



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche



Influencia de la intensidad de manejo sobre las interacciones planta-herbívoro y el desempeño de plantaciones multiespecíficas en un matorral norpatagónico

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Lic. Marcos Ezequiel Nacif

Director: Dr. Lucas Alejandro Garibaldi

Codirectora: Dra. Carolina Quintero

2020

Resumen

El manejo sustentable del bosque tiene como objetivo aumentar la productividad mientras conserva la biodiversidad que los mismos sostienen. Una estrategia para lograr ambos objetivos podría ser el uso de un manejo combinado, donde plantaciones nativas se integran a un sistema de extracción de biomasa. Sin embargo, pueden existir ciertos compromisos entre estos objetivos, si por ejemplo la diversidad de artrópodos folívoros se ve favorecida pero el crecimiento y la supervivencia de los árboles disminuye. Por otro lado, se desconoce si hay un nivel óptimo de extracción que maximice los parámetros mencionados, y si esto depende de las especies que se planten. Incluso, la productividad de los árboles y la biodiversidad podrían mostrar respuestas no lineales a las intensidades de aprovechamiento forestal, haciendo que las recomendaciones aplicadas sean aún más desafiantes. Adicionalmente, se desconoce cómo diferentes especies de árboles nativos y sus herbívoros asociados responden a los gradientes de extracción de biomasa, y cómo el manejo de bosques debe adaptarse a las variaciones climáticas actuales y futuras. A su vez, los estudios empíricos multiespecíficos y bajo condiciones de jardín común, más allá de sus respuestas al manejo, son críticos para aportar al conocimiento de las interacciones planta-herbívoro y planta-planta, poco exploradas para los bosques y matorrales de Patagonia.

En esta tesis evalué cómo las intensidades de cosecha en un matorral mixto influyen en la tasa de daño y diversidad de herbívoros artrópodos, así como en el crecimiento y supervivencia de árboles juveniles plantados de *N. obliqua* (Capítulo 3); enfocándome principalmente en evaluar si las respuestas son similares entre gremios contrastantes, si una mayor diversidad de herbívoros está asociada con un mayor daño de las hojas, y si estos objetivos inciden en la performance de las plantas. Luego, evalué diferencias interespecíficas en la respuesta de las plantas a intensidades de cosecha crecientes, en función de las tasas de daño y diversidad de herbívoros artrópodos que sostienen, así como en sus tasas de supervivencia y crecimiento, usando seis especies nativas de alta calidad de madera (Capítulo 4). Asimismo, indagué sobre los efectos de las intensidades de cosecha sobre las tasas y la diversidad de herbívoros en plantas silvestres de los matorrales. Por último, evalué cómo seis especies nativas de interés maderero y sus herbívoros asociados, responden a cambios microambientales dados por la cosecha así como por un aumento experimental de temperatura (Capítulo 5). Para ello estudié como varían los factores ambientales en función de las intensidades de cosecha y su importancia en las tasas de herbivoría y en la performance de los árboles plantados.

Para llevar adelante los objetivos planteados, en un matorral patagónico, planté seis especies de árboles nativos, de alto valor maderable y rasgos fisiológicos contrastantes, en parcelas con intensidades de cosecha crecientes (0, 30, 50 ó 70% de remoción del área basal). Las especies plantadas fueron *Nothofagus antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. alpina* y *Austrocedrus chilensis*, y en las mismas medí las tasas de herbivoría y diversidad de gremios de herbívoros, así como la supervivencia y el crecimiento de los individuos plantados. Para comprender si la diversidad de herbívoros en plantas silvestres circundantes se vio afectada por la intensidad

de la cosecha, también realicé las mismas medidas de herbívoros en seis especies típicas del matorral (*N. antarctica*, *Embothrium cocineum*, *Lomatia hirsuta*, *Schinus patagonicus*, *Maytenus chubutensis* y *Ribes cucullatum*). Seguí las respuestas en las diferentes especies de árboles y arbustos durante dos temporadas de crecimiento. Adicionalmente, para comprender las interacciones con herbívoros y la performance de las plantas bajo un escenario de calentamiento, instalé invernaderos individuales en las especies plantadas y medí las mismas variables. Para caracterizar las variables ambientales, registré los cambios en la temperatura, humedad y luz ocasionados por el gradiente de extracción de leña y por los invernaderos.

Inicialmente, enfocándome en una de las especies nativas forestales más valorada, *N. obliqua* (Capítulo 3), encontré que la diversidad de gremios y la herbivoría, así como el rendimiento de los árboles (supervivencia y crecimiento), mostraron respuestas no lineales a la intensidad del manejo; siendo todas más altas en intensidades de cosecha intermedias. Adicionalmente, observé que la diversidad de gremios de artrópodos (diversidad, equidad y riqueza), así como su presión de herbivoría (frecuencia de daño y área foliar dañada) resultaron altamente correlacionadas, lo que muestra la interdependencia entre ellos. Es más, las respuestas fueron consistentes para gremios de herbívoros contrastantes, utilizando diferentes índices de diversidad y durante los dos años de estudio. De esta manera, no encontré para *N. obliqua* ningún compromiso entre productividad y diversidad en un marco de extracción de biomasa.

Más adelante, demostré que este patrón era altamente consistente entre las distintas especies forestales nativas evaluadas (Capítulo 4). En particular, intensidades de cosecha de aproximadamente 30% y 50% resultaron en las mayores tasas de herbivoría y diversidad para las seis especies forestales nativas. A pesar de ello, para todas las especies, intensidades de cosecha intermedias derivaron en un mayor rendimiento de los juveniles plantados. Más aun, a pesar de las esperadas diferencias interespecíficas en las tasas de daño y en el rendimiento, las respuestas de las diferentes especies a la intensidad del manejo fueron -en general- no lineales. Por su parte, si bien en el Capítulo 3 demostré que gremios contrastantes (exófagos vs. endófagos) respondieron de manera similar a la intensidad de cosecha, la composición de los gremios resultó variable entre especies y la intensidad de cosecha aumentó su heterogeneidad. Asimismo, es notable cómo una cosecha de 70% fue perjudicial para cualquiera de los gremios en todas las especies plantadas. Por último, dado que la tecnología de manejo aplicada no alteró la biodiversidad de herbívoros asociados a las especies silvestres del matorral, aquí demuestro que cosechas intermedias proporcionan un buen escenario no solo para el desempeño de los árboles plantados, sino también para sustentar las comunidades de herbívoros en los árboles plantados y en la vegetación remanente.

El aumento experimental de temperatura resultó en un efecto diferencial sobre la herbivoría y la performance de las plantas (Capítulo 5). Por un lado, suavizó los patrones de herbivoría y diversidad a la cosecha, probablemente por una mejora micro-ambiental y al mismo tiempo por limitación física producto del experimento (invernadero). Por otro lado, el aumento en la temperatura

mejoró las tasas de supervivencia de todas las especies plantadas a lo largo del gradiente de extracción, pero el crecimiento resultó prácticamente indiferente. De todas maneras, si bien la temperatura resultó como uno de las variables ambientales de mayor importancia, el incremento lineal de la temperatura producto del aumento en la intensidad de cosecha no benefició significativamente a las plantas ni a los herbívoros. El aumento en la temperatura producto del gradiente de manejo también es acompañado por un importante aumento en la radiación y en las heladas anuales, así como de una marcada disminución de la humedad y del índice de área foliar. Estos experimentos indican que, un aumento leve en la temperatura minimizaría las respuestas a la cosecha y maximizaría la supervivencia de las plantas, pero principalmente cuando existe un cierto porcentaje de vegetación remanente facilitando otras condiciones (30%-50%). Esto sugiere que el éxito de esta combinación de prácticas de manejo continuaría en el tiempo a pesar de un posible escenario futuro más cálido.

Los sistemas de extracción de biomasa en matorrales proporcionan un escenario ideal para la integración de otras prácticas forestales sustentables tal como la plantación de especies nativas, ya que mejora el rendimiento de los árboles y sus interacciones con los artrópodos. Específicamente, extracciones de leña entre 30 y 50% comprenden una técnica general recomendada para todas las especies estudiadas, en especial *Nothofagus pumilio*, *N. obliqua*, *N. alpina* y *Austrocedrus chilensis*. Aún más, en un microambiente más cálido, los patrones de herbivoría podrían ser similares aunque con menor impacto en extracciones extremas. Esta tendencia, sumada a una mayor supervivencia y tasas de crecimiento estables, sugeriría que estas prácticas combinadas de manejo del bosque serían sustentables aun frente a futuros incrementos de la temperatura. Así, las plantaciones de árboles nativos, necesarias en todo el mundo, pueden ser pensadas como una estrategia de manejo a largo plazo, para prevenir y hacer frente a los impactos del cambio climático, y de las invasiones biológicas. En el norte de la Patagonia, los árboles pueden enfrentar menos competencia por la luz y los recursos del suelo a intensidades de cosecha intermedias, mientras que a intensidades de cosecha altas, el estrés hídrico típico de los veranos secos de la Patagonia podría reducir la supervivencia de los árboles. Dichos beneficios no fueron compensados por el mayor daño de las hojas (asociado con una mayor diversidad de daños) observado a intensidades de cosecha intermedias. Por lo tanto, para la mayoría de las especies evaluadas los niveles intermedios de intensidad de manejo pueden proporcionar el doble servicio de aumentar la diversidad de artrópodos y maximizar la supervivencia y el crecimiento de los árboles, especialmente durante el período de establecimiento más crítico. Un resultado adicional a favor de estas técnicas es que la intensidad de cosecha no afectó la tasa de daño ni la diversidad de gremios en las plantas silvestres del matorral. Por lo tanto, dichas líneas de evidencia sugieren una mejora en la producción de madera nativa como en la conservación de la biodiversidad, dando la posibilidad de producir sin necesidad de reemplazar totalmente la cobertura original de los bosques o matorrales. Este escenario general que encontré de doble beneficio, podría alcanzarse en otros bosques donde los árboles plantados en la matriz de vegetación sean nativos o filogenéticamente relacionados con los locales. Nuestro estudio constituye así un paso adelante

en el desarrollo de prácticas novedosas de manejo forestal sustentable, que podrían ser aplicables en otras regiones del país y del mundo.

Abstract

Sustainable forest management aims to both enhance productivity and biodiversity conservation. A strategy to achieve both parameters might be the use of combined management practices, for example adding native tree plantations into a biomass extraction system. However, there might be trade-offs between these objectives across a management intensity gradient (i.e., harvesting intensities). For instance, at all or single management intensities herbivore arthropod diversity could be favoured while tree performance decrease. In other words, it is unknown whether there is an optimal extraction intensity that maximizes both aforementioned parameters, and if that depends on the planted species identity. Moreover, tree productivity and/or biodiversity could show non-linear responses across harvesting intensities, making applied recommendations even more challenging. Additionally, it is unknown how different native tree species and their associated herbivores respond to a biomass extraction gradient, and how forest management could be adapted to current and future climate variations. In turn, these multispecific empirical studies in the context of common garden conditions, beyond management responses, are critical to contributing to our knowledge regarding plant-herbivore and plant-plant interactions, little explored for Patagonian mixed woodlands.

In this thesis, I evaluated how harvesting intensities in a mixed forest influence the arthropod damage rates and herbivore diversity, as well as the tree growth and survival of planted *N. obliqua* (Chapter 3). Additionally, I addressed if the responses were similar across contrasting guilds, if greater diversity of herbivores was associated with greater leaf damage, and if these parameters affected plant performance. Then, I evaluated interspecific differences in plant responses to increasing harvesting intensities, as a function of arthropod damage rates and herbivore diversity, as well as their survival and growth rates, for six high-quality wood native species (Chapter 4). In addition, I addressed the effects of harvest intensities on the damage rates and herbivore diversity in the wild woodland plants. Finally, I evaluated how six native tree species and their herbivores respond to the micro-environmental changes given by the harvesting intensities as well as by an experimental temperature increase (Chapter 5). I also studied how environmental factors are modified by harvesting intensities and their relative importance on herbivory rates and planted tree performance.

To evaluate these objectives, in a Patagonian woodland, I planted six native tree species, with high-value timber and contrasting physiological traits, in plots with increasing harvesting intensities (0, 30, 50 and 70% removed basal area). The planted tree species were *Nothofagus antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. alpina* and *Austrocedrus chilensis*, and I measured herbivory rates and guild diversity, as well as their survival and growth. Moreover, to understand whether herbivore diversity in the remnant wild plants was affected by harvesting intensity, I performed the same herbivore measures

in six wild woodland species (*N. antarctica*, *Embothrium coccineum*, *Lomatia hirsuta*, *Schinus patagonicus*, *Maytenus chubutensis* and *Ribes cucullatum*). I followed the responses in the different tree species and shrubs for two growing seasons. Additionally, to understand herbivore interactions and plant performance under a warming scenario, I installed individual greenhouses in a sub set of the planted species and measured the aforementioned variables. In turn, to characterize the environmental conditions, I registered the changes in temperature, humidity and light caused by the harvesting intensities and by the greenhouses.

Initially, focusing on the one most valued native forest species, *N. obliqua* (Chapter 3), I found that guild diversity and herbivory, as well as tree performance (survival and growth), showed non-linear responses to the management intensity; all being higher at intermediate harvesting intensities. Additionally, I observed that arthropod guild diversity (diversity, evenness and richness), as well as their herbivory pressure (damage frequency and damaged leaf area), were highly correlated, which shows the interdependence between them. Furthermore, responses were consistent for contrasting herbivore guilds, using different indices of diversity, and during the two study years. In this way, I found no evidence of trade-offs between biodiversity and tree performance for *N. obliqua* in the context of a biomass extraction system.

Later, I showed that this pattern was highly consistent among the different native woody species evaluated (Chapter 4). In particular, harvesting intensities between 30% and 50% resulted in the highest rates of herbivory and guild diversity for the six native forest species. Despite this, all planted species showed their highest performance at intermediate harvesting intensities. Furthermore, despite the expected interspecific differences in damage rates and performance, in general the responses of the different species to the management intensity were non-linear. Although in Chapter 3, I showed that contrasting herbivore guilds (exophagous vs. endophagous) responded in a similar way to the harvesting intensities, guild composition showed variability among plant species and responded to harvesting intensity by increasing their heterogeneity. Likewise, it is remarkable how harvesting intensity of 70% was detrimental to any herbivore guilds in all the planted species. Finally, since the applied management technology did not alter the herbivore diversity supported by the wild woodland species, here I demonstrated that intermediate harvesting provides a good scenario not only for the survival and growth of planted native trees but also for herbivore communities conservation in planted trees and remnant vegetation.

Experimental temperature increase resulted in a differential effect on herbivory and plant performance (Chapter 5). First, herbivory rates and guild diversity patterns were relaxed along the harvesting gradient, probably due to a micro-environmental improvement and/or physical limitations resulting from the experiment (individual plant greenhouse). On the other hand, the temperature increase improved survival rates for all the planted species across the harvesting intensities, but plant growth was not altered. Although temperature was one of the most important environmental variables, the linear increase in temperature as a result of harvest intensity did not significantly benefit plants or herbivores. This might be explained by the combination of environmental

variables, as the increase in temperature along the management gradient is also accompanied by a significant increase in radiation and annual frosts, as well as a marked decrease in humidity and the leaf area index, all affecting plant performance and herbivore diversity. Thus, these warming experiments indicated that a slight increase in temperature would minimize responses to harvest and maximize plant survival, but mainly when there is a certain percentage of remaining vegetation facilitating other abiotic conditions (30% to 50%). This suggests that the success of this combination of management practices -at intermediate levels- would continue overtime despite a possible warmer future scenario.

The woodland biomass extraction systems provide an ideal scenario for the application of other sustainable forestry practices, such as the plantation of native tree species, improving tree performance and their arthropod interactions. Specifically, firewood extractions between 30 and 50% compound a general technique recommended for the planted species, mainly for *Nothofagus pumilio*, *N. obliqua*, *N. alpina* and *Austrocedrus chilensis*. Furthermore, in a warmer microenvironment, herbivory patterns could be similar, with less impact in extreme extraction. This trend, coupled with increased plant survival and stable growth rates, suggest that these combined management practices would be sustainable even in the face of future temperature increases. Thus, native tree plantations, necessary throughout the world, could be a long-term management strategy to prevent and deal with the impacts of climate change and biological invasions. In northern Patagonia, trees may face less competition for light and soil resources at intermediate harvest intensities, while at high harvest intensities, the water stress typical of dry Patagonian summers could reduce plant survival. These benefits were not offset by the greater leaf damage (associated with a greater diversity of damage) observed at intermediate harvest intensities. Therefore, for most of the species evaluated, intermediate levels of management intensity can provide the double service of increasing arthropod diversity and maximizing tree survival and growth, especially during the most critical establishment period. Additionally, harvesting intensities did not affect damage rate or guild diversity in wild woodland plants. Hence, both lines of evidence suggest an improvement in the production of native wood and the conservation of biodiversity, allowing the possibility of producing without the overall replacement of the original tree cover of the forests or woodlands. We argue that this general double benefit scenario could be achieved in other forests where the trees planted in the vegetation matrix are native or phylogenetically related to the local ones. This study constitutes one step forward in the development of novel sustainable woodland management practices, applicable to other regions worldwide.

Contenido

RESUMEN	2
ABSTRACT	5
CAPÍTULO 1 - INTRODUCCIÓN GENERAL	11
INTRODUCCIÓN	11
EVALUACIÓN DE MÚLTIPLES INTENSIDADES DE COSECHA PARA DETECTAR PATRONES LINEALES O NO LINEALES Y LOS POSIBLES MECANISMOS QUE EXPLICAN LA INTERACCIÓN PLANTA-HERBÍVORO Y LA PERFORMANCE DE LAS PLANTAS.	17
EVALUACIÓN DE RESPUESTAS DE TASAS DE HERBIVORÍA, DIVERSIDAD Y RENDIMIENTO DE MÚLTIPLES ESPECIES FORESTALES NATIVAS A UN GRADIENTE DE INTENSIDAD DE COSECHA.	19
EVALUACIÓN DE UN ESCENARIO DE INCREMENTO EN LA TEMPERATURA, ASÍ COMO DE VARIABLES AMBIENTALES, COMBINADO CON MÚLTIPLES INTENSIDADES DE COSECHAS EN LA RESPUESTA DE LA INTERACCIÓN PLANTA-HERBÍVORO Y LA PERFORMANCE DE LAS PLANTAS.	22
ESTRUCTURA DE LA TESIS	24
CAPÍTULO 2	28
SISTEMA DE ESTUDIO, ASPECTOS GENERALES DEL SITIO DE MUESTREO Y DE LA METODOLOGÍA	28
BOSQUES Y MATORRALES	28
MANEJO DE BOSQUE, COSECHAS Y RALEO	31
PLANTACIONES EN LA REGIÓN PATAGÓNICA Y ESPECIES DE INTERÉS FORESTAL	34
HERBIVORÍA, DIVERSIDAD Y MANEJO	38
ASPECTOS GENERALES DEL SITIO DE ESTUDIO Y DE LA METODOLOGÍA	41
SITIO DE ESTUDIO.....	41
EXPERIMENTO DE COSECHA Y EXPERIMENTO DE PLANTACIÓN	42
MEDICIONES EN PLANTAS: RENDIMIENTO: SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS.....	44
MEDICIONES EN PLANTAS: HERBIVORÍA, DAÑO FOLIAR.	44
EXPERIMENTO DE AUMENTO DE TEMPERATURA	45
CARACTERIZACIÓN DE CONDICIONES AMBIENTALES.....	46
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	47
CAPÍTULO 3	50
RELACIÓN POSITIVA ENTRE LA DIVERSIDAD DE HERBÍVOROS Y LA SUPERVIVENCIA DE RENOVALES DE <i>NOTHOFAGUS OBLIQUA</i> (MIRB) OERST.: RESPUESTAS A LA INTENSIDAD DE MANEJO EN UN MATORRAL PATAGÓNICO	53
INTRODUCCIÓN	53
MATERIALES Y MÉTODOS	57
SITIO DE ESTUDIO Y EXPERIMENTO DE COSECHA	57
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	61

RESULTADOS	61
DISCUSIÓN	68
CONCLUSIONES	74

CAPÍTULO 4 **75**

COSECHAS INTERMEDIAS MEJORAN EL RENDIMIENTO DE ÁRBOLES NATIVOS DE ESPECIES CONTRASTANTES MIENTRAS CONSERVAN LA DIVERSIDAD DE HERBÍVOROS EN UN MATORRAL PATAGÓNICO	78
INTRODUCCIÓN	78
MATERIALES Y MÉTODOS	82
LUGAR DE ESTUDIO Y EXPERIMENTOS DE COSECHA	82
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	88
RESULTADOS	89
DISCUSIÓN	98
CONCLUSIONES	107
APÉNDICES.....	109

CAPÍTULO 5 **116**

EFFECTO DE LA TEMPERATURA Y DE LOS CAMBIOS AMBIENTALES SOBRE LA INTERACCIÓN PLANTA-HERBÍVORO A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE COSECHA DE UN MATORRAL NORPATAGÓNICO	119
INTRODUCCIÓN	119
METODOLOGÍA	124
SITIO DE ESTUDIO, EXPERIMENTO DE COSECHA Y PLANTACIÓN	124
AUMENTO EXPERIMENTAL DE TEMPERATURA.....	125
MEDICIONES DE LAS TASAS DE HERBIVORÍA	127
MEDICIONES EN EL RENDIMIENTO DE LAS PLANTAS	127
CARACTERIZACIÓN DE CONDICIONES AMBIENTALES.....	127
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	128
RESULTADOS	129
DISCUSIÓN	143
CONCLUSIONES	151
APÉNDICES.....	152

CAPÍTULO 6 **159**

DISCUSIÓN FINAL Y CONCLUSIONES.....	159
RESUMEN DE LOS PRINCIPALES RESULTADOS	159
IMPLICANCIAS LOCALES	164
COMPARACIÓN CON OTRAS VARIABLES DE DIVERSIDAD Y PRODUCTIVAS EN MATORRALES LOCALES.....	164
HERBIVORÍA Y DIFERENCIAS INTERESPECÍFICAS	167
HERBIVORÍA EN PLANTAS LEÑOSAS SILVESTRES DEL MATORRAL	169
RENDIMIENTO EN LOS ÁRBOLES PLANTADOS Y RESPUESTAS ESPECÍFICAS	170
ELECCIÓN DE ESPECIES	172

IMPLICANCIAS GLOBALES	173
HERBIVORÍA, DIVERSIDAD DE GREMIOS Y DAÑOS	176
RENDIMIENTO DE LAS PLANTAS – SUPERVIVENCIA Y CRECIMIENTO	178
MANEJO EN UN CONTEXTO DE CAMBIO CLIMÁTICO, AUMENTO DE TEMPERATURA Y FACTORES AMBIENTALES	179
LIMITACIONES DEL ENFOQUE EXPERIMENTAL Y FUTURAS DIRECCIONES.....	181
<u>AGRADECIMIENTOS.....</u>	<u>185</u>
<u>BIBLIOGRAFÍA.....</u>	<u>187</u>
<u>ARTÍCULO DE RESPALDO</u>	<u>223</u>
<i>POSITIVE OUTCOMES BETWEEN HERBIVORE DIVERSITY AND TREE SURVIVAL: RESPONSES TO MANAGEMENT INTENSITY IN A PATAGONIAN FOREST.</i>	<i>223</i>

Capítulo 1 - Introducción general

Introducción

La extracción de recursos naturales es uno de los principales impulsores del cambio global; de ahí que sea fundamental incrementar el conocimiento para hacer del manejo sustentable una práctica común (Chaudhary et al., 2016; Johnson et al., 2017; Curtis et al., 2018). Ligado a esto, el cambio de uso de la tierra y el crecimiento de la población representan un enorme desafío para el manejo sustentable de diferentes paisajes en todo el mundo (Newbold et al., 2015). Dentro de la superficie terrestre, los bosques representan aún casi el 30%, contienen el 77% de la biomasa viva y ofrecen una gran variedad de servicios ecosistémicos (FAO, 2016; WorldBank, 2016). Entre esos servicios se pueden mencionar la conservación de la biodiversidad, el abastecimiento de agua, la retención de carbono, y el control de inundaciones, así como la estabilización del suelo y prevención de su erosión (FAO, 2016). Sin embargo, anualmente se pierden amplias áreas boscosas en el mundo, así como en la Argentina, ya sea por cambios en el clima o por el uso antrópico de la tierra (Hansen et al., 2013, Keenan et al., 2015; SAyDS, 2019; Curtis et al., 2018). Particularmente, los bosques andino-patagónicos constituyen una de las últimas reservas mundiales de bosques templados con poca alteración antrópica, clasificados en Argentina entre los ecosistemas de mayor prioridad para la conservación, y representados en numerosas áreas naturales protegidas del país (Rusch et al., 2015, SAyDS, 2019). La trayectoria en el estudio de la ecología de bosques es importante, y al mismo tiempo estos ambientes constituyen un extenso reservorio de vida silvestre con gran potencial productivo (Jaksic & Feinsinger, 1991; Veblen et al., 1996; Martínez-Pastur et al., 2013, 2018; Raffaele et al., 2014; Gönc et al., 2015). Sin embargo, nuestro conocimiento de la respuesta del bosque nativo a diferentes tecnologías de manejos, tales como intensidades de extracción de biomasa (por ej. cosechas para obtención de leña y postes) y plantaciones de especies forestales nativas es aún escaso (IPCC, 2013; Peri et al., 2016, Goldenberg et al., 2020). Incluso menos sabemos de cómo estas prácticas de manejo

impactan en la biodiversidad (i.e., interacciones planta-animal) o en relación a futuros escenarios en vistas del cambio climático (Lencinas et al., 2011; Ishii et al., 2013; Lowman et al., 2013; Park et al., 2014; Martínez-Pastur, 2018).

En Patagonia, el reemplazo de los bosques por sistemas silvopastoriles o plantaciones monoespecíficas de coníferas exóticas, el aprovechamiento leñero y la urbanización, se encuentran entre los principales usos antrópicos, que además generan cambios de cobertura o superficies del bosque nativo (Gowda, Kitzberger & Premoli, 2012; Rush et al., 2017). En el caso de ecosistemas forestales de bajo valor maderero, como los bosques de tipo matorral, una práctica plausible para lograr un manejo forestal sustentable sería combinar la extracción de leña con plantaciones de árboles de interés productivo. Este sería un procedimiento de manejo ideal, optimizando los costos al implementar cosechas sistemáticas para comercializar productos como leña y postes, en lugar de aplicar enormes clareos. Como resultado, los parches que quedan dentro del bosque original han demostrado mejorar la productividad, la sanidad del bosque, la resiliencia y la conservación de la biodiversidad (Gadow et al., 2006; Goldenberg et al., 2020; Chillo et al., 2020). Por otro lado, este manejo puede proporcionar un ingreso económico inicial que ayude a cubrir la inversión de la plantación de árboles en las áreas cosechadas, facilitando el éxito del establecimiento y posterior crecimiento de especies forestales de alto valor comercial (Pretzsch, Forrester & Bausch, 2017). Específicamente, entre las opciones forestales, la plantación de especies nativas sería una alternativa mejor en vistas de revalorizar los recursos propios y favorecer el mantenimiento de la biodiversidad; convirtiéndose -eventualmente- en una práctica de mitigación y/o práctica forestal superadora (Bava, Loguercio & Salvador, 2015; Pretzsch, Forrester & Bausch, 2017). Esta situación motiva el mayor entendimiento de prácticas que puedan ser sustentables y a la vez adaptables a nuevos escenarios climáticos.

En la naturaleza, diversos procesos ecológicos se asocian a una mayor regeneración y crecimiento del bosque y/o fomentan mayor diversidad en los siguientes niveles tróficos. Así, por ejemplo, el estudio de las dinámicas de claros o el efecto nodriza demostró la importancia tanto de los claros en el

bosque aportando mayor cantidad de luz para el crecimiento de los árboles, como de la facilitación que brindan arbustos en el establecimiento a otras especies vegetales disminuyendo efectos negativos típicos del ambiente (Kitberger et al., 2000; Jensen et al. 2012; Löff et al., 2014, 2019; De Paz, Gobbi & Raffaele, 2019). Aunque estos mecanismos se sabe que operan también en sistemas antrópicos, el uso de ese conocimiento ecológico para optimizar técnicas de manejo ha sido escaso. Frente a un gradiente de intensidad de cosecha, se puede esperar que diversos factores abióticos (e.g., luz, humedad del suelo y aire, temperatura, etc.) y bióticos (e.g., interacciones de facilitación o competencia entre especies) cambien como consecuencia de la apertura generada en el dosel y la remoción de individuos. Sin embargo, los patrones de respuesta en el rendimiento de una plantación forestal a dicho gradiente son difíciles de predecir. Las mismas podrían ser lineales o no lineales, dependiendo de los umbrales de cambio y de la plasticidad o tolerancia de las especies a dichos cambios ambientales. Esto pone de manifiesto, en un contexto de manejo, la importancia de estudios empíricos que permitan dilucidar si existe, por ejemplo, una óptima relación entre disponibilidad de luz y cobertura facilitando la producción maderera (plantación y extracción de leñas) y conservando los matorrales.

El manejo sustentable de los bosques debe a su vez promover el equilibrio entre la productividad forestal y la conservación de la biodiversidad. Las cosechas parciales, además de modular el crecimiento vegetal de los individuos remanentes o de los árboles plantados, se sabe que impulsan cambios positivos y negativos en diversos componentes bióticos tales como la riqueza y abundancia de artrópodos, aves, colonización de herbáceas, etc., (Ivancich et al., 2011; Chauchard et al., 2015; Hänninen et al., 2016; Pafundi et al., 2016). Al igual de lo mencionado para las plantas, estudios recientes han encontrado respuestas tanto lineales como no lineales a gradientes de extracción en la diversidad de polinizadores, plantas y hongos, (Coulin et al., 2019; Chillo et al., 2020; Goldenberg et al., 2020; Carrón et al., 2020). De todas maneras, se desconoce el efecto del manejo mencionado en artrópodos herbívoros, los cuales son organismos esenciales en la estructuración y

funcionamiento de los bosques (Jaworski et al., 2013; Rieddel et al., 2013; Soler et al., 2016; Schuman & Baldwin, 2016).

