pm 53,56 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , respectivamente ( $F = 71,34$ ;  $p < 0,0001$ ). También se observaron diferencias significativas entre los años analizados, 2017 y 2018 ( $F = 69,92$ ;  $p < 0,0001$ ). En promedio, durante el 2017 se observó una PPNc menor ( $1318 \pm 13,1 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en 2017 y  $1473 \pm 13,1 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en 2018). Los bosques nativos presentaron valores medios de  $142,55 \pm 1,80 \text{ gC m}^{-2}$  y  $139,63 \pm 2,73 \text{ gC m}^{-2}$  (conservados y degradados, respectivamente), con máximos de  $205,99 \pm 4,92$  y  $202,52 \pm 8,24 \text{ gC m}^{-2}$  y mínimos de  $80,24 \pm 0,83$  y  $78,40 \pm 1,55 \text{ gC m}^{-2}$ , respectivamente, mientras que el promedio mensual estimado en las plantaciones de pino fue de  $92,32 \pm 2,72 \text{ gC m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ , con un máximo de  $138,66 \pm 8,21 \text{ gC m}^{-2}$  y un mínimo de  $55,26 \pm 2,59 \text{ gC m}^{-2}$ .

Las estimaciones de PPN<sub>H</sub>, realizadas en función de las mediciones de producción de hojarasca, exhibieron un patrón diferente. Las estimaciones de PPN<sub>H</sub> no presentaron diferencias significativas entre sí ( $F = 1,07$ ;  $p = 0,4$ ), aunque los bosques nativos degradados

tendieron a presentar tasas de PPN<sub>H</sub> mayores que los bosques nativos conservados,  $1940,1 \pm 381 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y  $1710,44 \pm 256 381 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , respectivamente. En el caso de las plantaciones de pino, también presentaron las menores tasas de PPN<sub>H</sub>, de  $1522,58 \pm 83 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , aunque la diferencia observada con respecto a los bosques nativos fue menor que la observada para PPN<sub>C</sub> (Figura 3.9).

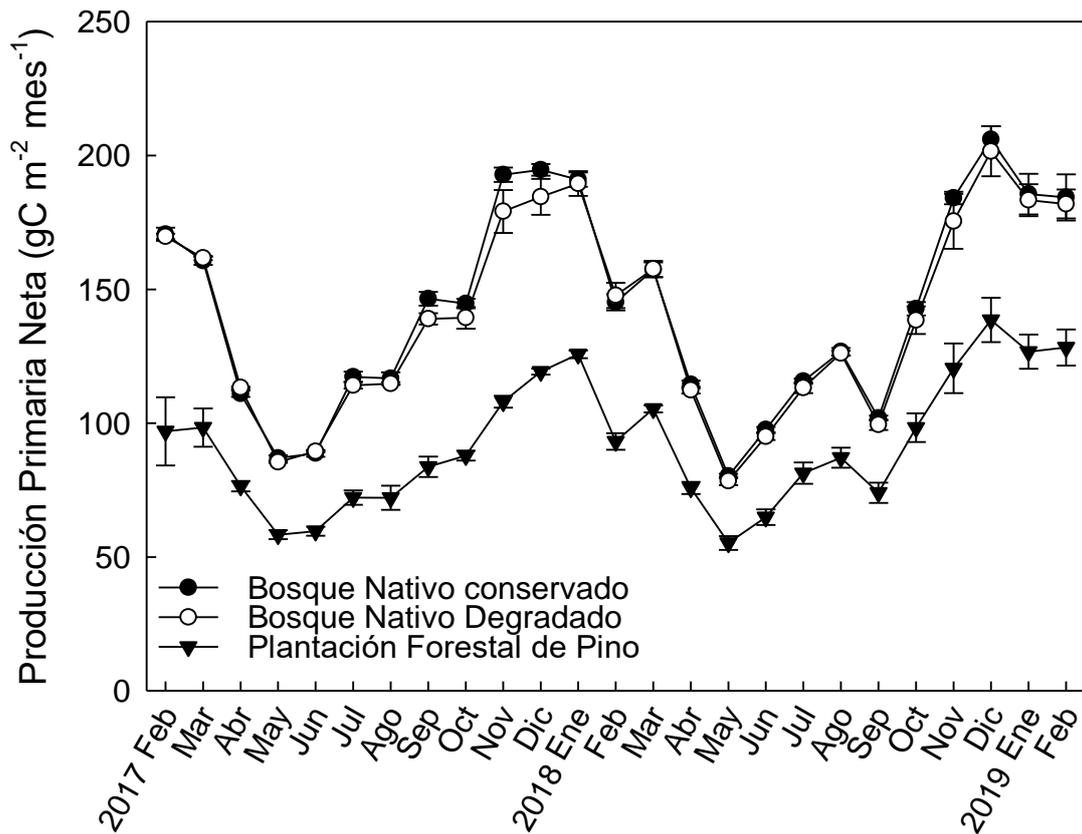


Figura 3.8. Media  $\pm$  EE de las estimaciones mensuales de la producción primaria neta estimada con datos de campo (PPN<sub>C</sub>) mediante el modelo de Monteith (1972) para cada ecosistema.

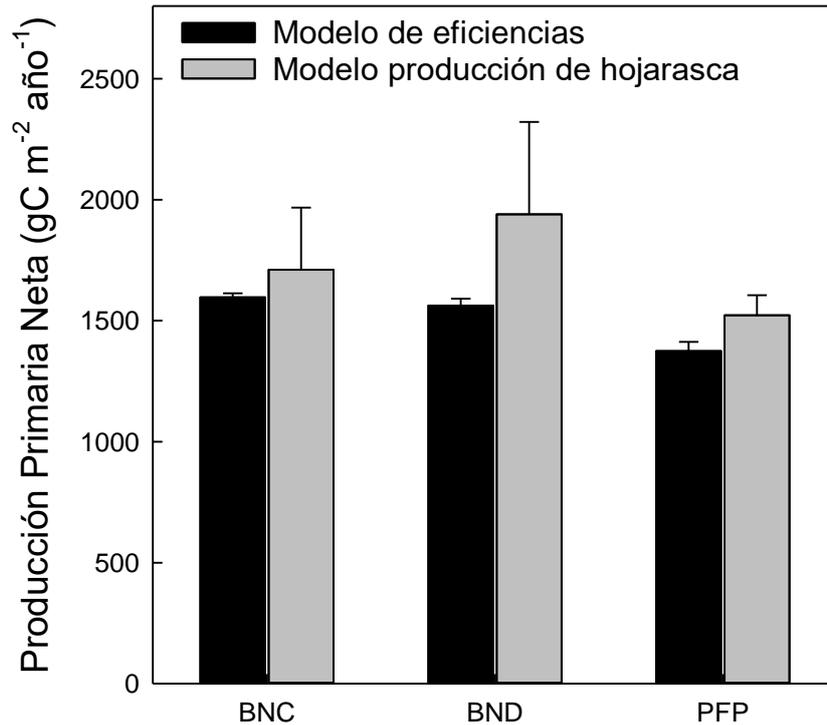


Figura 3.9. Comparación de las estimaciones de PPN realizadas a través del modelo de eficiencias (Monteith 1972) y la relación con la producción de hojarasca propuesta por Malhi (2011).

Los totales anuales estimados de  $PPB_{MODIS}$  también presentaron diferencias significativas entre ecosistemas ( $F=3,708$ ;  $p=0,049$ ) y entre años ( $F= 55,06$ ;  $p<0,0001$ ) (fig. 3.10). La mayor  $PPB_{MODIS}$  anual se observó en los bosques nativos conservados, con un total anual estimado de  $2554,8 \pm 204,58$  gC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> y un promedio mensual de  $222,35 \pm 34,73$  gC m<sup>-2</sup> mes<sup>-1</sup>, mientras que los menores valores se observaron para los bosques nativos degradados, con un promedio de  $194,42 \pm 28,61$  gC m<sup>-2</sup> mes<sup>-1</sup> y un total anual estimado de  $2233,07 \pm 68,19$  gC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>. Las plantaciones de pino presentaron valores anuales de  $PPB_{MODIS}$  intermedios, de  $2359,96 \pm 179,71$  gC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> y una media mensual de  $205,77 \pm 33,06$  gC m<sup>-2</sup> mes<sup>-1</sup>. En los tres ecosistemas,  $PPB_{MODIS}$  fue mayor durante el 2018 que en 2017. Las mayores diferencias interanuales ocurrieron en los bosques nativos conservados, que exhibieron una diferencia de  $258,45 \pm 80,45$  gC m<sup>-2</sup> mes<sup>-1</sup>, seguido de las plantaciones de pino, con una diferencia de  $206,14 \pm 16,18$  gC m<sup>-2</sup> mes<sup>-1</sup>, por último, los

bosques nativos degradados que presentaron la menor diferencia interanual de  $169,7 \pm 23,75 \text{gC m}^{-2} \text{mes}^{-1}$ .

Tanto la PPNc y PPB<sub>MODIS</sub> presentaron los valores máximos durante finales de la primavera y el verano (diciembre a marzo). Sin embargo, la ocurrencia de los mínimos presenta un desfase entre ambas curvas: los mínimos de PPNc se observaron durante mayo-junio, mientras que los mínimos de PPB<sub>MODIS</sub> se observaron más tarde, durante julio-agosto (fig. 3.8 y 3.10). Los valores de respiración anual estimados presentaron diferencias significativas entre ecosistemas ( $F= 21,87$ ;  $p<0,0001$ ), pero no entre años ( $F= 0,40$ ;  $p= 0,54$ ). Las tasas de respiración anual de las plantaciones fueron significativamente mayores que la de los bosques nativos degradados, con tasas de respiración anual de  $1333,37 \pm 154,56$  y  $670,32 \pm 117,28 \text{gC m}^{-2} \text{año}^{-1}$ , respectivamente. Los bosques nativos conservados presentaron tasas de respiración anual intermedias, de  $957,95 \pm 114,85 \text{gC m}^{-2} \text{año}^{-1}$ .

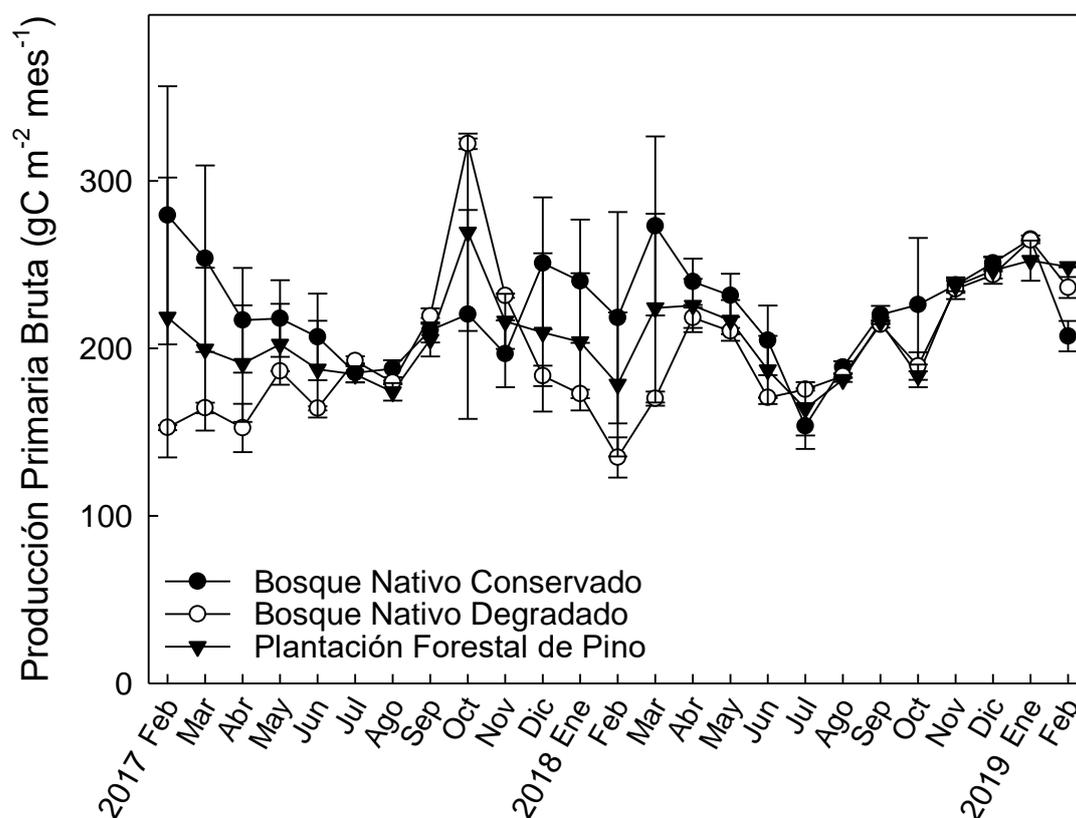


Figura 3.10. Valores mensuales medios  $\pm$  EE de producción primaria bruta obtenidos del sensor MODIS-Terra (PPB<sub>MODIS</sub>) para cada ecosistema estudiado.

Las regresiones lineales entre las variables obtenidas a campo (IAF, PPNc) y de sensores remotos (PPB<sub>MODIS</sub>, EVI), se muestran en la figura 3.11 y en la tabla 3.3. La PPNc presentó relaciones significativas con todas las variables analizadas (Fig. 3.11.a-c), a excepción de la relación de PPN y PPB<sub>MODIS</sub> de los bosques nativos degradados (Fig. 3.11.c). Las relaciones con mayores coeficientes de determinación ( $R^2$ ) se observaron entre 1) PPNc y EVI, 2) PPNc y IAF y 3) entre EVI y IAF (Fig. 3.11.f), respectivamente. En todos los casos los bosques nativos presentaron relaciones similares (1)  $t = 0,27$ ;  $p = 0,79$ , 2)  $t = -0,26$ ;  $p = 0,79$ , y 3)  $t = -0,97$ ;  $p = 0,34$ ). Las relaciones más débiles se observaron entre PPB<sub>MODIS</sub> y las demás variables (Fig. 3.11.c-e). No se observaron relaciones significativas con el IAF en ninguno de los ecosistemas estudiados (bosques nativos conservados:  $F = 0,084$ ;  $p = 0,77$ , bosques nativos degradados:  $F = 0,11$ ;  $p = 0,74$ , plantaciones forestales:  $F = 0,25$ ;  $p = 0,62$ ), mientras que si se encontraron relaciones significativas entre la PPB<sub>MODIS</sub> y el EVI para ambos bosques nativos (bosques nativos conservados:  $F = 7,37$ ;  $p = 0,008$ , bosques nativos degradados:  $F = 15,38$ ;  $p < 0,0001$ , plantaciones forestales:  $F = 2,16$ ;  $p = 0,15$ ).

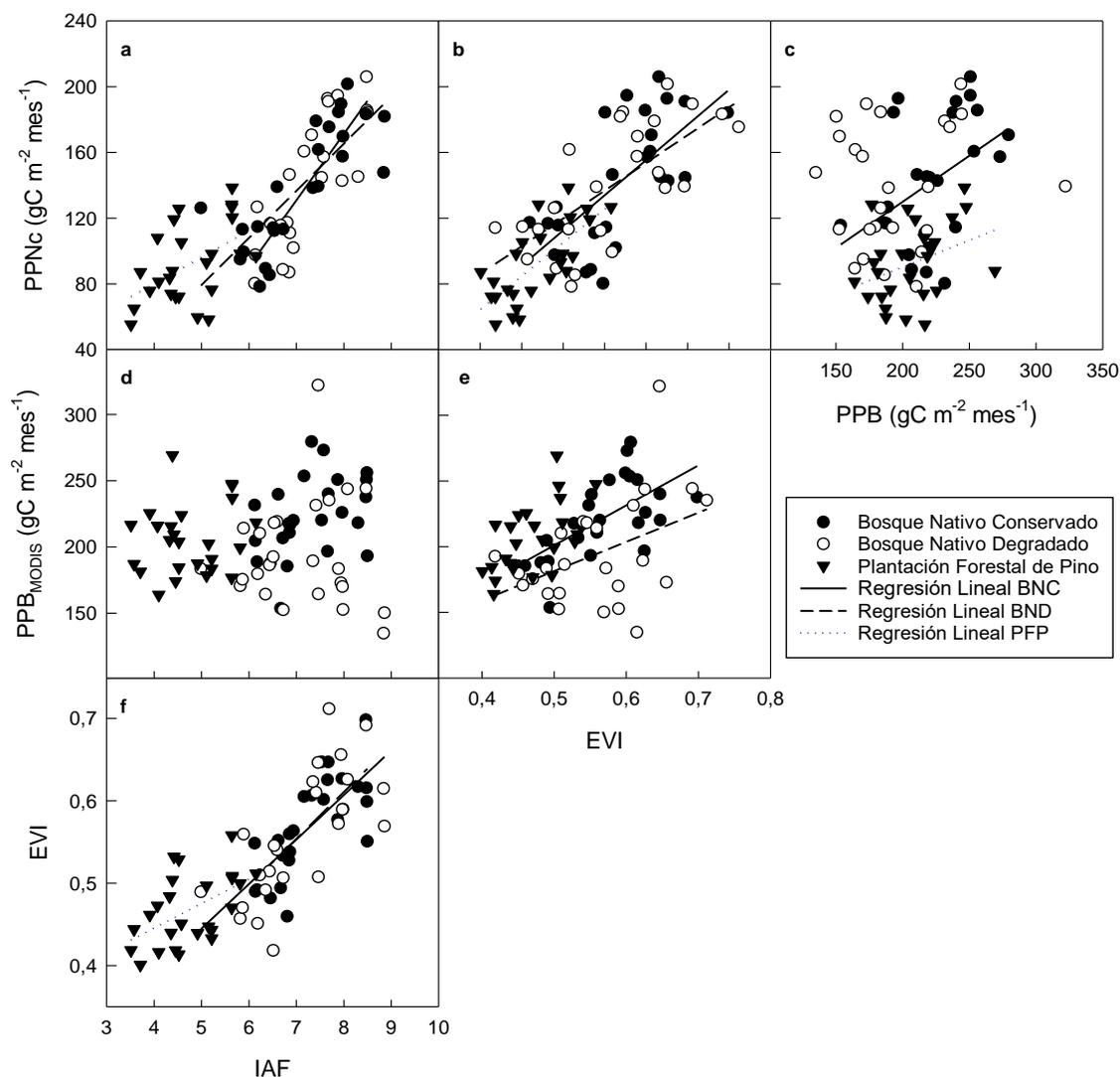


Figura 3.11. Regresiones lineales entre a) PPNc y IAF, b) PPNc y EVI, c) PPNc y PPB<sub>MODIS</sub>, d) PPB<sub>MODIS</sub> y IAF, e) PPB<sub>MODIS</sub> y EVI, f) EVI y IAF. Las regresiones se realizaron a partir de los valores mensuales de cada una de las variables para el período febrero 2017-febrero 2019, para cada uno de los ecosistemas analizados.

Tabla 3.3. Resultados de las relaciones lineales evaluadas entre la productividad primaria neta estimada mediante el modelo de Monteith (1972) (PPNc), la productividad primaria bruta obtenida del sensor MODIS (PPB<sub>MODIS</sub>), el índice de área foliar (IAF) y el EVI para cada ecosistema. BNC: Bosque Nativo conservado, BND: Bosque Nativo Degradado, PFP: Plantación Forestal de Pino. Se muestran únicamente las relaciones significativas.

VARIABLE	ECOSISTEMA	MODELO	R <sup>2</sup>	F	P-VALOR
PPNC <sub>C</sub>	BNC	21,12 ± 3,14 *IAF-11,39 ± 23,16	0,38	45,21	<0,0001
	BND	18,24 ± 2,49 *IAF + 10,14 ± 17,97	0,43	53,7	<0,0001
	PFP	12,06 ± 2,73 *IAF + 35,13 ± 13,19	0,21	19,54	<0,0001
PPNC	BNC	413,3 ± 55,7 *EVI-93,11 ± 31,93	0,43	55,1	<0,0001
	BND	330,66 ± 40,75 *EVI-44,99 ± 22,96	0,47	65,86	<0,0001
	PFP	272,86 ± 48,11 *EVI-35,34 ± 22,64	0,31	32,16	<0,0001
PPNC	BNC	0,18 ± 0,01 *PPB + 101,74 ± 20,2	0,05	4,28	0,04
	PFP	0,12 ± 0,06 *PPB + 67,09 ± 12,6	0,05	4,22	0,04
PPB	BNC	244,73 ± 90,13 *EVI + 82,81 ± 51,68	0,09	7,37	0,008
	BND	219,23 ± 55,9 *EVI + 72,01 ± 31,5	0,17	15,38	<0,0001
EVI	BNC	0,03 ± 0,005 *IAF + 0,36 ± 0,04	0,29	30,07	<0,0001
	BND	0,031 ± 0,006 *IAF+ 0,34 ± 0,04	0,28	27,96	<0,0001
	PFP	0,016 ± 0,006 *IAF + 0,39 ± 0,03	0,09	7,31	0,008

El producto satelital IAF<sub>MODIS</sub> no presentó una relación significativa con el IAF medido a campo ( $t = -0,52$ ,  $p = 0,60$ ) (Fig. 3.12.a). Mientras que las mediciones a campo permitieron evaluar la dinámica intraanual del IAF, las estimaciones de IAF<sub>MODIS</sub> mostraron una dinámica anual ruidosa que no permitió distinguir entre estaciones (Fig. 3.12.b). Cabe destacar que en ambas figuras se evidencia los máximos valores permitidos para el IAF<sub>MODIS</sub>, establecido en un máximo de 7. En la figura 3.13 se muestra la comparación en las estimaciones de

PPN según su origen, con datos tomados a campo y la obtenida mediante el sensor MODIS. Las estimaciones de la PPN presentaron diferencias significativas en las estimaciones según su origen dependiendo del ecosistema ( $F= 27,15$ ;  $p< 0,001$ ). La PPNc fue mayor que la PPN<sub>MODIS</sub> en ambos bosques nativos, mientras que en las plantaciones forestales no se observaron diferencias entre PPNc y PPN<sub>MODIS</sub>.

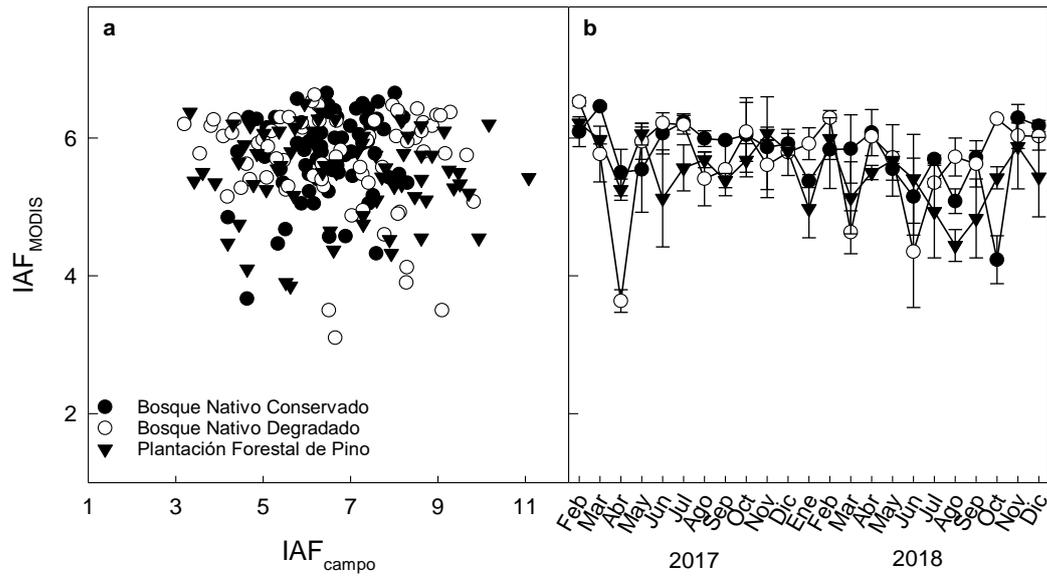


Figura 3.12. a) Comparación de los valores medios mensuales del IAF<sub>MODIS</sub> y IAF<sub>campo</sub> para cada ecosistema y b) medias mensuales  $\pm$  EE de los valores del IAF<sub>MODIS</sub> entre febrero de 2017 y diciembre de 2018.

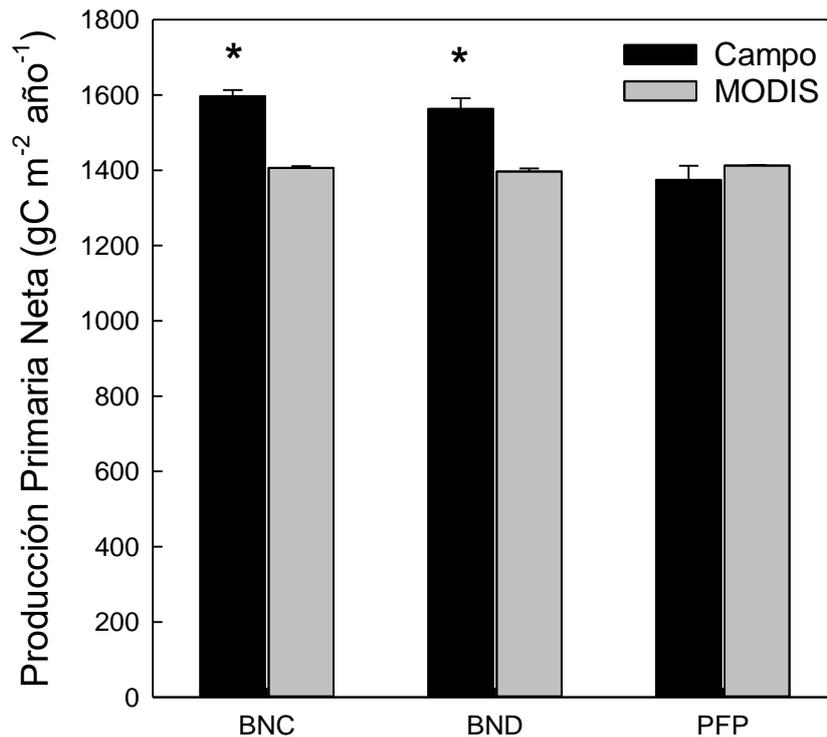


Figura 3.13. Comparación entre la media  $\pm$  EE de la productividad primaria neta obtenida del sensor MODIS ( $PPN_{MODIS}$ ) y la estimada mediante el modelo de eficiencias con datos medidos a campo ( $PPN_c$ ) para cada tipo de ecosistema.

### 3.4. Discusión

En los bosques tropicales y subtropicales, las variaciones en la calidad y cantidad de luz son determinantes del funcionamiento de la vegetación (Smith et al. 1992, Peng et al. 2010, Huete et al. 2016). Existen tres factores que afectan a los regímenes de radiación solar incidente en un bosque: 1) las variaciones diarias del ángulo de incidencia de la radiación, 2) las condiciones atmosféricas (nubosidad, partículas en suspensión en el aire) y 3) la estructura de la vegetación. Sobre este último factor, el área foliar en un ecosistema es uno de los determinantes más importantes del intercambio de energía y gases entre la vegetación y la atmósfera. Los cambios en la estructura del bosque pueden alterar el área foliar y los regímenes de luz dentro del bosque, modificando otros procesos como la descomposición, la evaporación del suelo y el secuestro de carbono (De Kauwe et al. 2011, Rautiainen et al. 2011). Entender cómo se comporta el índice de área foliar (IAF) en el

bosque nativo y cómo se modifica en los diferentes tipos de uso de la tierra es crucial para entender los flujos de energía, carbono y agua entre la superficie de la tierra y la atmósfera.

En este estudio, coincidente con la primera hipótesis planteada, el IAF cambió estacionalmente y entre los ecosistemas forestales de 6 a 9 para bosques nativos y de 3,5 a 6 en plantaciones de pino. Contrariamente a lo esperado, los bosques nativos preservados y degradados exhibieron valores de IAF similares, mientras que en las plantaciones se observó un IAF más bajo durante todo el año. En los bosques nativos, el IAF disminuyó durante el invierno cuando la radiación solar incidente es menor. A pesar de esta disminución en el IAF, la fracción de radiación absorbida (fRFA) fue alta durante todo el año. Esto sugiere que el área foliar exhibida por estos bosques es suficiente para capturar casi toda la radiación incidente, lo que permitiría a estos bosques sostener tasas de productividad altas durante todo el año. Se encontraron patrones similares de dinámica de IAF en los bosques amazónicos, donde se observó un máximo de IAF durante la estación seca cuando la radiación incidente es máxima (Myneni et al. 2007, Doughty et al. 2008). Los bosques nativos degradados exhibieron un ciclo estacional más pronunciado, con una mayor variabilidad en los valores de fRFA que los bosques nativos preservados. Una alta heterogeneidad en los regímenes de luz implica una combinación de áreas con fRFA altas y bajas. Las plantaciones forestales, en cambio, mostraron una variabilidad anual menor en el IAF y mayor de fRFA. Estas variaciones, sin embargo, probablemente se correspondan con períodos de podas realizados durante el periodo de este estudio (observación personal).

Los bosques subtropicales húmedos de Misiones mantienen una alta actividad fotosintética durante todo el año debido a que contienen una alta proporción de especies siempreverdes (Cristiano et al. 2014, Zhang et al. 2016). Los árboles de hoja perenne pueden mantener tasas de asimilación neta de carbono relativamente altas incluso durante los períodos fríos porque las pérdidas respiratorias disminuyen más que la PPB frente a la disminución de las temperaturas del aire (Zhang et al. 2013). En este estudio, la actividad fotosintética estimada mediante el EVI cambió estacionalmente en los bosques nativos de

0.4 a 0.76, lo que representa el 36% de las variaciones potenciales del rango (0 a 1), y de 0,39 a 0,6 en las plantaciones forestales, lo que representa un 21% de las variaciones. Estos valores de EVI son consistentes con los valores encontrados para diferentes bosques tropicales húmedos de América del Sur, que van desde 0,4 hasta 0,65 (Xiao et al. 2006, Doughty et al. 2008, Blundo et al. 2018). A partir de los resultados obtenidos durante el transcurso de este estudio no fue posible aceptar o rechazar la predicción asociada a la hipótesis 2 ya que se observaron patrones diferentes durante los dos años analizados. Si bien durante el año 2017 se observó una disminución en el EVI de los bosques nativos degradados, durante el 2018 ambos bosques nativos presentaron valores del EVI similares. La capacidad fotosintética anual de los bosques degradados mostró una tendencia a la disminución en comparación con los bosques nativos preservados, especialmente durante la estación fría, mientras que no mostró diferencias durante las estaciones de primavera-verano. Cristiano et al. (2014) propusieron que la actividad fotosintética de este ecosistema durante el invierno podría estar siendo compensada por un aumento en la actividad fotosintética provocada por un aumento en la concentración de clorofila foliar de los árboles perennes. En este sentido, los bosques nativos degradados exhibieron aproximadamente un 10% menos de especies siempreverdes que los bosques conservados (Anexo I), lo que podría explicar la disminución del EVI durante la estación fría.

La estructura forestal alterada y los regímenes de luz entre los tipos de ecosistemas también pueden representarse por la cobertura del sotobosque. En ese sentido, los resultados obtenidos se encuentran parcialmente en concordancia con lo esperado (hipótesis 3), debido a que los bosques nativos degradados exhibieron la mayor cobertura de sotobosque, y no las plantaciones de pino como se esperaba debido a su menor biomasa aérea. La mayor cobertura del sotobosque en los ecosistemas de bosques modificados en comparación con los bosques preservados indica una mayor cantidad de luz que alcanza a los estratos inferiores. Si bien en ambos sistemas modificados se observó un aumento en la cobertura de sotobosque en comparación con los bosques nativos, en las plantaciones forestales la mayor cobertura se registró hasta el metro de altura, mientras que en los bosques degradados la mayor cobertura

se registró en todos los estratos. Esto probablemente se deba a los diferentes tipos de vegetación que se observaron en el sotobosque de cada ecosistema: mientras que en los bosques nativos la vegetación del sotobosque se compone principalmente de lianas y renovales de árboles, en las plantaciones de pino la vegetación se compone principalmente de helechos, plantas rastreras y enredaderas herbáceas (Trentini et al 2017), coincidente con lo observado personalmente a campo en este estudio. Asimismo, la cobertura de sotobosque en los bosques nativos degradados mostró una relación funcional negativa con el IAF, indicando que la mayor cobertura de sotobosque se relaciona con la disminución del IAF como consecuencia de la extracción de árboles y la apertura de claros en el dosel. En las plantaciones de pino, la vegetación del sotobosque puede verse afectada por la edad del rodal (Onaindia y Mitxelena 2009, Ritter et al. 2018) y la frecuencia e intensidad de podas, raleos y control de malezas y plagas (Vespa et al. 2014). En particular, las prácticas de raleo, que disminuyen la densidad de árboles, permiten una mayor penetración de la radiación solar directa hacia los niveles inferiores del stand, estimulando el crecimiento de especies de sotobosque (Trentini et al. 2017). En estos ecosistemas, la cobertura del sotobosque no tuvo una relación significativa con el IAF, por lo que la mayor cobertura probablemente sea consecuencia de una mayor penetración de la radiación solar hacia los niveles inferiores a causa de las prácticas de manejo, como raleos y podas, más que de las variaciones estacionales en la cantidad de hojas del dosel superior, en este caso de una especie perenne. Los valores bajos de IAF y fRFA en los bosques nativos degradados probablemente se compensen con la actividad fotosintética del sotobosque y no por las diferentes concentraciones de clorofila estacionales de los árboles de dosel como lo sugirió anteriormente Cristiano et al. (2014) para los mismos bosques subtropicales. En este sentido, la disminución en los valores del EVI durante el invierno en los bosques degradados también podría estar asociada a una disminución en la cobertura vegetal del sotobosque.

Existen muy pocos trabajos en los que se calcule y analice la productividad primaria del Bosque Atlántico. Más aún, los trabajos realizados fueron hechos en el remanente brasilero del bosque (Delgado et al. 2018) y ninguno en la provincia de Misiones. En este estudio, la PPNc anual estimada a través del modelo de Monteith (1972) de los bosques nativos conservados fue de  $1596,85 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , mayor a la reportada en bosques tropicales (Malhi 2012, Anderson-

Texeira et al. 2016) y subtropicales húmedos de China (Liu et al. 2016). Similar a lo observado para el EVI, donde la integral anual del mismo fue de 6,27 y 6,06 para los bosques nativos conservados y degradados, respectivamente, ambos bosques nativos presentaron tasas de PPNc similares, de 1562,75 gC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup> en los bosques nativos degradados, mientras que la plantación de pinos presentó una tasa anual menor, de 1026,59 gC m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>. Estos resultados están parcialmente en concordancia con la hipótesis 4, ya que no se encontraron diferencias entre los dos bosques nativos. Los patrones anuales, sin embargo, fueron similares para los tres ecosistemas y estuvieron determinados por la radiación solar incidente (Peng et al. 2010). Cabe destacar que la EUR utilizada fue la misma para ambos bosques nativos y se asumió como constante durante todo el año, mientras que para las plantaciones se tomó un valor de EUR de bosques de coníferas. Es probable, sin embargo, que los valores de EUR utilizados, correspondiente a un bosque subtropical de coníferas, difieran de los exhibidos por cultivos monoespecíficos.

En contraposición a lo observado para las estimaciones de PPNc, la PPN<sub>H</sub> no presentó diferencias entre los ecosistemas, y las tasas estimadas no sólo fueron mayores que las estimaciones de PPNc en todos los ecosistemas, sino que además los bosques nativos presentaron un patrón diferente, con mayores tasas de PPN<sub>H</sub> en los bosques nativos degradados que los conservados, contrario a lo esperado (hipótesis 4). Las estimaciones de PPN<sub>H</sub> se basan en la cantidad de hojarasca producida que, en el caso de los bosques degradados, presenta una mayor proporción de hojas proveniente del sotobosque que los bosques conservados, que compensan la disminución en el IAF del dosel. Estas hojas, sin embargo, tienen menor capacidad fotosintética que las hojas de dosel (Seeman et al. 1987, Terashima et al. 2001, Hikosaka 2016), por lo que estas estimaciones podrían estar sobreestimando las tasas de PPN<sub>H</sub> en los bosques nativos degradados. Las estimaciones de PPN podrían mejorarse ampliamente si se tuvieran estimaciones de EUR específicas realizadas para estos ecosistemas, incluyendo distintos tipos de actividades y manejos posibles.

Contrario a lo esperado (hipótesis 5), no se observaron diferencias en las estimaciones de PPB<sub>MODIS</sub> entre los distintos ecosistemas. Estas estimaciones, que también se basan en el modelo de Monteith, han mostrado tener mucha utilidad a escalas globales,

pero presentan limitaciones a escala local (Nemani et al. 2003, Runing et al. 2004, Pan et al. 2006). La EUR en este modelo se modela en función de la cobertura del suelo y de las condiciones climáticas, aunque no incorpora otros factores importantes a escala local como la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo (Pan et al. 2006). Además de las restricciones climáticas a la EUR, el modelo incorpora otra restricción importante en los bosques estableciendo un valor máximo posible de IAF de 7 (Running et al. 1999). En este estudio, los bosques nativos han exhibido valores de IAF superiores, de hasta 10 durante las estaciones de primavera y verano. Esta restricción impone un límite superior a la estimación de la  $PPB_{MODIS}$ , pudiendo subestimar las PPB de los bosques nativos, similar a lo reportado por Liu et al. (2015) para bosques subtropicales en China. Por otro lado, la estimación de la PPB depende fuertemente de la clasificación de usos del suelo utilizada, para las que se establecen los parámetros del modelo (Running y Zhao 2015). La clasificación de usos del suelo utilizada no permite distinguir entre coberturas de bosque nativo y de cultivos forestales, asignándole a las plantaciones forestales el valor de EUR correspondiente a la vegetación nativa (Strahler et al. 1999). En este sentido, es probable que las estimaciones de  $PPB_{MODIS}$  obtenidas para las plantaciones forestales, similares a las de los bosques nativos, estén siendo sobreestimadas. A pesar de las limitaciones planteadas, las estimaciones de  $PPB_{MODIS}$  obtenidas son similares a las obtenidas en el Bosque Atlántico de Brasil (Delgado et al. 2018), para bosques tropicales Amazónicos (Xiao et al. 2005) y bosques subtropicales de China (Liu et al. 2016) y representan un buen acercamiento a un proceso difícil de estimar en el campo.

Las relaciones lineales planteadas entre las tasas de PPB y PPN y las variables ecofisiológicas de la vegetación, como el IAF y el EVI como estimador de la capacidad fotosintética (Xiao et al. 2006), muestran relaciones y respuestas diferentes. En el caso de la PPNc, los bosques nativos presentaron una correlación más alta con el EVI que con el IAF, lo que podría indicar que la capacidad fotosintética ejerce una mayor influencia en la tasa de PPN que la superficie foliar. Este resultado resulta de interés a la hora de pensar cómo responderán los bosques al cambio climático ya que la capacidad fotosintética es un

proceso capaz de aclimatarse a condiciones ambientales cambiantes mientras que la cantidad de biomasa foliar probablemente haya alcanzado ya su máximo posible, dado que la fRFA presentó valores máximos en ambos bosques nativos durante todo el año. Mientras que la PPN mostró relaciones significativas con todas las variables, contrario a lo esperado (hipótesis 6), la PPB sólo mostró relaciones significativas, aunque débiles, con el EVI. Esto probablemente se deba a las limitaciones en la estimación de este producto para bosques tropicales y subtropicales húmedos mencionadas anteriormente (Pan et al. 2006). El EVI mostró una buena correlación con el IAF, similar para ambos bosques nativos. Debido a las condiciones ambientales favorables para el crecimiento durante todo el año, tanto la capacidad fotosintética como la biomasa foliar fueron altas durante todo el año, permitiéndole a estos bosques maximizar la ganancia de C.