La herbivoría es una de las interacciones ecológicas más importantes en los bosques. El tipo de herbivoría más estudiada en sistemas forestales de Patagonia es la de herbívoros mamíferos (Raffaele et al., 2014), un tipo de interacción muy diferente a la de artrópodo-árbol. Esta última ha sido poco estudiada, aunque los artrópodos son especialmente relevantes entre los herbívoros ya que son los taxones más diversos, componen un cuarto de los organismos existentes y consumen entre el 5-18% de la masa foliar (Coley & Barone, 1996; Turcotte et al., 2014). No obstante, en un contexto de manejo de bosques, la herbivoría de artrópodos no solo contribuye a la biodiversidad del bosque (Maguire et al., 2015), sino que pueden convertirse en plagas y afectar el rendimiento de las plantas debido al consumo de hojas o la dispersión de enfermedades (Guyot et al., 2017). Por estos motivos, es de relevancia conocer el impacto de la apertura del dosel y de los cambios ambientales asociados sobre los niveles de herbivoría en especies arbóreas y arbustivas, sean plantadas o no, para así comprender los patrones y mecanismos de estas interacciones planta-herbívoro en nuestros bosques. Y adicionalmente, saber si es posible maximizar aspectos productivos y al mismo tiempo promover la biodiversidad.

Las variaciones climáticas en Patagonia se han relacionado recientemente con el cambio climático global (Barros et al., 2015). Además de las tendencias en la segunda mitad del siglo pasado (Hoffmann et al., 1997; Barros et al., 2015; Pessacg et al., 2020), las proyecciones de los modelos climáticos, prevén un aumento de la temperatura y reducción drástica de las precipitaciones (Barros et al., 2015). Se sabe que las fluctuaciones climáticas pueden afectar a los organismos así como a los ecosistemas (Parmesan et al., 2006; DeLucia et al., 2012), y en la región, los cambios ambientales mencionados van de la mano con importantes sequías e incendios naturales, que provocan la mortalidad, reducción y transformación de importantes áreas boscosas (Raffaele et al., 2014, Batllori et al., 2020). Mundialmente hay preocupación por los efectos del cambio climático, lo cual posibilita aumentar el

estudio de los efectos de los cambios ambientales y de prácticas adaptadas a esos futuros cambios o de mitigación (Löff et al., 2019). Por ejemplo, algunas prácticas consisten en aprovechar la biomasa forestal que puede ser utilizada para generar energía, como madera y otros materiales para sustituir combustibles fósiles (Karvonen et al. 2017). Por otro lado, la implementación de las forestaciones apelan a sus beneficios de fijación del carbono atmosférico en conjunto con el resto de las plantas leñosas del bosque (IPBES, 2019). Adicionalmente, los bosques y matorrales nativos pueden proveer diversos servicios ecosistémicos, sumando la prevención de incendios al aplicar cosechas parciales (Daily 1997, MEA 2005, IPBES 2019, Goldenberg et al., 2020). Más allá de los beneficios ofrecidos por un manejo mixto de cosechas parciales de los matorrales con plantación de árboles, es necesario conocer como estos manejos pueden interactuar con cambios ambientales predichos, y de esta manera sumar herramientas de manejo en un escenario de cambio climático.

Los matorrales son de los ecosistemas más ricos, en términos de vegetación, en la región patagónica (Speziale et al., 2011), y proveen una gran variedad de servicios ecosistémicos de provisión (leña, pastura para ganado), regulación y mantenimiento (control de erosión, protección de suelos, regulación de incendios), así como servicios culturales y actividades recreativas (Rush et al., 2017). Las especies leñosas que lo componen son heliófilas, en su mayoría rebrotantes con buena capacidad de regeneración (Raffaele & Veblen, 1998, Veblen et al. 2003, Rusch et al., 2017), lo cual les ha permitido tener una buena adaptación a los incendios naturales y antrópicos de la región (Kitzberger & Veblen, 1999; Landesmann et al., 2016), y también permitiría una rápida recuperación luego de la intervención, permitiendo un potencial ciclo productivo (Goldenberg et al., 2020). A su vez, compatibilizar extracciones con otras prácticas de manejo tales como la plantación de especies y/o enriquecimiento, incrementaría el valor del sistema en el mercado a la vez de disminuir los riesgos de incendio (Goldenberg et al., 2020). Naturalmente, los matorrales son claves en la dinámica de regeneración de algunas especies arbóreas tales como *A. chilensis* y *N. dombeyi*, ya que en ausencia de disturbios y según su localización, se convierten en bosques dominados por

dichas especies arbóreas (Veblen et al., 1996). Más allá de esto, el potencial productivo de los matorrales ha sido poco explorado (Gobbi 2007, Reque et al. 2007, Grosfeld et al. 2019), aunque estos ecosistemas pueden producir biomasa de alta calidad (González-González et al. 2017, Goldenberg et al., 2020). En vistas de que los matorrales son de las comunidades forestales más cercanas a rutas y centros urbanos, y que la normativa actual (LN 26.331; LP 4.552), prohíbe el desmonte de los matorrales, así como fomenta el aprovechamiento sustentable, la plantación y el enriquecimiento de especies nativas, es primordial aumentar el conocimiento de prácticas sustentables para su manejo.

Específicamente, en un contexto de manejo como las cosechas parciales en los matorrales, el efecto de las mismas en la biodiversidad como en el éxito de plantaciones forestales dependerá de al menos tres factores: (i) la intensidad de manejo, (ii) las especies forestales evaluadas y (iii) su dependencia con factores ambientales potencialmente cambiantes. En primer lugar, la respuesta a la intensidad de manejo de las cosechas puede no ser lineal, dado que el aumento del tamaño de los claros puede producir cambios abruptos en la temperatura, humedad, luz y ciclo de nutrientes en el sotobosque. Esto enfatiza la necesidad de diseños experimentales que evalúen múltiples niveles de intensidad de manejo, a fin de detectar umbrales de máxima productividad o valor de conservación (Capítulo 3). A su vez, la respuesta a intensidades variables de prácticas de manejo dependerá de los taxones evaluados. Dado que intensidades crecientes de manejo conllevan cambios bióticos y abióticos contrastantes, potencialmente no lineales, la evaluación conjunta de diversas especies forestales de interés comercial permitiría evaluar la generalidad de los patrones observados (Capítulo 4). Asimismo, la variabilidad interespecífica en estas respuestas en función de los rasgos ecofisiológicos de las especies estudiadas, deberían permitir hacer recomendaciones a futuro. Teniendo en cuenta escenarios futuros con mayores temperaturas, es importante conocer los factores ambientales más importantes que afectan a las especies forestales, así como sus interacciones, sea en función del manejo o por un aumento experimental de temperatura (Capítulo 5).

Evaluación de múltiples intensidades de cosecha para detectar patrones lineales o no lineales y los posibles mecanismos que explican la interacción planta-herbívoro y la performance de las plantas.

El análisis de las interacciones entre plantas e insectos herbívoros tiene una larga tradición en ecosistemas boscosos del mundo (Coley & Barone, 1996; Gong & Zhang, 2014; Schuman & Baldwin, 2015; Kozlov et al., 2015; Maguire et al., 2015; Liebhold et al., 2018), así como en los bosques de Patagonia (Gentili & Gentili, 1988; Russell et al., 2000; Lavandero et al., 2007; Vergara & Jerez, 2010; Garibaldi, Kitzberger, & Chaneton, 2011; Mazía et al., 2004, 2012; Quintero et al., 2014, Piper & Fajardo, 2014; Piper et al., 2019). De todas formas, existen vacíos importantes en el conocimiento de las interacciones planta-herbívoro en un marco de manejo y en relación a los cambios ambientales (Wilf, 2008; Gossner et al., 2014). Por ejemplo, los estudios en Patagonia sobre la interacción planta-herbívoro de especies forestales nativas aún no han abordado la respuesta de este ensamble a diversas prácticas de manejo ni los posibles patrones en función a una intensidad de manejo. Las respuestas a una intensidad o gradiente podrían ser lineales o no lineales, ya que este tipo de manejo extractivo modifica las condiciones ambientales, las que influyen en procesos fisiológicos, morfogenéticos y reproductivos de plantas y animales, afectando de forma significativa al funcionamiento del ecosistema (Kohen et al. 1995, Moon & Stiling, 2000; Dudt & Shure, 1994; Barber & Marquis, 2011; Kristensen, Rousk, Metcalfe, 2020.). Dado que los artrópodos herbívoros hacen uso de la planta hospedadora según sus rasgos y según el ambiente físico en el cual crece, una variación en la estructura arbórea con las cosechas, generarían cambios en la intensidad de la folivoría (Stamp, 2003; Ruiz-Guerra, 2010). La preferencia que los gremios de artrópodos herbívoros establecen con sus plantas hospedadoras es resultado, entre otros factores, de la calidad nutricional (Centella et al. 2003), de sus defensas físicas y químicas (Schuman & Baldwin, 2015), de la disposición de las ramas hacia una mayor o menor radiación solar (Rousseaux et al. 2004) y de relaciones mutualistas (Medel et al. 2002, Jerez 2006). Por último, dado el nivel de dependencia con el hospedador y su capacidad de

movilidad, es de esperar también que existan diferencias en las respuestas frente a la extracción de biomasa entre gremios contrastantes de herbívoros en el consumo de las plantas, como ser entre exófagos y endógenos (Vidal & Murphy, 2018). Los cambios en el entorno a las plantas podrían afectar de mayor manera a los endófagos que a los exófagos, dado que suelen ser menos móviles y que además de alimentarse, parte de su ciclo de vida está asociado a las hojas o partes de la planta que consumen.

Para predecir cuáles podrían ser las respuestas de los herbívoros a un gradiente de manejo se podría apelar a diferentes hipótesis que contemplan cambios bióticos y abióticos en los bosques. Dado que existen efectos directos e indirectos las respuestas podrían ser variadas. Hay algunas evidencias de las consecuencias de las prácticas de manejo en el bosque sobre la folivoría, pero es un tema poco evaluado, y por ende existe debate de porqué habría mayor o menores tasas de herbivoría aplicando un manejo tal como las extracciones de biomasa (Benitez-Malvido et al. 1999; Gossner et al. 2014). De esta manera, parece interesante explorar algunas hipótesis ecológicas sobre las interacciones entre las plantas, los herbívoros y el ambiente. Por ejemplo, en sitios no intervenidos la herbivoría podría ser mayor debido al derrame de insectos por la continuidad vegetal, (White & Whitham, 2000; Blitzer et al., 2012; Underwood, Inouye, & Hambäck, 2014; Kim & Underwood, 2015). Alternativamente, la folivoría podría ser menor por la resistencia asociativa, así la compañía heteroespecífica de los árboles circundantes tendrían un potencial de protección a las especies forestales de interés, siendo estos árboles menos aparentes (Barbosa et al., 2009; Castagnelroy et al., 2013). Pero también podrían darse patrones no lineales, teniendo en cuenta otras variables tales como los factores abióticos o la performance de los árboles plantados (Schowalter, 2012; Liebhold et al., 2018; Muiruri et al., 2019). Por último, las respuestas podrían diferir en función de las aproximaciones utilizadas para medir daño o diversidad; por ejemplo, dependiendo si la variable respuesta fuera una medición de la cantidad de hojas dañadas, del área dañada en las hojas, riqueza de gremios observados, etc. (Neves et al., 2010, 2014; Kuchenbecker & Fagundes, 2018; Pinheiro et al., 2016; Muiruri et al., 2019). Más aún, sería de gran utilidad comprender si esos parámetros son

equivalentes, y si en los bosques y matorrales esos daños a su vez representan a la diversidad de los herbívoros. En este sentido, comprobar si el daño en los árboles se condice con diferentes índices de diversidad permitiría usar diversas metodologías alternativas, dependiendo del grado de experticia de quienes manejan estos recursos; aspecto no explorado en nuestros bosques.

Por último, comprender si existe una respuesta lineal o no lineal a la intensidad de manejo sobre el rendimiento de especies forestales nativas también es clave en un contexto de manejo sustentable. Inicialmente, el enriquecimiento del matorral con especies nativas de valor forestal puede traer múltiples beneficios (aumentar el valor forestal y paisajístico, reducir el escape de especies exóticas, Chauchard et al., 2015), pero solo si el éxito de trasplante es alto y si las tasas de crecimiento son también elevadas. Dado que la performance de las plantas puede responder tanto a factores abióticos, asociados al gradiente de manejo, como ser afectada por los insectos fitófagos (i.e. crecimiento, Varela & Weigandt, 2009; Piper et al., 2015), ambas variables son imprescindibles para la evaluación global del efecto de estas combinaciones de prácticas de manejo sobre el éxito de las plantaciones forestales. En particular, es importante evaluar que los herbívoros no disminuyan el rendimiento, dado que en ese caso el beneficio que estaría aportando el matorral remanente para la diversidad local se vería opacado por este efecto antagonista.

Evaluación de respuestas de tasas de herbivoría, diversidad y rendimiento de múltiples especies forestales nativas a un gradiente de intensidad de cosecha.

Actualmente hay evidencia de que una plantación mixta de árboles nativos es un modelo superador en varios aspectos a una monoespecífica en el contexto del manejo de bosque sustentable (Bava, Loguercio & Salvador, 2015; Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017; Löff et al. 2019; Jactel, Moreira & Castagnérol, 2020); más aún si se desarrolla en una matriz de vegetación ya

establecida. Esta combinación de prácticas provee servicios ecosistémicos de manera más completa, aporta mayor diversidad, ofrece más resistencia a plagas y enfermedades, e incrementa el valor del sistema (Löff et al. 2014; Bava, Loguercio & Salvador, 2015; Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017; Goldenberg et al., 2020). Para optimizar algunas de estas dimensiones es necesario mejorar las tecnologías de manejo para garantizar la productividad al mismo tiempo que el mantenimiento de la diversidad local. En la región patagónica no existen estudios en los cuales se hayan medido las interacciones planta-herbívoro y el rendimiento de especies forestales simultáneamente. De esta manera, encontrar niveles de extracción de biomasa óptimos que beneficien la diversidad de insectos y el rendimiento, en especial para múltiples especies forestales, es un desafío.

En una plantación mixta de árboles nativos rodeados por una matriz de vegetación establecida, las tasas de herbivoría pueden depender de la variabilidad interespecífica. Dichas diferencias pueden estar dadas por el hábito y/o los rasgos foliares (es decir, contenido de nitrógeno, dureza, equilibrio C/N, etc.), su procedencia y su distribución, así como por el grado de especialización de la comunidad de herbívoros (Novotny et al., 2010; Paul et al., 2012; Forister et al., 2014, Kozlov et al., 2015a, 2015b). Adicionalmente, la variabilidad de la herbivoría entre especies puede interactuar con las condiciones abióticas asociadas a la intensidad del manejo, por la identidad y abundancia de las plantas circundantes o por cambios en la conectividad (Paul et al., 2012; Underwood et al. al., 2014; Schuman y Baldwin, 2016). Sin embargo, se desconoce cómo la identidad de las especies de interés forestal en asociación con sus herbívoros responde a un gradiente de extracción de biomasa. Más aun, en un contexto productivo, es necesario monitorear el compromiso dado por los efectos negativos potenciales de la herbivoría y la diversidad a través de las intensidades de aprovechamiento.

El éxito de las plantas en la etapa inicial de una plantación forestal es clave para garantizar una buena productividad. En esta etapa crítica, la supervivencia y el crecimiento inicial también serán altamente especie-específicos y dependientes del contexto (Gadow, 2006). Así, el rendimiento de

las especies puede estar determinado por rasgos intrínsecos, como la tolerancia a la sombra y el rango térmico, las tasas de crecimiento y sus rasgos mecánicos y químicos que modulan las interacciones bióticas (Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017). Por otro lado, las condiciones ambientales abióticas (aquí representadas por intensidades de cosecha) también interactuarían con las especies de árboles, lo que conduciría a un éxito inicial variable de la plantación. Los árboles podrían sobrevivir y crecer más en mayores aperturas (es decir, mayores áreas cosechadas) a medida que aumenta la radiación, la temperatura media y el agua disponible (Piotto et al., 2003; Pafundi, Urretavizcaya & Defossé, 2014; Gönc et al., 2015). Sin embargo, estas grandes aperturas también provocarían mayor cantidad de heladas, incrementarían el estrés hídrico y potencialmente beneficiarían a la herbivoría (Piper, Altmann & Lusk 2018). Por lo tanto, la respuesta de las plantas en un gradiente de estrés de manejo podría ser no lineal (Malkinson y Tielbörger, 2010; Bauhus et al., 2010; Liu et al., 2018). En este contexto, la facilitación de árboles y arbustos del bosque a los árboles plantados podría ser fundamental en algunos paisajes (Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017) o para algunas especies en particular. En la naturaleza, son conocidos los beneficios que pueden brindar los arbustos en la regeneración y en el establecimiento de otras especies vegetales, disminuyendo los efectos negativos típicos del ambiente (Kitberger et al., 2000). Si bien este mecanismo ha sido aprovechado en prácticas de restauración locales y en el mundo (De Paz, Gobbi & Raffaele, 2019; Löf et al., 2014), el rol de los matorrales como ecosistemas nodriza, facilitando la producción forestal aún no ha sido evaluado. Esta combinación de prácticas de manejo podría dar lugar, simultáneamente, a interacciones negativas (competencia) y positivas (facilitación), factores claves en la estructuración de las comunidades de plantas (Jensen et al. 2012). Así, por ejemplo, la competencia por la luz dada por la compañía de la vegetación circundante podría mejorar el crecimiento (Gauthier et al. 2013), o el refugio provisto por el ecosistema nodriza disminuiría las condiciones microclimáticas extremas típicas de un sitio sin cobertura (Löf et al., 2014). Conocer las diferentes tasas de éxito entre las especies plantadas es relevante para informar a quienes aplican técnicas de manejo sobre qué especies se desempeñan mejor en diferentes escenarios, qué umbrales de retención de vegetación ya existente es

recomendable para potenciar producción y conservación (en términos de productividad) y a la vez mantienen una mayor biodiversidad asociada con fines de conservación.

Evaluación de un escenario de incremento en la temperatura, así como de variables ambientales, combinado con múltiples intensidades de cosechas en la respuesta de la interacción planta-herbívoro y la performance de las plantas.

El calentamiento global es uno de los mayores cambios ambientales que los ecosistemas terrestres experimentarán en los próximos años (Borem et al., 2012; IPCC, 2013). De acuerdo a diversos escenarios de emisión se espera un incremento global de la temperatura en el orden de 1,1 a 6,4°C para el año 2100 (Cornelissen, 2011; Scherber et al., 2013), pero aún existen interrogantes de los efectos en los bosques y sobre las interacciones de las especies que allí viven (Jaworski et al., 2013). En la región cordillerana de la Patagonia, la tendencia es que las temperaturas promedio se incrementen, los veranos se alarguen, los inviernos sean más breves y benignos, así como se espera experimentarán un decrecimiento en las precipitaciones (Camilloni, 2008; Barros et al., 2015). Los bosques no son ajenos a los efectos del cambio climático, generándose profundos efectos ecológicos (Villalba et al., 2003; FTDT & ITDT, 2006; Adams et al., 2009; Allen, 2010; IPCC, 2013; Tercero-Bucardo et al., 2007; Srur et al. 2008), y su manejo debe ser adaptado a las nuevas condiciones (Roveta 2008, FAO 2016). Si bien en el mundo y en Patagonia está documentada la mortalidad de árboles y la reducción del bosque debido a las sequías y al calor extremo (Allen et al., 2010; Choat et al., 2012; Anderegg et al., 2015), son fundamentales las observaciones en parcelas experimentales (Kangas et al., 2015; Hänninen et al., 2016). En Patagonia, estos efectos del cambio en el clima se han registrado en los bosques dominados por *A. chilensis* y árboles del género *Nothofagus* (Villalba & Veblen, 1998; Lutz & Harpen, 2006; Amoroso et al., 2015; Landesmann et al., 2016). Dado que los bosques son uno de los principales sumideros de carbono atmosférico, convirtiéndose en importantes herramientas para la mitigación de

los efectos del cambio climático (FAO 2012), es relevante entender cómo trabajar en un contexto de cambio climático con las especies nativas forestales tanto por su importancia económica como ecológica (Lansberg et al., 2014; Kangas et al., 2015).

En términos de interacciones ecológicas, la herbivoría por artrópodos podría sufrir severas modificaciones debido a cambios climáticos de escala global (Bale et al., 2002; Wilf, 2008). Se han propuesto varios mecanismos por los cuales los insectos y las plantas se verán afectados por el aumento de la temperatura y cambios en el clima (Ayres & Lombardero, 2000; Zvereva & Kozlov, 2006; Mazía et al., 2009; Robinet & Roques, 2010; Netherer & Schopf, 2010; Garibaldi & Paritsis, 2012; Scherber et al., 2013), y por los que la folivoría se vería incrementada (Bale et al., 2002; Zvereva & Kozlov, 2006; Kozlov, 2008; Wilf, 2008; O'Connor et al., 2011; Garibaldi et al., 2011). Pero se conoce muy poco sobre el efecto que tiene el cambio ambiental y climático relacionado al manejo de bosques, sobre las especies forestales nativas y más aún, el efecto sobre la interacción de estas especies con sus herbívoros artrópodos (Hovenden et al., 2008; De Frenne et al., 2009; Srur et al., 2008; Hänninen, 2016). De esta manera, conocer las respuestas de especies forestales y sus herbívoros bajo un gradiente de manejo forestal a condiciones microclimáticas cambiantes (i.e. aquí representadas por un aumento experimental de temperatura), puede aportar información valiosa para el manejo de estos bosques en un escenario futuro más cálido.

Tanto los herbívoros como las plantas dependen de los factores abióticos para optimizar su performance (Latham, 1992; Canham et al., 1994; Le Page et al., 2000; Hänninen et al., 2016). En particular para los artrópodos, la temperatura cumple un rol dominante (Bale et al., 2002; Zvereva & Kozlov, 2006; Currano et al., 2008; Wilf, 2008), y para las plantas, un factor determinante suele ser la cantidad de luz asociado a cambios en la humedad (Schmidt & Caldentey, 1994; Pacala et al., 1996; Kobe & Coates, 1997; Tausz & Grulke et al., 2014). De todas maneras, dada la interdependencia entre los diferentes factores es difícil reconocer cuál puede tener mayor efecto en condiciones naturales o de manejo, incluso una sinergia de efectos. Este

enfoque experimental pretende analizar los efectos de los cambios ambientales asociados a las intervenciones en el dosel sobre múltiples especies nativas forestales simultáneamente y sobre sus herbívoros en los matorrales de la Patagonia.

Son varios los ensayos manipulativos de aumento de temperatura que han sido aplicados en el mundo para emular la influencia del calentamiento global (Marion et al., 1997; Kimball, 2005; Netten et al., 2008; Chung et al., 2013), pero son escasos en bosques templados, en la Patagonia y evaluando la interacción con insectos herbívoros (Tercero-Bucardo et al., 2007; Chung et al., 2013). Si bien es un desafío y puede ser discutido el valor de su aplicación, estos experimentos manipulativos representan un paso más en el entendimiento del ecosistema bajo estudio en un escenario predicho (De Frenne, 2010; Chung et al. 2013). El uso de "open-top chambers" (OTC) es el método pasivo más común, simple y barato de aproximación, y tomando sus características más importantes se pueden diseñar estructuras de plástico de invernadero (De Frenne et al., 2010; Chung et al., 2013). Los OTC o sistemas similares podrían ser herramientas de gran valor para predecir potenciales respuestas del cambio climático en bosques templados. De esta manera, se pretende conocer cómo responden las plantas y sus herbívoros a un aumento experimental de temperatura, en interacción con un gradiente de cosecha.

Estructura de la tesis

Objetivo general:

El objetivo general de esta tesis doctoral es estudiar qué combinación de prácticas de manejo de plantación de especies forestales nativas en un gradiente de extracción de biomasa, optimiza la biodiversidad de herbívoros del matorral y el rendimiento de las especies forestales nativas, evaluando a su vez respuestas interespecíficas y frente a un potencial aumento de temperatura. Para lograr esto, trabajé en un sistema experimental de manejo en un matorral

mixto con diferentes intensidades de uso forestal (cosechas) y seis especies forestales nativas.

Capítulo 2

En este capítulo describo el sistema de estudio (i.e. los matorrales), el estado de conocimiento de las especies nativas de valor maderero así como de los herbívoros asociados a estas especies. Adicionalmente describo el sitio de estudio y la metodología utilizada (experimentos de cosecha y plantación). Y de manera general menciono las mediciones de las variables respuestas en plantas y de las condiciones ambientales, al igual que el enfoque de análisis estadístico.

Capítulo 3

El objetivo de este capítulo es evaluar cómo las intensidades de cosecha en un matorral influyen en la tasa de daño y diversidad de herbívoros artrópodos, así como en el crecimiento y supervivencia de árboles juveniles plantados de *N. obliqua* (Figura 1.1). Específicamente, mis preguntas de estudio abordaron si existen intensidades de cosecha óptimas para conservar la diversidad de herbívoros en conjunto con el rendimiento de los árboles, y comprender si una mayor diversidad de herbívoros está asociada con un mayor daño de las hojas.

Capítulo 4

El objetivo de este capítulo es evaluar diferencias interespecíficas en la respuesta de las plantas a intensidades de cosecha crecientes, en función de las tasas de daño y diversidad de herbívoros artrópodos que sostienen, así como en sus tasas de supervivencia y crecimiento, usando seis especies leñosas nativas de alta calidad (i.e., *Austrocedrus chilensis* y cinco especies del género *Nothofagus*) dentro de un matorral mixto (Figura 1.1). Específicamente, mis preguntas de investigación abordaron (1) si existe una intensidad de cosecha óptima que puede lograr tanto la conservación de la diversidad de herbívoros como un alto rendimiento de árboles de las diferentes especies, (2) si algunas especies nativas forestales tienen mejor rendimiento en este contexto mientras sostienen diversos gremios de herbívoros y, a fin de

comprender las consecuencias de este manejo sobre el matorral, evalué (3) si la diversidad de herbívoros en plantas silvestres se ve o no afectada por las intensidades de cosecha.

Capítulo 5

En este capítulo el objetivo es conocer cómo seis especies nativas de interés maderero (*A. chilensis* y cinco especies del género *Nothofagus*) y sus herbívoros asociados, responden a cambios microambientales dados por la cosecha (enfoque observacional) así como por un aumento experimental de temperatura del aire (enfoque experimental) (Figura 1.1). Específicamente me pregunto, 1) cómo responden los herbívoros (daño y diversidad) de plantas nativas de interés maderero a un aumento local de temperatura en interacción con un gradiente de cosecha; 2) cómo responden las especies nativas de interés maderero (supervivencia y crecimiento) a un aumento local de temperatura en interacción con un gradiente de cosecha; y 3) qué factores ambientales tienen mayor importancia en las tasas de herbivoría así como en la performance de los árboles plantados.

Capítulo 6

En este capítulo realizo una síntesis de los principales resultados encontrados, discutiendo sus implicancias locales y globales. Asimismo, propongo cuales pueden ser las futuras líneas de investigación para comprender mejor los patrones encontrados y dadas las limitaciones de mi tesis.

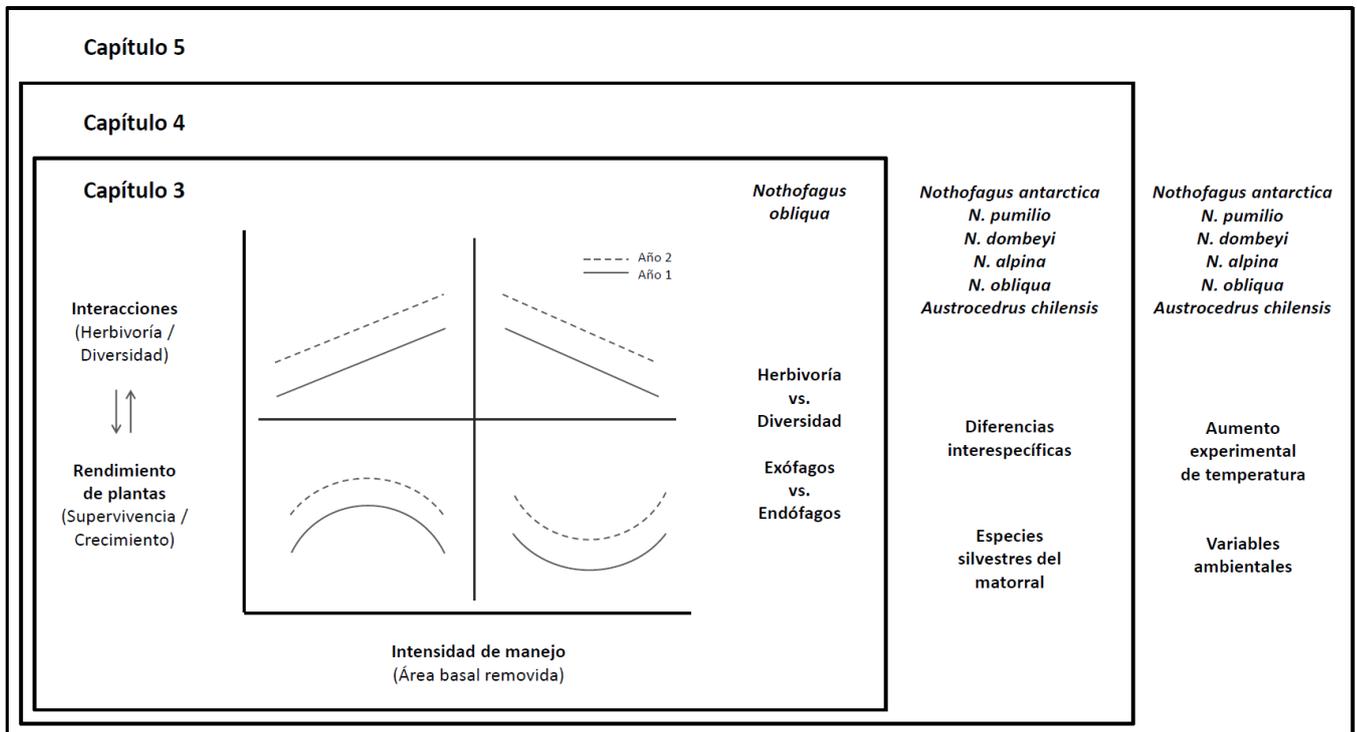


Figura 1.1. Diagrama con variables que componen los tres capítulos de resultados de mi tesis. En el panel central se pueden ver las posibles respuestas lineales o no lineales de las variables medidas en plantas de especies forestales nativas, plantadas bajo intensidades de cosecha crecientes. **Capítulo 3:** Respuesta de herbivoría y rendimiento de *Nothofagus obliqua* a un gradiente de cosecha. Verificar correlación entre diferentes mediciones de daño y diversidad de gremios de herbívoros. Verificar patrones lineales o no lineales y diferencia entre años. **Capítulo 4:** Respuesta de herbivoría (frecuencia de daño y diversidad de gremios) y rendimiento de árboles plantados (supervivencia y crecimiento) de seis especies contrastantes a la intensidad de manejo. Verificar diferencias entre años y especies fundamentalmente. Además, respuesta de herbivoría (frecuencia de daño y diversidad de gremios) en seis especies del matorral a la intensidad de manejo. **Capítulo 5:** Respuesta de herbivoría y rendimiento de árboles plantados de seis especies a un aumento experimental de temperatura. Adicionalmente comprender cuáles de los factores ambientales modificados por el gradiente de cosecha, son de mayor importancia para las variables de herbivoría y rendimiento de las plantas.

Capítulo 2

Sistema de estudio, aspectos generales del sitio de muestreo y de la metodología



Bosques y Matorrales

Los bosques andino-patagónicos presentan heterogeneidad en cuanto a su composición y a su estructura, comprendiendo bosques perennifolios (zonas occidentales bajas y húmedas), bosques magallánicos (al suroeste, deciduos y mixtos siempreverdes-deciduos), bosques deciduos (en altura o en valles), y bosques bajos y matorrales (en zonas australes o de transición), entre otros (Barthelemy et al., 2008). Si bien hay diferentes especies dominantes, en la mayoría predominan especies arbóreas del género *Nothofagus*, y en el caso de los bosques orientales del norte predomina *A. chilensis*. Estas comunidades,

que van desde aquellas selváticas a boscosas o arbustivas, si bien están determinadas en última instancia por el gradiente de precipitaciones y por la geomorfología, también están sujetas a otros componentes claves, tales como el manejo y los incendios, que actual e históricamente modelan estos paisajes boscosos o arbustivos en transición. Tal es el caso de los bosques mixtos bajos o matorrales en Patagonia norte (Veblen et al., 1996; Barthelemy et al., 2008).

En Patagonia norte, los matorrales están dominados por especies arbóreas y arbustivas nativas de rápido crecimiento, heliófilas y rebrotantes (Gyenge et al., 2009; De Paz et al., 2013); las cuales son pioneras en la sucesión luego de disturbios como el fuego y son un componente clave de la biodiversidad, proveyendo hábitat para herbáceas y briófitas, invertebrados del suelo y del follaje, entre otros. Estos ecosistemas se desarrollan latitudinalmente entre los 37° S a 55° S, (Reque et al., 2007). Pueden ser puros de ñire (*Nothofagus antarctica* (Forst.) Oerst.), o mixtos donde otras especies arbóreas acompañan al ñire, como el radial (*Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels ex J.F. Macbr.), laura (*Schinus patagonicus* (Phil.) I. M. Johnst. ex Cabrera) y retamo (*Diostea juncea* (Gillies ex Hook.) Miers) (Gyenge et al., 2009), y en menor medida también pueden estar presentes el maitén (*Maytenus boaria* (Mol.)), palo piche (*Fabiana imbricata* Ruiz et Pavón), notro (*Embothrium coccineum* J. R. Forst. et G. Forst.) y chacay (*Discaria chacaye* (G. Don) & Tortosa). Ambos tipos ocupan, fundamentalmente, fondos de valles y laderas bajas hasta los 1.200 m s.n.m. (Reque et al., 2007).

Las especies leñosas que componen los matorrales tienen adaptaciones (lignotubérculos) que les permiten sobrevivir a los incendios cuando estos no son de gran severidad, rebrotando rápidamente (Tiribelli et al., 2018). Los matorrales mixtos, en la fase de iniciación post-incendio, forman un rodal multiespecífico, pero en ausencia de disturbios los rodales pueden ser dominados por *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), y/o *Nothofagus dombeyi* (coihue, Veblen & Lorenz 1987, 1988; Nuñez et al., 2009). No obstante, la conversión hacia un bosque o comunidad dominada por ciprés de la cordillera, muchas veces no se cumple, ya que los matorrales son las comunidades más pirófilas de los bosques andinos patagónicos y esta

dinámica suele ser interrumpida por la ocurrencia de nuevos incendios (Mermoz et al., 2005; Morales et al., 2015). Asimismo, estos ecosistemas se encuentran entre los bosques más cercanos a centros urbanos y frente a disturbios tales como incendios tienden a generar ciclos de retroalimentación positiva (Raffaele et al., 2014), interrumpiendo su sucesión hacia estadios menos ignífugos y fomentando mayor frecuencia y severidad de incendios. Dicha vulnerabilidad evidencia la necesidad de desarrollar prácticas de manejo que minimicen estos efectos.

Entre los diferentes ecosistemas boscosos de Patagonia, los matorrales fueron históricamente considerados una comunidad de bajo valor económico y ambiental (Laclau, 1997), lo que ha llevado a su reemplazo por otros usos del suelo posteriores a extracciones masivas de biomasa, como las forestaciones mono-específicas de coníferas exóticas y ganado bovino (Sarasola et al., 2006, Raffaele et al., 2014). El uso de la biomasa ha sido principalmente como leña por los pobladores locales, dado su alto poder calórico (Gowda et al., 2014; Goldenberg et al., 2018). Sin embargo, su uso y extracción no fueron nunca sistematizadas, como así tampoco se ha evaluado a la fecha su tasa de recuperación y la provisión de recursos de estos ecosistemas post cosecha. Teniendo en cuenta el valor productivo y ambiental de los matorrales nativos de la Patagonia norte, el manejo de estos matorrales con fines energéticos debe basarse en extracciones y cortas parciales, dejando una cobertura forestal permanente para garantizar la provisión de servicios ecosistémicos y la sostenibilidad del sistema (Ley Nacional 26.331).

La baja valorización de los matorrales contrasta con el conocimiento actual, que los ubica entre los ecosistemas más diversos (Speziale et al., 2011) y con alto valor productivo (Goldenberg et al., 2020). Por este motivo, es fundamental un manejo adecuado de estos bosques que promueva su conservación y su eventual transición hacia sistemas matorral-*Austrocedrus chilensis* o matorral-*Nothofagus* promoviendo la biodiversidad, los productos del bosque y los servicios ambientales (Clavaín, 2004; Mermoz et al., 2005). Este conocimiento es imperioso, dado que, a la fecha no existen estudios experimentales en los matorrales de Patagonia Norte que evalúen el efecto de

distintas prácticas de manejo sobre la dinámica del mismo, sea en vistas de interacciones ecológicas o aspectos productivos.

La normativa vigente referida al manejo sostenible de bosques está encuadrada en la Ley Nacional de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos (LN 26.331), y en la provincia de Río Negro la Ley Provincial de Protección del Bosque Nativo (LP 4.552). Esta legislación prohíbe el reemplazo de la mayoría de los matorrales por forestaciones de especies exóticas, ya que se busca promover los servicios ecosistémicos que brinda el bosque y que sean manejados sosteniblemente (SAyDS, 2015). Adicionalmente, la normativa promueve la plantación, el enriquecimiento y la restauración, incrementando el número de individuos, de especies o de genotipos en los bosques nativos o entre la vegetación existente. La aplicabilidad de estas normativas y su valor productivo es altamente factible dada su distribución en la región, al estar muy asociados a los centros urbanos de la zona, (Gowda 2013) y su abundante cobertura, ocupando aproximadamente 130.000 hectáreas en la provincia de Río Negro (Oddi et al. 2019). De esta manera, el marco legal propicia las condiciones para trabajar en tecnologías que formen parte de un manejo sustentable, tales como cortas parciales del bosque y plantación de especies nativas.

Manejo de bosque, cosechas y raleo

Los parches de luz y las aperturas del dosel en los bosques se pueden obtener artificialmente mediante el raleo, clareo o cosechas parciales (Zhou et al. 2013). Los raleos o clareos se pueden implementar con la apertura de un rodal mediante la eliminación de individuos dominantes, enfermos y dañados, dejando suficiente espacio para que los árboles crezcan de manera saludable en el futuro (Delvaux 1968, Sylviculture-Nancy 1969, Poorter et al.2018). Alternativamente, sólo se puede extraer los ejemplares con mejores condiciones, siendo esta práctica normalmente poco eficiente pensando en términos productivos a futuro, ya que se empobrece el sistema (conocido como floreo, Donoso Zegers, 2013). Estas prácticas se utilizan ampliamente en el

manejo forestal, con efectos en la producción de madera, la eficiencia del crecimiento, la dinámica del suelo y la redistribución de los recursos (Makinen e Isomaki 2004, Campbell et al. 2008). El aclareo puede reducir el cierre del rodal y, por lo tanto, proporcionar las condiciones adecuadas para la regeneración natural, el crecimiento del sotobosque y el establecimiento de nuevos individuos de plantas (Zhu et al.2003, Campbell et al.2008, Poorter et al.2018). Por esta razón, se considera un tratamiento silvícola importante que a menudo se aplica como parte del proceso de regeneración (Poorter et al. 2018).

Los raleos pueden ser comúnmente selectivos o sistemáticos. El primero consiste en la remoción de árboles según sus méritos individuales (Comisión Forestal 2015) y se basa en la tasa v / V entre el volumen promedio de árboles talados (v) y el volumen promedio de árboles en el rodal antes del aclareo (V). (Sylviculture-Nancy 1969, Poorter et al.2018). Este último, el tipo de cosecha utilizado en esta tesis, consiste en una remoción predeterminada mediante fajas o cortes en línea (Comisión Forestal 2015). Este sistema puede promover la regeneración, el desarrollo de una cubierta de dosel heterogénea y también puede mejorar la diversidad (Ishii et al. 2008). Además, resulta más fácil y económico de implementar, aunque puede resultar en pérdidas de volumen (Comisión Forestal 2015). Además, Delvaux (1968) clasificó los raleos según su periodicidad, densidad e intensidad. La intensidad se define a menudo como “débil, moderada o fuerte” (Poorter et al., 2018), aunque los autores suelen abordar este aspecto estableciendo niveles de raleo como porcentajes y proporciones fijas. En el sur de la región patagónica se aplican

Los bosques australes dominados por *Nothofagus*, han sido aprovechados, regenerados y manejados según múltiples propuestas (Martínez Pastur et al., 2000; Cellini et al., 2003, 2013) basadas principalmente en criterios económico-forestales (costos, rendimiento y crecimiento) para buscar transformar el bosque primario en bosques secundarios manejados con una alta productividad maderera. Un método de regeneración conocido es la corta de protección, propuesta para *N. pumilio* por Schmidt & Urzúa (1982). Método que prioriza los valores económicos de producción por sobre el impacto en la biodiversidad (Cellini et al., 2013), interviniendo progresivamente el bosque a lo

largo de su ciclo, que se inicia con una corta de regeneración que abre el dosel, uniformemente distribuidos para la estimulación del crecimiento de la regeneración, para luego cortar los individuos remanentes (corta final); con tratamientos intermedios (podas y raleos) hasta la aplicación de la corta de regeneración. A partir de 1980 se incluyó la conservación de la biodiversidad y los ciclos naturales del bosque dentro del manejo forestal, a fin de establecer nuevos métodos de regeneración (Martínez Pastur et al., 2010). Para lograr la sostenibilidad del sistema bajo manejo, implicó retener sectores del bosque original. Estos sectores de retención pueden ser de diferentes grados y diseños, por ejemplo la retención dispersa en forma de árboles dispuestos en forma homogénea, o la retención agregada que consiste en dejar una porción remanente de la cubierta forestal luego del aprovechamiento, formando manchones o islas de distintas formas y tamaños (del 1% a más del 40% de la superficie bajo manejo) para mantener la biodiversidad del bosque. El método de retención variable prioriza la conservación de la biodiversidad manteniendo sectores de retención en forma dispersa y agregada (Martínez Pastur et al., 2005), pero también el rendimiento y los costos de cosecha. Este método incluye dejar sectores circulares sin intervención de 60 m de diámetro (uno por hectárea), resguardando las características bióticas y abióticas del bosque original (incluyendo una retención dispersa de 10-15 m² ha⁻¹ compuesta por árboles dispersos entre la retención agregada). Los arboles remanentes deben ser dominantes de amplia copa, para protección y producción de semillas, árboles perchas, muy viejos, secos, o con huecos para la nidificación de varias especies de aves. En la zona de producción del sistema planteado se utiliza una producción basada en raleos, podas y una corta final.

Más allá de todo el conocimiento en relación al aprovechamiento forestal, en Patagonia Norte hay un gran trabajo por hacer evaluando sistemas con dichos objetivos, evaluando además gradientes de cosechas, y combinando con otros manejos como las plantaciones forestales.

Plantaciones en la región Patagónica y especies de interés forestal

Las plantaciones de especies nativas o similares, tal cual promueve la normativa (LN 26.331; LP 4.552), no son las prácticas más comunes en Patagonia. Si bien existen diversos estudios con foco en las especies nativas de valor maderero, principalmente asociados a sus dinámicas de regeneración, con algunos ejemplos de utilización para fines productivos (Donoso & Promis, 2015). En general, no hay estudios experimentales evaluando el rendimiento en simultáneo de varias especies nativas maderables de alto valor comercial, en especial en combinación con otras prácticas de manejo previas como ser un gradiente de extracción de biomasa. La plantación de especies nativas de la región con cualidades forestales, si bien tendrían rotaciones mayores debido a sus menores tasas de crecimiento en comparación con algunas especies exóticas (Veblen, Young & Orme, 2007; Bava, Loguercio & Salvador, 2015), son de especial interés al incorporar beneficios adicionales a aquellos comerciales. En particular, su producción permitiría mantener la biodiversidad que los mismos sustentan, aumentar el valor maderero del bosque a largo plazo y establecer una dinámica en los ciclos productivos alternando cosechas parciales y plantaciones forestales (Chauchard et al., 2015; Garibaldi et al., 2016). Adicionalmente, las mismas reducirían los riesgos asociados a las plantaciones de especies exóticas como la propagación de incendios, la posible invasión de plantas, patógenos y/u otros organismos exóticos asociados (Cusack & Montagnini, 2004). Por otro lado, es incierto que tan importantes podrían ser los impactos de estos nuevos sistemas productivos que incluyen especies forestales nativas sobre la biodiversidad preexistente, pensando en el manejo per-se (asociados a la escala de las plantaciones, de la cosecha, independientemente del origen de las especies), los cambios debido al aporte de nutrientes por la gran producción de biomasa (hojarasca de *N. obliqua* y *N. alpina* por ejemplo), interacciones no esperadas o no deseadas de enemigos naturales que si bien estén asociados a los árboles plantados pueden aferrar a plantas de la matriz (hongos, artrópodos específicos, patógenos). Por su parte, las plantaciones de especies exóticas (como las del género *Pinus sp.* o *Pseudotsuga menziessi*), más allá de ciertas ventajas como la versatilidad de plantaciones, rápido crecimiento y valores bajos de producción en el mercado

maderero (Schlichter & Laclau, 1998), provocan alteraciones negativas en la diversidad de especies nativas (Rusch & Lantschner, 2015). A su vez, las plantaciones forestales combinadas con un bosque con manejo, especialmente aquellas con especies nativas, mejoran características como la producción potencial de madera, el componente arbóreo a largo plazo y la conservación de la biodiversidad asociada (Bava, Loguercio & Salvador, 2015; Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017). El manejo leñero del matorral con esquemas de manejo de baja y media intensidad, aprovechando el rebrote de las especies y respetando los turnos de corta establecidos para mantener el recurso, podría ser una alternativa a su reemplazo por forestaciones de coníferas exóticas, si se consideran diferentes aproximaciones en la toma de decisiones (ej. aspectos económicos, ambientales, sociales, etc.). Sin embargo, sigue siendo un desafío evaluar qué especies de árboles nativos podrían ser ideales para tales prácticas de manejo combinadas; y qué nivel de intensidad de aprovechamiento conduciría a la mayor productividad de árboles y una biodiversidad sostenida.

Las seis especies que seleccioné para esta tesis, se encuentran entre las especies nativas de la región Patagónica con mayor valor maderero: *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et. Boutelje (ciprés de la cordillera), *Nothofagus alpina* (Poepp et Endl.) Oerst. (raulí), *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. (ñire), *N. dombeyi* (Mirb) Oerst. (coihue), *N. obliqua* (Mirb) Oerst. (roble pellín) y *N. pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser (lenga).

En Patagonia, tanto en Argentina como en Chile, la investigación forestal es extensa y ha permitido el avance de la silvicultura de numerosas especies nativas de alto valor forestal y productivo como las seleccionadas, el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) y árboles del género *Nothofagus*, conjugando aspectos ecológicos, evolutivos y productivos de estas especies (*A. chilensis*: Veblen et al., 1995; Gobbi & Schlichter, 1998; Kitzberger et al., 2000; Young et al., 2000; Arturi et al., 2001; Pastorino et al., 2001; Pastorino & Gallo, 2002; Enricci & Massone, 2003; Oudkerk, 2003; Letourneau et al. 2004; Urretavizcaya, 2002 y 2004; Rovere et al., 2004; Perdomo et al., 2007; Basil et al., 2009; Nuñez et al., 2009; del género *Nothofagus*: Mutarelli & Orfila, 1971;

Aguilera & Fehlandt, 1981; Donoso, 1993; Read & Hill, 1985; Grosse, 1988; Veblen, 1989; Kelty et al., 1993; Alberdi, 1996; Ramírez et al., 1997; Weinberger & Ramírez, 2001; Peyrou, 2002; Kelty, 2006; y específicamente de *N. pumilio* (lenga): Bauerle, 1997; Martínez Pastur et al., 2001; González et al., 2006; Srur et al., 2008; Gönc et al., 2015; *N. dombeyi* (coihue), *N. alpina* (raulí) y *N. obliqua* (roble pellín): Young et al., 2000; Pastorino & Gallo, 2002; Donoso et al., 1993, 1999, 2006, 2007, 2009; Flores et al., 2006; Ríos, 2008; Donoso & Soto, 2010; *N. antarctica* (ñire): Burns, 1993; Stecconi et al., 2000; Peri et al., 2006, 2008 y 2010; Vergara et al., 2010; Ivancich et al., 2011). No obstante, más allá de los estudios mencionados y de otros tantos, no hay estudios ecológicos y productivos de plantaciones con fines comerciales para estas especies, de manera simultánea y bajo un gradiente de cosecha.

Entre las especies leñosas nativas de la Patagonia, los árboles del género *Nothofagus* y *A. chilensis* son especies dominantes del dosel con una madera de alta calidad; y por lo tanto, son candidatos ideales para plantaciones forestales (Donoso & Promis, 2015). Aún más, estas especies son particularmente interesantes ya que difieren ampliamente en sus características foliares y distribución geográfica. El área de estudio en el cual desarrollé mi tesis, está incluida dentro del rango latitudinal de distribución de *A. chilensis*, *N. antarctica*, *N. dombeyi* y *N. pumilio*, aunque *N. pumilio* crece naturalmente a aproximadamente 200 m por encima de la altitud promedio de las parcelas experimentales (Veblen et al., 1996). Por otro lado, *N. alpina* y *N. obliqua* crecen naturalmente en latitudes más bajas, pero el sitio experimental incluyó su área potencial de plantación (Barbero et al., 2011; Azpilicueta et al., 2016). En torno a las interacciones planta-herbívoro, hay ciertas características en los *Nothofagus* que se pueden atribuir a roles anti-herbívoro, como hojas coriáceas y presencia de compuestos fenólicos y taninos, lo que indicaría resistencia generalizada al consumo por insectos, esperable de plantas aparentes y longevas (Mc Quillan, 1993 y Rusell et al., 2000).

Las especies de valor maderero seleccionadas en esta tesis son nativas en Argentina, pero también en Chile, donde normalmente presentan mayor rango latitudinal de distribución, y en cuanto al manejo, mayores experiencias y

estudios relacionados a la silvicultura (Donoso Zegers, 2013, Donoso & Promis, 2015; Gut, 2017). Si bien en la Patagonia estos árboles tienen mayores usos madereros o leñeros, también poseen amplios usos medicinales y gastronómicos menos utilizados pero muy valorados en la cultura local (Kutschker, Menoyo & Hechem, 2002; Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017). Una de las especies endémicas de los bosques occidentales en Patagonia es *A. chilensis* (ciprés de la cordillera, lahuan, len). Especie dioica de la familia Cupressaceae conocida por su calidad para mueblería, carpintería en general y postes, por su madera liviana, aromática, durable y resistente, así como por su fuste normalmente bien recto. Se distribuye desde la provincia de Neuquén hasta Chubut, hasta los 1800 msnm, habita suelos pedregosos de origen volcánico, típicamente en laderas de exposición norte. Forma bosques puros o mixtos con *N. dombeyi*, y es una de las pocas especies nativas que puede superar los 1000 años (Barthelemy et al., 2008; Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017).

Por otro lado, la familia Nothofagaceae cuenta con nueve especies en Sudamérica, y 35 especies en total teniendo en cuenta los países de Oceanía. Una de las seis especies en Argentina es *N. dombeyi* (coihue, coigüe), de hábito perennifolio y la que alcanza mayor porte con un fuste cilíndrico y recto. Su madera es dura, de gran resistencia mecánica, empleada para muebles e históricamente para muelles. Se lo encuentra en asociación a suelos húmedos, costas de lagos y ríos, así como en laderas sur, creciendo desde Neuquén hasta Chubut (Barthelemy et al., 2008; Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017).

Las otras cuatro especies seleccionadas del género *Nothofagus* son caducifolias. Por un lado, muy próximas entre sí y con los “coihues” son *N. antarctica* (ñire, ñirre, roble, hualo, anís) y *N. pumilio* (lenga, roble blanco, roble de Magallanes, leñar), que presentan la mayor distribución dentro del género, desde Neuquén hasta Tierra del Fuego, y según la altitud y las condiciones del sitio pueden formar bosques o matorrales. *N. antarctica* puede habitar altitudes diversas dentro del mismo rango latitudinal, pero *N. pumilio* constituye casi exclusivamente los bosques de mayor altura en cada franja latitudinal, marcando el timberline. *N. antarctica*, que alcanza hasta unos 20m y es de los

menos longevos del género (120 años), se ha utilizado principalmente como leña y construcciones rurales, debido a su madera más irregular. *N. pumilio* se utiliza para carpintería, construcciones, tonelería, industria naval, y postes, entre otros. Esta última, puede crecer hasta 30 m y vivir hasta unos 350 años (Barthelemy et al., 2008; Premoli et al., 2012; Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017).

Por último, las especies con menor rango de distribución y bosques fragmentados que habitan en el centro y sur de la provincia de Neuquén, son *N. obliqua* (roble pellín, hualle, coyán, roble de Neuquén) y *N. alpina* (raulí, roblín, ruil, cedro del sur). Ambas son cultivadas en Europa para producir madera. Actualmente se discute si estas dos especies deben seguir perteneciendo al género *Nothofagus* o pasar al género *Lophozonia* (Heenan & Smissen, 2013; Hill, Jordan & Macphail, 2015). Ambas especies pueden crecer hasta los 40 m, con fustes rectos y cilíndricos, usualmente sobre suelos húmedos, pero bien drenados, conformando bosques puros o mixtos con *N. dombeyi* y *N. obliqua* en general en zonas más bajas. La madera de las dos especies es de las más preciadas del género, resistentes, ricas en taninos, utilizadas en mueblería, carpintería, construcciones, embarcaciones e instrumentos musicales (Barthelemy et al., 2008; Premoli et al., 2012; Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017). Las especies seleccionadas se encuentran entre las más utilizadas y valoradas de la región, y adicionalmente conjugan diferencias en torno a su distribución, preferencia de sitios y características morfológicas; que valen la pena poner a prueba simultáneamente en un experimento de manejo silvícola.

Herbivoría, diversidad y manejo

Nuestro conocimiento de la respuesta biótica bajo prácticas de manejo en los matorrales es aún incipiente, pero prometedora. Si bien es posible aplicar algunos conceptos teóricos ecológicos y de manejo para intentar predecir dichas respuestas, es clave el conocimiento de la dinámica local. Aunque lógicamente, las respuestas pueden depender de las prácticas

aplicadas y del tipo de bosque. Los pocos trabajos que han estudiado el crecimiento de especies vegetales en los matorrales en la Patagonia norte se han centrado en bosques no manejados, en el marco de una restauración y/o analizando la dinámica de la vegetación post-incendio (Gyenge et al., 2008; Landesmann et al., 2016; Tiribelli et al., 2018). Además, existen pocos estudios de carácter ecológico en bosques y matorrales en los cuales se desarrollen prácticas extractivas, los que se enfocan en variables de crecimiento de la vegetación remanente o en la diversidad de plantas, y sólo algunos en torno a la fauna, y muy pocos en las respuestas de herbívoros y/o de especies plantadas en ese contexto. Por ejemplo, varios trabajos evaluaron múltiples respuestas en bosques con retención variable en el sur de la Patagonia (Spagarino et al., 2001, Peri et al., 2016, Martínez-Pastur et al., 2016, 2017; Lencinas et al., 2011, 2014; Soler et al., 2016). Rusch et al., (2005) estudió la diversidad de especies y cambios en la vegetación frente a un gradiente de disturbio en Chubut así como Quinteros et al., (2010), Gönc et al., (2015) y Pafundi et al., (2016) en diferentes rodales de *N. antarctica*. Y recientemente estudios en el mismo sitio experimental donde desarrollo mi tesis, que han evaluado respuestas en los rebrotes, diversidad de plantas, polinizadores y hongos (Coulin et al., 2019; Agüero et al., 2020; Carrón, et al., 2020; Goldenberg et al., 2020; Chillo et al., 2020). Si bien hay resultados encontrados para las diferentes variables predictoras mencionadas anteriormente, el experimento de cosecha ha generado cambios en la mayoría, incluso con respuestas no lineales beneficiando la diversidad de plantas así como a la riqueza de polinizadores y de hongos. Por lo cual, este escenario hace pensar que los herbívoros se verán afectados por la cosecha, aunque existen diferentes mecanismos que podrían explicar las posibles respuestas al manejo (Ver Capítulo 3).

Los artrópodos se encuentran entre los principales consumidores de la biomasa foliar de especies del género *Nothofagus* en la Patagonia, aunque no así para *A. chilensis*. Los herbívoros más conspicuos pertenecen a los órdenes Lepidoptera (Geometridae, Noctuidae, Saturnidae, Heterobathmiidae), Coleoptera (Curculionidae, Buprestidae), Hymenoptera (sínfitos o sawflies, Cynipidae), Homoptera (Psyllidae), Diptera (Tephritidae) e Hemiptera (Gentili &

Gentili 1988, McQuillan 1993). Adicionalmente, hay varios ejemplos de agallas causadas por ácaros, entre otros grupos, en las hojas de especies del género *Nothofagus* (Acari, Eriophyoidea, Quintero et al., 2014). En cuanto a *A. chilensis*, hay pocos registros de herbívoros (Serra et al., 2015), aunque se sabe que hay un Homoptero exótico que lo ataca (Homoptera, *Cinnara cupressi*, Montalva 2010). Tal cual mencioné hay varios casos de herbívoros artrópodos específicos (en general herbívoros endófagos representados por gremios tales como minadores, galígenos y succionadores), así como una gran cantidad de insectos de vida libre que pueden consumir varias especies de plantas, entre ellos los insectos defoliadores como por ejemplo *Epistomentis pictus* (Buprestidae) que se alimenta de *N. dombeyi*, *N. pumilio*, *N. alpina* y *N. obliqua* (Grandón, 1996) u *Ormiscodes amphimone* (Saturniidae) de dieta muy generalista (Paritsis et al., 2010).

Los trabajos más relevantes que han aportado valiosa información sobre las tasas de herbivoría e insectos asociados a las especies del género *Nothofagus* son los estudios comparativos de Mc Quillan (1993), Rusell et al., (2000) y Lavandero et al., (2009), que incluyen a las especies del género *Nothofagus* presentes en Nueva Zelanda y Australia, evaluando tasas de daño en bosques naturales. Por otro lado, una vasta lista de insectos asociados a las especies sudamericanas de *Nothofagus*, pero sin evaluar tasas de daño, han sido reportadas (Gentili & Gentili 1988), así como algunos estudios más recientes comparativos entre *Nothofagus* perennifolios versus caducifolios (Piper et al., 2014, 2019). Si bien se han observado en la región eventos tipo “outbreaks” (episodios de defoliaciones masivas, sobre *N. pumilio* por parte de lepidóteros del género *Ormiscodes*) (Paritsis et al., 2010), así como registros de varios gremios de insectos que consumen crónicamente las hojas de *N. pumilio* (Gentili & Gentili, 1988; Mazía et al., 2004), los episodios de defoliaciones masivas no representan el común denominador en la relación planta-herbívoro para estos bosques. No obstante, las tasas de daño si pueden alcanzar valores muy altos según la especie, el área geográfica y el año (Piper et al., 2014). De hecho, en el mundo se estima que los insectos herbívoros consumen entre el 5% y el 18% de la biomasa vegetal (Turcotte et al., 2014). Por ejemplo, para *N. pumilio*, se ha informado que entre el 35 y el 70% de las hojas producidas cada

año son consumidas parcial o totalmente por insectos folívoros (Piper et al., 2014). De esta manera, los artrópodos herbívoros son un ensamble relevante en la diversidad de organismos del bosque. Asimismo, los mismos también pueden controlar el rendimiento de los árboles, incluso a una escala poblacional; afectando la productividad primaria y la circulación de nutrientes (Mazía et al., 2004; Piper & Fajardo, 2014; Raffaële et al., 2014). Con lo cual, en el contexto de desarrollo de tecnologías de manejo sustentable, su estudio es crítico a fin de evaluar su impacto sobre la producción a la vez de su valor ecológico y de conservación.

Aspectos generales del sitio de estudio y de la metodología

Sitio de estudio

La presente tesis se enmarca en un programa experimental de manejo realizado en un matorral multiespecífico de alta densidad cerca del paraje El Foyel, en la provincia de Río Negro (41°38'48,44" S, 71°29'59,06" W) (Figura 2.1). Todo el trabajo de muestreo se realizó en base a este programa experimental, entre los años 2013 y 2015, montado en el marco y financiamiento de los Proyectos PICT-2011-0335 ("Controles ambientales y genéticos de la herbivoría en bosques de la Patagonia"), SILVA 20 ("Manejo sustentable de bosque nativo y de bosque invadido con pinos exóticos en Río Negro") y PICT 2013 1079 ("Tecnología de procesos en el bosque mixto nativo: interacciones aéreas y subterráneas entre plantas e insectos"). El programa experimental fue desarrollado dentro de un predio privado, el cual ha tenido en los últimos años el paso eventual de ganado vacuno (si bien se encuentra parcialmente alambrado) y el sitio aparentemente no ha sufrido incendios en los últimos 50 años por lo menos. Este sitio, dominado por matorrales multiespecífico, es representativo de uno de los tipos más comunes de matorrales en la provincia, dando la posibilidad de generar recomendaciones sólidas en función de las respuestas a los tratamientos de cosecha aplicados.