La dinámica del EVI y sus determinantes bióticos o abióticos han sido poco estudiados en los bosques subtropicales húmedos de América del Sur, y no se encontraron relaciones significativas entre EVI y las variables climáticas o bióticas (Cristiano et al. 2014, Fernandes Santana et al. 2016, Blundo et al. 2018). En este estudio, las variaciones temporales de EVI pudieron reflejar el patrón estacional de la actividad del dosel. El producto de IAF de MODIS, por otro lado, no mostró una buena correlación con las mediciones de IAF de campo en este estudio. Este producto de teledetección puede tener problemas de saturación, ya que depende de la reflectancia del infrarrojo cercano (NIR), que se sabe que se satura en doseles con alto IAF (Huete et al. 1997, Myneni et al. 2007). Los problemas de saturación que presentan los productos satelitales en bosques con alto IAF resulta en un valor tope de 7 (Knyazikhin et al. 1999), en contraposición a los valores medidos a campo que exhibieron valores de IAF de hasta 10. Estos mismos problemas de saturación se observan en las estimaciones de  $PPN_{MODIS}$  que resultaron en la subestimación de la PPN de los bosques nativos en aproximadamente  $200 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ . Las estimaciones de  $PPN_{MODIS}$  resultan de la diferencia entre la suma anual de las estimaciones de  $PPB_{MODIS}$  y estimaciones de respiración autótrofa para cada tipo de ecosistema que se basan, en última instancia, en las estimaciones de  $IAF_{MODIS}$  (Running et al. 1999).



# CAPÍTULO 4

## **Análisis de series temporales del EVI y su relación con variables climáticas**

## 4.1. Introducción

Los bosques juegan un papel fundamental en la regulación del sistema climático a través de procesos biofísicos, como el albedo y la evapotranspiración, y biogeoquímicos, como los ciclos de C y nutrientes (Bonan 2016). Estos procesos se ven fuertemente influenciados por las condiciones climáticas, como la temperatura, la disponibilidad de luz y las precipitaciones (Chapin et al. 2002). A pesar de la importancia que los bosques subtropicales tienen para el balance de C a nivel global, existen grandes interrogantes respecto a cómo estos bosques se encuentran controlados por las condiciones meteorológicas (Yu et al. 2008, Dong et al. 2012).

La fenología foliar, definida como los cambios en la cantidad o calidad de las hojas a lo largo del tiempo, es una adaptación vegetal a las condiciones ambientales (Deng et al. 2007), a la vez que es una de las funciones ecosistémicas que cambia con el clima más fácilmente observable a través de diferentes técnicas, especialmente a través del uso de sensores remotos (Zhang et al. 2005). En particular, ha sido ampliamente demostrada la relación entre los índices de vegetación, como el NDVI o el EVI y la fenología foliar, así como con la actividad fotosintética del dosel y la productividad primaria (Cherrington et al. 2016). Comprender la interrelación existente entre estos índices y las variables climáticas es imprescindible para predecir las respuestas de la vegetación a las posibles condiciones y trayectorias climáticas futuras (Ma y Zhou, 2012).

La estacionalidad climática en los ecosistemas puede ser causada por la temperatura o la disponibilidad de agua, siguiendo un patrón predecible a lo largo del año (Kramer et al. 2000). En bosques con una marcada estacionalidad, como los bosques templados y boreales, la productividad primaria suele aumentar de manera lineal con el aumento en la temperatura media anual ( $T_m$ ) o las precipitaciones anuales (P) (Schoor 2003). En las regiones tropicales, donde las limitaciones por temperatura y disponibilidad de agua suelen ser menores, la fenología foliar y la productividad se encuentran regidas por la disponibilidad de luz (Dong et al. 2012, Cherrington et al.

2016). En un estudio a escala global, Schuur (2003) demostró que la relación de la productividad primaria neta (PPN) en bosques tropicales sí mantiene una relación lineal siempre creciente con la temperatura, pero decae en regiones con precipitaciones mayores a 2500 mm, debido a que la alta nubosidad limita la disponibilidad de luz. La evapotranspiración potencial o ETP es una variable que resume las condiciones de temperatura y demanda evaporativa de la atmósfera, así como la disponibilidad de agua en el suelo (Allen et al. 1998, Lang et al. 2017), de manera que la evaluación de la relación entre el EVI y la ETP permite estudiar el efecto de la interacción de las distintas variables climáticas.

En los bosques subtropicales, la estacionalidad en la actividad fotosintética está relacionada con la disponibilidad de agua y la ocurrencia o no de una estación seca (Zhang et al. 2016). Los bosques subtropicales húmedos de Misiones reciben más de 2000 mm de lluvia al año, lo que les permite sostener tasas de productividad neta durante todo el año, sin que exista una estacionalidad marcada en la actividad fotosintética por no presentar restricciones hídricas severas (Cristiano et al. 2014). Wagner et al. (2016) encontraron que bosques similares a los bosques subtropicales húmedos de Argentina, que no tienen restricciones hídricas, se encuentran limitados por la disponibilidad de luz y que la actividad fotosintética se encuentra desacoplada de la productividad de troncos y hojas. Mientras que la primera presentó una alta correlación con la temperatura máxima, reflejo de la energía disponible, las segundas estuvieron determinadas por la disponibilidad local de agua. Entre los cambios esperados como consecuencia del cambio climático para la región se espera una disminución en la cantidad de días lluviosos en el año y cambios en la estacionalidad en las precipitaciones (Barros et al. 2015). Esto implicaría un cambio en el funcionamiento de estos bosques hacia bosques con limitaciones hídricas en algún momento del año, lo que podría afectar la actividad fotosintética y reducir la asimilación de C (Wagner et al. 2016).

Comprender la relación existente entre la actividad fotosintética y las variables climáticas es imprescindible para predecir cómo los bosques subtropicales húmedos responderán al cambio climático. Blundo et al. (2018) estudiaron la relación existente entre la actividad fotosintética, medida a través del EVI, y las variables climáticas, a través de modelos de regresión múltiple. Sin embargo, la ausencia de limitaciones climáticas en estos bosques, así como la alta diversidad que presentan, puede derivar en la presencia de diversos patrones fenológicos (Davidson et al. 2010, Di Francescantonio 2017), que enmascaran la respuesta general de los bosques a las condiciones climáticas.

La interacción entre los ecosistemas terrestres y el sistema climático es compleja, generalmente caracterizada por respuestas no lineales, mecanismos de retroalimentación y umbrales de cambios de estado (Lewis et al. 2005, Yu et al. 2008, Fei et al. 2018). La respuesta de los bosques a cambios en los forzamientos climáticos es una respuesta ecosistémica dirigida por el conjunto de respuestas individuales de los árboles a cambios en su ambiente local, de manera que un cambio en alguna variable climática puede tener no sólo diferentes efectos a distintas escalas, sino tiempos de respuesta diferentes (Peng et al. 2010, Levine et al. 2015). La vegetación no sólo puede verse retardada con respecto a los determinantes climáticos, es decir que presente una correlación lineal con un tiempo de desfase con la variable considerada, sino que los determinantes climáticos pueden tener efectos crónicos y acumulativos sobre un período de tiempo (Wen et al. 2019). Según estos autores, los efectos acumulativos pueden definirse como el impacto crónico y acumulativo de las condiciones climáticas previas, operando a lo largo de un período de tiempo sobre el crecimiento de la vegetación.

Debido a que la respuesta de la vegetación no es instantánea y presenta una combinación de efectos inmediatos y acumulativos a cambios en las condiciones ambientales (Peng et al. 2010, Wen et al. 2019), el conocimiento sobre los tiempos de respuesta es imprescindible para comprender, y eventualmente predecir, cómo el

cambio climático afectará los procesos vegetales. El calentamiento global provoca cambios en la frecuencia en que ocurren distintos acontecimientos climáticos (desde precipitaciones hasta eventos extremos como huracanes) (IPCC 2013). Si los cambios en alguna variable ocurren a una frecuencia mayor al tiempo de respuesta del sistema ( $\Delta_T$ ), el sistema será menos sensible a estos cambios que si las variaciones fueran de menor frecuencia que el  $\Delta_T$ . Algunos estudios han analizado en detalle la correlación temporal de la PPN con las variables climáticas (Mohamed et al. 2004, Steele et al 2005, Peng et al. 2008, Ribeiro et al. 2009, Wang et al. 2013), sin embargo, en ninguno de ellos se analizan conjuntamente los cambios a frecuencias altas y bajas, es decir a escalas intra- e interanual simultáneamente. Li et al. (2018) proponen que la resiliencia de un sistema es la autocorrelación temporal del estado de la vegetación, en este caso el EVI. La resiliencia refiere a la capacidad de un ecosistema de retornar a su estado original luego de un disturbio (Pimm 1984, Scheffer et al. 2002). Si la autocorrelación es alta, el sistema es altamente dependiente en sus estados anteriores, se recuperará lentamente de un disturbio y será menos resiliente (Li et al. 2018). Es necesario, sin embargo, tener en cuenta también la frecuencia con que ocurren los disturbios: si el tiempo de autocorrelación es mayor a la frecuencia con que se producen los disturbios, el sistema será capaz de absorberlos mientras que será sensible a los disturbios que se produzcan a una frecuencia más baja. De esta manera es posible profundizar en el conocimiento de la respuesta temporal de procesos ecosistémicos como la actividad fotosintética y productividad primaria a los cambios en las variables climáticas.

#### *4.1.1. Objetivos, hipótesis y predicciones*

El **objetivo general** de este capítulo fue analizar las dinámicas temporales estacionales e interanuales de la actividad fotosintética estimada mediante el índice verde mejorado (EVI) y su relación con variables climáticas mediante el análisis de series temporales.

Como **objetivos específicos** se propone:

1. **Evaluar la dependencia del EVI con las variables climáticas para cada parcela.**

Los bosques subtropicales húmedos de Misiones presentan altas precipitaciones distribuidas uniformemente a lo largo del año, por lo que se espera observar una relación con saturación, donde a mayores precipitaciones no se observan cambios en el EVI. Del mismo modo, no presentan limitaciones de temperatura por lo que también se espera observar relaciones con saturación en esta variable. Si bien no presentan limitaciones en la disponibilidad de luz, la radiación global puede verse afectada por la alta nubosidad, por lo que se espera observar una relación lineal con dicha variable. Por último, debido a que la ETP surge de la combinación de diferentes variables climáticas y resume las condiciones de disponibilidad y demanda de agua por la atmósfera, se espera observar una relación lineal con dicha variable.

2. **Analizar si existen diferencias en la relación del EVI con las variables climáticas entre los distintos tipos de ecosistemas.**

La relación entre la actividad fotosintética y las variables climáticas resulta de un proceso de adaptación de la comunidad vegetal al ambiente, por lo que se espera observar relaciones diferentes entre los bosques nativos, independientemente de su estado de conservación, y las plantaciones monoespecíficas de pino. Las actividades productivas pueden provocar cambios en la composición y abundancias relativas de las especies, pudiendo provocar cambios en la fenología del bosque. Se espera que las plantaciones de pino y los bosques degradados exhiban mayor sensibilidad a los cambios en las variables climáticas (menores tiempos de respuesta) que los bosques conservados, así como menor resiliencia (menor autocorrelación).

#### **4.2. Materiales y Métodos**

Debido a la complejidad de los sistemas estudiados, es necesario mantener el número de variables al mínimo posible, a la vez que explorar las diferentes formas de relación entre los forzantes climáticos y la respuesta de la vegetación. El estudio de las

relaciones entre la vegetación y el ambiente generalmente se aborda a través de la implementación de una selección paso a paso de modelos de regresión múltiple. La ventaja de estos modelos consiste en la selección de un conjunto de variables explicatorias a través de algún criterio estadístico, como el AIC, pruebas de hipótesis o el Criterio de Información de Bayer (Miller 2002, Prost et al. 2008). Por otro lado, la implementación y selección por etapas de un modelo bayesiano es una herramienta potente para identificar el modelo que mejor explica un conjunto de datos utilizando la menor cantidad de parámetros posibles (Gelman et al. 2003, Wang et al. 2004).

Como los datos están en una serie temporal, es importante y necesario controlar la autocorrelación temporal. Para esto, se utilizaron Procesos Gaussianos (PG) (Rasmussen y Williams 2005), una potente herramienta que permite modelar datos con una alta variabilidad y que no se encuentren equi-espaciados, basado en los valores previos de la serie (Neil 1996). Los PG son procesos estocásticos definidos por su media y una función de covarianza que describe la forma en que se relacionan dos puntos de la serie de datos. En el análisis de regresiones, los PG asumen una función latente que se extrae de un PG previo, controlando de esa manera la dependencia temporal entre un par de datos (Preot, iuc-Pietro y Cohn 2013).

#### *4.2.1. Obtención de datos*

Para estudiar la dinámica de la actividad fotosintética, se utilizó el producto MOD13Q1 del sensor MODIS correspondiente al índice EVI, un índice espectral estrechamente relacionado a la productividad primaria (ver sección 3.1.1. Aplicación de los sensores remotos en el estudio de la vegetación, capítulo 3). Las imágenes fueron proporcionadas por el Instituto de Clima y Agua (ICYA), Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Se obtuvieron las imágenes comprendidas entre febrero de 2000 y febrero de 2019. Se consideró la fecha de obtención del producto de manera de obtener una serie temporal equiespaciada, con un dato cada 16 días. El procesamiento de las imágenes se realizó de manera similar al descrito en el capítulo 3. Se extrajeron

los datos de los píxeles correspondientes a cada una de las parcelas instaladas a campo (3 píxeles por ecosistema, Tabla 3.1, Capítulo 3). Se obtuvieron los datos climáticos diarios de la estación meteorológica Iguazú-Aero del Servicio Meteorológico Nacional para las mismas fechas. Se consideraron las variables de temperatura media, precipitación, radiación global y evapotranspiración potencial (ETP).

#### 4.2.2. Modelos

Se implementó un procedimiento bayesiano de construcción y selección de modelos por etapas (Hyndman y Athanasopoulous 2018), de manera similar a los implementados por Bruzzone et al. (2018) con el que, a partir de un modelo nulo se fueron incorporando sucesivamente las variables climáticas como variables explicatorias. Cada modelo se evaluó a escala de parcela y se obtuvo, en cada caso, el Criterio de Información Bayesiano (BIC). En cada etapa, se consideró el mejor modelo como aquel cuya suma de los BIC entre todas las parcelas fuera menor.

Etapa 1. Modelos nulos: se modeló únicamente la función de covarianza sobre los errores.

$$X_t = \frac{\sum w_i X_{t-i}}{\sum w_i}$$

Donde  $X_t$  es la serie de los errores, y  $w_i$  es el peso de cada observación de error previo en la estimación del error actual, esta se modela mediante alguna de las funciones de covarianza, con  $\varepsilon \sim N(\bar{x}, \sigma)$ .

Se evaluaron 4 modelos:

1. **Ruido Blanco Gaussiano (RBG):** todos los valores son independientes entre sí, sin importar la distancia entre ellos. La función de covarianza  $w$  es siempre cero.
2. **Proceso Gaussiano Exponencial (PGE):** la función de covarianza decae exponencialmente a cero hacia el pasado de manera que  $w_d = a^d$ , donde  $d$  es la distancia en tiempo entre observaciones y  $a$  es el rango de autocorrelación.

3. **Proceso Gaussiano Periódico (PGP):** presenta una correlación periódica estacional, donde  $w_d = \cos(2\pi d/b)$ , donde  $b$  es el período en años de la función de autocorrelación, por lo tanto, si  $b = 1$ , resulta en una correlación perfecta (=1) con las mediciones en años enteros hacia atrás.
4. **Proceso Gaussiano Exponencial-Periódico (PGPE):** combinación de los modelos 2 y 3  $w_d = a^d \cos(2\pi b/d)$ . En este modelo la función de autocorrelación es una función periódica que decae exponencialmente en su amplitud a medida que aumenta la distancia temporal entre observaciones.

Etapa 2. A partir de la selección del mejor modelo nulo, se evaluaron sucesivamente 5 modelos lineales para cada variable climática, en total 20 modelos. En cada caso, C representó cada una de las 4 variables estudiadas (temperatura, precipitación, radiación global, evapotranspiración potencial).

1. **Relación Lineal (CL):** regresión lineal simple entre el EVI y la variable. Donde el modelo sería  $EVI = EVI_0 + pC + \varepsilon$ . Donde  $EVI_0$  es la ordenada de origen,  $p$  es la pendiente,  $C$  es la variable de clima, y  $\varepsilon$  es el error, que se asume distribuido normalmente  $\varepsilon \sim N(0, \sigma)$ .
2. **Relación Lineal con Media Móvil (CLMM):** regresión lineal entre el EVI y la media móvil de la variable climática.  $EVI = EVI_0 + pM(C, \Delta) + X_t + \varepsilon$ . Donde  $X_t$  es la función de covarianza,  $M$  es la función de la media móvil de la variable de clima, con ancho  $\Delta$  días de manera que:

$$CM_t = \frac{1}{n} \sum_{i=0}^n C_{t-i}$$

Con  $n$  como la cantidad de observaciones y una observación por día, entonces  $n = \Delta$ . Los  $\Delta$  indican la escala temporal en que el ecosistema integra la variable climática en su dinámica.

3. **Relación Logarítmica (CLG):** relación lineal con el logaritmo de la variable climática:  $EVI = EVI_0 + p \log(C) + X_t + \varepsilon$

4. **Relación Lineal con la Media Móvil del Logaritmo de la variable (CLMMG):**

$$EVI = EVI_0 + pM(\log(C), \Delta) + X_t + \varepsilon$$

5. **Relación Lineal con el Logaritmo de la Media móvil de la variable (CLGMM):**

$$EVI = EVI_0 + p\log(M(C, \Delta)) + X_t + \varepsilon$$

Etapa 3. A partir de la selección del mejor modelo para cada una de las variables, y a su vez del mejor entre los 20 modelos simples evaluados, se evaluaron 4 tipos de interacciones entre pares de modelos, un total de 12 modelos. En cada caso A y B representan cada uno al término lineal del modelo de una variable climática.

1. **Interacción multiplicativa:**  $EVI = A*B + X_t + \varepsilon$

2. **Selección del mínimo valor entre los dos modelos:**  $EVI = \min(A,B) + X_t + \varepsilon$

3. **Suma de modelos:**  $EVI = A + B + X_t + \varepsilon$

4. **Modelo polinomial:**  $EVI = A + B + A*B + X_t + \varepsilon$

Etapa 4: A partir de la selección del mejor tipo de interacción para cada par de variables, se evaluaron los modelos incorporando sucesivamente la tercer y cuarta variable climática. El total de modelos evaluados, el BIC obtenido para cada parcela y el total se muestran en la tabla III.1 (Anexo III).

#### 4.2.3. Cálculo de parámetros:

Las distribuciones *a posteriori* de los parámetros de los modelos y los índices de información BIC, se calcularon mediante cadenas de Markov-Montecarlo (MCMC), con el algoritmo Metrópolis-Hastings. Se utilizaron 100000 iteraciones para el cálculo de los parámetros, de las cuales las 50000 primeras fueron descartadas. El cálculo se realizó mediante el lenguaje de programación Python (Python Software Foundation), con la biblioteca pymc, versión 2.3 (Patil 2010) para cálculo de Montecarlo en Python. Para todos los parámetros se utilizaron distribuciones *a priori* no informativas.

### 4.3. Resultados

Los tres ecosistemas presentaron valores medios del EVI (EVI0, ordenada al origen entre el EVI y variables climáticas) similares para toda la serie temporal (2000-2018): las parcelas de bosque nativo conservado presentaron un EVI0 promedio de 0,396, con valores que abarcaron de 0,304 a 0,393, como mínimo, a 0,409 a 0,578. Tanto el bosque nativo degradado como las plantaciones forestales presentaron un EVI0 levemente mayor, en promedio de 0,425 y 0,483, respectivamente. En los bosques nativos degradados el EVI0 abarcó rangos mayores: el mínimo se ubicó entre 0,255 a 0,414 mientras que el mayor valor observado entre 0,477 y 0,679. Las plantaciones de pino exhibieron los valores medios más altos, con rangos más acotados, entre 0,348 y 0,5 para el mínimo y 0,482 y 0,644 el máximo.

Se evaluaron un total de 43 modelos, divididos en sucesivas etapas (Tabla 1, Apéndice III). En primer lugar, se seleccionó el modelo PGE como función de covarianza entre los valores sucesivos del EVI, por sobre los modelos periódicos. Es decir que la autocorrelación del EVI decae exponencialmente hacia el pasado y no presenta componentes periódicos, probablemente por la falta de estacionalidad en las condiciones climáticas en el área de estudio. En segundo lugar, se determinó el tipo de relación con cada variable. Con las precipitaciones, la radiación global y la ETP, el EVI presentó una relación logarítmica con los valores acumulados de cada una, indicando una saturación en la respuesta de la actividad fotosintética a los aumentos en dichas variables. Contrario a lo observado con las demás variables climáticas, con la temperatura, el EVI presentó una relación lineal positiva sin saturación. La saturación en la relación del EVI con la temperatura implicaría que existen temperaturas a partir de la cual la actividad fotosintética no aumenta, alcanzando un máximo de actividad fotosintética. El aumento siempre creciente del EVI con la temperatura, indica que, en estos bosques, la temperatura se encuentra en el rango óptimo para la fotosíntesis durante todo el año. En siguiente lugar, se determinó la forma en que dichas variables interaccionan, obteniendo relaciones multiplicativas en todos los casos. Se fueron

incorporando las variables climáticas hasta saturar el modelo, es decir no obtener mejoras en el BIC. Se obtuvo un modelo de interacción entre las cuatro variables analizadas. El modelo comprende un total de 8 parámetros, de la forma:

$$EVI = EVI_0 + p * (\log(M(E,\Delta)) * \log(M(RG,\Delta)) * \log(M(P,\Delta)) * M(T,\Delta)) + X_t + \varepsilon$$

Donde  $EVI_0$  corresponde a la ordenada al origen,  $p$  la pendiente,  $M$  corresponde a la función de la media móvil,  $E$  la ETP,  $RG$  la radiación global,  $P$  precipitaciones,  $T$  la temperatura media mensual,  $X_t$  es la función de covarianza y  $\varepsilon$  es el error. Para  $E$ ,  $P$  y  $RG$  se obtuvo una relación logarítmica con el acumulado de cada variable, mientras que en el caso de  $T$  la relación obtenida fue lineal con la media de las temperaturas. Para cada variable climática, se obtuvo el ancho de la ventana temporal ( $\Delta$ ), en días, es decir el tiempo sobre el que se acumula la ETP, la  $RG$  o  $P$  y en el caso de  $T$ , la cantidad de días sobre los que se realiza el promedio (Tablas 4.1, 4.2 y 4.3). Por último, se obtuvo el coeficiente de autocorrelación y el rango temporal, en días del EVI y la precisión del modelo, estimada como la inversa de  $\sigma^2$ .

Mientras que las parcelas de los bosques nativos conservados presentaron magnitudes variables en la relación con las variables climáticas, tanto las parcelas de los bosques nativos degradados como las de las plantaciones forestales de pino presentaron relaciones similares entre sí. Los bosques nativos conservados presentaron las mayores pendientes,  $8,13 \cdot 10^{-4}$  en promedio, mientras que los bosques nativos degradados y las plantaciones forestales exhibieron pendientes menores, de  $7,22 \cdot 10^{-4}$  y  $4,29 \cdot 10^{-4}$  respectivamente.

Tabla 4.1. Resultados del modelo seleccionado para cada una de las parcelas del Bosque Nativo Conservado (BNC) en el Parque Nacional Iguazú. T: temperatura, P: precipitaciones, RG: radiación global, ETP: evapotranspiración potencial.

PARÁMETRO	BNC1	BNC2	BNC3
<b>EVI<sub>0</sub></b>	0,308 ± 0,03	0,381 ± 0,04	0,498 ± 0,04
<b>Pendiente</b>	10,15.10 <sup>-4</sup> ± 1,2.10 <sup>-5</sup>	6,24.10 <sup>-4</sup> ± 3,5.10 <sup>-5</sup>	8.10 <sup>-4</sup> ± 8,1.10 <sup>-5</sup>

$\Delta_T$ (días)	96,36 ± 1,67	17,13 ± 6,64	28,28 ± 8,5
$\Delta_P$ (días)	141,79 ± 7,54	118,58 ± 3,43	74,05 ± 4,36
$\Delta_{RG}$ (días)	242,76 ± 0,99	17,102 ± 7,13	61,105 ± 9,42
$\Delta_{ETP}$ (días)	178,58 ± 13,35	101,62 ± 2,18	412,97 ± 4,38
Autocorrelación, a	0,977 ± 0,969	0,99 ± 0,991	0,976 ± 0,976
Autocorrelación (días)	[129,28; 131,28]	[154,99; 508,96]	[89,64; 148,53]
Precisión	289,44 ± 0,91	298,3 ± 0,94	299,62 ± 1,24

Tabla 4.2. Resultados del modelo seleccionado para cada una de las parcelas del Bosque Nativo Degradado (BND) en el Parque Provincial Puerto Península. T: temperatura, P: precipitaciones, RG: radiación global, ETP: evapotranspiración potencial.

PARÁMETRO	BND1	BND2	BND3
$EVI_0$	0,583 ± 0,05	0,338 ± 0,04	0,335 ± 0,03
Pendiente	$6,12 \cdot 10^{-4} \pm 9,2 \cdot 10^{-5}$	$7,85 \cdot 10^{-4} \pm 4,5 \cdot 10^{-5}$	$7,68 \cdot 10^{-4} \pm 4,2 \cdot 10^{-5}$
$\Delta_T$ (días)	157,14 ± 10,8	68,01 ± 8,21	16,05 ± 5,9
$\Delta_P$ (días)	53,86 ± 4,2	82,91 ± 8,01	78,58 ± 2,6
$\Delta_{RG}$ (días)	28,36 ± 7,21	22,92 ± 6,97	7,9 ± 4,68
$\Delta_{ETP}$ (días)	353,67 ± 4,18	61,87 ± 6,42	64,96 ± 2,15
Autocorrelación, a	0,966 ± 0,966	0,986 ± 0,985	0,988 ± 0,987
Autocorrelación (días)	[75,42; 97,26]	[138,28; 265,07]	[131,99; 304,62]
Precisión	293,81 ± 0,95	299,12 ± 0,78	300,14 ± 0,99

Tabla 4.3. Resultados del modelo seleccionado para cada una de las parcelas de las Plantaciones Forestales de Pino (PFP) de Pindó S.A. T: temperatura, P: precipitaciones, RG: radiación global, ETP: evapotranspiración potencial.

PARÁMETRO	PFP1	PFP2	PFP3
$EVI_0$	0,428 ± 0,04	0,381 ± 0,04	0,452 ± 0,05
Pendiente	$4,58 \cdot 10^{-4} \pm 5,4 \cdot 10^{-5}$	$3,92 \cdot 10^{-4} \pm 5,9 \cdot 10^{-5}$	$4,37 \cdot 10^{-4} \pm 5,9 \cdot 10^{-5}$
$\Delta_T$ (días)	45,31 ± 9,9	91,17 ± 9,7	37,22 ± 9,1
$\Delta_P$ (días)	112,38 ± 9,33	99,7 ± 9,15	100,09 ± 7,24
$\Delta_{RG}$ (días)	10,3 ± 6,77	24,32 ± 7,93	45,58 ± 9,56
$\Delta_{ETP}$ (días)	108,27 ± 6,84	145,51 ± 4,45	121,72 ± 10,8
Autocorrelación, a	0,98 ± 0,98	0,983 ± 0,981	0,981 ± 0,981

<b>Autocorrelación (días)</b>	[100,15; 174,36]	[105,4; 197,4]	[101,59; 193,33]
<b>Precisión</b>	301,7 ± 0,9	306,5 ± 0,55	299,12 ± 0,63

#### 4.3.1. Tiempos de respuesta

La ventana temporal de integración de las variables, los  $\Delta$ , fueron altamente variables, no habiendo un patrón claro entre los distintos tipos de ecosistemas. En general, los menores tiempos de respuesta observados en todos los ecosistemas fueron a la temperatura y la radiación global. En los bosques nativos conservados tanto  $\Delta_T$  como  $\Delta_{RG}$  abarcaron un rango de 2 semanas a 3 y 8 meses previos, respectivamente. En los bosques nativos degradados,  $\Delta_T$  abarcó un rango más amplio, de 2 semanas a 5 meses, mientras que  $\Delta_{RG}$  fue menor, de una semana a un mes. Estos resultados podrían indicar que los bosques nativos degradados tienen una menor sensibilidad a los cambios en el corto plazo en las temperaturas del aire, y son más sensibles a los cambios en la radiación global que los bosques nativos conservados. En las plantaciones de pino,  $\Delta_T$  abarcó de uno a tres meses y  $\Delta_{RG}$  de diez días a un mes y medio, exhibiendo la mayor sensibilidad a los cambios en el corto plazo en estas variables.

Los tiempos de respuesta a las precipitaciones y la ETP fueron, en todos los casos, mayores a los de la temperatura y la radiación global. En el bosque nativo conservado,  $\Delta_P$  abarcó entre aproximadamente 2,5 y 5 meses mientras que en los bosques nativos degradados y las plantaciones forestales la respuesta abarcó un rango más acotado, de entre dos y tres meses en los bosques nativos degradados y entre 3 y 4 meses en las plantaciones forestales. Por último, los  $\Delta_{ETP}$  exhibieron los mayores rangos temporales, de tres meses a más de un año en los bosques nativos conservados y de dos meses a un año en los degradados. En las plantaciones forestales, en cambio,  $\Delta_{ETP}$  abarcó de tres meses y medio a aproximadamente cinco, resultando los sistemas más sensibles a los cambios a mediano plazo en esta variable.

El rango de autocorrelación temporal promedio del EVI fue similar en dos de las tres parcelas evaluadas, de aproximadamente cuatro meses, mientras que en BNC2 fue

más del doble, abarcando un período de once meses (Tabla 1). En los bosques nativos degradados, la autocorrelación temporal del EVI abarcó de un período tres a siete meses (Tabla 2). La autocorrelación temporal del EVI también fue más homogénea entre las parcelas de las plantaciones forestales, en un rango de entre tres y seis meses, aproximadamente (Tabla 3).

#### **4.4. Discusión**

Tradicionalmente, el estudio de la relación entre la productividad y las condiciones ambientales se realiza a través de regresiones lineales con una o varias variables de interés (Prost et al. 2008, Ribeiro et al. 2009). Sin embargo, la vegetación suele responder de maneras no lineales a cambios en las condiciones ambientales (Lewis et al. 2004, Levine et al. 2015), especialmente en aquellos ecosistemas donde las limitaciones climáticas son bajas o nulas y el proceso pareciera no tener determinantes ambientales (Blundo et al. 2018). Este estudio constituye el primero en el que se determinó la forma y magnitud de la relación entre la productividad primaria neta (PPN), estimada a través del EVI, de los bosques subtropicales húmedos de Misiones y los determinantes climáticos, como la temperatura, la precipitación, la radiación global y la ETP.

El modelo seleccionado en esta tesis indica que la PPN, estimada a través del EVI, presenta una respuesta lineal a la interacción de todas las variables climáticas analizadas, en línea con numerosos trabajos realizados en bosques tropicales y subtropicales húmedos en los que la PPN se encuentra controlada por la interacción entre las distintas variables ambientales, especialmente temperatura y precipitación (Wagner et al. 2013, Yu et al. 2013, Taylor et al. 2017). Un aumento en la frecuencia o duración de las precipitaciones implica aumentos en la nubosidad que afectan de manera directa la radiación global incidente, disminuyéndola. Esto a su vez puede provocar una disminución de la temperatura del aire y de la evapotranspiración potencial. Una disminución en la frecuencia de las precipitaciones, en cambio no incide

sobre la radiación global, pero puede disminuir la ETP al disminuir la humedad relativa. Por último, los aumentos esperados en la temperatura del aire provocarán un aumento en la ETP, pudiendo verse acentuados por los cambios en las precipitaciones (IPCC 2013). Cómo el cambio en alguna de estas variables afectará al EVI dependerá de los efectos directos e indirectos que estas variables tienen entre sí.

Los valores medios hallados del EVI (EVI0) coinciden con los valores reportados por otros estudios realizados tanto en el Bosque Atlántico brasileño (Ribeiro et al. 2009, Santana et al. 2016) y argentino (Blundo et al. 2018), así como en otros bosques subtropicales del sur de China (Qiu et al. 2013). Los tiempos de respuesta del EVI en las parcelas de bosque nativo, independientemente de su estado de conservación, presentaron mayor variabilidad que las plantaciones de pino. Éstas, a su vez, presentaron menores tiempos de respuesta que los bosques nativos, indicando una mayor sensibilidad a los cambios climáticos en el corto plazo que los bosques nativos. La alta variabilidad en la relación del EVI con las variables climáticas exhibida por las parcelas del bosque nativo conservado se condice con la alta heterogeneidad espacial presentada por estos bosques como consecuencia de la variedad de interacciones entre las condiciones climáticas, la topografía y características locales del suelo, y la composición de la comunidad vegetal (Campanello et al. 2007, Fei et al. 2018). En los bosques nativos degradados y en las plantaciones de pino, en cambio, la respuesta entre las parcelas fue más homogénea. En este sentido, las intervenciones antrópicas parecieran alterar la comunidad vegetal de manera tal que se reduce la heterogeneidad espacial en la respuesta de la actividad fotosintética a las condiciones ambientales. Esto es particularmente evidente en las plantaciones de pino, probablemente a causa del reemplazo del bosque con una alta biodiversidad a un sistema monoespecífico.

En este estudio, el EVI también exhibió una autocorrelación temporal que decae exponencialmente hacia atrás. Este parámetro, asociado a la resiliencia del ecosistema a los disturbios (Li et al. 2018), fue menor en las plantaciones de pino (de 3 a 6 meses) que en los bosques nativos, independientemente de su estado de conservación (de 3

meses a más de un año en los conservados y de 2 meses y medio a un año en los degradados). En este sentido, las plantaciones de pino serían más resilientes a los disturbios que los bosques nativos.

En general, la mayoría de las parcelas presentaron una respuesta temporal más acotada a los cambios en la radiación global, en un rango de una semana a 2 meses. Este resultado se corresponde con la idea de que la productividad primaria en bosques tropicales y subtropicales húmedos se encuentra determinada principalmente por la radiación global, que puede verse limitada a causa de una alta nubosidad provocada por las altas precipitaciones (Lieth 1975, Peng et al. 2010). La respuesta del EVI a las temperaturas también fue de las más rápidas, coincidente con la idea de que estos bosques se ven más afectados por la disponibilidad energética, de luz y temperatura, que hídrica (Wagner et al. 2016). Las ventanas temporales halladas en este estudio para la radiación global y temperaturas coinciden con las estimadas por Peng et al. (2010) y Wang et al (2013) para bosques tropicales y subtropicales chinos. Estos mismos autores estimaron una ventana temporal para las precipitaciones de entre uno y dos meses, mientras que en este estudio el EVI presentó relaciones con las precipitaciones acumuladas entre 2 y 6 meses. La ETP fue la primera variable en incorporarse al modelo, es decir aquella que presentó el mayor poder explicativo entre las cuatro variables analizadas. A su vez, la ETP presentó una ventana temporal mayor que el resto de las variables, incluso llegando a superar un año, indicando una respuesta más lenta del EVI a los cambios en dicha variable. En este sentido, la ETP podría estar determinando la variabilidad interanual o a mediano-largo plazo en estos bosques (Mo et al. 2017), mientras que el resto de las variables permiten modular la variabilidad intra-anual o estacional (Wen et al. 2019).

Mientras que en los bosques nativos la dependencia temporal abarcó un rango de entre 3 meses a aproximadamente un año, en las plantaciones de pino la respuesta se mantuvo cercana a los 5 meses. La alta variabilidad exhibida por las parcelas del bosque nativo, independientemente del tipo de uso probablemente responda a la

variedad de patrones fenológicos que exhiben las especies del Bosque Atlántico semi-deciduo (Di Francescantonio 2017). Por ejemplo, en el bosque nativo conservado, BNC2 exhibió un rango de autocorrelación de 332 días. Este píxel se corresponde con un sector de bosque con una alta abundancia de la palmera *Euterpe edulis* (palmito), que se caracteriza por formar parches con una alta densidad de individuos (Gatti et al. 2008). Gatti et al. (2011) reportaron un tiempo de vida de hojas creciendo en un gradiente de radiación solar, que abarcó de 320 a 443 días, dependiendo de la cantidad de radiación solar recibida. Cabe destacar que, a pesar de ser una especie tolerante a la sombra, es decir que se encuentra formando parte del sotobosque y del dosel medio del bosque, a la vez que no se la encuentra en claros donde la irradiancia es alta (Gatti et al. 2011), se encontraría modulando la capacidad fotosintética del dosel y su dependencia temporal.

El principal efecto del cambio climático esperado para el área de estudio es un cambio en la frecuencia de las precipitaciones, aumentando la cantidad de días consecutivos sin lluvias, así como períodos de lluvias de mayor intensidad (Barros et al. 2015). Éstos a su vez traerán aparejado una mayor cobertura nubosa durante los períodos de lluvias más intensas. De esta manera, los cambios esperados en las precipitaciones afectarán a su vez la disponibilidad de radiación global. Por lo tanto, la actividad fotosintética se verá afectada primero por la disminución en la radiación global durante el período de intensas lluvias mientras que, si la cantidad de días con falta de lluvias supera el rango de respuesta del EVI a las precipitaciones, la actividad fotosintética se verá doblemente afectada. Por ejemplo, una sequía ocurrida durante el 2019 se extendió por más de cuatro meses y produjo visibles impactos en la estructura del bosque, produciendo una alta mortalidad de árboles y vegetación de sotobosque (observación personal).

La metodología de selección paso a paso de modelos permitió analizar la relación entre el EVI y las condiciones climáticas de una manera comprensiva de los procesos biológicos subyacentes. La incorporación de efectos acumulativos de las

variables climáticas permitió alcanzar altos valores de precisión en la estimación de los parámetros (Wen et al. 2019).



# CAPÍTULO 5

## Discusión General y Conclusiones

En los últimos años, ha habido un interés creciente en el estudio de los flujos y reservorios de carbono (C) de los bosques subtropicales, debido a su rol fundamental en el funcionamiento del sistema climático y a su capacidad para mitigar el calentamiento global, al ser propuestos como los mayores sumideros terrestres de C (Zhang et al. 2016). La deforestación y degradación de los bosques tropicales y subtropicales han sido identificados como una importante fuente de emisiones de GEI por lo que la preservación, restauración y manejo sustentable de los bosques existentes han sido propuestas como una de las maneras para mitigar el cambio climático (CMNUCC1997, IPCC 2013). Este estudio constituye el primer trabajo donde las tasas de productividad primaria bruta (PPB) y neta (PPN), son estimadas en los bosques subtropicales húmedos de la provincia de Misiones bajo distintos tipos de uso (bosques conservados, degradados por extracción selectiva y reemplazo por plantaciones de pino) con diferentes métodos. Los resultados obtenidos sugieren fuertemente que la PPN de estos bosques es mayor que la PPN de bosques tropicales (Malhi 2011, Malhi 2012, Anderson-Teixeira et al. 2016), confirmando que podrían constituir fuertes sumideros de C (Zhang et al. 2016).

En los bosques nativos sometidos a extracción selectiva de árboles (degradados), se observó una disminución en la tasa de PPB, en comparación con la exhibida por los bosques conservados (Fig. 5.1). Las actividades de extracción de árboles desarrolladas en los bosques nativos provocaron una disminución en la biomasa aérea y densidad de individuos, así como una menor proporción de especies siempreverdes. Asimismo, exhibieron una mayor variabilidad en la cobertura del dosel, con sectores con una alta cobertura foliar y sectores de claros. La menor cobertura foliar en estos bosques estuvo asociada a un aumento en la cobertura del sotobosque. Sin embargo, la actividad fotosintética, evaluada a través del EVI, muestra una disminución más pronunciada durante el invierno que en los bosques nativos conservados. La menor proporción de especies siempreverdes que permitan sostener tasas altas de PPB

durante el invierno, y la menor capacidad fotosintética de las hojas que crecen en el sotobosque, resultó en una disminución de  $3,2 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  (Fig. 5.1).