Fitogeográficamente, el sitio está ubicado en el Dominio Subantártico, de la región Andino Patagónica, Provincia Subantártica, y Distrito del Bosque

Caducifolio (Cabrera 1976), además de ser un sitio post-incendio. Las especies leñosas que conforman el matorral mixto son típicamente *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae), *Dioslea juncea* (Rhamnaceae), *Schinus patagonicus* (Anacardiaceae), *Lomatia hirsuta* (Proteaceae), *Embothrium coccineum* (Proteaceae), entre otras (Reque et al. 2007). La densidad de pies en el sitio es de 9847 ± 984 (pies ha^{-1}), con una edad de 50 años aproximadamente, el área basal promedio es de $46,7 m^2 ha^{-1}$ donde el diámetro promedio de los individuos arbóreos es de 6,1 cm, el diámetro medio cuadrático es de 7,3 cm y la altura dominante del sitio en promedio de 4,4 m, la altura dominante de *N. antarctica* de 6,1 m y el volumen de leña $149,5 \pm 56.0$ ($m^3 ha^{-1}$). La altitud es de 790 m.s.n.m., el clima es templado-frío, siendo las mayores precipitaciones en otoño e invierno. Las precipitaciones van desde los 920 mm a 1.300 mm anuales (Gallopín, 1978; Reque et al., 2007). Los datos climáticos históricos arrojan que las temperaturas medias en el sitio rondan los 8-9°C, con temperaturas máximas anuales promedio de unos 15°C y mínimas de 1,5°C; heladas presentes unos 120 días al año, humedad relativa anual del 65 %, y una temperatura anual de rocío de 2°C (Reque et al., 2007; Gyenge et al., 2009). Para el período estudiado, encontré que las precipitaciones fueron de aproximadamente 1100 mm anuales, las temperaturas medias anuales oscilan entre 8°C y 10°C, con una máxima de 17°C y una mínima de 2,5°C. La humedad relativa anual es de alrededor del 75% y la temperatura de rocío anual es de 3,9°C, y las heladas están presentes unos 80 días al año, principalmente durante junio-agosto. El suelo pertenece al grupo de los Hapludantes, siendo oscuro, poco arenoso y con raíces abundantes (5,75 pH, 8,18% C y 0,49% N).

Experimento de cosecha y experimento de plantación

Para llevar a cabo los objetivos mencionados, trabajé en 4 parcelas, cada una de 31,5 m x 45 m ($1418 m^2$), a las que se les aplicaron distintas intensidades de cosecha (i.e., área basal removida), seguidas por la plantación de 6 especies nativas de alto valor forestal (*Austrocedrus chilensis*, *Nothofagus alpina*, *N. pumilio*, *N. antarctica*, *N. dombeyi* y *N. obliqua*) en un diseño en

parcelas divididas (Figura 2.2). El experimento de cosecha y plantación fue desarrollado durante el otoño de 2013. Aplicamos cuatro niveles crecientes de intensidades de cosecha en cuatro parcelas. Las parcelas se alinearon (este-oeste) y se separaron aproximadamente 30 m entre sí. Cuantifiqué las intensidades de cosecha como el porcentaje de área basal removida (0%, 30%, 50% y 70%). La cosecha se realizó siguiendo seis fajas de diferentes anchos según las intensidades de extracción, entre parcelas. De esta forma, en la parcela con 30% de intensidad de cosecha, las seis fajas tenían un ancho de 1,5 m (dejando un espacio de 3,0 m de vegetación intacta entre fajas). En la parcela con 50% de intensidad de cosecha las seis fajas tenían 2.5 m de ancho (vegetación remanente de 2.0 m de ancho), y finalmente en la parcela con 70% de intensidad de cosecha las seis fajas tenían 3.5 m de ancho (vegetación remanente de 1.0 m de ancho). En la parcela de control, la vegetación se dejó sin cortar (0% de cosecha).

Dentro de las fajas, todos los árboles y arbustos fueron cortados con motosierra y motoguadaña a nivel del suelo, dejándoles la posibilidad de volver a crecer ya que en su mayoría son especies rebrotantes. Árboles jóvenes de *A. chilensis*, *Nothofagus alpina*, *N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. obliqua* y *N. pumilio* se plantaron para producción sustentable dentro de las fajas donde se realizó la cosecha, y se monitoreó su supervivencia y crecimiento durante dos temporadas de crecimiento. De las seis especies nativas arbóreas, cuatro (*A. chilensis*, *N. antarctica*, *N. dombeyi* y *N. pumilio*) crecen naturalmente en el rango latitudinal del sitio experimental, y solo *N. pumilio* crece naturalmente cerca de 200 m por encima de la altitud promedio de las parcelas experimentales (Veblen et al. 1996). Las otras dos especies (*N. alpina* y *N. obliqua*) aunque crecen naturalmente en latitudes más bajas, nuestro sitio experimental incluyó su área potencial de plantación (Barbero et al., 2011; Azpilicueta et al., 2016). En cada una de las seis fajas por parcela, se plantaron 30 plantines de cada especie (juveniles de 0,3-0,9 m de altura y de 3-4 años, edad óptima para mejorar el establecimiento después de la plantación); para un total de 720 árboles plantados. Los árboles jóvenes se obtuvieron de tres fuentes geográficas diferentes provenientes de las provincias de Río Negro y Neuquén. Para tener en cuenta las posibles diferencias entre los orígenes, se

utilizaron diez especímenes por especie de cada fuente. Los plantines se plantaron a 1,5 m de distancia a lo largo de cada línea, dando una densidad de plantación de 1269 plantas por hectárea. Se espera que estas densidades sean compatibles con el desarrollo de especies forestales silvestres (Azpilicueta et al., 2010). Este diseño permite estudiar la interacción entre la intensidad de cosecha y la plantación de nativas para compatibilizar la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos.

Mediciones en plantas: Rendimiento: supervivencia y crecimiento de las plantas.

De manera general, a cada uno de los individuos de las especies plantadas les registré la supervivencia y les medí la altura (desde el suelo hasta la parte más elevada de la planta, sin ser estirada). Supervivencia, altura y diámetro lo registré al comienzo y final de la temporada de crecimiento y se contaron las hojas a mediados de la etapa de crecimiento (Newton, 2007), para todos los individuos plantados (720 inicialmente). Estos censos se realizaron durante 2 temporadas de crecimiento, años 2013-2014 y 2014-2015. En la sección de metodología de cada capítulo describo luego, específicamente cuántos individuos fueron seleccionados en los distintos experimentos y de que especie medí estas variables para los objetivos particulares.

Mediciones en plantas: Herbivoría, daño foliar.

Registré herbivoría de artrópodos para los objetivos de los tres capítulos de resultados, en cada uno menciono específicamente en la metodología, cuántos individuos, de que especie y experimento. De manera general, para la medición de herbivoría, seleccioné al azar 2 individuos de cada origen de cada una de las especies plantadas (144 plantas). Además, seleccioné 6 especies leñosas representativas de los matorrales que estuvieran bien representadas en las 4 parcelas (remanentes post-cosecha), 15 individuos de cada especie: *Nothofagus antarctica*, *Lomatia hirsuta*, *Embothrium coccineum*, *Schinus patagonicus*, *R. cucullatum* y *M. chubutensis*.

En cada individuo cuantifiqué la frecuencia de daño foliar (proporción de hojas dañadas por cualquier tipo de herbívoro) y el área foliar dañada por cada gremio de insecto (i.e., suma del área foliar dañada por los artrópodos que consumen área foliar, excluyendo artrópodos galígenos y perforadores) (protocolos y clasificación en Gentili & Gentili, 1988; Mc. Quillan, 1993; Novotny et al., 2010; Garibaldi et al., 2010, 2011; Gossner et al., 2014). Las pequeñas ramas a las cuales les medí la herbivoría resultaron orientadas hacia los puntos cardinales de manera aleatoria, a una altura intermedia de la planta y con un máximo de hojas registradas (18). Ello permitió cuantificar cuánto del follaje producido es consumido por herbívoros y por lo tanto estimar indirectamente la pérdida en productividad forestal (en términos de crecimiento), así como el impacto de las prácticas de manejo sobre el ensamble de artrópodos herbívoros los cuáles son un componente importante en la cadena trófica (Garibaldi et al., 2010; Pocock et al., 2012). Para estimar la diversidad de gremios, utilicé la información de las mediciones de frecuencia de daño foliar. De esta manera calculé índices tales como el índice de Shannon-Wiener, el índice de Equidad de Shannon y también el índice de Margalef de riqueza (Magurran, 2004).

Experimento de aumento de temperatura

Para incrementar experimentalmente la temperatura alrededor de las plantas (Capítulo 5), diseñé invernaderos plásticos basándome en las características principales de los OTCs (Open Top Chambers), ITEX Corners y algunas otras metodologías similares (Molau & Molgaard, 1996; De Frenne et al., 2010; Chung et al., 2013). Principalmente debía generar un efecto de calentamiento alrededor de la planta con una abertura en la superficie (Molau & Molgaard, 1996; De Frenne et al., 2010). Así logré combinar los requisitos principales de un método pasivo de calentamiento con una versión sencilla y barata, utilizando plástico de invernadero (150 μ) que maximiza la radiación recibida (Flores Larsen et al., 2003) y resiste al menos 2 años. El diseño aumentó la temperatura circundante a las plantas entre 1°C y 2°C. Para permitir el ingreso de los artrópodos, un lado fue descubierto para analizar las

tasas de herbivoría además del rendimiento de los árboles ante un escenario de cambio climático. Coloqué los invernaderos individuales a 6 plantas de cada especie en cada parcela (2 de cada origen). Los invernaderos que construí fueron estructuras de base triangular, con dos caras cerradas y el vértice de unión direccionado hacia el norte con una altura apropiada para cada especie (dada la variabilidad en alturas promedio). Realicé, además, un tratamiento control de los invernaderos en individuos de *N. alpina*, colocando estructuras similares pero reemplazando el plástico por malla mosquitera, para así descartar posible efectos sobre variables ambientales y/o interferencia para los herbívoros. Estas estructuras de malla las apliqué en 6 individuos por tratamiento de cosecha (24 individuos), la cantidad estuvo determinada por el presupuesto. La supervivencia y el crecimiento fueron registrados con el mismo procedimiento anteriormente descrito. Para la medición en campo de herbivoría también utilicé la metodología antes mencionada, a todas las plantas con invernaderos y control de tela mosquitera (144 plantas con invernadero + 24 plantas con controles).

Caracterización de condiciones ambientales

Para caracterizar ambientalmente el efecto de cosecha y conocer mejor el efecto de cada variable climática, en todas las parcelas registré temperatura, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa (PAR, dentro y fuera de las fajas cosechadas, en las distintas intensidades de cosecha, y dentro y fuera de los invernaderos), además de tomar fotos hemisféricas (con lente ojo de pez). Las mediciones fueron realizadas con dataloggers colocados en cada parcela, además de mediciones puntuales para algunas variables (temperatura y humedad) y también coloqué una estación meteorológica Davis Vantage Pro 2 para caracterizar el sitio (temperatura del aire, humedad relativa, precipitaciones y punto de rocío).

Los factores ambientales serán reportados y analizados en detalle en el capítulo 5, donde también evalué el efecto de las variables ambientales en herbívoros y en los árboles plantados. De todas maneras, vale la pena hacer

un comentario sobre las respuestas en general de dichas variables. Los resultados demuestran que en general el manejo modificó las condiciones ambientales, siendo las mismas acordes y esperables en relación a la intensidad de cosecha. Por ejemplo, al aumentar la intensidad de cosecha aumentó el ingreso de radiación así como la temperatura en el verano, y la cantidad de heladas en invierno. Por otro lado, la humedad relativa del aire decreció con la intensidad de cosecha.

Análisis estadísticos

Analicé las diferentes variables mediante modelos lineales de efectos mixtos en el programa R, utilizando efectos fijos y aleatorios (Zuur et al., 2009; Pinheiro et al., 2016; R Core Team 2020). Como marco de estadística inferencial utilicé la inferencia multimodelo y la selección del modelo fue a través de una forma corregida del AIC (Burnham et al., 2011). Por otro lado, utilicé análisis NMDS para explorar diferencias en la composición de los gremios y correlaciones de Spearman para explorar las relaciones entre variables. En cada capítulo de resultados menciono específicamente las variables y modelos utilizados.

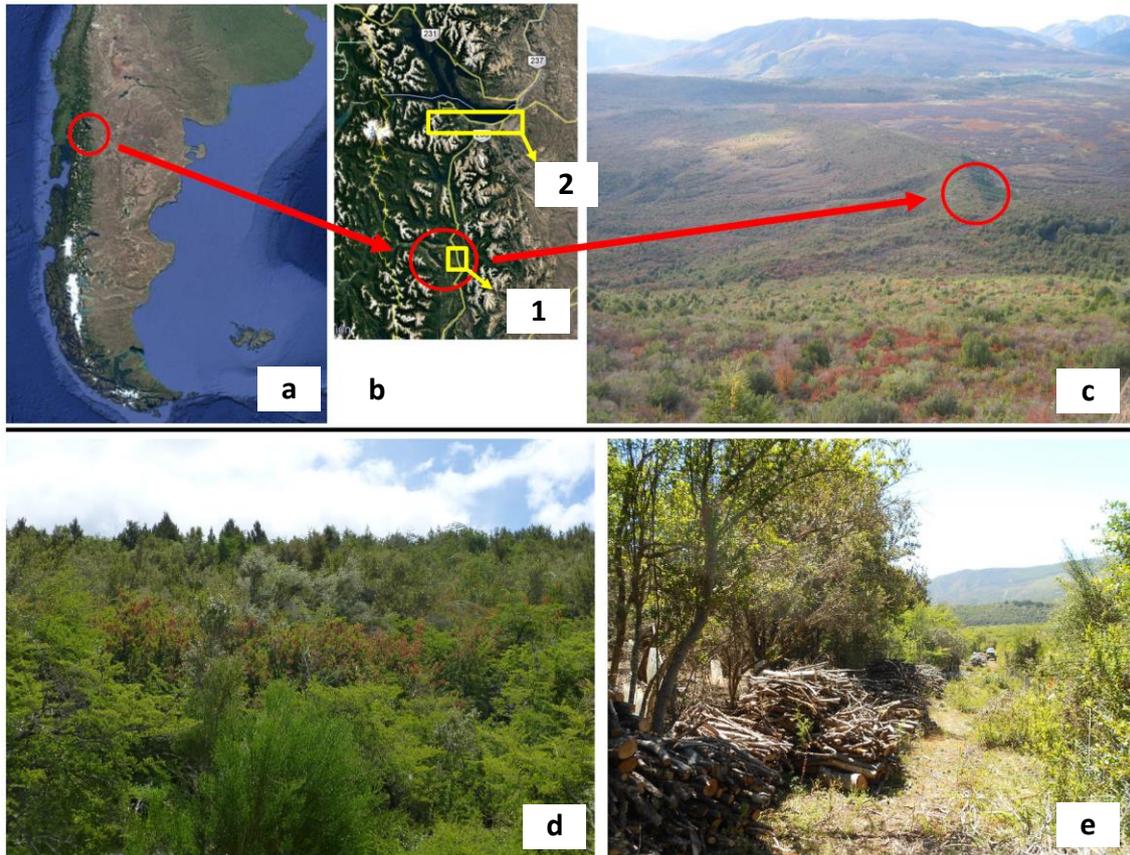


Figura 2.1: Ubicación y aspecto general del sitio de estudio. Patagonia Norte, Argentina (a). En las proximidades del paraje “El Foyel” (1), 80km al sur de S. C. de Bariloche (2) (b). Aspecto general de la vegetación, matorral multiespecífico en diciembre (en otoño en la figura c, en primavera en la figura d). Camino de acceso en el sitio de estudio, se ve leña post-cosecha (e).

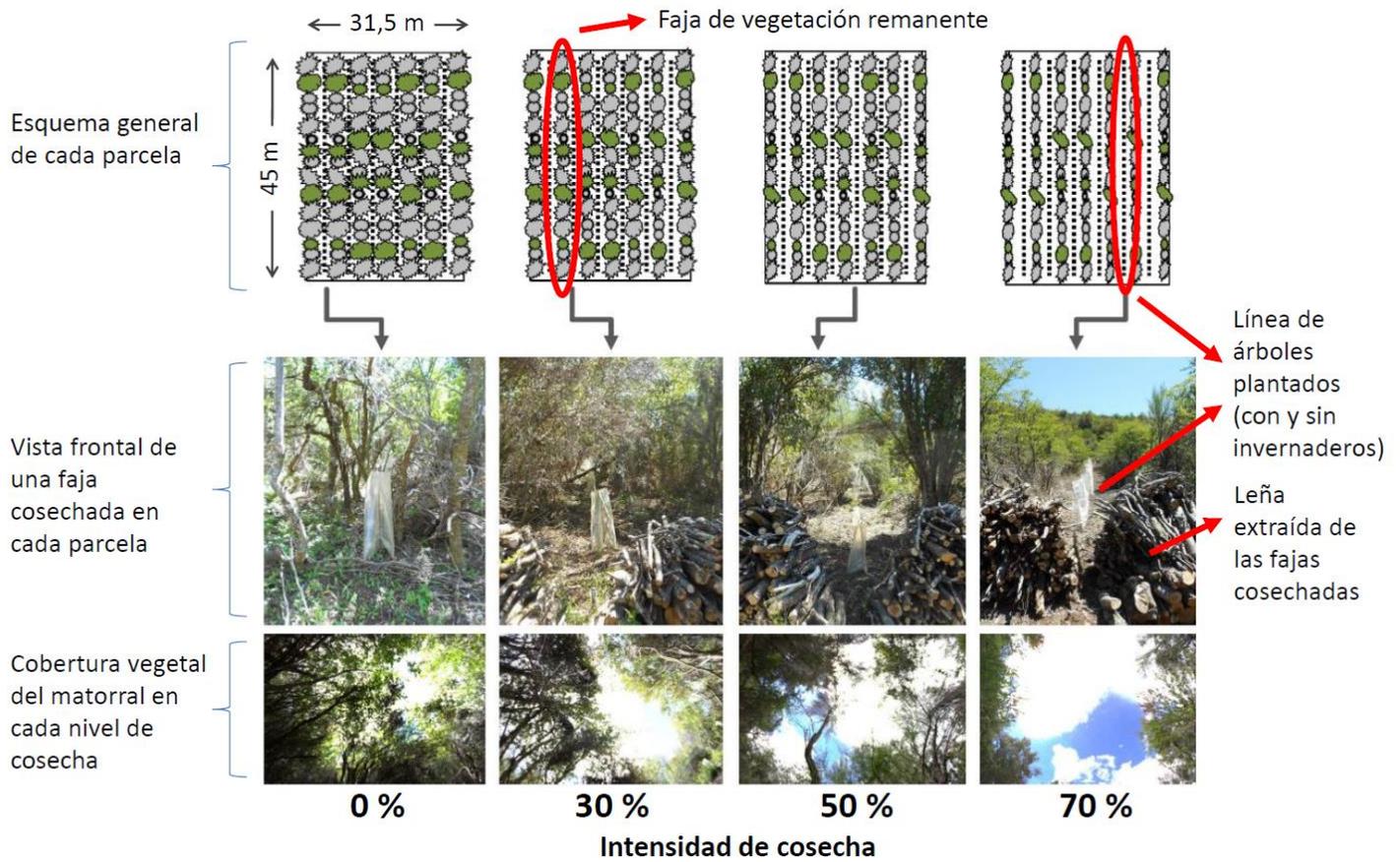


Figura 2.2: Esquema y fotos del diseño experimental de las intensidades de cosecha y del aumento de temperatura. Arriba: croquis de cada parcela, cada una con 6 filas de 30 puntos en cada parcela, que representan cada uno de los individuos de las seis especies plantadas (una especie por fila). En cada una la faja de vegetación remanente varía con las intensidades de cosecha, en las cosechas de 30% (6 hileras de 1,5m), 50% (6 hileras de 2,5m) y 70% (6 hileras de 3,5m), el ancho de cada faja remanente de vegetación del matorral resultó en 3m, 2m y 1m respectivamente. En el medio: Vista frontal (hacia el norte) de una faja raleada para cada parcela. En el medio se ven los individuos plantados en hilera, algunos con los invernaderos. A los laterales de la faja raleada, la vegetación remanente. Y al frente, leña producto de las cosechas. Abajo: fotos hemisféricas con lente ojo de pez en algún punto de una faja cosechada para cada parcela.

Capítulo 3

Relación positiva entre la diversidad de herbívoros y la supervivencia de renovales de *Nothofagus obliqua* (Mirb) Oerst.: respuestas a la intensidad de manejo en un matorral patagónico



El contenido de este capítulo fue publicado como:

Nacif, M.E.; Kitzberger, T.; Garibaldi, L.A. 2020. Positive outcomes between herbivore diversity and tree survival: Responses to management intensity in a Patagonian forest. *Forest Ecology and Management*. ELSEVIER SCIENCE BV. 458 - 117738. issn 0378-1127. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117738

Resumen

El manejo sustentable de un bosque tiene como objetivo promover la biodiversidad y la productividad forestal. Sin embargo, pueden existir compromisos entre estos objetivos. Por ejemplo, la diversidad y la herbivoría de artrópodos pueden reducir el crecimiento y la supervivencia de los árboles. Asimismo, aún cuando no se opusieran, la productividad forestal y la biodiversidad pueden mostrar respuestas no lineales a la intensidad del manejo, lo que hace que las recomendaciones aplicadas sean aún más desafiantes. Con el fin de evaluar posibles sinergias o compromisos entre dichos objetivos, estudié los efectos de la intensidad de cosecha para la extracción de leña en un matorral de Patagonia norte (Argentina) sobre la frecuencia y diversidad de daño foliar (como un indicador de la diversidad de folívoros artrópodos), así como el crecimiento y la supervivencia de árboles plantados de *Nothofagus obliqua* con fines maderables. En parcelas experimentales, apliqué al azar cuatro niveles de intensidad de cosecha (0, 30, 50 y 70% de remoción del área basal) y seguí las respuestas en renovals plantados de *N. obliqua* durante dos temporadas de crecimiento. La diversidad y frecuencia de daño foliar mostraron respuestas no lineales a la intensidad de cosecha, ambas logrando sus valores más altos a intensidades de cosecha intermedias (30% y 50% de remoción del área basal). Tales respuestas fueron consistentes entre gremios de herbívoros contrastantes, índices de diversidad diferentes y durante las dos temporadas de crecimiento estudiadas. Curiosamente, la diversidad y la frecuencia de daño foliar se correlacionaron positiva y fuertemente entre las parcelas. A pesar de la gran frecuencia de daño en las hojas (alrededor del 45% de las hojas estaban dañadas), la supervivencia de las plantas también fue más alta a intensidades de cosecha intermedias durante los dos años. Los árboles plantados también crecieron más a intensidades de cosecha intermedias durante el segundo año, pero aumentaron linealmente con la intensidad de cosecha durante el primer año. Por lo tanto, a una intensidad de cosecha intermedia, no se observó ningún compromiso entre la biodiversidad de artrópodos folívoros y la supervivencia y el crecimiento de los árboles plantados. En el norte de la Patagonia, a intensidades de cosecha intermedias, los árboles pueden enfrentar menos competencia por luz y recursos del suelo; mientras que, a intensidades de cosecha altas, el estrés hídrico típico de los veranos secos de la Patagonia podría reducir la supervivencia de los árboles. Dichos beneficios no fueron compensados por el mayor daño foliar (asociado con una mayor diversidad de daño) observado a intensidades de cosecha intermedias. Por lo tanto, los niveles intermedios de intensidad de manejo pueden brindar el doble servicio de aumentar la diversidad de artrópodos y maximizar la supervivencia y el crecimiento de renovals de *N. obliqua*, especialmente durante el período más crítico de establecimiento.

Abstract

Sustainable forest management aims to both enhance biodiversity and tree productivity. However, trade-offs may exist between these objectives, e.g. arthropod diversity and associated arthropod herbivory can reduce tree growth and survival. Tree productivity and biodiversity may also show non-linear responses to management intensity, making applied recommendations even more challenging. We studied the effects of harvesting intensity for firewood extraction in a northern Patagonian forest (Argentina) on leaf damage diversity (as a proxy of arthropod folivore diversity), leaf damage frequency, growth and survival of planted trees of *Nothofagus obliqua* for timber purpose. We randomly applied four levels of harvesting intensity (0, 30, 50, and 70% of basal area removal) in experimental plots and we followed the responses on the focal planted tree species during two growing seasons. After harvesting, air temperature and photosynthetic active radiation increased, while relative humidity decreased, with harvesting intensity. Leaf damage diversity and frequency showed non-linear responses to harvesting intensity, both achieving its highest values at intermediate harvesting intensities (30% and 50% of basal area removal). Such responses were consistent for contrasting feeding guilds, using different diversity indices, and during the two study growing seasons. Interestingly, leaf damage diversity and frequency were positively and strongly correlated across the plots. Despite great leaf damage frequency (around 45% of the leaves were damaged), plant survival was also highest at intermediate harvesting intensities during the two years. Planted trees also grew more at intermediate harvesting intensities during the second year, but increased linearly with harvesting intensity during the first year. Hence, at intermediate harvesting intensity, no trade-off was observed between arthropod biodiversity and planted tree sapling survival and growth. In northern Patagonia, trees may face less competition for light and soil resources at intermediate harvesting intensities, while at high harvesting intensities water stress typical of dry Patagonian summers could reduce tree survival. Such benefits were not offset by the greater leaf damage (associated with enhanced damage diversity) observed at intermediate harvesting intensities. Therefore, intermediate levels of management intensity can provide the double service of increasing arthropod diversity and maximizing tree survival and growth, especially during the most critical establishment period.

Relación positiva entre la diversidad de herbívoros y la supervivencia de renovales de *Nothofagus obliqua* (Mirb) Oerst.: respuestas a la intensidad de manejo en un matorral patagónico

Introducción

Los bosques tienen múltiples funciones, brindando diversas combinaciones de bienes y servicios (FAO, 2016). El manejo sustentable de un bosque se centra en optimizar tanto su productividad a largo plazo como la conservación de la biodiversidad que esos bosques contienen (Bravo-Oviedo et al., 2018). Sin embargo, pueden surgir compromisos entre los servicios o funciones de un ecosistema cuando se aplica una determinada práctica de manejo o conjunto de prácticas. Por ejemplo, la remoción de área basal para extracción de madera (para leña y/o postes) y para la reducción del riesgo de incendios en los bosques podría generar cambios micro ambientales (por ejemplo, temperatura, disponibilidad de luz, humedad), afectando a las comunidades de plantas y animales, así como las interacciones entre ellas (Soler et al., 2016, Chaudhary et al., 2016). Aunque se espera que estas respuestas sean moduladas por la intensidad de la intervención, han sido poco explorados los umbrales que combinan la productividad del manejo con la sostenibilidad y la conservación de la diversidad en los bosques. La extracción de biomasa en fajas o cosecha sistemática es un tipo de manejo forestal que puede combinar algunas dimensiones del manejo sustentable. Por ejemplo, aprovechar productivamente al extraer biomasa para leña y postes, plantando al mismo tiempo especies arbóreas de importancia económica y conservando la biodiversidad (Soler et al., 2016; Bravo-Oviedo et al., 2018). Sin embargo, no está claro a qué intensidad de cosecha esta intervención podría maximizar la biodiversidad y la producción de madera tanto de los árboles plantados como de las especies leñosas dentro de la matriz.

El manejo sustentable del bosque debe garantizar la conservación de la biodiversidad, incluso cuando algunas funciones se clasifican como "indeseables", tales como los artrópodos herbívoros. La herbivoría de artrópodos es un proceso clave en la naturaleza que influye en diferentes

servicios del ecosistema (por ejemplo, mejorando la biodiversidad forestal o afectando la producción de madera, Maguire et al., 2015). Las especies de insectos herbívoros constituyen una cuarta parte de los organismos existentes (Stam et al., 2014), consumen entre el 5% y el 18% de la biomasa vegetal (Turcotte et al., 2014) y contribuyen al ciclo de nutrientes (Gong & Zhang, 2014). A pesar de la importancia de los herbívoros como ingenieros de ecosistemas (Stam et al., 2014; Gong & Zhang, 2014), todavía existe información limitada sobre la relación entre las prácticas de manejo forestal y la diversidad funcional de los herbívoros (Soler et al., 2016). Incluso, es aún menos claro cómo los cambios en la diversidad de herbívoros podrían afectar las tasas de herbivoría en tales condiciones.

La intensidad del disturbio forestal puede influir en las tasas de herbivoría de artrópodos tanto directa como indirectamente (Underwood et al., 2014; Gossner et al., 2014; Klapwijk et al., 2016, Figura 3.1). Por un lado, al aumentar la intensidad del manejo (por ejemplo, la cosecha), la herbivoría podría disminuir linealmente debido a la reducción de la densidad de las plantas y la conectividad del follaje (*hipótesis de concentración de recursos e hipótesis de derrame*, Silva et al., 2016; Maguire et al., 2015). Por otro lado, la herbivoría podría aumentar linealmente con la intensidad del manejo en los individuos plantados debido a una mayor tasa de encuentro de estas plantas (*hipótesis de apariencia*, Castagneyrol et al., 2013) o debido a la temperatura promedio más alta típica de las parcelas cosechadas (la temperatura más alta en ambientes templados mejora el rendimiento de los artrópodos, *hipótesis de temperatura óptima*, Cornellisen, 2011). Alternativamente, la relación podría no ser lineal. En este caso, una intensidad de manejo intermedio podría favorecer la herbivoría ya sea porque los individuos plantados sobreviven y crecen mejor (*hipótesis del vigor de la planta*, Cornelissen et al., 2008) o porque hay una mayor diversidad de plantas (*hipótesis de disturbio intermedio*, Schowalter, 2012; Liebhold et al., 2018; Muiruri et al., 2019). En contraste, también podría predecirse una relación no lineal pero opuesta, donde la herbivoría sería más intensa en ambos extremos de un gradiente de intensidad de manejo porque los individuos plantados se ven afectados por la sombra (baja intensidad de manejo) o los altos niveles de radiación (alta intensidad de manejo), y los

herbívoros preferirían plantas más estresadas (*hipótesis del estrés de las plantas*, White, 2009). Esta multiplicidad de escenarios posibles deja en claro que la intensidad de manejo puede modificar de manera compleja las condiciones bióticas y abióticas de las plantas y los artrópodos (y las tasas de herbivoría de los artrópodos resultantes); siendo el resultado potencial difícil de predecir. Por lo tanto, esta dependencia del contexto requiere y justifica enfoques experimentales que pueden ayudar a revelar patrones e identificar los niveles de manejo apropiados.