En este estudio, además, las tasas de PPN fueron evaluadas a través de dos modelos diferentes (modelo de eficiencias y de producción de hojarasca). A pesar de las diferencias encontradas entre ambos modelos, los bosques nativos degradados mostraron tasas similares o incluso mayores a las de los bosques conservados, indicando que las tasas de respiración autótrofa serían menores en los bosques degradados, aumentando la eficiencia en el uso del C (EUC), es decir la proporción de PPB que se convertirá a PPN (PPN/PPB) (Zhang et al. 2014) (Fig. 5.1). Este aumento en la EUC se corresponde con la idea planteada por Riutta et al. (2018) respecto a un cambio en la asignación de recursos en los bosques disturbados, en los que disminuye la cantidad de recursos destinados a defensa y mantenimiento de los tejidos existentes y se destina una mayor cantidad de recursos a la producción de nuevos tejidos. En particular, los bosques degradados mostraron una tendencia a una mayor producción de tejidos aéreos, tanto de troncos como de hojas. La disminución de la competencia por la luz producto de la menor densidad de individuos provoca, según esta hipótesis, un aumento en la asignación de recursos a los tejidos aéreos que permitiría aprovechar el aumento en la disponibilidad del recurso lumínico (Fotis et al. 2018). La colonización del recurso lumínico implica un aumento en la producción y recambio de hojas, de manera que la caída de hojarasca y, por lo tanto, los aportes de materia orgánica al suelo, se ven incrementados en estos bosques en comparación con los conservados. Esto se vio reflejado en un aumento en la cantidad de C en las fracciones lábiles de la materia orgánica, así como en una tendencia a una mayor cantidad de nutrientes (Fig. 5.1). La menor densidad de árboles implicaría también una disminución en la competencia por los recursos del suelo, aumentando la disponibilidad de los mismos, lo que permite disminuir la asignación de C a las raíces finas, en favor de los tejidos aéreos (Cannell 1994).

A pesar de representar menores reservorios de C, los bosques degradados, que sufrieron algún tipo de intervención, podrían actuar como sumideros más fuertes que los bosques conservados, como consecuencia de la mayor asignación de recursos a tejidos estables como la madera, y a los mayores aportes de C a la materia orgánica del suelo (Malhi et al. 2012, Anderson-Teixeira et al. 2016, Riutta et al. 2018). Sin embargo, en este estudio sólo fue posible evaluar bosques que fueron sometidos a extracción selectiva de árboles y tuvieron más de 10 años de recuperación luego de la creación del Parque Provincial Puerto Península, por lo que sería necesario realizar estudios que abarquen mayores niveles de extracción para determinar hasta qué punto los bosques aumentarían su EUC y a partir de qué nivel la disminución en la biomasa aérea los convierte en fuentes de C. Asimismo, existen reservorios no abarcados en este estudio que podrían estar conteniendo las diferencias observadas entre la PPN y la asignación de C a troncos, hojas y raíces finas (Fig. 5.1).

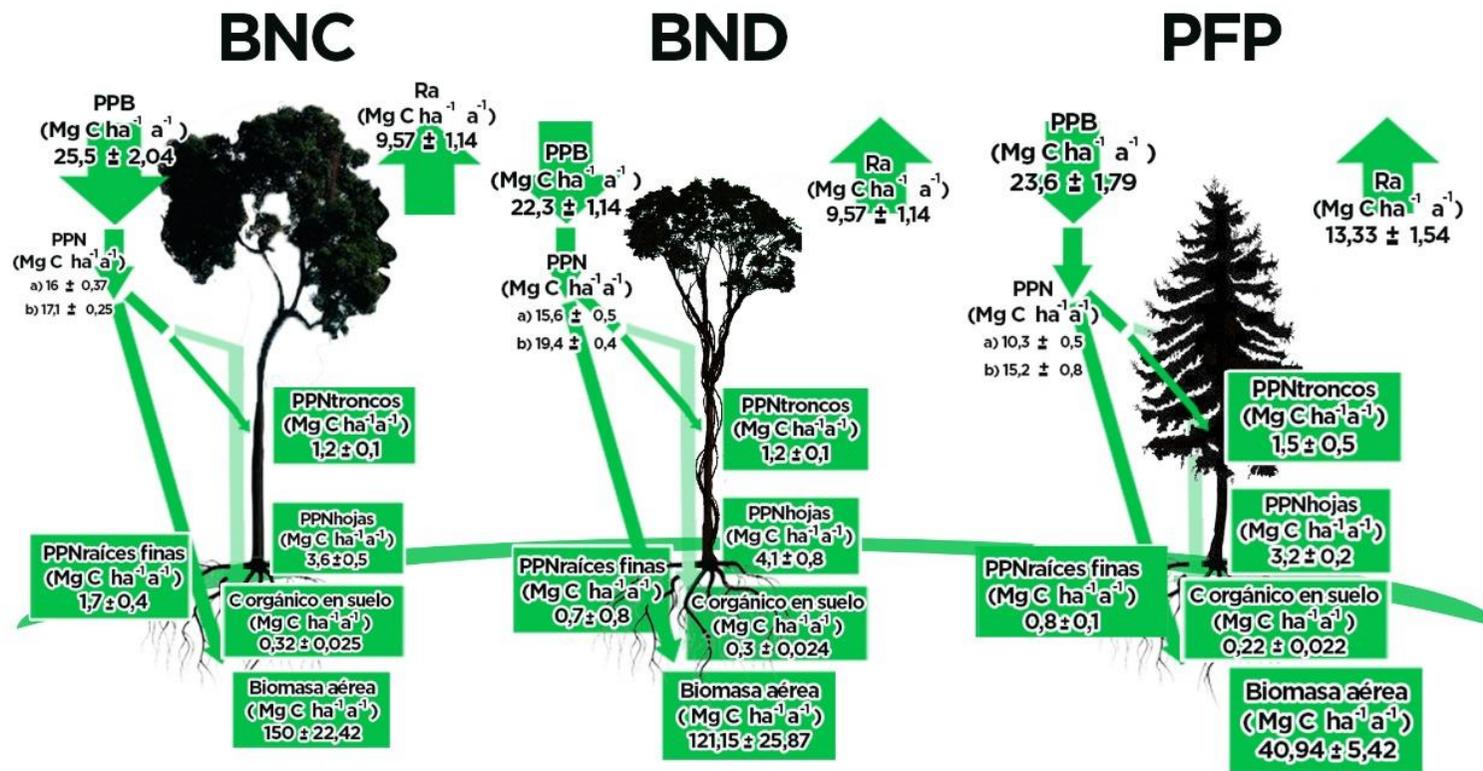


Figura 5.1. Esquema comparativo de las variables analizadas en los distintos ecosistemas: bosque nativo conservado (BNC), bosque nativo degradado (BND) y plantaciones forestales de pino (PFP). Se muestran las estimaciones de productividad primaria bruta (PPB) obtenidas del sensor MODIS, las estimaciones de productividad primaria neta (PPN), estimadas mediante a) el modelo de eficiencias (Monteith 1972) y b) la relación funcional con la producción de hojarasca (Malhi 2011), y la estimación de la respiración autótrofa (Ra) estimada como la diferencia entre la PPB y la PPN estimada mediante el modelo de eficiencias. Así mismo, se muestran las estimaciones de productividad de troncos (PPNtroncos), foliar (PPNhojas), y de raíces (PPNraíces finas), así como la biomasa aérea y el contenido de carbono (C) orgánico en el suelo estimados para cada ecosistema. No se incluyen estimaciones de reemplazo de ramas, descomposición de biomasa muerta de árboles y raíces gruesas.

En las plantaciones de pino estudiadas, las tasas observadas de PPB fueron similares a las de los bosques nativos (Fig. 5.1). Sin embargo, y como se discutió en el capítulo 3, estas estimaciones provistas por MODIS probablemente estén siendo sobreestimadas en estos ecosistemas (Liu et al. 2015). Por su parte, las tasas de PPN estimadas a través de los dos modelos presentaron tendencias diferentes (Fig. 5.1). En el caso de la estimación basada en la producción de hojarasca, la PPN estimada resultó en una diferencia de  $2,1 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  con los bosques nativos conservados mientras que en el modelo de eficiencias la diferencia fue de  $5,7 \text{ Mg C ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ . La relación de la PPN con la producción de hojarasca fue desarrollada para bosques tropicales (Malhi 2011), y probablemente sea el modelo menos adecuado para la estimación de las tasas de PPN en estos ecosistemas. Si bien las plantaciones presentaron tasas de producción de hojarasca similares a las de los bosques nativos conservados, la capacidad fotosintética de las mismas es menor, como fue reflejado por los menores valores de EVI exhibidos por las plantaciones. Por otro lado, en el modelo de eficiencias, se utilizaron valores de EUR de bosques de coníferas por lo que las tasas estimadas serían más representativas (Huang et al. 2014). Debido a las incertidumbres en las tasas de PPN estimadas, aún quedan interrogantes respecto a hasta qué punto estos sistemas productivos pueden actuar como sumideros de C, dado que exhiben tasas de PPN menores que los bosques nativos. Asimismo, el destino de la producción forestal es determinante de la capacidad de actuar como reservorio de C: únicamente las plantaciones destinadas a la producción de madera representan un reservorio de C a largo plazo y podrían ser consideradas como parte de una política de mitigación del cambio climático.

A pesar de que a nivel individual las tasas de crecimiento de troncos en las plantaciones de pinos fueron mucho mayores que en los árboles de los bosques nativos, a escala ecosistémica la asignación total de C a troncos fue levemente superior debido a la menor densidad de árboles (Fig. 5.1). La producción de hojarasca fue similar a la de los bosques nativos y se observó una menor producción de raíces, probablemente

asociada a las características de la especie y la alta tasa de reabsorción de nutrientes (Pérez et al. 2006). En este sentido, la calidad de la hojarasca fue sustancialmente inferior que la de los bosques nativos, disminuyendo la disponibilidad de nutrientes y la calidad del suelo. (Fig. 5.1).

El análisis de las relaciones C:N entre la hojarasca y el suelo, así como de materia orgánica almacenada en el suelo, demuestra que una gran parte del C de la hojarasca se pierde por respiración del suelo durante la descomposición del mismo (Cotrufo et al. 2013, Wan et al. 2014, Zhou et al. 2019). De esta manera, las plantaciones forestales no solo presentan tasas de PPN menores que las de los bosques nativos, sino que estos resultados indican que podrían presentar pérdidas de C desde el suelo mayores a las de los bosques nativos (Posse et al. 2016), poniendo en duda la idea de que estos sistemas tienen la capacidad de actuar como sumideros de C.

Por último, a partir del análisis de series temporales del EVI y su relación con las variables climáticas fue posible evaluar la sensibilidad de los ecosistemas estudiados a los cambios en las condiciones climáticas, así como la resiliencia de los mismos a los disturbios (Li et al. 2018). Los bosques nativos, independientemente de su estado de conservación, presentaron una menor sensibilidad a los cambios en las condiciones climáticas, evidenciada por los mayores rangos temporales de acumulación de cada una de las variables climáticas que las plantaciones de pino. Los bosques nativos degradados, sin embargo, presentaron en términos generales mayor resiliencia a los disturbios que los bosques conservados, así como una mayor sensibilidad a los cambios climáticos. Las plantaciones de pino presentaron la mayor resiliencia entre los ecosistemas estudiados. Los bosques conservados serían menos sensibles a los cambios en las condiciones ambientales y la presencia de un disturbio previo, como podrían ser las actividades de extracción de árboles, aumentarían la resiliencia de estos bosques. Este estudio permitió ampliar el conocimiento de las respuestas de los bosques subtropicales húmedos del norte de la provincia de Misiones debido a los

cambios climáticos y a los disturbios antrópicos, lo que es fundamental para la elaboración de políticas de mitigación del cambio climático.

## **Anexo I – Material suplementario capítulos 2 y 3**

Anexo I.1. Especies registradas en cada parcela. En cada caso, se indica la proporción en que se registró, la densidad de madera, el DAP máximo registrado para la especie, la posición del dosel y su fenología. Referencias: S: siempreverde, D: decidua, BD: brevi-decidua.

PARCELA	Especie	Proporción	densidad	DAP máx.	Estrato	Fenología
BNC1	<i>Acacia visco</i> Lorentz ex Griseb.	0,027	800	14,2	Intermedio	D
	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	0,054	840	14,2	Dosel	S
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell) Mart.	0,054	670	48	Emergente	S
	<i>Cecropia adenopus</i> Mart. ex Miq.	0,11	300	14,6	Intermedio	S
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	0,054	530	54,2	Emergente	D
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq) Engl.	0,22	800	46,9	Dosel	S
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	0,054	780	27,3	Dosel	D
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	0,081		12	Intermedio	
	<i>Genipa americana</i> L.	0,054	880	14,1	Intermedio	S
	<i>Guarea pohlii</i> C. DC.	0,054	590	14	Dosel	S
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A. DC	0,054	1160	38,5	Dosel	S
	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	0,054	890	46,7	Dosel	D
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	0,081	780	52,6	Emergente	S
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	0,027	515	36,3	Dosel	S
	<i>Solanum granosum-leprosum</i> Dunal	0,027	385	24,5	Intermedio	S

<b>BNC2</b>	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil.) Radlk. ex Warm.	0,017	600	31,8	Dosel	S
	<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll. Arg.	0,033	890	12,4	Emergente	D
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell) Mart.	0,017	670	13	Emergente	S
	<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk	0,017	865	10,6	Intermedio	BD
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq) Engl.	0,033	800	26,2	Dosel	S
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	0,033	780	60	Dosel	D
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	0,017	960	26,9	Dosel	D
	<i>Eugenia Uniflora</i> L.	0,05	990	14,4	Intermedio	S
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	0,45		15,1	Intermedio	
	<i>Guarea pohlii</i> C. DC.	0,13	590	43	Dosel	S
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC	0,05	1160	56,4	Dosel	S
	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	0,017	890	52	Dosel	D
	<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassl. Alicia Bohren.	0,017	790	23	Emergente	D
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	0,033	840	47	Intermedio	S
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	0,033	780	65,4	Emergente	S
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	0,017	515	22,1	Dosel	S
	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman.	0,033	900	13	Intermedio	S

<b>BNC3</b>	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil.) Radlk. ex Warm.	0,038	600	29,5	Dosel	S
	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	0,019	840	9,7	Dosel	S
	<i>Bauhinia forficata</i> L.	0,019	640	12,1	Intermedio	D
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell) Mart.	0,019	670	40,1	Emergente	S
	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	0,019	260	45	Dosel	D
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq) Engl.	0,19	800	36,6	Dosel	S
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	0,057	780	49,6	Dosel	D
	<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	0,019	735	12	Intermedio	S
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	0,019	960	34,7	Dosel	D
	<i>Euterpe edulis</i> Mart.	0,019		10,9	Intermedio	
	<i>Guarea pohlilii</i> C. DC.	0,115	590	26,9	Dosel	S
	<i>Holocalyx balansae</i> P.Micheli.	0,019	1050	27,4	Emergente	S
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC	0,057	1160	27,2	Dosel	S
	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	0,038	890	37,4	Dosel	D
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	0,038	840	33,8	Intermedio	S
<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	0,075	780	42	Emergente	S	

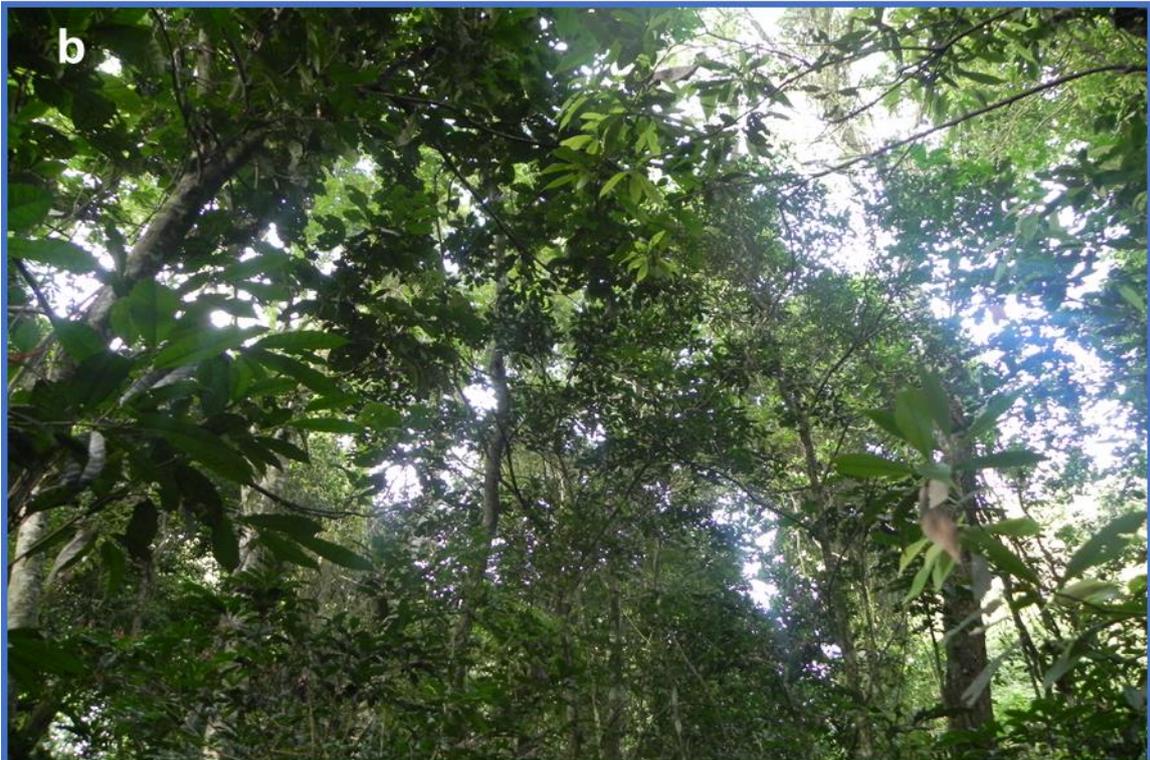
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	0,075	515	20,8	Dosel	S
	<i>Parapiptadenia rigida</i> (Benth.) Brenan	0,019	950	57,5	Emergente	BD
	<i>Plinia rivularis</i> (Cambess.) Rotman.	0,13	900	26,5	Intermedio	S
<b>BND1</b>	<i>Acacia visco</i> Lorentz ex Griseb.	0,019	800	25,7	Intermedio	D
	<i>Acacia visco</i> Lorentz ex Griseb.	0,08	800	25,8	Intermedio	D
	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil.) Radlk. ex Warm.	0,08	600	21,3	Dosel	S
	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	0,04	770	21	Intermedio	D
	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	0,12	840	23,8	Dosel	S
	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	0,04	700	10	Dosel	BD
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell) Mart.	0,04	670	47,9	Emergente	S
	<i>Cecropia adenopus</i> Mart. ex Miq.	0,04	300	10,1	Intermedio	S
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	0,16	530	67	Emergente	D
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq) Engl.	0,12	800	23,8	Dosel	S
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	0,04	780	40,2	Dosel	D
	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	0,04	890	21,3	Dosel	D

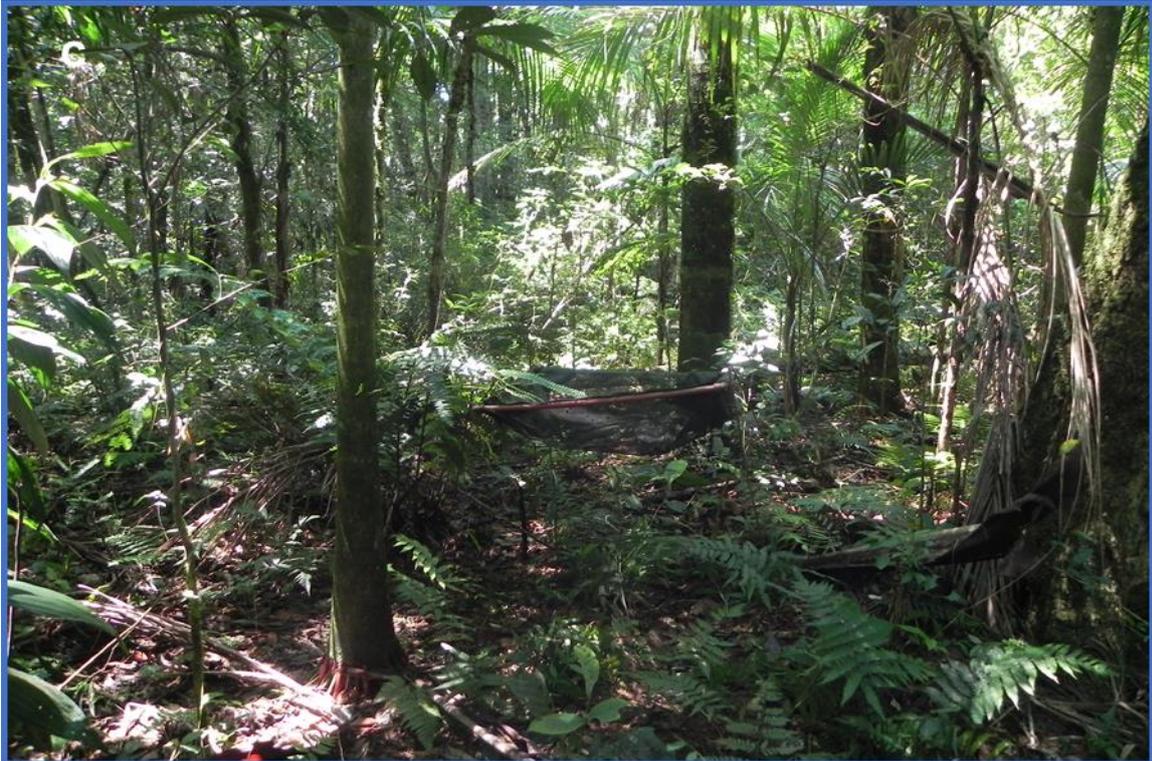
	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart. ex Nees	0,04	530	33,4	Dosel	S
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	0,16	780	58	Emergente	S
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	0,04	515	25,9	Dosel	S
	<i>Styrax leprosus</i> Hook. et Arn.	0,04	400	16	Dosel	S
<b>BND2</b>	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	0,13	840	50	Dosel	S
	<i>Bastardiopsis densiflora</i> (Hook. & Arn.) Hassl.	0,051	700	39,5	Dosel	BD
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell) Mart.	0,077	670	54	Emergente	S
	<i>Cecropia adenopus</i> Mart. ex Miq.	0,026	300	10,4	Intermedio	S
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	0,077	530	54	Emergente	D
	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	0,026	260	36,7	Dosel	D
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq) Engl.	0,15	800	38,9	Dosel	S
	<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	0,026	960	17	Dosel	D
	<i>Genipa americana</i> L.	0,026	880	11	Intermedio	S
	<i>Guarea pohlii</i> C. DC.	0,13	590	25	Dosel	S
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC	0,051	1160	23,6	Dosel	S
	<i>Myrocarpus frondosus</i> (L.) DC.	0,026	845	10,2	Emergente	D

	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	0,10	780	60,6	Emergente	S
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	0,077	515	36,9	Dosel	S
	<i>Styrax leprosus</i> Hook. et Arn.	0,026	735	28,1	Intermedio	S
<b>BND3</b>	<i>Acacia visco</i> Lorentz ex Griseb.	0,087	800	33,6	Intermedio	D
	<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	0,043	840	41,4	Dosel	S
	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell) Mart.	0,087	670	13,7	Emergente	S
	<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	0,043	530	40,5	Emergente	D
	<i>Ceiba speciosa</i> (A.St.-Hil.) Ravenna	0,043	260	14,6	Dosel	D
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq) Engl.	0,13	800	34,7	Dosel	S
	<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arráb. ex Steud.	0,043	780	11	Dosel	D
	<i>Crysohyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	0,087	790	30	Intermedio	S
	<i>Guarea pohlii</i> C. DC.	0,043	590	45,6	Dosel	S
	<i>Holocalyx balansae</i> P. Micheli.	0,043	1050	37,1	Emergente	S
	<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC	0,043	1160	26,3	Dosel	S
	<i>Lonchocarpus leucanthus</i> Burk.	0,087	890	31,2	Dosel	D
	<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	0,043	840	33,2	Intermedio	S

	<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart. ex Nees	0,043	530	38	Dosel	S
	<i>Nectandra megapotamica</i> (Spreng.) Mez	0,043	780	18,4	Emergente	S
	<i>Ocotea diospyrifolia</i> (Meisn.) Mez.	0,043	515	31	Dosel	S
	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	0,043	700	46,5	Intermedio	D
<b>PFP1</b>	<i>Pinus taeda</i> L.	1	460	43	Dosel	S
<b>PFP2</b>	<i>Pinus taeda</i> L.	1	460	42,1	Dosel	S
<b>PFP3</b>	<i>Pinus taeda</i> L.	1	460	58,3	Dosel	S

## Anexo II – Fotografías





Anexo II.1. a) y b) Fotografías de cobertura del dosel y, c) y d) estructura de los sitios de estudio en los bosques nativos conservados.



Anexo II.2. a) y b) Fotografías de la estructura de los sitios de estudio en los bosques nativos degradados.



Anexo II.3. a) Fotografía de la estructura y cobertura del dosel en los sitios del bosque nativo degradado. b) Fotografía representativa de la mayor cobertura de lianas y sotobosque que

presentaron los bosques nativos degradados. c) y d) Fotografías de claros del dosel de los bosques nativos degradados.



Anexo II.4. a) y b) Fotografías de los sitios de estudio en las plantaciones de pino.



Anexo II.5. a) Colocación de dendrómetros en árboles del bosque nativo conservado, b) y c) dendrómetros colocados en *Pinus taeda* y *Plinia rivularis*, respectivamente.



Anexo II.6. a) Obtención de tarugos de madera para estimación de la densidad de madera, b) y c) detalle del tarugo obtenido mediante barrenos de incremento.



Anexo II.7. Trampas de hojarasca, al inicio y al final del período de recolección, colocadas en a) y b) bosques nativos y c) y d) plantaciones de pino.



Anexo II.8. a) Obtención y b) tamizado de muestras de suelo para ensayo de producción de raíces. Núcleos de crecimiento libre de raíces c) antes y d) después de ser colocados en el suelo. e) Retiro de núcleos de crecimiento un año después.



Anexo II.9. a) Fotografía de la calicata realizada en una parcela de cada uno de los ecosistemas estudiados. b) Obtención de muestras para análisis del perfil de raíces en el suelo hasta el metro de profundidad.



Anexo II.10 a) separación manual de raíces en seco y b) lavado de raíces

## Anexo III – Material suplementario capítulo 4

Anexo III.1: Modelos evaluados en el análisis del EVI con las variables climáticas. Para cada parcela se reporta el BIC obtenido, y la suma de BIC total obtenido para cada modelo.

MODELO	BOSQUE NATIVO CONSERVADO			BOSQUE NATIVO DEGRADADO			PLANTACIÓN FORESTAL DE PINO			Suma BIC
	BNC1	BNC2	BNC3	BND1	BND2	BND3	PFP1	PFP2	PFP3	
RBG	-386,85	-394,72	-393,84	-370,7	-376,28	-372,74	-400,61	-377	-383,52	-3456,26
<b>PGE</b>	<b>-1017,76</b>	<b>-1096</b>	<b>-1102,64</b>	<b>-959,1</b>	<b>-1023,36</b>	<b>-1023,32</b>	<b>-1158,07</b>	<b>-1177,18</b>	<b>-1168,1</b>	<b>-9725,53</b>
PGP	-885,21	-990,91	-956,43	-847,49	-864,02	-864,08	-1006,36	-887,04	-908,12	-8209,66
PGPE	-1018,91	-1095,75	-1102,42	-958,65	-1023,16	-1023,26	-1157,068	-1126,24	-1167,08	-9672,538
TL	-1055,85	-1135,76	-1164,16	-987,82	-1067,85	-1064,96	-1230,93	-1258,8	-1232,47	-10198,6
<b>TLMM</b>	<b>-1089,51</b>	<b>-1166,43</b>	<b>-1178,96</b>	<b>-1013,72</b>	<b>-1080,01</b>	<b>-1082,52</b>	<b>-1245,33</b>	<b>-1271,57</b>	<b>-1242,86</b>	<b>-10370,91</b>
TLG	-1063,22	-1134,9	-1165,71	-984,06	-1059,7	-1063,12	-1231,17	-1252,01	-1227,6	-10181,49
TLMMG	-1067,04	-1134,4	-1167,54	-992,67	-1072,55	-1074,63	-1234,36	-1272,13	-1241,71	-10257,03
TLGMM	-1081,11	-1163,85	-1177,22	-1009,03	-1083,75	-1081,61	-1244,11	-1277,46	-1245,77	-10363,91
PL	-1064,99	-1132	-1163,27	-986,95	-1072,17	-1072,61	-1229,06	-1258,76	1234,2	-7745,61
PLMM	-1062,74	-1118,76	-1167,1	-974,97	-1062,23	-1060,78	-1225,961	-1254,29	-1233,52	-10160,35
PLG	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf	0
PLMMG	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf	inf	0
<b>PLGMM</b>	<b>-1054,56</b>	<b>-1124,3</b>	<b>-1172,12</b>	<b>-973,84</b>	<b>-1060,09</b>	<b>-1054,62</b>	<b>-1235,88</b>	<b>-1262,39</b>	<b>-1230,6</b>	<b>-10168,4</b>

RGL	-1059,84	-1137,55	-1165,16	-989,47	-1077,86	-1073,23	-1234,91	-1256,81	-1233,43	-10228,26
RGLMM	-1091,03	-1180,3	-1175,73	-1047,77	-1090,32	-1086,33	-1234,31	-1278,73	-1248,27	-10432,79
RGLG	-1063,21	-1134,41	-1159,3665	-995,55	-1072,94	-1078,1	-1229,93	-1257,63	-1236,08	-10227,22
RGLMMG	-1079,31	-1159,39	-1170,5	-1008,86	-1079,54	-1083,46	-1230,41	-1278,02	-1239,67	-10329,16
<b>RGLGMM</b>	<b>-1096,54</b>	<b>-1174,83</b>	<b>-1175,48</b>	<b>-1046,6</b>	<b>-1085,01</b>	<b>-1087,82</b>	<b>-1234,57</b>	<b>-1280,84</b>	<b>-1244,59</b>	<b>-10426,28</b>
EL	-1062,14	-1137,31	-1161,21	-990,94	-1077,32	-1078,8	-1233,97	-1254,5	-1230,53	-10226,72
ELMM	-1103	-1190,04	-1185,75	-1074,48	-1116,47	-1108,34	-1237,54	-1275,81	-1250,33	-10541,76
ELG	-1063,58	-1136,71	-1164,55	-998,6	-1079,64	-1078,35	-1234,42	-1257,21	-1229,71	-10242,77
ELMMG	-1106,08	-1188,07	-1188,179	-1067,69	-1097,65	-1096,95	-1245,67	-1286,25	-1243,93	-10520,47
<b>ELGMM</b>	<b>-1110,66</b>	<b>-1193,84</b>	<b>-1190,35</b>	<b>-1065,09</b>	<b>-1102,08</b>	<b>-1097,89</b>	<b>-1245,838</b>	<b>-1288,48</b>	<b>-1247,47</b>	<b>-10541,7</b>
<b>ELGMM * RGLMM</b>	<b>-1147,44</b>	<b>-1222,99</b>	<b>-1220,98</b>	<b>-1113,59</b>	<b>-1148,46</b>	<b>-1148,26</b>	<b>-1271,28</b>	<b>-1306,03</b>	<b>-1281,63</b>	<b>-10860,66</b>
MIN(ELGMM, RGLGMM)	-1143	-1216,71	-1231,14	-1083,36	-1142,75	-1144,86	-1276,61	-1301,55	-1279,77	-10819,75
ELGMM + RLGMM	-1107,76	-1176,78	-1184,62	-1038,13	-1109,5	-1108,67	-1230,91	-1219,79	-1242,84	-10419
ELGMM + RLGMM + ELGMM * RLGMM	-1118,75	-1182,65	-1193,4	-1037,01	-1108,38	-1108,34	-1230,91	-1231	-1241,66	-10452,1
ELGMM * TLMM	-1095,2	-1226,97	-1217,56	-1112,8	-1148,13	-1150,33	-1275,12	-1305,84	-1276,82	-10808,77
<b>MIN(ELGMM, TLMM)</b>	<b>-1148,74</b>	<b>-1217,33</b>	<b>-1220,44</b>	<b>-1100,65</b>	<b>-1144,03</b>	<b>-1154,09</b>	<b>-1270,37</b>	<b>-1312,01</b>	<b>-1284,3</b>	<b>-10851,96</b>
ELGMM + TLMM	-1067,08	-1162,33	-1151,17	-1002,21	-1064,38	-1064	-1184,79	-1205,55	-1176,77	-10078,28
ELGMM + TLMM + ELGMM * TLMM	-1065,77	-1109,91	-1150,43	-1002,47	-1062,9	-1063,1	-1182,85	-1204,06	-1233,51	-10075
<b>ELGMM * PLGMM</b>	<b>-1150,41</b>	<b>-1221,84</b>	<b>-1234,91</b>	<b>-1089,98</b>	<b>-1140,59</b>	<b>-1147,95</b>	<b>-1280,35</b>	<b>-1305,27</b>	<b>-1283,65</b>	<b>-10854,95</b>
MIN(ELGMM, PLGMM)	-1144,12	-1178,56	-1223,88	-1105,76	-1132,81	-1131,26	-1272,28	-1304,72	-1284,5	-10777,89
ELGMM + PLGMM	-1060,61	-1084,22	-1183,81	-998,27	-1054,64	-1061,92	-1172,17	-1175,25	-1165,6	-9956,49
ELGMM + PLGMM + ELGMM * PLGMM	-1061,26	-1116,25	-1181,5	-996,56	-1052,79	-1069,11	-1163,65	-1226,94	-1052,79	-9920,85

ELGMM * RLGMM * PLGMM	-1154,34	-1222,11	-1245,71	-1128,98	-1159,7	-1159,1	-1281,99	-1307,9	-1290,72	-10950,55
ELGMM * RLGMM * TLMM	-1145,47	-1232,05	-1221,62	-1119,98	-1156,22	-1153,28	-1278,69	-1303,46	-1286,7	-10897,47
MIN(ELGMM* RLGMM, TLMM)	-1160,25	-1221,22	-1238,84	-1139,22	-1182,08	-1181,68	-1273,76	-1302,84	-1303,25	-11003,14
<b>ELGMM * PLGMM * TLMM</b>	<b>-1150,38</b>	<b>-1218,34</b>	<b>-1242,28</b>	<b>-1098,08</b>	<b>-1156,74</b>	<b>-1156,39</b>	<b>-1285,17</b>	<b>-1307,88</b>	<b>-1283,55</b>	<b>-10898,81</b>
MIN(ELGMM * PLGMM, TLMM)	-1139,5	-1216,69	-1226,91	-1126,45	-1137,39	-1178,42	-1286,56	-1303,91	-1297,33	-10913,16
MIN(ELGMM * PLGMM2 * RLGMM, TLMM)	-1153,43	-1225,83	-1251,1	-1137,37	-1179,61	-1189,35	-1283,02	-1302,96	-1290,97	-11013,64
<b>ELGMM * RLGMM * PLGMM * TLMM</b>	<b>-1153,4</b>	<b>-1218,13</b>	<b>-1247,39</b>	<b>-1126,67</b>	<b>-1293</b>	<b>-1163,22</b>	<b>-1282,92</b>	<b>-1308,06</b>	<b>-1308,06</b>	<b>-11100,85</b>

# Bibliografía

- Aber JD, Melillo WH (1991) *Terrestrial ecosystems*. Saunders College Publishing, Orlando, Florida, Estados Unidos
- Addo-Danso SD, Prescott CE, Smith AR (2016) Methods for estimating root biomass and production in forest and woodland ecosystem carbon studies: A review. *Forest Ecology and Management*, 359: 332-351
- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19 (6): 716–723
- Akmal M, Janssens MJJ (2004) Productivity and light use efficiency of perennial ryegrass with contrasting water and nitrogen supplies. *Field Crop Research*, 88: 143-155
- Allen RG, Jensen ME, Wright JL, Burman RD (1989) Operational estimates of reference evapotranspiration. *Agronomy Journal*, 81:650-662.
- Ambus P, Jenssen ES (2001) Crop residue management strategies to reduce N losses - Interaction with crop N supply. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(7): 981-966
- Anderson-Teixeira KJ, Miller AD, Mohan JE, Hudiburg TW, Duval BD, De Lucia EH (2013) Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global Change Biology*, 19(7): 2001-2021.
- Anderson-Teixeira KJ, Wang MM, McGarvey JC, Le Bauer DS (2016) Carbon dynamics of mature and regrowth tropical forests derived from a pantropical database (Trop F or C-db). *Global Change Biology*, 22(5): 1690-1709.
- Angel HZ, Priest JS, Stovall JP, Oswald BP, Weng Y, Williams HM (2019) Individual tree and stand-level carbon and nutrient contents across one rotation of loblolly pine plantations on a reclaimed surface mine. *New Forests*, 50: 733-753
- Atencia ME (2003) Densidad de maderas (kg/m<sup>3</sup>) ordenadas por nombre común. INTI-CITEMA, Argentina
- Austin AT, Vivanco L (2006) Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature*, 442(7102): 555-558
- Balvanera P (2012) Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Revista Ecosistemas*, 21(1-2): 136-147

- Barros V, Vera C, Agosta E, Araneo D, Camilloni I, Carril A, Doyle M, Frumento O, Nuñez M, Órtiz de Zárate M, Penalba O, Rusticucci M, Saulo C, Solman S (2015) Cambio Climático en Argentina; tendencias y proyecciones. 3° Comunicación Nacional de la República Argentina a la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre Cambio Climático. Centro de Investigaciones del Mar y la Atmósfera. Anexo II.
- Baum CF (2008) Modeling proportions. *Stata Journal*, 8: 299-303
- Berenguer E, Ferreira J, Gardner TA, Aragão LEOC, De Carmargo OC, Cerri CE, Durigan M, De Oliveira Junior RC, Vieira ICG, Barlow J (2014) A large-scale field assessment of carbon stocks in human-modified tropical forests. *Global Change Biology*, 20:3713–3726
- Berg B, McClaugherty C (2008) Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg
- Berry NJ, Phillips OL, Lewis SL, Hill JK, Edwards DP, Tawatao NB, Ahmad N, Magintan D, Khen CV, Maryati M, Ong RC, Hamer KC (2010) The high value of logged tropical forests: Lessons from northern Borneo. *Biodiversity and Conservation*, 19: 985-997
- Bischoff W, Newbery DM, Lingenfelder M, Schnaegel R, Petol GH, Madani L, Ridsdale CE (2005) Secondary succession and dipterocarp recruitment in Bornean rain forest after logging. *Forest Ecology and Management*, 218: 174-192
- Blundo C, Gasparri NI, Malizia A, Clark M, Gatti G, Campanello PI, Grau HR, Paolini L, Malizia LR, Chediack SE, MacDonagh P (2018) Relationships among phenology, climate and biomass across subtropical forests in Argentina. *Journal of Tropical Ecology*, 34(2): 93-107
- Bonan G (2015) *Ecological climatology: concepts and applications*. Cambridge University Press
- Bond-Lamberty B, Thomson A (2010) Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature* 464: 579–82
- Box EO, Holben BN (1989) Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO<sub>2</sub> flux. *Vegetatio*, 80: 71-89.
- Brown S, Gillespie AJR, Lugo AE (1989) Biomass estimation methods for tropical forest with applications to forest inventory data. *Forest Science*, 35(4): 353-365

- Bruzzone OA, Logarzo GA, Aguirre MB, Virla EG (2018) Intra-host interspecific larval parasitoid competition solved using modelling and Bayesian statistics. *Ecological Modelling* 385: 114-123
- Burgess MS, Mehuys GR, Madramootoo CA (2002) Nitrogen dynamics of decomposing corn residue components under three tillage systems. *Soil Science Society of America Journal*, 66:1350-1358
- Burke IC, Kittel TGF, Lauenroth WK, Snook P, Yonker M, Parton WJ (1991) Regional analysis of the Central Great Plains. *Bioscience*, 41: 685-692.
- Cambardella CA, Elliot ET (1991) Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence. *Soil Science Society of America Journal*, 56(3): 777-783
- Campanello PI, Gatti MG, Area 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
- Campanello PI, Gatti MG, Montti L, Villagra M, Goldstein G (2011) Ser o no ser tolerante a la sombra: economía de agua y carbono en especies arbóreas del Bosque Atlántico (Misiones, Argentina). *Ecología Austral*, 21: 285-300.
- Campanello PI, Villagra M, Garibaldi JF, Ritter LJ, Araujo JJ, Goldstein G (2012) Liana abundance, tree crown infestation, and tree regeneration ten years after liana cutting in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management*, 284: 213-221.
- Campanello PI, von Below J, Hilgert NI, Cockle K, Villagra M, di Francescantonio D, García DS, Jaramillo M, Gauto O, Goldstein G (2019) ¿Es posible el uso sostenible del bosque en Misiones? Necesidades de manejo a diferentes escalas, investigación, intervenciones de alto impacto y más recursos económicos. *Ecología Austral*, 29(1): 122-137.
- Cannell MG (1994) Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Advances in ecological research*, 25: 59-104
- Cape JN (1983) Contact angles of water droplets on needles of scots Pine (*Pinus silvestris*) growing in polluted atmospheres. *New Phytologist*, 93: 293-299
- Castro-Izaguirre N, Chi X, Baruffol M, Tang Z, Ma K, Schmid B, Niklaus PA (2016) Tree diversity enhances stand carbon storage but not leaf area in a subtropical forest. *PloS one*, 11(12), e0167771