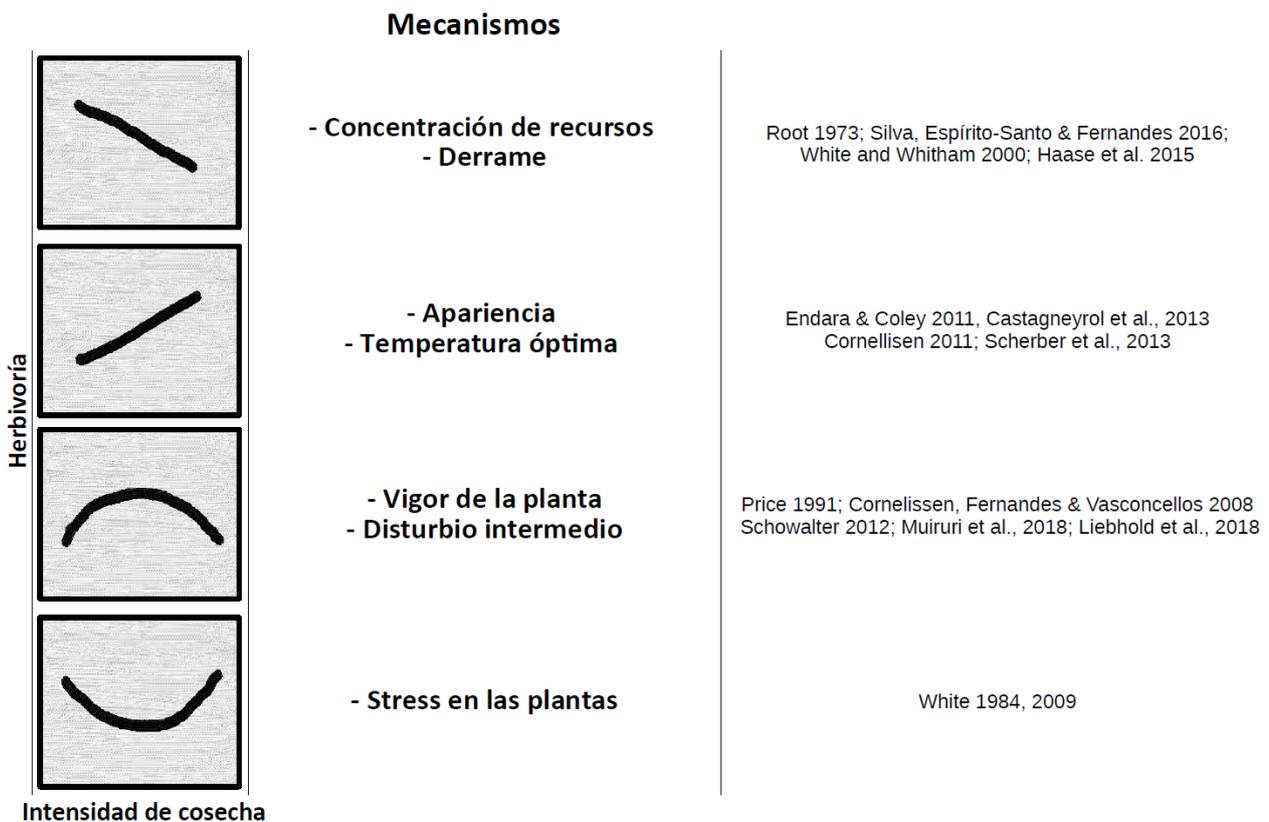


Figura 3.1. Cuatro escenarios diferentes donde las tasas de herbivoría son afectadas por la intensidad del manejo.

Las prácticas de manejo forestal también podrían combinarse para maximizar sus beneficios y la sustentabilidad a largo plazo, pero el éxito también dependería de los niveles de intensidad de manejo. Una gran parte de la investigación hasta el momento se ha centrado en los procesos de

regeneración en los bosques posteriores a disturbios naturales (por ejemplo, el rol de los claros en el bosque, Veblen et al., 2006; Gönc et al., 2015; Pafundi et al., 2016), pero solo unos pocos estudios han aplicado este conocimiento al desempeño de plantaciones de árboles nativos bajo diferentes intensidades de manejo, tales como la extracción de biomasa (Soto et al., 2015; Donoso & Promis, 2015). Las plantaciones de árboles nativos tienen beneficios, tales como aumentar la productividad del sistema y el valor maderero, mantener la biodiversidad o incluso aumentarla (al compararla con plantaciones de especies exóticas) y en algunos casos que se perciba un mayor valor escénico (Bravo-Oviedo, 2018; Liu et al., 2018), entre otros. En cuanto a las condiciones ambientales, si la frecuencia de intervención aumenta (por ejemplo, alta intensidad de aprovechamiento, apertura de grandes áreas de sotobosque), se espera que en el suelo del bosque aumente la temperatura y la evapotranspiración, la humedad relativa disminuya y la velocidad del viento cambie drásticamente (Chaudhary et al., 2016). Tal escenario limitaría el éxito de las plantaciones de árboles, ya que las plantas bajo coberturas bajas del dosel generalmente están limitadas por una mayor demanda de agua impulsada por una mayor radiación, mientras que bajo coberturas altas del dosel las plantas están limitadas por una menor radiación (Bauhus et al., 2010; Liu et al., 2018). Además, las diferentes intensidades de manejo (i.e., cosecha) también pueden afectar el crecimiento y la supervivencia de los árboles plantados a través de cambios bióticos como las tasas de herbivoría de artrópodos (Stam et al., 2014; Gong & Zhang, 2014). En resumen, el éxito de la práctica de manejo (por ejemplo, el rendimiento de los árboles plantados) dependerá de la intensidad de otras prácticas de manejo (por ejemplo, la cosecha) al alterar el equilibrio de los factores abióticos y bióticos.

Entre las especies candidatas para plantaciones de especies nativas en Patagonia, se encuentra árboles del género *Nothofagus*, como *N. dombeyi* (Mirb) Oerst. (coihue), *N. pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser. (lenga), *N. alpina* (Poepp et Endl.) Oerst. (raulí) y *N. obliqua* (Mirb) Oerst. (roble pellín) (Donoso & Promis, 2015). Entre ellos, *N. obliqua* originaria del norte de la Patagonia ha sido identificada como una de las especies con mejor aptitud forestal por su rápido crecimiento y alta calidad maderable, incluso más que las especies

exóticas implantadas en la región (Donoso & Promis, 2015). Al mismo tiempo, es una de las especies más consumidas por herbívoros artrópodos dentro del género *Nothofagus*, probablemente asociado a la alta palatabilidad de sus hojas así como su alto contenido en nitrógeno (Bauerle et al., 1997; Donoso Zegers 2013). El objetivo de este estudio es evaluar cómo las intensidades de cosecha en un matorral influyen en la diversidad de herbívoros artrópodos y sus tasas de herbivoría así como en el crecimiento y en la supervivencia de juveniles plantados de *N. obliqua*. Específicamente, evalué (i) si una mayor diversidad de herbívoros está asociada con un mayor daño de las hojas y (ii) si existen intensidades de cosecha óptimas que permitan conservar la diversidad de los herbívoros asociados a *N. obliqua* a la vez que maximice el rendimiento de los árboles. En este capítulo me enfoqué en *N. obliqua* para poder analizar y discutir con mayor profundidad gremios de herbívoros e índices de diversidad contrastantes; de esta manera discutir sobre hipótesis y mecanismos entorno a las tasas de herbivoría.

Materiales y métodos

Sitio de estudio y experimento de cosecha

Este estudio lo llevé a cabo durante 2013, 2014 y 2015 en el sitio experimental que describí anteriormente en el Capítulo 2, el cual comprende matorrales mixtos de alta densidad, cerca de El Foyel (Provincia de Río Negro, Argentina, 41 ° 38'48.44 "S, 71 ° 29'59.06" W). Estudié particularmente para este capítulo, árboles de la especie *Nothofagus obliqua*. Plantados, como las otras especies, para una producción sustentable en el centro de las fajas, en los cuatro niveles crecientes de intensidades de cosecha en cuatro parcelas (Figura 3.2). Hice un seguimiento de corto plazo durante las primeras dos temporadas de crecimiento. Esta especie no crece naturalmente en el rango latitudinal del sitio experimental, pero si incluye su área potencial de plantación y cultivo (Barbero et al., 2011; Azpilicueta et al., 2016). En una faja por parcela se plantaron 30 plantines de *N. obliqua* (3-4 años y 0,5-0,8 m de altura, edad óptima de la planta para mejorar el establecimiento después de la plantación). Los plantines se obtuvieron de tres procedencias geográficas diferentes de la

provincia de Neuquén (Estación INTA-Pilo Lil, Estación INTA-Yuco Alto, Estación INTA-Quila Quina), diez de cada procedencia (para que las comparaciones entre tratamientos no se confundan por diferencias particulares entre orígenes). Las plantas fueron separadas por 1.5 m, por lo que la densidad de plantación fue de 1269 plantas ha^{-1} aproximadamente, siendo estas densidades compatibles con el desarrollo de especies forestales silvestres (Azpilicueta et al., 2010).

Para medir la herbivoría por artrópodos, seleccioné al azar doce árboles jóvenes por parcela (cuatro árboles de cada origen, en total 48 plantas). En cada individuo, muestreé una pequeña rama marcada en una altura intermedia de la planta y registré la herbivoría de los artrópodos en 18 hojas por rama. Medí la herbivoría de artrópodos durante dos años en cuatro fechas durante la



Figura 3.2. Matorral mixto en El foyel, Río Negro, Patagonia (arriba). Vista de las fajas de cosecha del diseño experimental. De izquierda a derecha: intensidades de cosecha de 0%, 30%, 50% y 70% (abajo).

primavera (octubre y diciembre) y el verano (febrero y abril), siguiendo los mismos árboles y ramas cada año y fecha. La herbivoría de artrópodos la cuantifiqué calculando la frecuencia del daño foliar (número de hojas dañadas / total) y el área foliar dañada cuantificada mediante estimación visual (en la suma del área foliar dañada excluí al gremio de los galígenos y de perforadores en esta categoría de daño, dado que al contarlos forman parte de la estimación de la frecuencia de daño pero no en el área). El área dañada la cuantifiqué mediante estimación visual siguiendo las metodologías propuestas por Garibaldi, Kitzberger & Chaneton, (2011). Clasifiqué a los herbívoros artrópodos, por medio del daño que ejercen en las hojas, en diferentes gremios como masticadores, comedores de yemas, perforadores, esqueletizadores continuos, esqueletizadores-pegadores, esqueletizadores en parche, raedores (agrupados en exófagos) y minadores en zig-zag, minadores lineales, minadores continuos, succionadores-arrugadores y galígenos (agrupados en endófagos) (Figura 3.3; los protocolos y la clasificación se basaron en Mc. Quillan, (1993); Novotny et al., (2010); Garibaldi, Kitzberger & Chaneton, (2011)). La diversidad de gremios la analicé con el índice de Shannon-Wiener y exploré la correlación con otros índices, como el índice de equidad de Shannon y el número de gremios para la riqueza (Magurran, 2004). Para cada índice, los gremios fueron tomados e incluidos como especies en la fórmula (fórmulas tomadas de Magurran, 2004), calculé un valor por árbol plantado en cada fecha de muestreo, luego lo promedí obteniendo un valor por especie por tratamiento y por temporada de muestreo.

El rendimiento de *N. obliqua* lo evalué como supervivencia y tasa de crecimiento. Esta última fue estimada como la diferencia de altura relativa dentro de una temporada de crecimiento, donde el crecimiento en altura relativa = altura máxima del meristema apical en abril - altura máxima del meristema apical en octubre / altura máxima del meristema apical en octubre, utilizado como proxy de la tasa de crecimiento de las plantas (West, 2014). Para el rendimiento de *N. obliqua* medí todos los árboles plantados disponibles (inicialmente 30 plantas por cada franja y parcela; 120 en total).

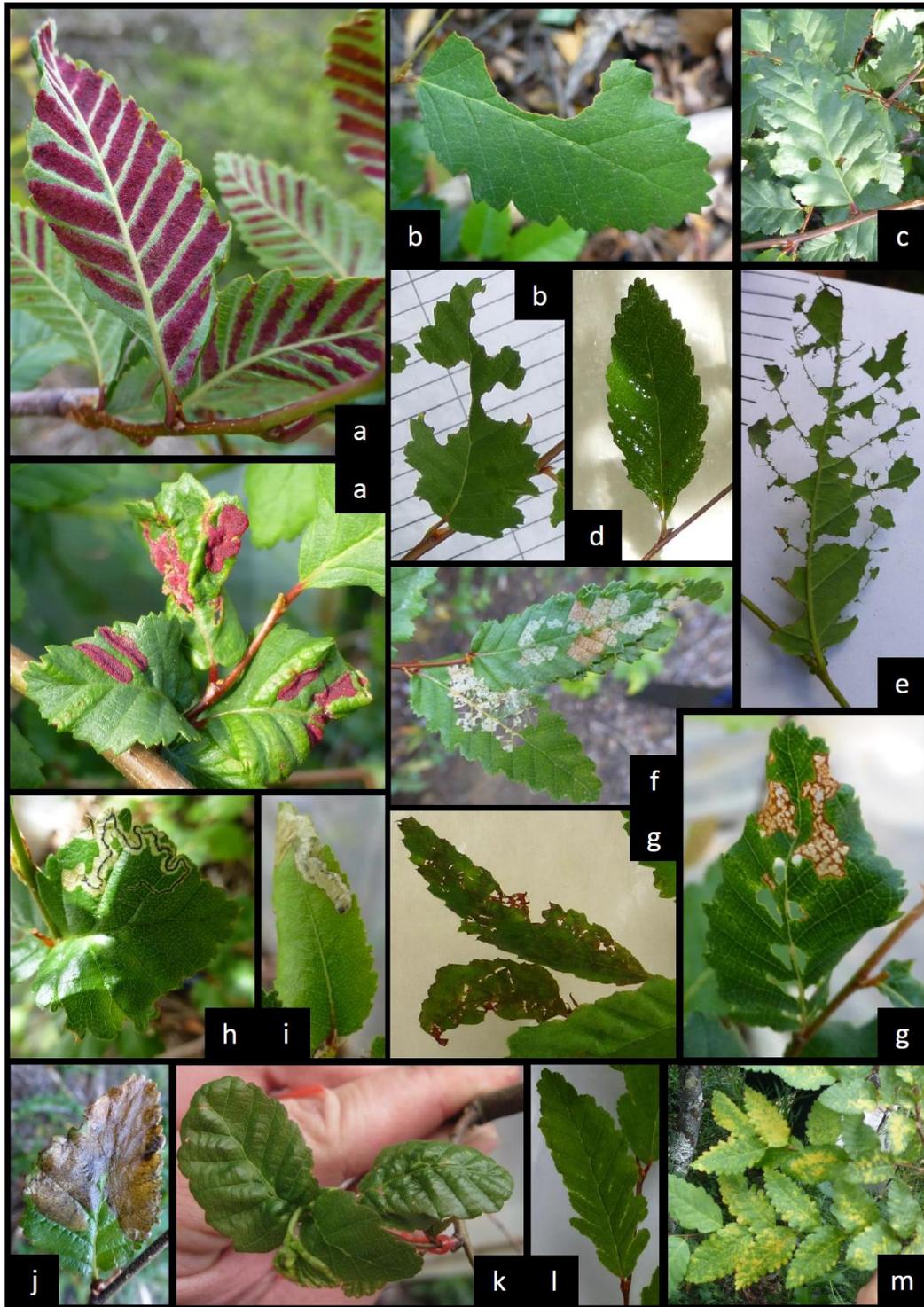


Figura 3.3. Los gremios de herbívoros que se ven más comúnmente en las hojas de *Nothofagus obliqua*. a. Galígenos foliares; b. Masticadores de hojas; c. Comedores de yemas; d. Perforadores; e. Esqueletizadores continuos; f. Esqueletizadores-pegadores; g. Esqueletizadores en parche; h. Minadores zig-zag; i. Minadores lineales; j. Minadores continuos; k. Succionadores y arrugadores; l. Raedores; m. Tipo de daño no identificado (posiblemente daño de succionadores de savia).

Análisis estadísticos

Analicé los efectos de la intensidad de cosecha sobre la diversidad, equidad y riqueza de los gremios de artrópodos herbívoros, la frecuencia de daño foliar (total y por gremio: exófagos y galígenos) y la tasa relativa de crecimiento de las plantas (altura), utilizando modelos lineales de efectos mixtos en R (R Core Team 2015), con la función `lmer` (paquete `lme4`, Bates 2011). Entre los diferentes gremios de los cuales se registró daño, se analizaron aquellos gremios contrastantes que resultaron en mayores tasas de daño, tal como los exófagos y los galígenos (en la frecuencia de daño foliar). Para la supervivencia de las plantas utilicé modelos lineales generalizados de efectos mixtos, utilizando la función `glmer`, del paquete `lme4` (distribución binomial, Bates 2011). Estos modelos tienen en cuenta la estructura jerárquica de los datos en diferentes niveles combinando efectos fijos y aleatorios (Zuur et al., 2009). Los modelos consideraron los efectos fijos de las intensidades de cosecha (variable cuantitativa), las intensidades de cosecha al cuadrado (para considerar respuestas no lineales a la cosecha) y el año (variable categórica), así como sus interacciones. En el mismo modelo, evaluamos los efectos aleatorios del origen de las plantas y las parcelas. Usé inferencia multimodelo para el marco estadístico inferencial (Burnham et al., 2011). Seleccioné el modelo mínimo adecuado por el valor de AICc más bajo (forma corregida del Criterio de información de Akaike) utilizando la función `Dredge` (paquete `MuMin`, Burnham et al., 2011). Calculé el valor de importancia relativa para cada variable de predicción con la función de importancia en el paquete `MuMin`, que suma los "pesos de Akaike" sobre todos los modelos que incluyen la variable de predicción. Por último, exploré la correlación entre la herbivoría y las variables de rendimiento de las plantas utilizando correlaciones de Spearman.

Resultados

Las intensidades de cosecha intermedias (30% y 50% de la remoción del área basal) del matorral maximizaron la diversidad de los gremios, el daño foliar y el rendimiento de las plantas de los árboles jóvenes de *N. obliqua*

plantados. Los modelos de efectos mixtos mostraron que la intensidad de cosecha y el año fueron predictores importantes para todas las variables respuesta (ver los coeficientes estimados del modelo y la importancia relativa en las Tablas 3.1 y 3.2). No encontramos interacción entre la intensidad de cosecha y el año para todas las medidas de diversidad de gremios y frecuencia de daño foliar (ver coeficientes estimados del modelo e importancia relativa en las Tablas 3.1 y 3.2). En general, la diversidad de gremios y la frecuencia de daño de las hojas fueron más altas durante el segundo año (Figs. 3.4 y 3.5). La diversidad, equidad y riqueza de gremios fueron máximas durante ambos años a intensidades de cosecha intermedias (Fig. 3.4). La frecuencia de daño foliar total también fue maximizada en ambos años a tasas de cosecha intermedias, logrando 41% y 53% para el 30% de intensidad de cosecha durante el primer y segundo año, respectivamente; y 34% y 46% para el 50% de intensidad de cosecha durante el primer y segundo año, respectivamente (Fig. 3.5). Este patrón también fue consistente, durante ambos años, para el daño foliar de folívoros exófagos (23% y 31% a intensidades de cosecha intermedias para el primer y segundo año, respectivamente) y galígenos (13% y 19% a intensidades de cosecha intermedias para el primer y segundo año, respectivamente; Fig. 3.5).

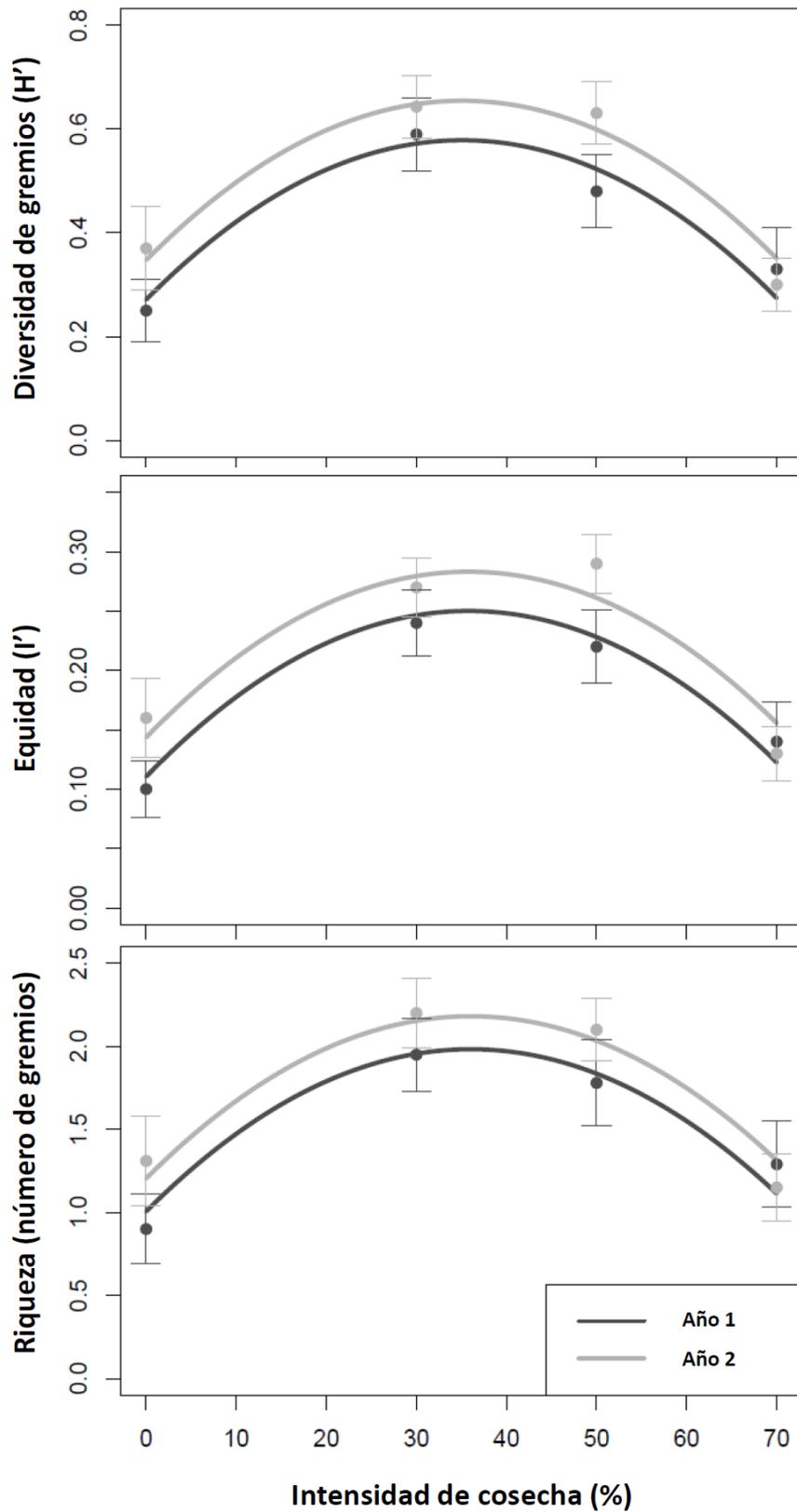


Figura 3.4. Respuesta de la diversidad, equidad y riqueza de gremios de herbívoros a la intensidad de cosecha. Cada punto es el valor promedio (y EE), y las curvas son los valores predichos por los modelos de efectos mixtos.

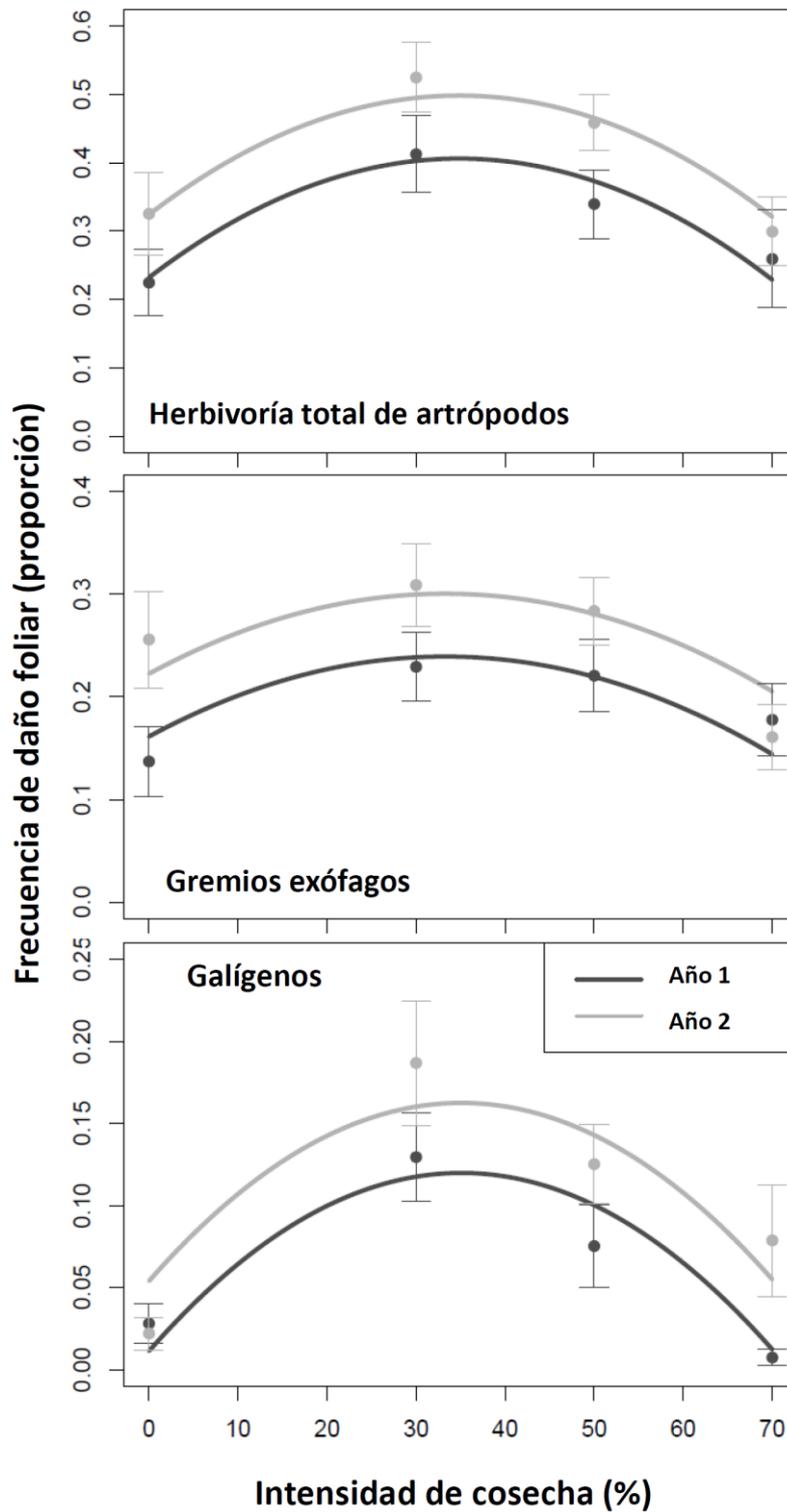


Figura 3.5. Respuesta de la frecuencia de daño a la intensidad de cosecha por parte de todos los gremios, e individualmente para los exófagos y los galígenos. Cada punto es el valor promedio (y EE), y las curvas son los valores predichos por los modelos de efectos mixtos.

Los plantines de *N. obliqua* tuvieron una tasa de supervivencia más alta a intensidades de cosecha intermedias durante ambos años, y también crecieron más a intensidades de cosecha intermedias durante el segundo año. En general, más del 50% de los árboles plantados sobrevivieron, pero la tasa de supervivencia a intensidades de cosecha intermedias fue superior al 90%, en especial durante el segundo año (Fig. 3.6). Por lo tanto, la supervivencia acumulada luego de 2 años post trasplante vario entre 50% y 100%. Para el crecimiento de las plantas, el modelo mostró una fuerte interacción entre la intensidad de cosecha y el año (ver los coeficientes estimados del modelo y la importancia relativa en las Tablas 3.1 y 3.2). Específicamente, el crecimiento de las plantas aumentó linealmente con la intensidad de cosecha durante el primer año, pero mostró la misma tendencia no lineal observada para todas las demás variables respuesta durante el segundo año (Fig. 3.6). El crecimiento máximo de las plantas durante el primer año fue de alrededor de 10 ± 3 cm a la mayor intensidad de cosecha, pero alcanzó valores mucho más altos (alrededor de 30 ± 7 cm) durante el segundo año a intensidades de cosecha intermedias.