- Ceballos JC, Bottino MJ, de Souza JM (2004) A simplified physical model for assessing solar radiation over Brazil using GOES 8 visible imagery. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 109(D2).
- Chapin FS, Matson P, Mooney HA (2002). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York
- Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns, MA, Chambers JQ, Eamus D, Fölster H, Fromard, F, Higuchi N, Kira T, Lescure JP, Nelson BW, Ogawa H, Puig H, Riéra B, Yamakura T (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145:87-99
- Chazdon RL, Percy RW, Lee DW, Fetcher N (1996) Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey S, Chazdon RL, Smith AP (Eds.), *Tropical Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Chemes J, Giovenale V, Mársico JI, Sartor G (2015) Planificación silvícola: Pinus taeda en el noroeste de la provincia de Misiones. Cátedra de Silvicultura, Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad de Misiones, El Dorado, Misiones
- Cherrington EA, Barbier N, Ploton P, Vincent G, Sabatier D, Berger U, Pélissier R (2016) Equatorial forests display distinct trends in phenological variation: A time-series analysis of vegetation index data from three continents. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 7 pp
- Chuvieco E (1990) *Fundamentos de Teledetección*. Ediciones Rialp S.A., Madrid, España.
- Clark DB, Clark DA, Rich PM, Weiss S, Oberbauer SF (1995) Landscape scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 233-238
- CMNUCC (1997) Kyoto Protocol to the United Nations Framework Convention on Climate Change adopted at COP3 in Kyoto, Japan.
- Condit R (2008) Methods for estimating above-ground biomass of forest and replacement vegetation in the tropics. Center for Tropical Forest Science Research Manual, 73 pp
- Constanza R, D'Arge R, De Groot R, Farber S, Grasso B, Hannon K, Limburg NS, O'Neill R, Paruelo J, Raskin R, Sutton P, Van Der Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260

- Conti G, Kowaljow E, Baptist F, Rumpel C, Cuchietti A, Harguindeguy NP, Díaz S (2016) Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant Soil*, 403: 375-387
- Cornwell WK, Cornelissen JH, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, Hobbie SE, Hoorens B, Kurokawa H, Pérez-Harguindeguy N, Quested HM (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11(10): 1065-1071
- Cotrufo MF, Wallenstein MD, Boot CM, Deneff K, Paul E (2013) The Microbial Efficiency-Matrix Stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plants inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology*, 19(4): 988-995
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ (2000) Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184–7
- Cristiano PM, Madanes N, Campanello PI, Di Francescantonio D, Rodriguez SA, Zhang JY, Oliva Carrasco L, Goldstein G (2014) High NDVI and Potential Canopy Photosynthesis of South American Subtropical Forests despite Seasonal Changes in Leaf Area Index and Air Temperature. *Forests*, 5(2): 287–308
- Cristiano PM, Posse P, Di Bella CM, Jaimes FR (2010) Uncertainties in fPAR estimation of grass canopies under different stress situations and differences in architecture. *International Journal of Remote Sensors*, 31: 4095 – 4109
- Cryer JD, Chan KS (2008) *Time Series Analysis: With applications in R*. Springer Texts in Statistics, Nueva York.
- Cuevas E, Brown S, Lugo AE (1991) Above- and belowground organic matter storage and production in a tropical pine plantation and a paired broadleaf secondary forest. *Plant and Soil*, 135(2): 257-268
- Davidson JE, Breshears DD, Van Leeuwen WJ, Casady GM (2010) Remotely sensed vegetation phenology and productivity along a climatic gradient: on the value of incorporating the dimension of woody plant cover. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1): 101-113.
- De Kauwe MG, Disney MI, Quaife T, Lewis P, Williams M (2011) An assessment of the MODIS collection 5 leaf area index product for a region of mixed coniferous forest. *Remote Sensing of Environment*, 115: 767–780

- Delgado RC, Pereira MG, Teodoro PE, dos Santos GL, de Carvalho DC, Magistrali IC, Vilanova RS (2018) Seasonality of gross primary production in the Atlantic Forest of Brazil. *Global Ecology and Conservation*, 14: 1-12, e00392
- Deng F, Su G, Liu C (2007) Seasonal variation of MODIS vegetation indexes and their statistical relationship with climate over the subtropical evergreen forest in Zhejiang, China. *IEEE Geoscience and remote Sensing Letters*, 4(2): 236-240
- Dewar RC (1996) The correlation between plant growth and intercepted radiation: an interpretation in terms of optimal plant nitrogen content. *Annals of Botany*, 78:125-136
- Di Francescantonio D (2017) Características ecológicas, fisiológicas y anatómicas de especies arbóreas del Bosque Atlántico y su relación con los diferentes patrones fenológicos. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires
- Di Marco E (2014) *Pinus taeda* L. (Pino taeda, Pinotea, Pino Resinoso, Loblolly Pine) Familia Pinaceae. Ficha Técnica. *Producción Forestal*, 4(10): 28-30
- Díaz S, Fargione J, Chapin III FS, Tilman D (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology*, 4: e277
- Didan K (2015) MOD13Q1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC
- Dong SX, Davies SJ, Ashton PS, Bunyavejchewin S, Supardi MNN, Kassim AR, Tan S, Moorcroft PR (2012) Variability in solar radiation and temperature explains observed patterns and trends in tree growth rates across four tropical forests. *Proceedings of the Royal Society*, 279: 3923-3931
- Doughty CE, Goulden ML (2008) Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO<sub>2</sub> exchange. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 113(G1)
- Evans JR (1988) Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and the partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. *Functional Plant Biology*, 15(2): 93-106.
- Falkowski P, Scholes RJ, Boyle EEA, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Högberg P, Linder S, Mackenzie FT (2000) The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science*, 290(5490): 291-296
- Fassola HE, Crechi EH, Barth SR, Keller AE, Winck RA, Martiarena R, Von Wallis A, Pinazo MA, Knebel O (2010). Modelos regionales de biomasa aérea de *Pinus taeda* para Misiones y NE de Corrientes, Argentina. 14as Jornadas Técnicas

Forestales y Ambientales. FCF, UNaM-EEA Montecarlo, El Dorado, Misiones, Argentina

Fauset S, Gloor MU, Aidar MP, Freitas HC, Fyllas NM, Marabesi MA, Rochelle ALC, Shenkin A, Vieira SA, Joly CA (2017) Tropical forest light regimes in a human-modified landscape. *Ecosphere*, 8(11), e02002.10.1002/ecs2.2002

Fei X, Song Q, Zhang Y, Liu Y, Sha L, Yu G, Zhang L, Duan C, Deng Y, Wu C, Lu Z, Luo K, Chen A, Xu K, Liu W, Huang H, Jin Y, Zhou R, Li J, Lin Y, Zhu L, Fu Y, Bai X, Tang X, Gao J, Zhou W, Grace J (2018) Carbon exchanges and their responses to temperature and precipitation in forest ecosystems in Yunnan, Southwest China. *Science of the Total Environment*, 616-617: 824-840

Figueira AMS, Miller SD, de Sousa CAD, Menton MC, Maia AR, da Rocha HR, Goulden ML (2008) Effects of selective logging on tropical forest tree growth. *Journal of Geophysical Research*, 113: 1-11, G00B05

Fotis AT, Morin TH, Fahey RT, Hardiman BS, Bohrer G, Curtis PS (2018) Forest structure in space and time: Biotic and abiotic determinants of canopy complexity and their effects on net primary productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 250: 181-191

Frazier S (2010) MODIS Website

Friedl RA, Gauto OA, Gauto AJ (2017) Revisión de la evolución de los bosques implantados de Misiones y los regímenes de promoción. *Revista Forestal Yvyrareta*, 25: 66-75

Fundación Vida Silvestre Argentina and WWF (2017). State of the Atlantic Forest: Three Countries, 148 Million People, One of the Richest Forests on Earth. Puerto Iguazú, Argentina

Galantini JA, Suñer L (2008) Las fracciones orgánicas del suelo: análisis en los suelos de Argentina. *Agriscientia*, 25(1)

Galindo-Leal C, Gusmão-Câmara I (2003) The Status of the Atlantic Forest Hotspot: The Dynamics of Biodiversity Loss. Island Press, Washington, DC, USA

Galvão LS, dos Santos JR, Roberts DA, Breunig FM, Toomey M, de Moura YM (2011) On intra-annual EVI variability in the dry season of tropical forest: A case study with MODIS and hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*, 115(9), 2350-2359

- Gasparri NI, Grau HR, Manghi E (2008) carbon pools and emissions from deforestation in extra-tropical forests of northern Argentina between 1900 and 2005. *Ecosystems*, 11: 1247-1261
- Gatti MG, Campanello PI, Goldstein G (2011) Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: Light conditions versus developmental constraints. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(8): 742-748
- Gatti MG, Campanello PI, Montti LF, 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(4): 633-640.
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB (2003) *Bayesian Data Analysis*, 2nd ed. Chapman & Hall.
- Gibbs HK, Brown S, Niles JO, Foley JA (2007) Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters*, 2(4): 045023
- Glenn EP, Huete AR, Nagler PL, Nelson S (2008) Relationship Between Remotely Sensed Vegetation Indices, Canopy Attributes and Plant Physiological Processes: What Vegetation Indices Can and Cannot Tell Us About the Landscape. *Sensors*, 8: 2136-2160
- Gonsamo A y Chen JM (2018) Vegetation primary productivity. University of Toronto, Toronto, ON, Canada
- Goward SN, Tucker CJ, Dye DG (1985) North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. *Vegetatio*, 64: 3-14.
- Gower ST, Kucharik CJ, Norman JM (1999) Direct and indirect estimation of leaf area index, fPAR and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 70: 29–51.
- Goya JF, Pérez C, Frangi JL, Fernández R (2003) Impacto de la cosecha y destino de los residuos sobre la estabilidad del capital de nutrientes en plantaciones de *Pinus taeda* L. *Ecología Austral*, 13: 139-150
- Guo X, Meng M, Zhang J, Chen HYH (2016) Vegetation change impacts on soil organic carbon chemical composition in subtropical forests. *Nature, Scientific Reports*, 6:29607
- Hamilton JG, DeLucia EH, George K, Naidu SL, Finzi AC, Schlesinger WH (2002) Forest carbon balance under elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia*, 131: 250-260

- Hardwick SR, Toumi R, Pfeifer M, Turner EC, Nilus R, Ewers RM (2015) The relationship between leaf area index and microclimate in tropical forest and oil palm plantation: Forest disturbance drives changes in microclimate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201: 187-195
- Haxeltine A, Prentice IC (1996) A general model for the light-use efficiency of primary production. *Functional Ecology*, 10: 551-561
- Hikosaka, K. Optimality of nitrogen distribution among leaves in plant canopies. *J Plant Res* 129, 299–311 (2016)
- Högberg MN, Högberg P, Myrold DD (2007) Is microbial community composition in boreal forest soils determined by pH, C-to-N ratio, the tree, or all three? *Oecología*, 150(4): 590-601
- Huang K, Wang S, Zhou L, Wang H, Zhang J, Yan J, Zhao L, Wang Y, Shi P (2014) Impacts of diffuse radiation on light use efficiency across terrestrial ecosystems based on eddy covariance observation in China. *PloSone*, 9(11), e110988.
- Huete AR, Liu HQ, van Leeuwen WJD (1997) The use of vegetation indices in forested regions: Issues of linearity and saturation. *IGARSS'97. IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium Proceedings. Remote Sensing-A Scientific Vision for Sustainable Development, Vol. 4: 1966-1968*
- Huete AR, Restrepo-Coupe N, Wu J, Saleska S (2016) Climate and leaf phenology controls on tropical forest photosynthesis. *2016 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS): 1731-1733*
- Hyndman RJ, Athanasopoulos G (2018) *Forecasting: Principles and Practice*. OTexts
- IGN (2014) *Modelo Digital de Elevaciones de la República Argentina – MDE-Ar. Dirección General de Servicios Geográficos - Dirección de Geodesia, 32 pp*
- Instituto de Suelos – INTA (2010) *Manual de procedimientos de análisis físico de suelos. INTA Castelar, Buenos Aires, Argentina, 10 pp*
- Inthamossou A (2015) *Secuestro de Carbono por plantaciones forestales: certificados de Carbono. XXIX Jornadas Forestales de Entre Ríos. Concordia, Entre Ríos.*
- IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley PM, eds. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp*

- Izquierdo AE, De Angelo CD, Aide TM (2008) Thirty years of human demography and land-use change in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina: An evaluation of the forest transition model. *Ecology and Society*, 13
- Izurieta CA (2004) Estrategia forestal de la provincia de Misiones. Instrumentos para el diseño de políticas. Dirección Nacional de Programación Económica Regional (DNPER), Buenos Aires.
- Kimball HL, Selmants PC, Moreno A, Running SW, Giardina CP (2017) Evaluating the role of land cover and climate uncertainties in computing gross primary production in Hawaiian Island ecosystems. *PloS one*, 12(9): 1-14, e0184466
- Kinerson RS, Ralston CW, Wells CG (1977) Carbon cycling in a loblolly pine plantation. *Oecología*, 29(1): 1-10
- Knyazikhin Y, Glassy J, Privette JL, Tian Y, Lotsch A, Zhang Y, Wang Y, Morisette JT, Votava P, Myneni RB, Nemani RR, Running SW (1999) MODIS Leaf Area Index (LAI) and Fraction of Photosynthetically Active Radiation Absorbed by Vegetation (FPAR) Product (MOD15) Algorithm Theoretical Basis Document, <http://eosps0.gsfc.nasa.gov/atbd/modistables.html>
- Kramer K, Leinonen I, Loustau D (2000) The importance of phenology for the evaluation of impact of climate change on growth of boreal, temperate and Mediterranean forests ecosystems: an overview. *International Journal of Biometeorology*, 44: 67-75
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (2008) *Plant physiological ecology*. Springer, Nueva York, Estados Unidos.
- Lang D, Zheng J, Shi J, Liao F, Ma X, Wang W, Chen X, Zhang M (2017) A comparative study of potential evapotranspiration estimation by eight methods with FAO Penman–Monteith method in southwestern China. *Water*, 9(10), 734.
- Law BE, Cescatti A, Baldocchi DD (2001) Leaf area distribution and radiative transfer in open-canopy forests: implications for mass and energy exchange. *Tree Physiology*, 21: 777–787
- Levine NM, Zhang K, Longo M, Baccini A, Phillipis OL, Lewis SL, Alvares-Dávila E, Segalin de Andrade AC, Brienen RJW, Erwin TL, Feldpausch TR, Monteagudo Mendoza AL, Nuñez Vargas P, Prieto A, Silva-Espejo JE, Malhi Y, Moorcroft PR (2015) Ecosystem heterogeneity determines the ecological resilience of the Amazon to climate change. *PNAS*, 113(3): 793-797

- Lewis SL (2005) Tropical forests and the changing earth system. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 361: 195-210
- Li D, Wu S, Liu L, Zhang Y, Li S (2019) Vulnerability of the global terrestrial ecosystems to climate change. *Global Change Biology*, 24(9): 4095-4106
- Lichtenthaler HK y Babani F (2004) Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In *Chlorophyll a Fluorescence* (pp. 713-736). Springer, Dordrecht.
- Lieth H (1975) Modeling the primary productivity of the world. Springer Verlag New York Inc. 27 pp
- Ligier HD, Matteio HR, Polo HL, Rosso JR (1990) Atlas de suelos de la República Argentina, Tomo II. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Proyecto PNUD Arg 85/019, INTA. Centro de Investigaciones de Recursos Naturales, Provincia de Misiones, 111-154
- Lindner A, Sattler D (2012) Biomass estimations in forests of different disturbance history in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *New Forests*, 43(3), 287-301
- Lindquist JL, Arkebauer TJ, Walters DT, Cassman KG, Dobermann A (2005) Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agron J*, 97: 72-78
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007) Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13: 2089-2109
- Liu C y Sun X (2013) A review of ecological stoichiometry: Basic knowledge and advances. Elsevier Inc.
- Liu X, Swenson NG, Lin D, Mi X, Umaña MN, Schmid B, Ma K (2016) Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest. *Ecology*, 97(9): 2396-2405
- Liu Z, Wang L, Wang S (2015) Comparison of different GPP models in China using MODIS image and ChinaFLUX data. *Remote Sensing*, 6(10): 10215-10231
- Ma T y Zhou C (2012) Climate-associated changes in spring plant phenology in China. *International Journal of Biometeorology*, 56: 269-275
- Magurran AE (1991) Ecological diversity and its measurements. Chapman y Hall press, London. 178 pp
- Maier CA, Albaugh TJ, Lee Allen H, Doygherty PM (2004) Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: the effect

- of site resources on the stand carbon balance. *Global Change Biology*, 10(8): 1335-1350
- Malhi Y (2012) The productivity, metabolism and carbon cycle of tropical forest vegetation. *Journal of Ecology*, 100: 65-75
- Malhi Y, Doughty C, Galbraith D (2011) The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 3225-3245
- Medlyn BE (1997) Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiology*, 18: 167-176
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63: 621-626
- Merenson CE, Menéndez JL, Schaljo E (2001) Primer inventario nacional de bosques nativos. Proyecto bosques nativos y áreas protegidas 1998-2001. Informe Regional Selva Misionera. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Buenos Aires, 132 pp
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and Human Well-Being: Desertification Synthesis. in W. R. Institute, editor, Washington DC.
- Miller A (2002) Subset selection in regression. Chapman and Hall/CRC
- Mo X, Chen X, Hu S, Liu S, Xia J (2017) Attributing regional trends of evapotranspiration and gross primary productivity with remote sensing: a case study in the North China Plain. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21: 295-310
- Mohamed et al. 2004, Mohamed MAA, Babiker IS, Chen ZM, Ikeda K, Ohta K, Kato K (2004) The role of climate variability in the inter-annual variation of terrestrial net primary production (NPP). *Science of the Total Environment*, 332(1-3): 123-137.
- Monteith JL (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 9: 747-766
- Monteith JL (1977) Climate and efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*: 277-294
- Montti L, Campanello PI, Gatti MG, Blundo C, Austin AT, Sala OE, Goldstein G (2011) Understorey bamboo flowering provides a very narrow light window of opportunity for canopy-tree recruitment in a neotropical forest of Misiones, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 262(8): 1360-1369.