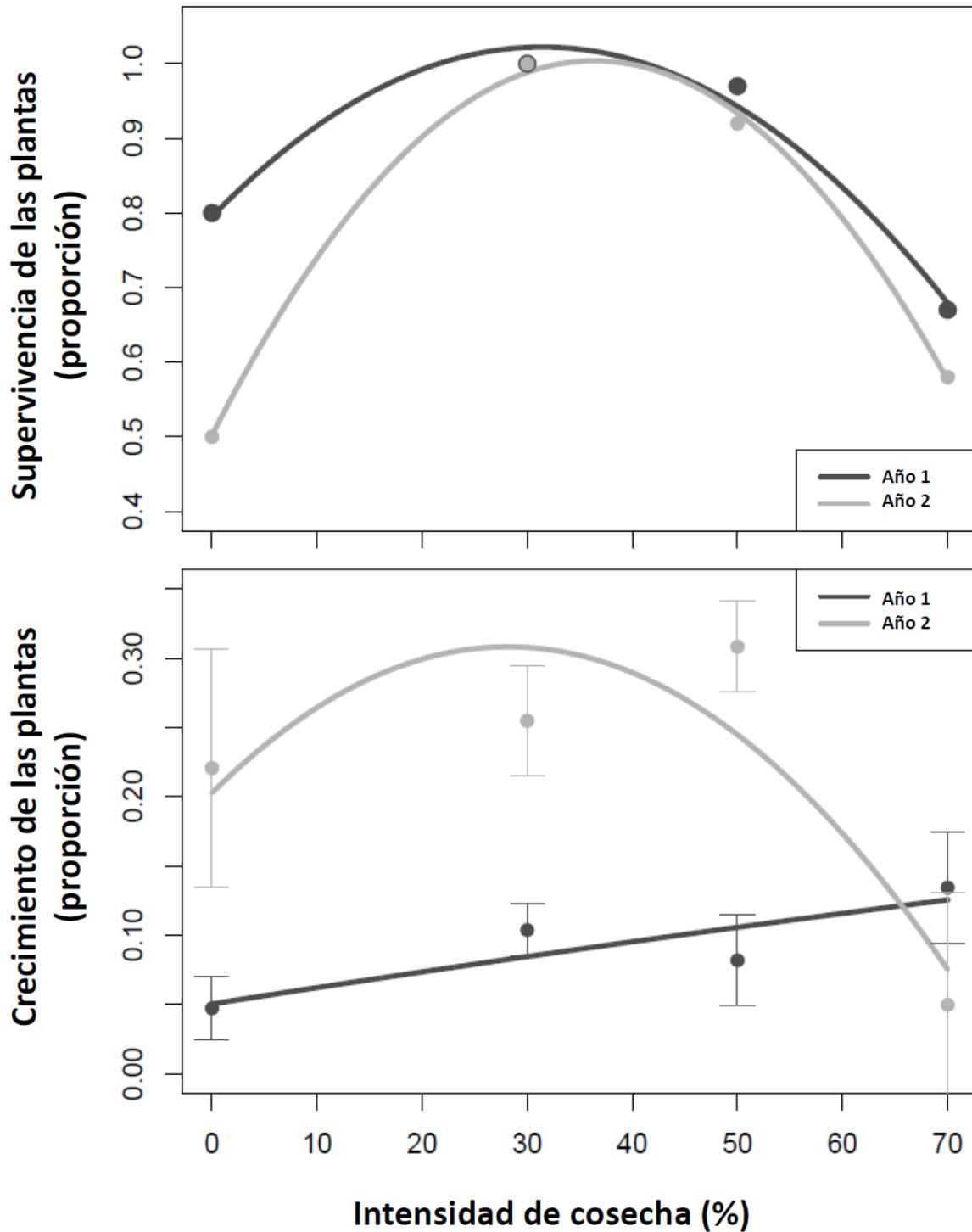


Figura 3.6. Respuesta de la supervivencia y del crecimiento de juveniles de *N. obliqua* a la intensidad de cosecha. Cada punto es la supervivencia general o el valor de crecimiento promedio de una parcela (y EE), y las curvas son los valores predichos por los modelos de efectos mixtos.

De acuerdo con las tendencias reportadas anteriormente, la diversidad de gremios y las medidas de daño foliar en *N. obliqua* se correlacionaron fuerte y positivamente. En contraste, estas medidas no mostraron correlación con la supervivencia o el crecimiento de las plantas (ver coeficientes de correlación en la Tabla 3.3). Estos resultados son consistentes con el hallazgo de que la supervivencia y el crecimiento de las plantas fueron mayores a intensidades de cosecha intermedias a pesar del mayor daño de las hojas.

	Herbivoría	Exófagos	Galígenos	Diversidad de gremios	Riqueza	Equidad	Supervivencia de las plantas	Crecimiento de las plantas
Intercepto	0,23	0,16	0,011	0,27	1,01	0,11	0,80	0,050
Cosecha	0,0099	0,047	0,0062	0,018	0,054	0,0078	0,015	0,0012
Cosecha²	-0,00014	-0,000071	-0,000088	-0,00025	-0,00075	-0,00011	-0,00023	-0,0000016
Año 2	0,092	0,061	0,043	0,076	0,20	0,033	-0,30	0,15
Cosecha * Año 2	x	X	x	x	x	x	0,13	0,0063
Cosecha²* Año²	x	x	x	x	x	x	-0,00015	-0,00013

Tabla 3.1. Coeficientes de efectos fijos estimados del modelo mínimo adecuado. (Año2 = Segundo año; Cosecha² = intensidades de cosecha al cuadrado para considerar respuestas no lineales a la cosecha). Usamos el mismo número de decimales (2) después del último cero a la derecha de la coma.

	Herbivoría	Exófagos	Galígenos	Diversidad de gremios	Riqueza	Equidad	Supervivencia de las plantas	Crecimiento de las plantas
Cosecha	0,97	0,91	0,97	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00
Cosecha²	0,97	0,91	0,97	0,99	0,99	0,99	1,00	1,00
Año	0,95	0,91	0,94	0,71	0,54	0,72	1,00	0,95
Cosecha* Año	0,15	0,38	0,34	0,15	0,30	0,15	1,00	0,85

Tabla 3.2. Importancia relativa de cada variable predictora. Los valores de importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado. (Cosecha² = intensidades de cosecha al cuadrado para considerar respuestas no lineales a la cosecha).

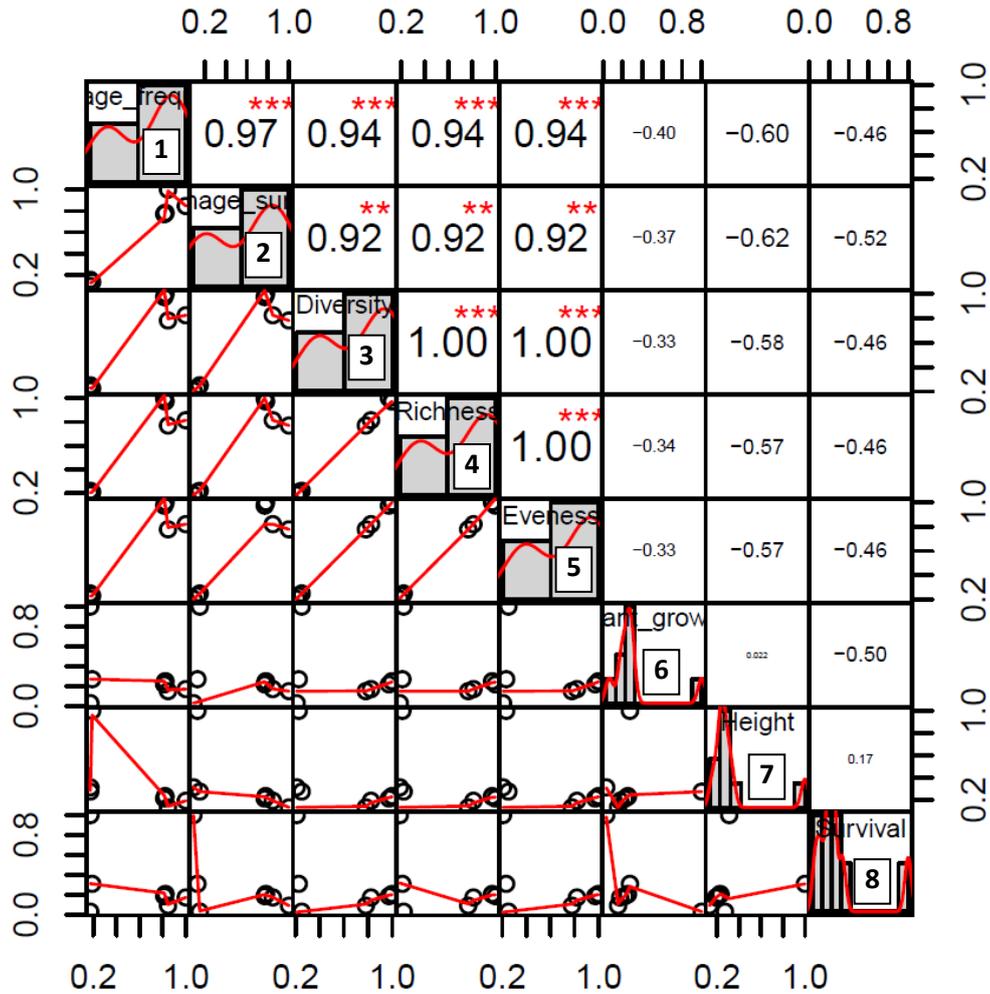


Tabla 3.3. Coeficientes de correlación de Spearman para las variables de herbivoría y de rendimiento en N. obliqua. Además de los coeficientes de correlación (por encima de la diagonal principal), se muestran los puntos correspondientes a los valores de cada variable (debajo de la diagonal principal), así como el histograma (en la diagonal principal). Frecuencia de daño foliar (1), área foliar dañada (2), diversidad de gremios (3), riqueza (4) y equidad (5), tasa de crecimiento relativo de la planta (6), altura (7) y supervivencia (8) (diagrama de dispersión, histograma y valores). Nivel de significancia: *** $P < 0,001$, ** $P < 0,010$, * $P < 0,050$.

Discusión

El manejo sustentable del bosque debe conservar la biodiversidad al tiempo que incrementa la productividad. Si bien lograr ambos objetivos puede ser un desafío, no siempre debería ser imposible. Aquí demostré que las intensidades intermedias de cosecha en un matorral mixto natural en el norte

de la Patagonia, mejoraron no solo el éxito de las prácticas de plantación de árboles nativos, sino que también lograron ambos propósitos: mantener la mayor diversidad de artrópodos (por ejemplo, las mayores tasas de consumo de herbívoros y diversidad de daños) y alcanzar la máxima productividad de las plantas. Estas respuestas fueron consistentes entre gremios de herbívoros contrastantes, utilizando diferentes índices de diversidad y durante los dos años de estudio.

Las intensidades de cosecha intermedias promovieron una mayor diversidad, equidad y riqueza de gremios de artrópodos herbívoros en plantines de árboles nativos plantados, lo que respalda la hipótesis de disturbio intermedio (Schowalter, 2012; Liebhold et al., 2018; Muiruri et al., 2019). Específicamente, las intensidades de cosecha intermedias podrían generar condiciones óptimas de temperatura, humedad y luz para la mayoría de los artrópodos herbívoros que viven en los bosques (Gossner et al., 2014; Soler et al., 2016), así como albergar una mayor cantidad y densidad de plantas (Coulin et al., 2019). En la Patagonia, solo unos pocos estudios han evaluado los efectos del manejo forestal en la diversidad de insectos y han encontrado resultados similares para diferentes taxones de insectos que los estudiados aquí. En particular, un meta-análisis para los bosques del sur de la Patagonia encontró que los rodales bajo manejo de retención variable (incluida la retención agregada y dispersa, donde varía el nivel y la disposición de la cosecha pero manteniendo elementos estructurales del dosel) respaldaban una mayor diversidad de insectos que los bosques no manejados, donde la cantidad proporcional de pérdida de insectos después del manejo fue del 35% en total, 55% en retención dispersa y 60-75% en clareos (Lencinas et al., 2014; Soler et al., 2016). Por el contrario, un meta-análisis de los bosques templados de Europa para el uso directo de los recursos forestales, incluido el clareo, la retención de árboles y la plantación, encontró que la riqueza de especies era ligeramente mayor en los bosques no manejados que en los que se aplicaba algún tipo de manejo (Paillet et al., 2010). Del mismo modo, Savilaakso et al. (2009) encontraron para los bosques tropicales de Uganda que la herbivoría de artrópodos, la densidad de larvas y la riqueza de especies eran significativamente menores en el bosque talado (con una reducción del área

basal del 30% y 50% después de 40 años de regeneración) que en un bosque natural. Además, los diferentes tipos de daños por herbívoros artrópodos respondieron de manera compleja bajo los regímenes de manejo forestal en los bosques templados de Alemania (no manejados, manejo en edades irregulares, manejo en edades regulares), y no hubo diferencias significativas en la riqueza de especies y la abundancia de herbívoros artrópodos (Gossner et al. 2014). A pesar de las posibles diferencias regionales que impulsan las tendencias opuestas, es importante señalar que los estudios citados anteriormente se han centrado en la riqueza de especies de insectos (herbívoros y otros grupos) de la vegetación remanente después de la cosecha y siguiendo ventanas de tiempo más amplias post manejo de las aquí evaluadas. Por lo tanto, se requiere un seguimiento a largo plazo de estas parcelas experimentales para evaluar la diversidad de folívoros asociada a estos árboles plantados a lo largo de su desarrollo, así como evaluaciones de los índices de diversidad en las especies leñosas restantes del bosque o matorral mixto nativo.

El daño de las hojas también fue mayor a intensidades de cosecha intermedias durante ambos años. Aunque hipótesis contrastantes explican cambios en la tasa de consumo de diferentes gremios de artrópodos herbívoros (Vidal & Murphy, 2018), en nuestro estudio los gremios de artrópodos generalistas (es decir, exófagos) y especialistas (por ejemplo, galígenos) respondieron de la misma manera. Además, dada una respuesta similar a la intensidad de la cosecha entre la herbivoría de artrópodos y las tasas de supervivencia de las plantas, y el comportamiento diferente del crecimiento de las plantas, este escenario no apoyaría la *hipótesis del vigor de las plantas*. Del mismo modo, tampoco estaría explicado por mayor diversidad de plantas, ya que a intensidades de cosecha intermedias no se registró mayor diversidad vegetal (Coulin et al., 2019). En cambio, nuestros resultados podrían reflejar una mayor concentración de recursos de la especie en estudio debido a una mayor supervivencia de los renovales de *N. obliqua* a intensidades de manejo intermedias. La mayor probabilidad de encontrar las plantas focales podría ser un ejemplo de los efectos positivos de la conectividad en las tasas de herbivoría de artrópodos en *N. obliqua* (Maguire et al., 2015). Por su parte, en

ausencia de cosechas, los árboles plantados podrían ser más difíciles de encontrar, hay menos comida disponible debido a la ausencia de regeneración de hierbas y arbustos, así como una temperatura promedio más baja debido a la sombra (Gossner et al., 2014). En el otro extremo, con intensidades de cosechas muy altas, la palatabilidad y/o el tamaño de las hojas puede ser menor (esto debe ser confirmado en estudios futuros), y existía menos concentración de recursos y continuidad de la vegetación, debido a la alta mortalidad de las plantas y por la cosecha (Mazía et al., 2012; Hambäck et al., 2014).

Nuestro estudio muestra una fuerte correlación positiva entre la diversidad de gremios de artrópodos herbívoros y las tasas de herbivoría de artrópodos para *N. obliqua*. Si bien no encontramos estudios que analicen la relación entre la diversidad de gremios de herbívoros y las tasas de herbivoría, hay algunos ejemplos de relaciones positivas entre la diversidad y abundancia de herbívoros (Neves et al., 2010, 2014; Kuchenbecker & Fagundes, 2018). La diversidad de gremios podría mejorar la abundancia de herbívoros (Lewinsohn et al., 2005), lo que podría explicar mayores tasas de consumo de hojas (Siemann et al., 1996; Novotny et al., 2010, 2012; Pinheiro et al., 2016; Muiruri et al., 2019), debido a la complementariedad del nicho (Gable et al., 2012; Valencia-Cuevas & Tobar-Sánchez, 2015). Finalmente, los índices de diversidad y las tasas de herbivoría fueron más altos durante el segundo año, así como la temperatura regional (SMN, 2019), lo que resulta consistente con la idea de que la temperatura es subóptima para los artrópodos en ambientes templados como la Patagonia (Cornelissen, 2011; Garibaldi et al., 2011). Por lo tanto, las técnicas de manejo que ayudan a aumentar ligeramente la temperatura del sotobosque pueden beneficiar la diversidad de artrópodos herbívoros en estas latitudes. Alternativamente, las tasas de herbivoría podrían haber resultado más altas durante el segundo año debido al mayor tamaño promedio en las plantas, haciéndolas más aparentes para los herbívoros (Barbosa et al., 2009). Por último, las tasas de herbivoría y diversidad podrían haber resultado mayores en el segundo año dada una recomposición de la vegetación del matorral post-cosecha.

Los árboles plantados también mostraron tasas de supervivencia más altas a intensidades de cosecha intermedias. Sin embargo, el crecimiento de los árboles jóvenes aumentó linealmente con la intensidad de la cosecha durante el primer año, y solo durante el segundo año, las plantas crecieron más a intensidades de cosecha intermedias. De acuerdo con estudios previos que muestran que los *Nothofagus* deciduos (por ejemplo, *N. pumilio*, *N. obliqua*, *N. alpina*) se establecen con más éxito en condiciones moderadas de luz y humedad del suelo (Varela et al., 2012, Donoso Zegers, 2013), en mi sistema podría estar teniendo lugar una compensación entre una deficiencia de luz (en ausencia de la cosecha o intensidades de cosecha bajas) y estrés hídrico (intensidades de cosecha altas). Para *N. obliqua*, Varela et al., (2012) reportaron tasas de supervivencia de alrededor del 70% en áreas similares, y Donoso Zegers (2013) ha mencionado varias tasas de supervivencia siendo la más alta (90% de supervivencia) por debajo del 35% de la cobertura vegetal. Sin embargo, el grado de cobertura adecuada podría no ser constante ya que se demostró que depende de la disponibilidad de agua, variando desde alrededor del 40% de la cobertura en sitios húmedos hasta el 80% en sitios secos para *N. obliqua* (Azpilicueta et al., 2010).

Aunque se ha registrado que el establecimiento de *N. obliqua* se ve afectado negativamente por la defoliación causada por artrópodos (Donoso Zegers, 2013), aquí encontré que cuando sus hojas son consumidas por una comunidad de artrópodos funcionalmente más diversa, a pesar de las altas tasas de daño, las plantas tienen mayores tasas de supervivencia y crecen mejor hasta 2 años después de la plantación. Los efectos directos de la defoliación, como la disminución de la capacidad fotosintética, interrumpen el proceso de translocación y transpiración reduciendo el crecimiento de las plantas (Bauerle et al., 1997) y la supervivencia potencial de las plantas (Piper et al., 2015). Por lo cual, se puede inferir que las tasas de daño aquí registradas no fueron tan elevadas como para afectar en tal medida la fisiología de los juveniles u otros factores fueron más decisivos. En particular, en mi sistema de estudio, los factores microambientales podrían ser más importantes que la herbivoría por artrópodos. Sin embargo, para confirmar aún más este resultado, estudios futuros deberían considerar un monitoreo a largo plazo. Por

ejemplo, la palatabilidad de la planta puede cambiar tanto por cambios propios ontogenéticos como por cambios en la exposición a condiciones ambientales cambiantes a medida que la comunidad circundante rebrota, entre otros; cambiando así la relación planta-herbívoro. Independientemente del mecanismo, es interesante notar que *N. obliqua* mostró una alta tasa de supervivencia, a pesar de que fue plantada al sur de su distribución natural. Debido al cambio climático en curso, las especies pueden dispersarse hacia latitudes mayores o menores (Lenoir y Svenning, 2015), en el caso de *N. obliqua*, según mis resultados y los antecedentes de otros experimentos de plantación en la región (Barbero et al., 2011, Azpilicueta et al., 2016), esta especie podría dispersarse hacia latitudes meridionales al existir sectores óptimos para su establecimiento en áreas más australes que su distribución actual. Por último, el fuerte patrón -consistente para plantas y herbívoros en ambos años-, enfatiza la importancia de evaluar estos patrones a escalas espaciales más grandes y para un mayor número de parcelas y especies nativas maderables, dado que no podemos descartar si nuestros resultados se tratan de una particularidad de nuestro sistema de estudio o sitio experimental, o una respuesta general a la combinación de estrategias de manejo sustentable.

Los experimentos manipulativos normalmente tienen limitaciones, en este caso, una de ellas puede ser la escala. Un punto a tener en cuenta, es que en este experimento mostré únicamente los niveles de herbivoría y de crecimiento de las plantas de *N. obliqua*, pero el experimento se trata de una plantación mixta, con varias otras especies de árboles alrededor. Por lo cual, la densidad de árboles de *N. obliqua* es relativamente baja y algo dispersa en el espacio. Es posible que de tratarse de una plantación pura de esta especie, el patrón de herbivoría observado fuera distinto. En el capítulo siguiente, se comparan las diferentes especies plantadas, y también con algunas especies leñosas propias del matorral.

Conclusiones

En el contexto del manejo sustentable forestal, no encontré evidencia de compromisos entre la biodiversidad y la performance de los árboles; en cambio, he mostrado que se pueden maximizar juntos. En segundo lugar, encontré que para juveniles de *N. obliqua* plantados, la diversidad de gremios de artrópodos y la tasa de herbivoría asociada así como el crecimiento y la supervivencia de los árboles mostraron respuestas no lineales a la intensidad del manejo, siendo todas más altas a intensidades de cosecha intermedias. Por tanto, la intensidad de cosecha intermedia en los matorrales patagónicos puede proporcionar suficiente leña (Goldenberg et al.2018) al tiempo que proporciona condiciones abióticas y bióticas ideales para las plantaciones de árboles nativos. Estas tendencias sugieren que *N. obliqua* puede tener un excelente potencial forestal en la región y al mismo tiempo ser un hábitat para la conservación de la diversidad de insectos (Aidoo et al., 2016). En tercer lugar, hubo una fuerte correlación positiva entre la diversidad de gremios y el daño foliar, lo que muestra la interdependencia entre ellos en los árboles jóvenes plantados en el matorral. Este trabajo también propone un enfoque para comprender las respuestas de los artrópodos herbívoros en un nuevo contexto productivo, necesario para mejorar el conocimiento ecológico para el manejo integrado de plagas (Maguire et al., 2015, Klapwijk et al., 2016). Maximizar la producción y la diversidad sigue siendo un desafío para el manejo sustentable, pero ciertos niveles intermedios de intensidad de manejo pueden proporcionar resultados positivos entre la diversidad de herbívoros y la supervivencia de los árboles. Este tipo de escenario de doble beneficio también podría alcanzarse en otros bosques o matorrales donde los árboles plantados son nativos o filogenéticamente relacionados con los locales.

Capítulo 4

Cosechas intermedias mejoran el rendimiento de árboles nativos de especies contrastantes mientras conservan la diversidad de herbívoros en un matorral patagónico



El contenido de este capítulo ha sido publicado como:

Nacif, M.E.; Quintero, C. & Garibaldi, L. 2021. Intermediate harvesting intensities enhance native tree performance of contrasting species while conserving herbivore diversity in a Patagonian woodland. *Forest Ecology and Management*. 483-118719. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118719>

Resumen

El manejo forestal sustentable debería optimizar el equilibrio entre la productividad de los árboles y la conservación de la biodiversidad. Una estrategia para lograr ambos es el uso de plantaciones nativas en sistemas de extracción de biomasa forestal. Sin embargo, se desconoce cómo diferentes especies de árboles nativos y sus herbívoros responden a un gradiente de extracción de biomasa. En un matorral patagónico, plantamos seis especies de árboles nativos de alto valor maderero y rasgos fisiológicos contrastantes, en parcelas con intensidades de cosecha crecientes (IR: 0, 30, 50 o 70% de remoción del área basal), y medimos tasas de herbivoría y diversidad de gremios de herbívoros, así como supervivencia y crecimiento de los árboles plantados. Asimismo, para comprender si la diversidad de herbívoros en plantas silvestres remanentes se vio afectada por la intensidad de cosecha, realizamos las mismas mediciones de herbívoros en seis especies silvestres del matorral. Las tasas de herbivoría y la diversidad de gremios de herbívoros se comportaron de manera similar, siendo más altas en los árboles plantados en cosechas de 30% (*N. dombeyi*, *N. antarctica*, *N. pumilio* y *N. alpina*) o a 30% y 50% de cosecha (*N. obliqua*). Las especies de árboles caducifolios alcanzaron tasas de herbivoría mayores y sostuvieron mayor diversidad de gremios, mientras que las especies siempre verdes fueron consumidas en menor medida o apenas sufrieron daños. Dichas diferencias entre especies arbóreas parecen estar mediadas principalmente por el contenido de nitrógeno de las hojas. Por su parte, mayores intensidades de cosecha aumentaron la heterogeneidad en la composición de los gremios de artrópodos, siendo *N. alpina* y *N. pumilio* las especies con mayor variación en la composición de los gremios conforme aumentan las intensidades de cosecha. Por el contrario, con respecto a las plantas silvestres del matorral (remanentes post-cosecha), no se registraron diferencias entre las intensidades de cosecha y las tasas de herbivoría o la diversidad de gremios. A pesar de soportar un mayor daño en sus hojas, las especies de árboles nativos sobrevivieron y crecieron más en intensidades de cosecha de 30% y 50%; excepto *N. antarctica*, que mostró una tasa de supervivencia similar en todas las intensidades de cosecha. Las especies con mayor rendimiento fueron *A. chilensis* y *N. obliqua*; pero las diferencias entre especies no pudieron ser explicadas por sus rasgos fisiológicos. Aproximadamente entre un tercio y un 50% de cosecha en estos matorrales patagónicos fueron óptimas para mejorar el rendimiento de las plantaciones de árboles nativos y mantener la diversidad de gremios de herbívoros. Además, la intensidad de cosecha no afectó la diversidad de gremios en las plantas silvestres del matorral. Por lo tanto, ambas líneas de evidencia sugieren que esta combinación de técnicas de manejo (i.e., cosecha + plantación de árboles nativos) mejora tanto la producción de madera nativa como la conservación de la biodiversidad. Este estudio constituye un avance en

el desarrollo de nuevas prácticas de manejo forestal sustentable, con posibilidades de ser aplicado en otras regiones del mundo.

Abstract

Sustainable forest management should optimise the balance between tree productivity and biodiversity conservation. One strategy to achieve both is the use of native plantations in biomass extraction systems. However, it is unknown how different native tree species and their herbivores respond to a gradient of biomass woodland extraction. In a Patagonian woodland, we planted six native tree species of high wood value and contrasting physiological traits, in plots with increasing harvesting intensities (HI: 0, 30, 50 or 70% of basal area removal), and measured herbivory rates, herbivore guild diversity, sapling survival and growth. To understand whether herbivore diversity in wild plants was affected by harvesting intensity, we performed the same herbivore measures in six wild woodland species. Herbivory rates and herbivore guild diversity behaved similarly, being highest on saplings growing at 30% (*N. dombeyi*, *N. antarctica*, *N. pumilio* and *N. alpina*) or 30% and 50% (*N. obliqua*) HI. Deciduous tree species were consumed at a higher rate and held more diverse guilds, whereas non-deciduous species were consumed at a lower rate or barely damaged. Differences among species were mostly driven by leaf nitrogen content. Contrariwise, regarding the wild plants, there was no effect of HI on herbivory rates or guild diversity. Higher HI increased the heterogeneity of arthropod guild composition, being *N. alpina* and *N. pumilio* the species with most variation in guild composition across HI. Native tree species survived and grew more at 30% and 50% HI despite supporting higher leaf damage, except for *N. antarctica* which showed a similar survival rate across all HI. Species with highest performance were *A. chilensis* and *N. obliqua*. Differences among species were not explained by their physiological traits. Approximately one-third harvesting intensity in this Patagonian woodland was optimal for enhancing native tree plantation performance and sustaining herbivore guild diversity. Additionally, harvesting intensities did not affect guild diversity on woodland plants. Hence, both lines of evidence suggest an enhancement of both native-wood production and biodiversity conservation. Our study constitutes one step forward in the development of novel sustainable woodland management practices, applicable to other regions worldwide.

Capítulo 4

Cosechas intermedias mejoran el rendimiento de árboles nativos de especies contrastantes mientras conservan la diversidad de herbívoros en un matorral patagónico

Introducción

Los bosques y los árboles cubren alrededor de un tercio de la superficie terrestre y proporcionan varios tipos diferentes de bienes y servicios, donde la conservación de la biodiversidad y el suministro de madera encabezan la lista (Horák et al., 2019). Estos ecosistemas se utilizan como medios de vida y más de una cuarta parte de la población de la Tierra depende de ellos (Lansberg & Waring, 2014). Sin embargo, las prácticas para obtener madera y bienes forestales generalmente implican talas masivas y deforestación con la pérdida de vegetación y biodiversidad típicas. Estos manejos, a su vez, no propician la regeneración de las especies típicas del bosque original dado, que las condiciones ambientales post deforestación usualmente llevan a una excesiva irradiación, pérdida de suelo por erosión, e incrementa las chances de invasiones biológicas, entre otras (Carnus et al., 2006; Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017). No obstante, para obtener los mismos bienes se podrían aplicar prácticas de manejo más sostenibles en los bosques, como combinar la extracción de árboles del bosque o matorral original (es decir, leña, postes) con plantaciones de árboles maderables nativos de alto valor comercial.

Dentro de un contexto de manejo de bosques, la herbivoría de artrópodos comúnmente tiene dos dimensiones opuestas. Los artrópodos son plagas potenciales, pero también contribuyen a la biodiversidad del bosque (Maguire et al., 2015). La herbivoría es una de las interacciones ecológicas más importantes en los bosques y los artrópodos son especialmente relevantes entre los herbívoros ya que son los taxones más diversos y consumen entre el 5-18% de la biomasa foliar (Turcotte et al., 2014). Algunos taxones pueden convertirse en plagas y afectar el rendimiento de las plantas debido al consumo de hojas o la dispersión de enfermedades (Guyot et al., 2017). Sin embargo, los artrópodos también tienen el potencial de desempeñar un papel positivo

como polinizadores en etapas adultas, como alimento para las aves y/o participando en el ciclo de nutrientes del suelo (es decir, excrementos, cadáveres, descomposición de materia orgánica, residuos leñosos), entre otros (Maguire et al., 2015). En una plantación combinada con sistemas de extracción de biomasa forestal, es necesario monitorear la herbivoría para evaluar si el rendimiento de los árboles plantados se está viendo afectado y qué intensidad de aprovechamiento sustenta más biodiversidad dentro de la vegetación remanente y en los árboles plantados. Además, en una plantación mixta, los herbívoros pueden preferir diferentes especies debido a sus características foliares (es decir, contenido de nitrógeno, dureza, equilibrio C/N, etc.), su procedencia (grado de asociación entre herbívoros locales y árboles de diferentes áreas de la región) y su distribución, ya que las especies de plantas con distribuciones más amplias podrían ser atacadas con mayor frecuencia por los herbívoros que las especies más restringidas geográficamente (Paul et al., 2012; Forister et al., 2014, Kozlov et al., 2015a , 2015b), así como por el grado de especialización de la comunidad de herbívoros (Novotny et al., 2010). Asimismo, los efectos de la intensidad del manejo en la herbivoría de los árboles plantados pueden verse afectados por condiciones abióticas, por las plantas circundantes o por cambios en la conectividad, que a su vez pueden variar en combinación con características únicas de las especie arbóreas (Paul et al., 2012; Underwood et al. al., 2014; Schuman y Baldwin, 2016). Por lo tanto, la evaluación conjunta de múltiples especies arbóreas es especialmente relevante. Sin embargo, para los bosques patagónicos, como sucede en la mayoría de los ecosistemas boscosos, se desconoce cómo las diferentes especies de árboles y sus herbívoros responden a un gradiente de extracción de biomasa forestal, y si existe un nivel óptimo de aprovechamiento que maximice tanto el rendimiento de las plantas como la diversidad de gremios de herbívoros.

En el caso de ecosistemas madereros de bajo valor, como los bosques de tipo matorral mixto, una práctica plausible para lograr un manejo forestal sustentable sería combinar la cosecha sistemática con plantaciones de árboles. Un procedimiento de gestión ideal de bajo costo es implementar líneas sistemáticas de extracción de biomasa para comercializar productos de menor

tamaño (por ejemplo, leña y postes) en lugar de aplicar cosechas mayores y clareos. Como resultado, los parches que quedan dentro del bosque original han demostrado mejorar la productividad, la salud del bosque, la resiliencia y la conservación de la biodiversidad, además de proporcionar un ingreso económico inicial que ayuda a cubrir la inversión en la plantación de árboles (Gadow et al., 2006; Nacif, Kitzberger & Garibaldi, 2020; Goldenberg et al., 2020). Entre las opciones de plantación, las plantaciones de árboles nativos son una opción superior ya que mejoran el ecosistema y el valor social, conservan la biodiversidad y mitigan los riesgos asociados a las plantaciones de especies exóticas como la propagación de incendios, la posible invasión de plantas, patógenos y/u otros organismos asociados (Cusack & Montagnini, 2004). A su vez, las plantaciones forestales combinadas con otras técnicas de manejo (por ej. cosechas), especialmente aquellas de especies nativas, mejoran características como la producción de madera, el componente arbóreo a largo plazo y la conservación de la biodiversidad asociada (Bava, Loguercio & Salvador, 2015; Pretzsch, Forrester & Bausch, 2017). Sin embargo, sigue siendo un desafío evaluar qué especies de árboles nativos podrían ser ideales para tales prácticas de manejo combinadas; y qué nivel de intensidad de aprovechamiento conduciría a la mayor productividad de árboles y una biodiversidad sostenida.

En una plantación, el éxito en la etapa inicial después de los trasplantes (a menudo plantines) es clave para garantizar una buena productividad. En esta etapa crítica, la supervivencia y el crecimiento inicial será altamente variable entre especies y dependiente del contexto (Gadow, 2006). Por un lado, varios rasgos intrínsecos pueden moldear el rendimiento de las especies, como la tolerancia a la sombra y el rango térmico, las tasas de crecimiento intrínsecas y las interacciones bióticas, según sus rasgos mecánicos y químicos (Pretzsch, Forrester & Bausch, 2017). Por otro lado, las condiciones ambientales abióticas (aquí representadas por intensidades de cosecha) también interactuarían con las especies de árboles, lo que conduciría a un éxito inicial variable de la plantación. Por ejemplo, los árboles plantados podrían sobrevivir y crecer más en condiciones de mayor apertura (es decir, mayores áreas cosechadas) a medida que aumenta la radiación, la temperatura media y

el agua disponible (Piotto et al., 2003; Pafundi, Urretavizcaya & Defossé, 2014; Gönc et al., 2015). Sin embargo, estas grandes aperturas también provocarían más días de heladas en invierno, más estrés hídrico en verano y potencialmente más herbivoría (Piper, Altmann & Lusk 2018). En este contexto, la facilitación por parte de árboles y arbustos remanentes del matorral a los árboles plantados podría ser fundamental en algunos paisajes (Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017). Por lo tanto, la respuesta de las plantas en un gradiente de estrés de manejo podría ser no lineal (Malkinson y Tielbörger, 2010; Nacif, Kitzberger y Garibaldi, 2020), por lo que incluso las especies intolerantes a la sombra podrían verse afectadas por niveles altos de radiación y las plantas que necesitan protección a la sombra podrían no desarrollarse al máximo (Bauhus et al., 2010; Liu et al., 2018). Estas diferencias interespecíficas en la tasa de éxito post trasplante es, por tanto, relevante para informar a quienes aplican técnicas de manejo sobre qué especies se desempeñan mejor en diferentes escenarios (en términos de productividad), a la vez que mantienen una mayor biodiversidad asociada con fines de conservación.

Históricamente, en el noroeste de la Patagonia, algunos tipos de bosques como los matorrales mixtos se han utilizado mucho para la extracción de leña, la cría de ganado y la plantación de árboles exóticos (Rusch et al., 2017). En las últimas décadas, ha surgido un interés renovado por el manejo sustentable de estos ecosistemas (Grosfeld, Chauchard & Gowda, 2019), pero los niveles adecuados de intensidad de manejo se han evaluado de forma deficiente (Goldenberg et al., 2020). Estos matorrales mixtos son uno de los ecosistemas más diversos de la región (Speziale & Ezcurra, 2011) y sirven como una transición sucesiva hacia bosques altos dominados por *Nothofagus* (como por ejemplo *N. dombeyi*) y/o *Austrocedrus chilensis* (Veblen et al. 2006). Sin embargo, rara vez se han utilizado estos ecosistemas (i.e., matorrales mixtos) como nodrizas naturales para plantaciones de árboles nativos. Los candidatos potenciales para este manejo son árboles del género *Nothofagus* y *A. chilensis*, especies leñosas de dosel dominantes del bosque templado patagónico que tradicionalmente se han utilizado por su madera de alta calidad (Donoso & Promis, 2015). La evaluación conjunta de múltiples especies nativas

leñosas a intensidades de manejo crecientes es particularmente interesante ya que las mismas difieren ampliamente en sus características foliares, distribución geográfica y grado de similitud con las especies de plantas silvestres locales. Por tanto, el resultado de este estudio podría ser aplicado a diversos escenarios productivos, contribuyendo directamente a mejorar las prácticas de manejo en diversos sectores de la Patagonia.

El objetivo de este capítulo es evaluar cómo las intensidades de cosecha influyen en las tasas de herbivoría de artrópodos y la diversidad de herbívoros, así como en la supervivencia y el crecimiento de los plantines, de seis especies leñosas nativas de alta calidad (es decir, *Austrocedrus chilensis* y cinco especies del género *Nothofagus*) dentro de un matorral mixto. Asimismo, para comprender el efecto del manejo combinado sobre la diversidad de herbívoros en plantas silvestres remanentes, evalué cómo las intensidades de cosecha influyen en las tasas de herbivoría de artrópodos y la diversidad de herbívoros en seis especies nativas silvestres del matorral. Específicamente, mis preguntas de investigación abordaron, (1) si algunas especies leñosas nativas tienen mejor rendimiento en este contexto mientras sostienen diversos gremios de herbívoros, (2) si la diversidad de herbívoros en plantas silvestres se ve afectada por las intensidades de cosecha y (3) si existe una intensidad de cosecha óptima que puede lograr tanto la conservación de la diversidad de herbívoros como un alto rendimiento de los árboles.

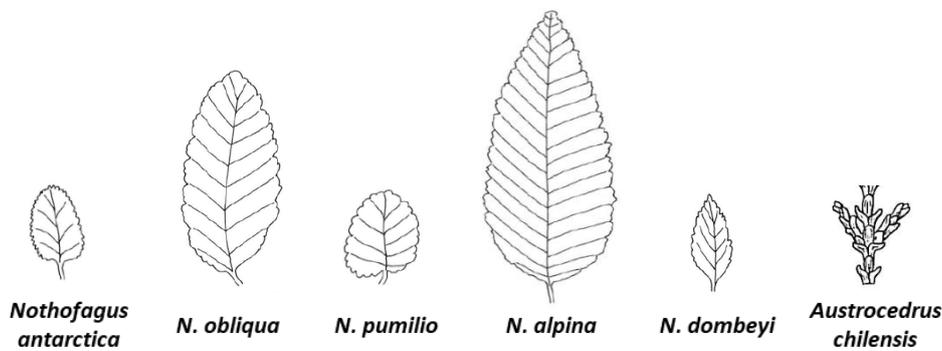
Materiales y métodos

Lugar de estudio y experimentos de cosecha

Este estudio lo llevé a cabo durante 2013, 2014 y 2015, en el mismo sitio experimental en el que trabajé en el capítulo 3, que abarca matorrales de alta densidad compuesto por múltiples especies leñosas, cerca de El Foyel (Provincia de Río Negro, Argentina, 41 ° 38'48.44 "S, 71 ° 29'59.06" W). Las especies leñosas latifoliadas que conforman el matorral son *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae), *Diostea juncea* (Rhamnaceae), *Schinus patagonicus* (Anacardiaceae), *Lomatia hirsuta* (Proteaceae), y *Embothrium*

coccineum (Proteaceae) entre otras (Reque et al. 2007). El sitio de estudio está caracterizado en el Capítulo 2, en relación a estructura de la vegetación y generalidades ambientales.

Dentro de este matorral mixto, tal cual está descrito en el Capítulo 2, aplicamos cuatro niveles crecientes de intensidades de cosecha (0%, 30%, 50% y 70%), en cuatro parcelas. Posteriormente, plantamos para producción sustentable dentro de las fajas donde se realizó la cosecha del matorral, árboles jóvenes de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et. Boutelje (ciprés de la cordillera), *Nothofagus alpina* (Poepp et Endl.) Oerst. (raulí), *N. antarctica* (G. Forst.) Oerst. (ñire), *N. dombeyi* (Mirb) Oerst. (coihue), *N. obliqua* (Mirb) Oerst. (roble pellín) y *N. pumilio* (Poepp et Endl.) Krasser. (lenga) (Tabla 4.1; Figura 4.1). En la Tabla 4.1 presento una recopilación de distintos atributos biológicos de las especies de árboles estudiadas, algunos de los cuales son utilizados luego como variables respuesta para los análisis. Los valores correspondientes a las 4 primeras filas son resultados propios, el resto de los valores los obtuve de bibliografía donde se compararan las especies en estudios (todas las especies o al menos un par de ellas), los atributos fueron elegidos en función de la disponibilidad en la bibliografía y también en función de remarcar diferencias fisiológicas y morfológicas que hayan sido medidas en las especies. . Realicé el seguimiento de su supervivencia y crecimiento durante dos temporadas de crecimiento. En este Capítulo, trabajé con las seis especies plantadas. De estas seis especies nativas arbóreas, cuatro (*A. chilensis*, *N. antarctica*, *N. dombeyi* y *N. pumilio*) crecen naturalmente en el rango latitudinal del sitio experimental, y solo *N. pumilio* crece naturalmente cerca de 200 m por encima de la altitud promedio de las parcelas experimentales (Veblen et al. 1996). Las otras dos especies (*N. alpina* y *N. obliqua*) aunque crecen naturalmente en latitudes más bajas, nuestro sitio experimental incluyó su área potencial de plantación (Barbero et al., 2011; Azpilicueta et al., 2016). En cada una de las seis fajas por parcela, inicialmente se plantaron 30 plantines de cada especie (juveniles de 0,3-0,9 m de altura y de 3-4 años); para un total de 720 árboles plantados. Los árboles jóvenes se obtuvieron de tres fuentes geográficas diferentes provenientes de las provincias de Río Negro y Neuquén.



	<i>Nothofagus antarctica</i>	<i>N. obliqua</i>	<i>N. pumilio</i>	<i>N. alpina</i>	<i>N. dombeyi</i>	<i>Austrocedrus chilensis</i>	Fuente
Herbivoría (proporción)*¹	0,39±0,02	0,40±0,01	0,42±0,02	0,39±0,03	0,20±0,01	0	RP
Diversidad (H')*²	0,62±0,02	0,71±0,02	0,54±0,01	0,58±0,02	0,35±0,01	0	RP
Crecimiento (proporción)*³	0,13±0,01	0,19±0,02	0,073±0,002	0,043±0,005	0,10±0,01	0,29±0,02	RP
Supervivencia (%) *⁴	58	78	54	42	35±0,05	80±0,05	RP
Area foliar (cm²)	4,6	8,5	5,6	27,0	3,6	0,05	Demaio et al., 2017
N (%)	2,28	2,55	2,36	2,30	1,38	0,84	Diehl et al., 2008
C/N (Proporción)	75	55	90	60	70	95	Diehl et al., 2003
AFE (m²g)	0,014	0,018	0,015	0,022	0,0097	0,0068	Diehl et al., 2003
LMA (g m⁻²)	70	57	66	46	103	148	Diehl et al., 2008
LCP (μmol quanta m⁻² s⁻¹)*⁵	48,0 ²	15,5 ¹	25,0 ²	8,5 ¹	16,5 ¹	10,0 ³	¹ Read & Hill, 1985; ² Peri et al., 2009; ³ Gyenge et al., 2007
Presión de xilema (MPa)*⁶	-4,2 ¹	-3,2 ¹	-3,8 ¹	-2,7 ²	-3,8 ¹	-4,2 ³	¹ Bucci et al., 2012; ² Dettman et al., 2013; ³ Sergent et al., 2020
Densidad de madera (g cm⁻³)	680 ¹	590 ¹	590 ²	520 ¹	650 ¹	495 ²	¹ Dettman et al., 2013; ² Tortorelli, 2009
Tipo de follaje	Latifoliada caducifolia	Latifoliada caducifolia	Latifoliada caducifolia	Latifoliada caducifolia	Latifoliada siempreverde	Conifera siempreverde (hojas tipo escamas)	Gut, 2008
Distribución latitudinal (S)	ARG 36°30' -56° CL 36°30' -56°	ARG 36°50' -40°15' CL 33° - 41°30'	ARG 35°35' -55° CL 35°35' -55°	ARG 39°24' -40°10' CL 35° - 41°30'	ARG 38°30' -44° CL 34°40' -48°	ARG 37°7' -43°44' CL 32°39' -38°	Veblen et al., 1996

Tabla 4.1. Comparación entre *A. chilensis* (Cupressaceae) y cinco especies de *Nothofagus* (Nothofagaceae), para diferentes características. RP: Resultados propios. *¹Herbivoría de artrópodos, frecuencia de daño foliar. *²Diversidad de gremios de artrópodos (H'). *³Tasa de crecimiento relativo de las plantas (proporción). *⁴Supervivencia de las plantas. *⁵Punto de compensación de la luz. *⁶Potencial de agua al 50% de pérdida de la conductividad hidráulica del tallo (P50). AFE: Área foliar específica. LMA: Masa del Área Foliar. LCP: Punto de compensación de la luz. ARG: Argentina, CL: Chile.



Especies silvestres del matorral

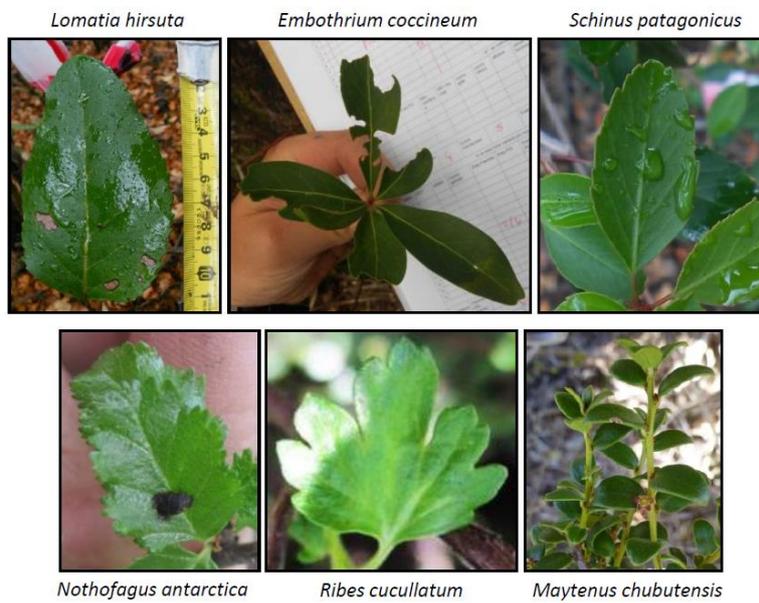


Figura 4.1. Hojas de las seis especies plantadas (arriba), y de las seis especies silvestres (abajo).

Para medir la herbivoría de artrópodos, seleccioné al azar seis árboles jóvenes por cada especie por faja (dos árboles jóvenes de cada origen, 144 plantas en total). El muestreo y el registro de herbivoría en las diferentes especies fue conducido de la misma manera que para *N. obliqua* en el Capítulo 3, de la misma manera que el análisis de los índices de diversidad. Para caracterizar las tasas de herbivoría de artrópodos en las especies de plantas silvestres dentro del bosque, apliqué el protocolo antes mencionado para seis especies de árboles / arbustos nativos comunes en las parcelas: *Nothofagus antarctica*, *Schinus patagonicus*, *Lomatia hirsuta*, *Embothrium coccineum*, *Maytenus chubutensis* (Celastraceae) y *Ribes cucullatum* (Grossulariaceae) (Figura 4.1 y Tabla 4.2), seleccionando al azar 15 individuos de tamaño similar al de los árboles plantados (plantas jóvenes, no rebrotes), que estuvieran bien representadas en las 4 parcelas (remanentes post-cosecha). Posteriormente al experimento de cosecha, se realizó un inventario para estimar la cobertura de las especies leñosas del matorral.

En el caso del rendimiento de los árboles plantados, evalué su tasa de supervivencia y la diferencia de altura relativa dentro de una temporada de crecimiento durante dos años consecutivos, utilizando la misma metodología que en el Capítulo 3 para *N. obliqua*. En este caso para todas las especies plantadas (inicialmente 96 plantas por cada especie de árbol nativa).



	<i>Nothofagus antarctica</i>	<i>Embothrium coccineum</i>	<i>Ribes cucullatum</i>	<i>Schinus patagonicus</i>	<i>Lomatia hirsuta</i>	<i>Maytenus chubutensis</i>	Fuente
Familia	Nothofagaceae	Proteaceae	Grossulariaceae	Anacardiaceae	Proteaceae	Celastraceae	Correa 1998
Herbivoría (proporción)*¹	0,62±0,03	0,48±0,02	0,30±0,02	0,31±0,01	0,20±0,02	0,071±0,005	RP
Diversidad (H')*²	0,81±0,02	0,63±0,01	0,40±0,02	0,46±0,01	0,25±0,03	0,078±0,006	RP
Cobertura de las plantas en el sitios (%)	13,10±1,70	30,50±2,45	0,13±0,05	16,10±1,36	0,19±0,05	13,30±2,05	RP
Area foliar (cm²)	4,60 ¹	8,10 ²	4,00 ³	3,50 ⁴	16,90 ⁴	0,90 ⁴	1.Demaio et al., 2017; 2.Souto et al., 2009; 3.Damascos 1998; 4.Correa 1998
N (%)	2,28 ¹	1,60 ²	2,10 ³	0,96 ²	1,25 ³	-	1.Diehl et al., 2008; 2,3.Fajardo et al., 2015, 2016
LMA (g m⁻²)	70 ¹	140 ²	100 ³	234 ²	140 ³	-	1.Diehl et al., 2008; 2,3.Fajardo et al., 2015, 2016
C/N (Proporción)	75 ¹	35 ²	25 ³	53 ²	50 ³	-	1.Diehl et al., 2003; 2,3.Fajardo et al., 2015, 2016
Densidad de la madera (g cm⁻³)	680 ¹	446 ²	-	530 ²	463 ²	-	1.Dettman et al., 2013; 2.Goldenberg et al., in press
Tipo de follaje (Latifoliadas)	Caducifolia	Siempreverde / Caducifolia facultativa	Caducifolia	Siempreverde	Siempreverde	Siempreverde	Correa, 1998
Distribución latitudinal (S)	ARG 36°30' - 56° CL 36°30' - 56°	ARG 35° - 56° CL 35° - 56°	ARG 35° - 52° CL 32° - 52°	ARG 33° - 46° CL 35° - 46°	ARG 37° - 43° CL 30° - 43°	ARG 35° - 56° CL 34° - 40°	Correa, 1998

Tabla 4.2: Características de las seis especies leñosas del matorral. RP: Resultados propios. *¹Herbivoría por artrópodos, frecuencia de daño foliar. *²Diversidad de gremios de artrópodos (H'). N: contenido de nitrógeno foliar. LMA: Leaf mass area, masa del área foliar. C/N: proporción de carbono y nitrógeno foliar. ARG: Argentina, CL: Chile.

Análisis estadísticos

Analicé los efectos de la intensidad de cosecha en la diversidad de gremios de herbívoros artrópodos, la frecuencia de daño total de las hojas y la tasa de crecimiento relativa de las plantas, utilizando modelos lineales de efectos mixtos en R (R Core Team 2020), con la función lmer (paquete lme4, Bates 2011). Para la supervivencia de las plantas, utilicé modelos lineales generalizados de efectos mixtos, utilizando la función glmer, del paquete lme4 (distribución binomial, Bates 2011). En el mismo modelo, evalué los efectos aleatorios del origen de las plantas, así como de las parcelas. *A. chilensis* no se ha incluido en los modelos de efectos mixtos, porque el consumo de herbívoros fue prácticamente 0 en cada categoría de intensidad de cosecha. En cuanto al marco estadístico inferencial, utilicé nuevamente la inferencia multimodelo que describí en el Capítulo 3 para los modelos de *N. obliqua* (Burnham et al., 2011). Exploré la correlación entre las tasas de herbivoría, los índices de diversidad y las variables de rendimiento de las plantas utilizando correlaciones de Spearman, así como la correlación de dichas variables con los diferentes rasgos foliares de las seis especies plataneras, a partir de datos disponibles en la literatura. En particular, las variables obtenidas de la bibliografía para explorar la correlación fueron: contenido de nitrógeno foliar, relación carbono-nitrógeno, área foliar específica, masa del área foliar, área foliar, punto de compensación de luz, potencial de agua al 50% de la pérdida de la conductividad hidráulica del tallo – presión del xilema, densidad de la madera y distribución latitudinal. Dichas variables fueron obtenidas de bibliografía donde se comparaban las diferentes especies que estudié (en el mejor de los casos varias especies), las cuales pueden ayudar a explicar las diferencias interespecíficas en las tasas de herbivoría y rendimiento de los árboles plantados. Finalmente, usé un análisis NMDS (escala multidimensional no métrica) para explorar la composición de los gremios entre especies e intensidades de cosecha (usando la función metaMDS, paquete Vegan, Oksanen et al., 2019). NMDS es un método de análisis de gradiente indirecto que produce una ordenación basada en una matriz de distancia o disimilitud. Esta herramienta la utilicé para colapsar información de múltiples dimensiones para ser visualizada e interpretada usando órdenes de clasificación (por ejemplo, intensidades de cosecha, especies de plantas y gremios de herbívoros).

Resultados

Los modelos de efectos mixtos mostraron que, para las especies plantadas, la intensidad de cosecha, la especie arbórea y el año fueron predictores importantes para todas las variables respuesta (ver la importancia relativa en la Tabla 4.3 y los coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 4.1). Para las especies plantadas, encontré interacciones dobles entre todas las variables para todos los modelos e interacciones triples para los modelos de diversidad de gremios y crecimiento de las plantas (ver importancia relativa en la Tabla 4.3 y coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 4.1).

Variable independiente	<i>Especies plantadas</i>				<i>Especies silvestres del matorral</i>	
	<i>Herbivoría total</i>	<i>Diversidad de gremios</i>	<i>Supervivencia de plantas</i>	<i>Crecimiento de plantas</i>	<i>Herbivoría total</i>	<i>Diversidad de gremios</i>
<i>Intensidad de cosecha</i>	1	1	1	1	0,25	0,48
<i>Intensidad de cosecha²</i>	1	1	1	1	0,25	0,49
<i>Año</i>	0,99	0,98	1	1	0,97	0,62
<i>Especies</i>	1	1	1	1	1	1
<i>Año x Intensidad de cosecha²</i>	0,68	0,80	1	1	0,06	0,12
<i>Año x Especies</i>	0,93	0,95	1	1	0,03	0,32
<i>Especies x Intensidad de cosecha²</i>	1	1	1	1	0,12	0,31
<i>Año x Especies x Intensidad de cosecha²</i>	<0,01	0,26	0,21	0,99	<0,01	<0,01

Tabla 4.3. Importancia relativa de cada variable predictora, para las especies plantadas como para las especies silvestres del matorral. Los valores de la importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de la importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado (Intensidad de cosecha² = intensidad de cosecha al cuadrado para considerar respuestas no lineales a las Intensidades de cosecha).

Las tasas de herbivoría y los patrones de diversidad representaron indicadores equivalentes de biodiversidad, ya que se comportaron de manera similar dentro de las especies plantadas en respuesta a la intensidad de la cosecha. Sin embargo, los valores de ambas variables difieren entre las seis especies plantadas (Figura 4.2), lo que muestra que los árboles nativos mantienen una biota variable de artrópodos y responden de manera diferente a la intensidad de la cosecha. Las especies no deciduas fueron consumidas en menor proporción (*N. dombeyi*, 20%) o apenas dañadas (*A. chilensis*, 0%), mientras que las deciduas, *N. pumilio* (42%), *N. antarctica* (30%), *N. obliqua* (40%) y *N. alpina* (30%) fueron consumidas en tasas más altas. También *N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. obliqua* albergaron más diversidad de gremios. Del mismo modo, para *N. dombeyi*, *N. antarctica*, *N. pumilio* y *N. alpina*, la frecuencia de daño foliar disminuyó principalmente con el aumento de la intensidad de cosecha, mientras que la frecuencia de los daños en *N. obliqua* fue más alta en las intensidades intermedias de cosecha. Las diferencias en las tasas de herbivoría y la diversidad de gremios entre las especies arbóreas nativas se correlacionaron positivamente con su contenido de nitrógeno, ya que especies con mayor contenido de nitrógeno en las hojas fueron consumidas a una tasa más alta y sustentaron mayor diversidad de gremios (Tabla 4.4). En cuanto a la riqueza de los gremios de herbívoros, los árboles plantados sostuvieron hasta 9 gremios de herbívoros foliares, variando entre 3 y 9 gremios entre especies y tratamientos (Apéndice 4.2); además, la riqueza de los gremios disminuyó con las intensidades de cosecha, con valores promedio entre especies y años de 7,8 a 0%, 7,8 a 30%, 5,8 a 50% y 5,4 a 70% (Apéndice 4.2). La frecuencia de daño foliar y la diversidad de gremios fueron mayores durante el segundo año, excepto para *N. alpina* (Figura 4.2). La frecuencia del daño foliar y el área foliar dañada estuvieron altamente correlacionados positivamente, al igual que la diversidad, equidad y riqueza de gremios (Apéndice 4.3).

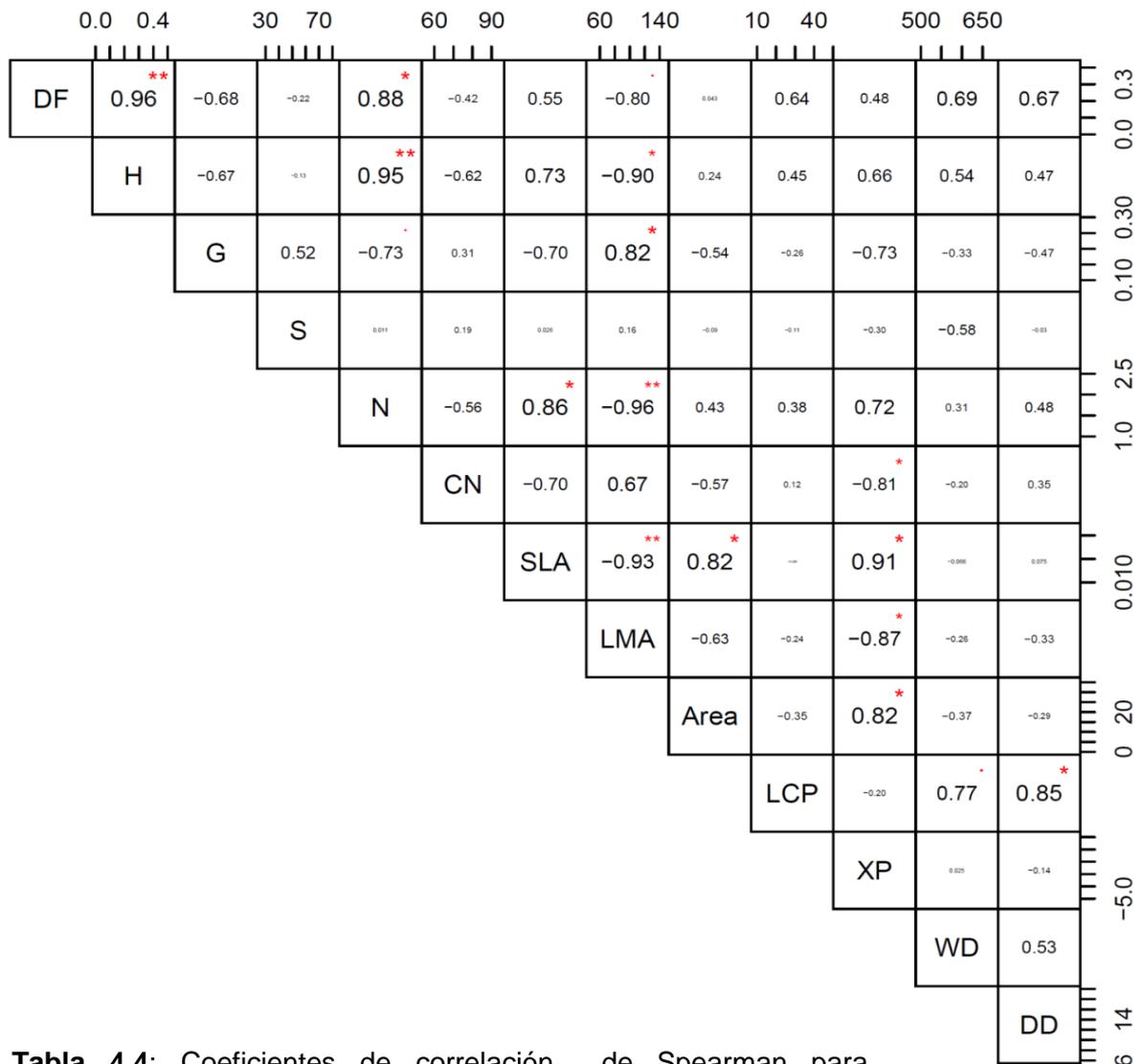


Tabla 4.4: Coeficientes de correlación de Spearman para frecuencia de daño, DF), diversidad de gremios (H), tasa de crecimiento relativo en altura de las plantas (G), supervivencia de las plantas (S), contenido de nitrógeno, diversidad de gremios (H), tasa de crecimiento relativo en altura (LMA), área foliar (Área), punto de compensación de luz (LCP), potencial de agua al 50% de la pérdida de la conductividad hidráulica del tallo – presión del xilema (XP), densidad de la madera (WD), y distribución latitudinal (DD); (histograma y valores). Nivel de significancia: *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$. La información proviene de a tabla 2 de la sección materiales y métodos de este capítulo. Los valores en los ejes muestran un rango o magnitud de la variable.