- Moran MS (2000) New imaging sensor technologies suitable for agricultural management. *Remote Sensing in Agriculture*. Bryson RJ, Howard W, Riding AE, Simmonds LP, Steven MD (Eds.), *Aspects of Applied Biology*, 60: 1-10.
- Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC, Zipparro VB (2000) Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica*, 32(4b): 811-823
- Moulin S, Bondeau A, Delécolle R (1998) Combining agricultural crop models and satellite observations: from field to regional scales. *International Journal of Remote Sensing*, 19(6): 1021-1036.
- Muraoka H, Noda H, Nagai S, Motohka T, Saitoh T, Nasahara K, Saigusa N (2013) Spectral vegetation indices as the indicator of canopy photosynthetic productivity in a deciduous broadleaf forest. *Journal of Plant Ecology*, 6: 393–407
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858
- Myneni R, Knyazikhin Y, Park T (2015) MCD15A3H MODIS/Terra+Aqua Leaf Area Index/FPAR 4-day L4 Global 500m SIN Grid V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC
- Myneni RB, Hall FG, Sellers PJ, Marshak AL (1995) The interpretation of spectral vegetation indexes. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 33(2): 481-486.
- Myneni RB, Hoffman S, Knyazikhin Y, Privette JL, Glassy J, Tian Y, Wang Y, Song X, Zhang Y, Smith GR (2002) Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. *Remote Sensing of Environment*, 83: 214–231
- Neil M, Fenton N (1996) Predicting software quality using Bayesian belief networks. In *Proceedings of the 21st Annual Software Engineering Workshop* (pp. 217-230). NASA Goddard Space Flight Centre.
- Neill AR y Puettmann KJ (2013) Managing for adaptive capacity: thinning improves food availability for wildlife and insect pollinators under climate change conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(5), 428-440.
- Nemani RR, Keeling CD, Hashimoto H, Jolly WM, Piper SC, Tucker CJ, Myneni RB, Running SW (2003) Climate-driven increases in global terrestrial net primary productivity from 1982 to 1999. *Science*, 300(5625): 1560-1563

- Oesterheld M, Di Bella C, Kerdiles H (1998) Relation between NOAA/VHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Applications*, 8: 207-212.
- Oliveira-Filho AT, Budke JC, Jarenkow JA, Eisenlohr PV, Neves DR (2015) Delving into the variations in tree species composition and richness across South American subtropical Atlantic and Pampean forests. *Journal of Plant Ecology*, 8(3): 242-260
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of Climate. *Biotropica*, 32(4b): 793-810.
- Olson DDM, Dinerstein E (2002) The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(2): 199-224
- Onaindia M, Mitxelena A (2009) Potential use of pine plantations to restore native forests in a highly fragmented river basin. *Annals of Forest Science*, 66 (305): 1–8
- Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I, Maturo HM, Aragón R, Campanello PI, Prado D, Oesterheld M (2018) Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28:40-63
- Pan Y, Birdsey R, Hom J, McCullough K, Clark K (2006) Improved estimates of net primary productivity from MODIS satellite data at regional and local scales. *Ecological Applications*, 16(1): 125-132
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA, Philips OL, Shvidenko A, Lewis SL, Canadell JG, Ciais P, Jackson RB, Pacala SW, McGuire AD, Piao S, Rautiainen A, Sitch S, Hayes D (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333: 988-993
- Paruelo JM, Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the US. *Ecology*, 78: 953-958.
- Paruelo JM, Oesterheld M, Di Bella C, Arzadum M, Lafontaine J, Cahuepé M, Rebella CM (2000) Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Applied Vegetation Science*, 3: 189-195.
- Patil A, Huard D, Fonnesbeck CJ (2010) Pymc: Bayesian stochastic modelling in python. *Journal of Statistical Software*, 35 (4): 1
- Paula MD, Costa CPA, Tabarelli M (2011) Carbon storage in a fragmented landscape of Atlantic forest: the role played by edge-affected habitats and emergent trees. *Tropical Conservation Science*, 3:349–358

- Peng DL, Huang JF, Cai CX, Deng R, Xu JF (2008) Assessing the response of seasonal variation of net primary productivity to climate using remote sensing data and geographic information system techniques in Xinjiang. *Journal of integrative plant biology*, 50(12): 1580-1588.
- Peng DL, Huang JF, Huete AR, Yang TM, Gao P, Chen YC, Chen H, Li J, Liu ZY (2010) Spatial and seasonal characterization of net primary productivity and climate variables in southeastern China using MODIS data. *Journal of Zhejiang University-Science B*, 11(4): 275-285
- Pérez CA, Goya JF, Bianchini F, Frangi JL, Fernandez R (2006) Productividad aérea y ciclo de nutrientes en plantaciones de *Pinus taeda* L. en el norte de la provincia de Misiones, Argentina. *Interciencia*, 31(11): 794-801
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321-326
- Pinazo MA, Martiarena RA, Von Wallis A, Crechi E, Pahr NM, Knebel O (2007) Efectos de la intensidad de raleo sobre la compartimentalización y stock de carbono en plantaciones de *Pinus taeda* L. establecida sobre Ultisoles de Misiones. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 36(1): 5-20
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2018) Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-137
- Ponnete-Gonzalez AG, Weathers KC, Curran LM (2009) Water inputs across a tropical montane landscape in Veracruz, Mexico: synergistic effects of land cover, rain and fog seasonality, and interannual precipitation variability. *Global Change Biology*, 16(3): 346-963
- Posse G, Lewczuk N, Richter K, Cristiano P (2016) Carbon and water vapor balance in a subtropical pine plantation. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 9(5), 736-742
- Preotjuc-Pietro D, Cohn T (2013) A temporal model of text periodicities using Gaussian Processes. *Proceedings of the 2013 Conference on Empirical Methods in Natural Language Processing*, pp 977-988, Seattle, Washington, USA, 18-21 October 2013.
- Prince SD (1991) Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing*, 12: 1301-1311.
- Propastin P, Ibrom A, Knohl A, Erasmi S (2012) Effects of canopy photosynthesis saturation on the estimation of gross primary productivity from MODIS data in a tropical forest. *Remote Sensing of Environment*, 121: 252-260

- Prost L, Makowski D, Jeuffroy MH (2008) Comparison of stepwise selection and Bayesian model averaging for yield gap analysis. *Ecological Modelling*, 219(1-2): 66-76
- Python Software Foundation. Python Language Reference, version 2.7. Available at <http://www.python.org>
- Qiu B, Zeng C, Tang Z, Chen C (2013) Characterizing spatiotemporal non-stationarity in vegetation dynamics in china using MODIS EVI dataset. *Environmental Monitoring Assessment*, 185: 9019-9035
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Rautiainen M, Heiskanen J, Korhonen L (2011) Seasonal changes in canopy leaf area index and MODIS vegetation products for a boreal forest site in central Finland. *Boreal Environmental Research*, 17: 71–84
- Reiter IM, Häberle KH, Nunn AJ, Heerdt C, Reitmayer H, Grote R, Matyssek R (2005) Competitive strategies in adult beech and spruce: space-related foliar carbon investment versus carbon gain. *Oecologia*, 146: 337–349.
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142(6): 1141-1153.
- Ritter LJ, Campanello PI, Goya JF, Pinazo MA, Arturi MF (2018) Plant size dependent response of native tree regeneration to landscape and stand variables in loblolly pine plantations in the Atlantic Forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 429: 457-466
- Riutta T, Malhi Y, Kho LK, Marthews TR, Huaraca Huasco W, Khoo M, Tan S, Turner E, Reynolds G, Both S, Burslem DF, The SA, Vairappan CS, Majalap N, Ewers RS (2018) Logging disturbance shifts net primary productivity and its allocation in Bornean tropical forests. *Global Change Biology*, 24(7): 2913-2928.
- Romaniuk R, Cosentino V, Costantini A, Taboada M, Lupi A (2018) Emisiones de gases de efecto invernadero desde el sector forestal. *Ciencia e Investigación*, 68(5): 55-61
- Rosenfield MF, Muller SC (2019) Plant traits rather than species richness explain ecological processes in subtropical forests. *Ecosystems*, 19 pp

- Rosenfield MF, Souza AF (2013) Biomass and carbon in subtropical forests: Overview of determinants, quantification methods and estimates. *Neotropical Biology and Conservation*, 8(2): 103-110
- Rosseel Y (2012) Lavaan: An R package for structural equation
- Ruha TLA, Landsberg JD, Martin RE (1996) Influence of fire on understory shrub vegetation in ponderosa pine stands. United States Department of Agriculture Forest Service General Technical Report Int, 108-113.
- Running S, Mu Q, Zhao M (2011) MOD17A3 MODIS/Terra Net Primary Production Yearly L4 Global 1km SIN Grid V055 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC.
- Running S, Mu Q, Zhao M (2015) MOD17A2H MODIS/Terra Gross Primary Productivity 8-Day L4 Global 500m SIN Grid V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC
- Running S, Nemani R, Glassy JM, Thornton PE (1999) MODIS Daily Photosynthesis (PSN) and Annual Net Primary Production (PPN) product (MOD17). Algorithm Theoretical Basis Document.
- Running SW, Justice CO, Salomonson V, Hall D, Barker J, Kaufmann YJ, Strahler AH, Huete AR, Muller J-P, Vanderbilt V, Wan ZM, Teillet P, Carneggie D (1994) Terrestrial remote sensing science and algorithms planned for EOS/MODIS. *International journal of remote sensing*, 15(17): 3587-3620
- Running SW, Myneni R, Nemani RR Glassy J, King D, Kaufman D (1999) MOD15 LAI/FPAR Algorithm Theoretical Basis Document: MODIS LAI (LEAF AREA INDEX) and MODIS FPAR.
- Running SW, Nemani RR, Heinsch FA, Zhao M, Reeves M, Hashimoto H (2004) A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience*, 54(6), 547-560.
- Running y Zhao (2015) User's guide daily GPP and annual NPP (MOD17A2/A3) products NASA earth observing system MODIS land algorithm. Version, 3: 1-28.
- Rutishauser E, Hérault B, Petronelli P, Sist P (2016) Tree height reduction after selective logging in a tropical forest. *Biotropica*, 48:285–289
- Ryan MG, Linder S, Vose JM, Hubbard RM (1996) Dark respiration in pines. *Ecological Bulletines*, 43: 50-63

- Sánchez Cicerón G (2011) Descomposición de restos de cosecha de *Eucalyptus* sp. y *Pinus taeda* en condiciones controladas de humedad y temperatura. Tesis de Magister en Cs. Agrarias, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay
- Scheffer M, Westley F, Brock WA, Holmgren M, Gunderson LH (2002) Dynamic interaction of societies and ecosystems – linking theories from ecology, economy, and sociology. *Panarchy Understanding Transformations in Human & Natural Systems*
- Schleisinger W y Andrews JA (1997) Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48: 7-20
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F (2007) Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology*, 27: 551-559
- Schuur EA (2003) Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84(5): 1165-1170
- Scotford IM, Miller PCH (2005) Applications of spectral reflectance techniques in northern European cereal production: A review. *Biosystems Engineering*, 90(3): 235-250.
- Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable -SAyDS- (2007) Primer inventario nacional de bosques nativos. Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas. Informe regional selva misionera. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, Buenos Aires
- Seemann JR, Sharkey TD, Wang J, Osmond CB (1987) Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency, and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant physiology*, 84(3): 796-802.
- Sims DA, Rahman AF, Cordova VD, El-Masri BZ, Baldocchi DD, Flanagan LB, Goldstein AH, Hollinger DY, Misson L, Monzón RK, Oechel WC, Schmid HP, Wofsy SC, Xu L (2006) On the use of MODIS EVI to assess gross primary productivity of North American ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 111(G4)
- Simula M (2009). Towards defining forest degradation: comparative analysis of existing definitions. *Forest Resources Assessment Working Paper*, 154: 59 pp
- Smith AP, Hogan KP, Idol JR (1992) Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica*, 24(4): 503-511

- Soil Survey Staff (1992) Keys to soil taxonomy. In SMSS Technical Monograph no. 19, 5th ed. Pocahontas Press Inc., Blacksburg, VA, pp. 556
- Steele BM, Reddy SK, Nemani RR (2005) A regression strategy for analyzing environmental data generated by spatio-temporal processes. *Ecological Modelling*, 181(2–3): 93–108
- Strahler S, Muchoney D, Borak J, Friedl M, Gopal S, Lambin L, Moody A (1999) MODIS Land Cover Product (MOD 12) Algorithm Technical Basis Document.
- Sun Z, Liu X, Schmid B, Bruehlheide H, Bu W, Ma K (2017) Positive effects of tree species richness on fine-root production in a subtropical forest in SE-China. *Journal of Plant Ecology*, 10(1): 146-157
- Tan ZH, Zhang YP, Liang N, Hsia YJ, Zhang YJ, Zhou GY, Li YL, Juang JY, Chu HS, Yan JH, Yu GR, Sun XM, Song QH, Cao KF, Schaefer DA, Liu YH (2012) An observational study of the carbon-sink strength of East Asian subtropical evergreen forests. *Environment Research Letters* 7, 044017: 1-12
- Terashima I, Miyazawa SI, Hanba YT (2001) Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research*, 114(1): 93-105.
- Thompson ID, Guariguata MR, Okabe K, Bahamondez C, Nasi R, Heymell V, Sabogal C (2013) An operational framework for defining and monitoring forest degradation. *Ecology and Society*, 18(2): 20-43
- Trentini CP, Campanello PI, Villagra M, Ritter L, Ares A, Goldstein G (2017) Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: Impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management*, 384: 236-247
- Trinsoutrot I, Recous S, Bentz B, Lineres M, Cheneby D, Nicolardot B (2000) Biochemical quality of crop residues and carbon and nitrogen mineralization kinetics under nonlimiting nitrogen conditions. *Soil Science Society of America Journal*, 64:918-926
- Tucker CJ, Van Praet CL, Sharman MJ, Van Ittersum G (1985) Satellite remote sensing of total herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel. *Remote Sensing of Environment*, 17: 233-249.
- UMSEF (2005) Mapa forestal Provincia de Misiones. Actualización año 2002. Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, 24 pp

- UMSEF (2008) *Perdida de bosque nativo en el período 1998-2006 en la región selva misionera. Superficie deforestada, destino de las áreas y características dasométricas de los bosques sustituidos.* Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, 19 pp
- UMSEF (2019) *Monitoreo de la superficie de bosque nativo de la República Argentina. Regiones forestales Parque Chaqueño, Yungas, Selva Paranaense, Bosque Andino Patagónico, Espinal y Monte.* Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, 89 pp
- Vespa NI, Zurita G, Bellocq MI (2014) Functional responses to edge effects: seed dispersal in the southern Atlantic Forest, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 328: 310–318
- Vieira SA, Ferreira Alves L, Aidar M, Spinelli Araujo L, Baker T, Ferreira Batista JL, Cruz Campos M, Barbosa Camargo P, Chave J, Carvalho Delitti WB, Higuchi N, Honorio E, Joly CA, Keller M, Martinelli LA, Arcoverde de Mattos E, Metzker T, Phillips O, Maes dos Santos FA, Takako Shimabukuro M, Silveira M, Trumbore SE (2008) Estimation of biomass and carbon stocks: the case of the Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 8(2): 21-29
- Vieira SA, Ferreira Alves L, Duarte-Neto PJ, Martins SC, Veiga LG, Scaranello MA, Picollo MC, Camargo PB, do Carmo JB, Sousa Neto E, Santos FAM, Joly CA, Martinelli LA (2011) Stocks of carbon and nitrogen and partitioning between above- and belowground pools in the Brazilian coastal Atlantic forest elevation range. *Ecology and Evolution*, 1(3): 421-434
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277: 494-499
- Wagner FH, Hérault B, Bonal D, Stahl C, Anderson LO, Bajer TR, Becker GS, Beeckman H, Souza BD, Botosso PC, Bowman DMJS, Brauning A, Brede B, Brown FI, Camarero JJ, Barbosa Camargo P, Cardoso FCG, Carvalho FA, Castro W, Koloski Chagas R, Chave J, Chidumayo EN, Clark DA, Capellotto Costa FR, Couralet C, Da Silva Mauricio PH, Dalitz H, Resende De Castro V, De Freitas Milani JE, De Oliveira EC, de Souza Arruda L, Devineau JL, Drew DM, Dünisch O, Durigan G, Elifuraha E, Fedele M, Ferreira Fedele L, Figueiredo Filho A, Guimarães Finger CA, Franco AC, Freitas L Jnior, Galvão F, Gebrekirstos A, Gliniars R, Lima De Alencastro Graça PM, Griffiths AD, Grogan J, Guan K, Homeier J, Kanieski MR, Khoon Kho L, Koenig J, Valerio Kohler S, Krepkowski J, Pires Lemos-Filho J, Lieberman D, Lieberman ME, Lisi CS, Longhi Santos T,

- López Ayala JL, Eijji Maeda E, Malhi Y, Maria VRB, Marques MCM, Marques R, Maza Chamba H, Mbwambo L, Lisboa Melgaço KL, Mendivelso HA, Murphy BP, O'brien JJ, Oberbauer SF, Okada N, Plissier R, Prior LD, Roig FA, Ross M, Rossatto RD, Rossi V, Rowland L, Rutishauser E, Santana H, Schulze M, Selhorst D, Rodrigues Silva W, Silveira M, Spann S, Swaine MD, Toledo JJ, Miranda Toledo M, Toledo M, Toma T (2016) Climate seasonality limits leaf carbon assimilation and wood productivity in tropical forests. *Biogeosciences*, 13(8): 2537-2562
- Wan X, Huang Z, He Z, Yu Z, Wang M, Davis MR, Yang Y (2014) Soil C:N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous and broadleaf forest plantations. *Plant Soil*, 387: 103-116
- Wang D, Zhang W, Bakhai A (2004) Comparison of Bayesian model averaging and stepwise methods for model selection in logistic regression. *Statistics in Medicine*, 23(22): 3451–3467
- Wang L, Gong W, Ma Y, Zhang M (2013) Modeling regional vegetation NPP variations and their relationships with climatic parameters in Wuhan, China. *Earth Interactions*, 17, 20 pp
- Wen Y, Liu X, Xin Q, Wu J, Xu X, Pei F, Li X, Du G, Cai Y, Lin K, Yang J, Wang Y (2019) Cumulative effects of climatic factors on terrestrial vegetation growth. *American Geophysical Union*, en prensa.
- Whitmore TC, Brown ND, Swaine MD, Kennedy D, Goodwin-Bailey CI, Gong WK (1993) Use of hemispherical photographs in forest ecology: measurement of gap size and radiation totals in a Bornean tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 131-151
- Will RE, Barron GA, Burkes EC, Shiver B, Teskey RO (2001) Relationship between intercepted radiation, net photosynthesis, respiration, and rate of stem volume growth of *Pinus taeda* and *Pinus elliotii* stands of different densities. *Forest Ecology and Management*, 154: 155-163
- Xiao X, Zhang Q, Braswell B, Urbanski S, Boles I, Wofsy S, Moore B, Ojima D (2004) Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment*, 91: 256-270
- Yamada T, Niino M, Yoshida S, Hosaka T, Okuda T (2014) Impacts of logging road networks on dung beetles and small mammals in a Malaysian production forest: Implications for biodiversity safeguards. *Land*, 3: 639–657

- Yang Y, Luo Y, Finzi AC (2011) Carbon and Nitrogen dynamics during forest stand development: a global synthesis. *New Phytologist*, 190: 977-989
- Yu GR, Zhang LM, Sun XM, Fu YL, Wen XF, Wang QF, Li SG, Ren CY, Song X, Liu YF, Han SJ, Yan JH (2008) Environmental controls over carbon exchange of three forest ecosystems in eastern China. *Global Change Biology*, 14: 2555-2571
- Zanetti EA, Gómez García JJ, Mostacedo J, Reyes O (2017) Cambio climático y políticas públicas forestales en América Latina: una visión preliminar. CEPAL, Naciones Unidas, 122 pp
- Zaninovich SC, Fontana JL, Gatti MG (2016) Atlantic Forest replacement by non-native tree plantations: Comparing aboveground necromass between native forest and pine plantation ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 363: 39-46
- Zaninovich SC, Montti LF, Alvarez MF, Gatti MG (2017) Replacing trees by bamboos: Changes from canopy to soil organic carbon storage. *Forest Ecology and Management*, 400: 208-217
- Zhang Y, Tan Z, Song Q, Yu G, Sun X (2010) Respiration controls the unexpected seasonal pattern of carbon flux in an Asian tropical rain forest. *Atmospheric Environment*, 44: 3886-3893
- Zhang Y, Yu G, Yang J, Wimberly MC, Zhang XZ, Tao J, Jiang Y, Zhu J (2014) Climate-driven global changes in carbon use efficiency. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 144-155
- Zhang Y.J (2012) Water and Carbon Balances of Evergreen and Deciduous Broadleaf Trees from a Subtropical Cloud Forest in Southwest China. Tesis Doctoral, Universidad de Miami
- Zhang YJ, Cristiano PM, Zhang YF, Campanello PI, Tan ZH, Zhang YP, Cao KF, Goldstein G (2016) Carbon economy of subtropical forest. In: *Tropical Tree Physiology*, Goldstein G and Santiago L, Springer, Cham, 337-355
- Zhang ZY, Xu DZ, Zhou XN, Zhou Y, Liu SJ (2005) Remote sensing and spatial statistical analysis to predict the distribution of *Oncomelania hupensis* in the marshlands of China. *Acta Tropica*, 96(2-3): 205-212.