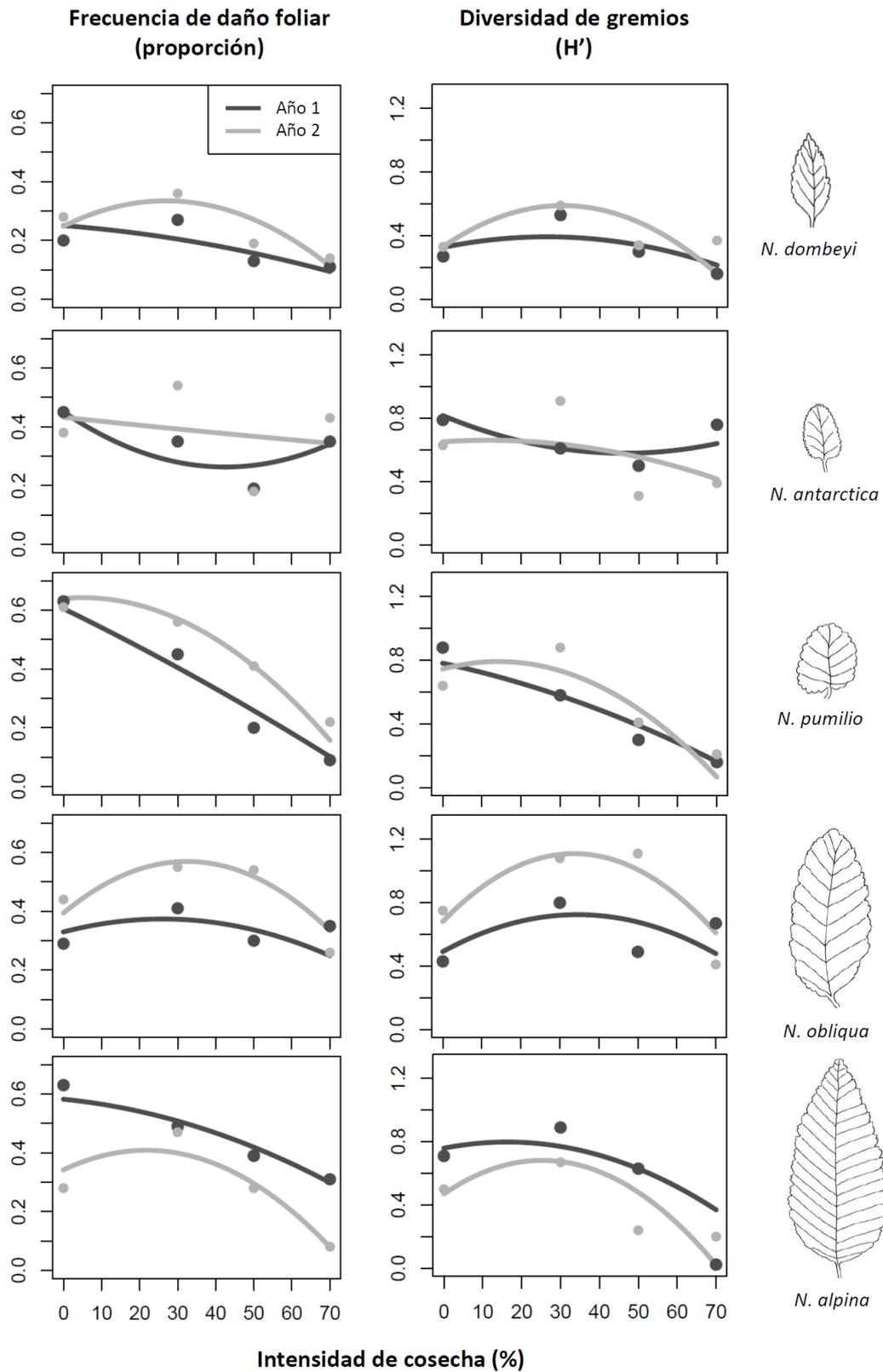


Figura 4.2. Respuesta de la frecuencia de daño foliar (proporción) y de la diversidad de gremios a la intensidad de cosecha para las cinco especies de *Nothofagus*. Cada punto es el valor promedio de una parcela para cada año, y las curvas son los valores predichos por el modelo de efectos mixtos.

El análisis NMDS mostró que las intensidades de cosecha más altas proporcionan un escenario más heterogéneo para la composición de los gremios de artrópodos que las más bajas. Además, las especies plantadas y los gremios de herbívoros mostraron respuestas específicas y sensibilidad a la intensidad de la cosecha. Entre todas las especies de árboles plantadas, *N. alpina* y *N. pumilio* mostraron más variación en la composición de sus gremios de herbívoros en respuesta a las intensidades de cosecha, en comparación con *N. obliqua*, *N. antarctica* y *N. dombeyi*. En cuanto a los gremios de artrópodos, los masticadores de hojas, los esqueletizadores continuos y de parches, así como los galígenos, contribuyeron más a la diferencia entre las especies de árboles y las intensidades de cosecha que cualquier otro gremio (Figura 4.3).

En el caso de las seis especies nativas silvestres del matorral, los modelos de efectos mixtos mostraron que las especies y el año eran variables predictoras importantes de la frecuencia del daño y de la diversidad de gremios, pero no la intensidad de cosecha (Tabla 4.3, Figura 4.4 y Apéndice 4.1). En otras palabras, para las especies silvestres, la frecuencia de daño de las hojas y la diversidad de gremios de artrópodos se mantuvieron independientemente de la intensidad de cosecha (es decir, del ancho de las fajas remanentes del matorral). Como se mostró anteriormente, las especies caducifolias o semi-decíduas fueron consumidas en mayor proporción que las perennifolias; y durante el segundo año, la frecuencia de daño y la diversidad de gremios fueron mayores que en el primer año. Sin embargo, en estas especies, las tasas de herbivoría estaban menos correlacionadas con el contenido de nitrógeno de las hojas que en las especies plantadas. Finalmente, en conjunto las plantas silvestres mantuvieron hasta 6 gremios de herbívoros foliares, variando entre 1 y 6 entre especies y tratamientos. Es decir, sorprendentemente, sostuvieron menos gremios que los árboles plantados (Apéndice 4.4).

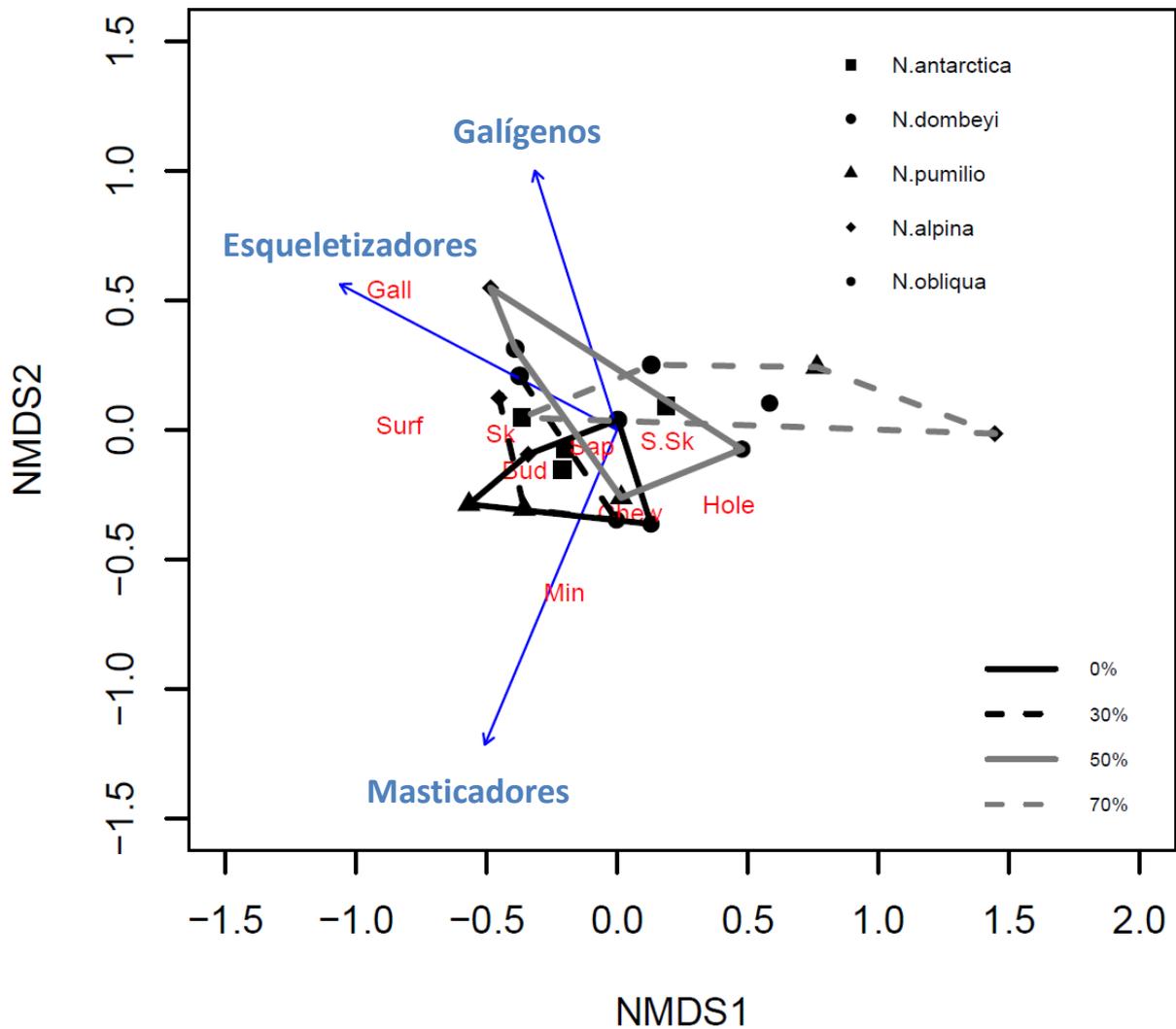


Figura 4.3. Escalamiento multidimensional no métrico, basado en gremios de artrópodos herbívoros para las intensidades de cosecha y las especies. 0%, 30%, 50%, 70% son cada uno de los porcentajes de las intensidades de raleo, y las especies plantadas *Nothofagus alpina*, *N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, and *N. pumilio*. Los vectores representan los gremios de herbívoros que más contribuyen a la diferencia en la composición (p -value < 0,001). NMDS: stress= 0,091, stress type 1, dos soluciones convergentes encontradas después de 20 iteraciones. Ajuste (r^2): Especies 0,17 (p -value < 1), Intensidad de cosecha 0,37* (p -value < 0,05), número de permutaciones: 999. Las siglas en rojo corresponden a los gremios (Chew: Masticadores, Bud: Come-yemas, Sk: Esqueletizadores, S.Sk: Pegadores, Hole: Perforadores, Sap: Succionadores, Surf: Raedores, Min: Minadores, Gall: Galígenos).

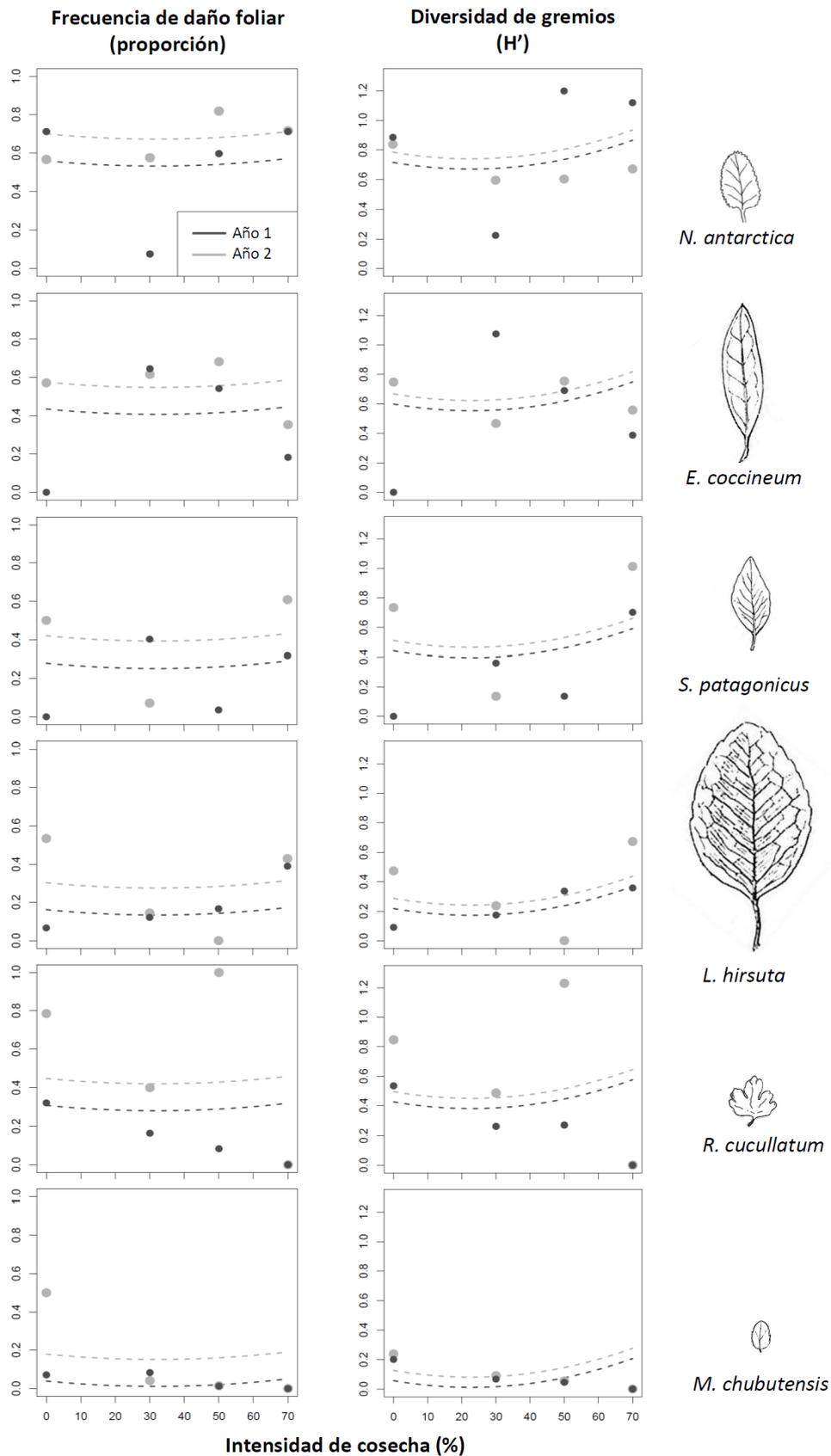


Figura 4.4. Respuesta de la frecuencia de daño foliar (proporción) y de la diversidad de gremios a la intensidad de cosecha para las seis especies silvestres del matorral. Cada punto es el valor promedio de una parcela para cada año, y las curvas son los valores predichos por el modelo de efectos mixtos.

Finalmente, la mayoría de las especies plantadas sobrevivieron más (entre 50% y 100%) en intensidades intermedias de cosecha (30% y 50%); para el caso de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, la tasa de supervivencia también fue alta en ausencia de cosecha, y *N. antarctica* sostuvo una tasa de supervivencia similar en todas las intensidades de cosecha (Tabla 4.3, Figura 4.5). Las tasas de supervivencia más altas en general se registraron para *A. chilensis* (80%), *N. pumilio* (54%) y *N. obliqua* (78%). Asimismo, todos los plantines crecieron más a intensidades de cosecha intermedias, especialmente durante el segundo año; excepto *N. antarctica*, en el que mayores intensidades de cosecha tuvieron efectos más positivos. Este patrón fue menos obvio durante el primer año, ya que inicialmente los árboles jóvenes crecieron de manera diferente y mostraron respuestas más lineales a las intensidades de cosecha. Al combinar la tasa de supervivencia de las plantas y el crecimiento de las mismas, *A. chilensis* toleró la sombra mejor que las otras especies, siendo *N. alpina* la especie menos tolerante a la sombra.

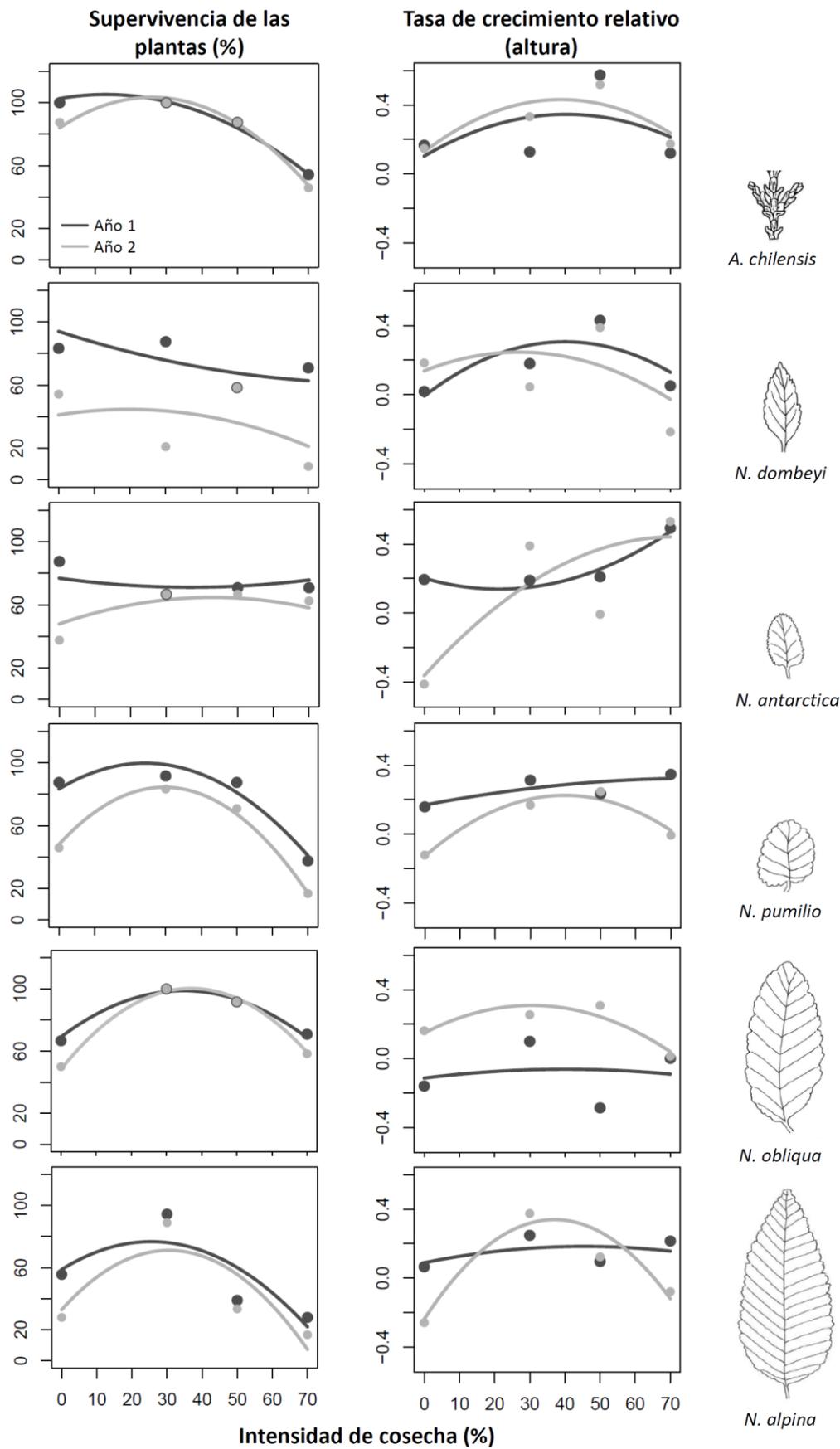


Figure 4.5. Respuesta de la supervivencia y el crecimiento de las plantas a la intensidad de raleo para las seis especies plantadas. Cada punto es la supervivencia general o el valor promedio del crecimiento para cada año y cada parcela. Las curvas son los valores predichos por los modelos de efectos mixtos.

Discusión

La implementación de prácticas de manejo sustentable de bosques sigue siendo un desafío en muchos ecosistemas. Sin embargo, están aumentando los ejemplos exitosos de prácticas combinadas de manejo que mejoran simultáneamente la productividad y la conservación de la biodiversidad (Chaudhary et al., 2016; Martínez Pastur et al., 2018; Grosfeld, Chauchard & Gowda, 2019). Aquí demostré que intensidades intermedias de cosecha para la extracción de biomasa en los bosques de la Patagonia norte maximizaron la abundancia de herbívoros y diversidad de gremios en los árboles nativos plantados. A su vez, a pesar de las mayores tasas de daño foliar, la mayoría de las especies arbóreas nativas alcanzaron su mayor rendimiento a tasas de cosecha intermedias (50% a 100%). Al mismo tiempo, dicho manejo no alteró la biodiversidad de gremios de herbívoros sustentada por las especies silvestres remanentes del matorral. Con lo cual, un aprovechamiento con una intensidad de 30% no solo proporcionaría beneficios económicos a los propietarios locales a corto plazo a través de la extracción de leña y postes (Goldenberg et al., 2020), sino también beneficios a largo plazo tanto económicos como ecológicos, de mantenerse estas tendencias observadas.

Las tasas de herbivoría y los patrones de diversidad se comportaron de manera similar dentro y entre las especies de árboles nativos plantados, siendo ambos más altos a intensidades de cosecha intermedias a bajas. Este patrón podría estar explicado en parte por la teoría de disturbios, que a menudo ha demostrado que la mayor diversidad de especies locales se produce a frecuencias y / o intensidades de disturbio intermedias, representado en este caso por cosecha de 30% y 50% (hipótesis de disturbio intermedia, Schowalter, 2012; Muiruri et al., 2019). Varios mecanismos podrían explicar este patrón. Por un lado, la densidad de recursos y la apariencia de las plantas afectan positivamente la abundancia de artrópodos (Endara & Coley, 2011; Castagneyrol et al., 2013), y de acuerdo con mis resultados, ambos parámetros mejoraron respecto del control, dado que las tasas de supervivencia y el crecimiento de los árboles plantados fueron más altas a intensidades de cosecha intermedias. Por otro lado, el aumento de la temperatura en los claros del bosque se ha asociado con mayores tasas de herbivoría en bosques

templados del sur debido a las limitaciones de temperatura asociadas con la sombra (Piper, Altman & Lusk, 2018), lo que explica el aumento de la biodiversidad que se observa aquí a intensidades de cosecha intermedias. Sin embargo, a medida que aumentó la intensidad de cosecha, la exposición a condiciones ambientales más duras podría haber afectado negativamente a la herbivoría de artrópodos directamente, como se informó en otros estudios. Por ejemplo, aunque las mayores intensidades de cosecha elevan las temperaturas medias anuales que benefician a los artrópodos, también aumentan el rango térmico anual y el número de días con heladas, produciendo efectos perjudiciales sobre la abundancia de artrópodos (Savilaakso et al., 2009; Paillet et al., 2010; Lencinas et al., 2014; Soler et al., 2016). Además, las condiciones ambientales pueden afectar indirectamente a los artrópodos a través de los rasgos de las hojas de las plantas, lo que provoca una alteración de la palatabilidad de las hojas debido, por ejemplo, a una radiación excesiva (Mazía et al., 2012; Hambäck et al., 2014). Finalmente, intensidades de cosecha más bajas (menos del 30%) podrían implicar más conectividad entre plantas y más biomasa para la protección, oviposición y desarrollo de artrópodos (Maguire et al., 2015), contribuyendo a una mayor diversidad de nichos y / o más recursos disponibles para poblaciones más grandes. La diversidad se correlacionó positivamente con las tasas de herbivoría para casi todas las especies, lo que sugiere que los mismos o similares mecanismos podrían estar en juego para ambas variables. Las tendencias generales fueron más fuertes durante la segunda temporada de crecimiento después del trasplante, probablemente debido a una combinación de efectos acumulativos y temperaturas más altas en el segundo año (SMN, 2020). Por lo tanto, la tendencia general observada en la mayoría de las especies de árboles plantadas de mayor diversidad y frecuencia de interacción (es decir, tasas de herbivoría) con una intensidad de cosecha del 30%, o incluso el 50% para *N. obliqua*, resalta un papel importante que cumplirían las plantaciones de árboles nativos dentro de un bosque nativo en la conservación de la diversidad de artrópodos al manejar el porcentaje de cobertura o biomasa.

Asimismo, la variabilidad a nivel interespecífico fue bastante relevante. Las especies de árboles perennifolios fueron consumidas en menor proporción

(*N. dombeyi*) o apenas sufrieron daños (*A. chilensis*), mientras que los caducifolios fueron consumidas en mayor proporción. Dentro de los caducifolios, a su vez, *N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. alpina* fueron consumidas a una tasa más alta a intensidades de cosecha más bajas (0% y 30%) mientras que *N. obliqua* fue consumida a una tasa más alta en intensidades intermedias (30% y 50%). Estas diferencias en las tasas de consumo entre especies resultaron de acuerdo a lo esperado según la teoría, ya que las especies caducifolias en mi estudio difieren de las perennes no solo en su hábito foliar sino también en su clasificación dentro del espectro de economía foliar (Poorter & Bongers, 2006, Wright et al., 2004). En este estudio, las especies de hoja perenne resultaron ser también especies conservadoras de recursos, siendo sus hojas menos apetecibles para los herbívoros debido al bajo contenido de nutrientes y a la alta proporción de tejido de soporte (Chabot & Hicks, 1982). Resultados similares fueron reportados por Piper et al. (2019), donde *N. betuloides* (especie similar a *N. dombeyi*, de hoja perenne) fue consumida menos que *N. pumilio*. A su vez, las especies caducifolias en este estudio se identifican como especies adquisitivas de recursos, ya que tienen un área foliar específica y concentraciones de nitrógeno mayores que las especies perennifolias, como midieron Diehl et al., (2008). Así, las diferencias en las tasas de consumo entre las especies probablemente fueron mediadas por la variabilidad interespecífica en el contenido de nitrógeno de las hojas y la dureza, donde las especies de mayor contenido de N en las hojas sostuvieron gremios más diversos y tasas de consumo más altas. Por lo general, los artrópodos prefieren plantas con hojas de mayor calidad, lo que significa más contenido de nitrógeno (Whitfeld et al., 2012). Además, los rasgos de las hojas parecen ser más relevantes que la distribución geográfica actual de las especies, ya que *N. obliqua* fue muy consumida y mantuvo la mayor diversidad de herbívoros a pesar de estar plantada fuera de su rango de distribución. Sin embargo, *N. antarctica* y *N. pumilio* también fueron consumidas a tasas elevadas, probablemente debido a su amplia distribución geográfica en la región patagónica (Donoso, 2013), aumentando así las posibilidades de presencia de sus enemigos naturales. Por el contrario, a pesar de que estudios previos han sugerido que entre varias especies de *Nothofagus*, *N. dombeyi* presenta altas tasas de daño (Donoso, 2013), no observamos tal tendencia.

Una posibilidad es que esos resultados se reportaron sobre el daño acumulativo en hojas de años anteriores, mientras que en este estudio solo medí el daño en hojas nuevas. Adicionalmente, *A. chilensis* no registró ningún daño significativo, más allá de los raros daños mecánicos y algunos ataques de tipo fúngico, pero no observé el consumo típico de los pulgones específicos (Montalva et al., 2010). Por último, *N. obliqua* y *N. alpina*, cuyas distribuciones actuales no incluyen el área de plantación, se convirtieron en un hábitat adecuado para la diversidad de artrópodos locales.

La intensidad de cosecha no solo afectó la frecuencia de interacción planta-herbívoro sino también la composición de los gremios de artrópodos que las distintas especies de árboles plantadas sostuvieron. En particular, intensidades de cosecha más altas conllevaron a comunidades más heterogéneas entre las especies, como mostró el análisis de NMDS. Es decir, más allá de las diferencias interespecíficas, las especies de árboles plantados mantuvieron comunidades de artrópodos foliares (i.e. composición de gremios) más similares a intensidades de cosecha de 0% y 30%, que esas mismas especies a intensidades de cosecha de 50% y 70%. Del mismo modo, a intensidades de cosecha más altas, la mayoría de las especies de árboles mostraron una gran variación en la composición de gremios, principalmente impulsada por gremios faltantes. Por su parte, las especies de árboles variaron en su respuesta a los tratamientos de cosecha. Por ejemplo, *N. alpina* y *N. pumilio* mostraron mayor variación en la composición de sus gremios entre intensidades de cosecha que *N. obliqua*, *N. antarctica* y *N. dombeyi*. Esto significa que, más allá de las diferencias interespecíficas en las tasas de herbivoría y diversidad, algunas especies fueron más susceptibles a las técnicas de manejo, y a menudo sostuvieron menos especies y gremios de artrópodos foliares que otras. A su vez, los gremios de artrópodos con mayores tasas de consumo y contribución a estos cambios en las intensidades de cosecha incluyeron tanto exófagos (masticadores y esqueletizadores con 0.13 ± 0.016 y 0.093 ± 0.013 de frecuencia de daño, respectivamente) como endófagos (galígenos con 0.025 ± 0.0095 de frecuencia de daño). Para los gremios endófagos, esta variación podría explicarse por su alta especificidad y baja movilidad (Novotny et al., 2010; Mazía et al., 2012), siendo más afectadas

por cambios microambientales dentro de los tejidos foliares (Garibaldi, Kitzberger & Chaneton , 2011) que los que se alimentan libremente. Sin embargo, dado que los gremios menos específicos y más móviles se comportaron de manera similar (masticadores y esqueletizadores), otros factores como la conectividad y los rasgos foliares podrían estar jugando un papel clave. Finalmente, en cuanto a la composición de los gremios, la elección de qué especies de árboles plantar cobra relevancia ya que algunos árboles nativos por encima del 50% de intensidad de cosecha son más susceptibles a la pérdida de gremios, como es el caso de *N. alpina* y *N. pumilio* mientras que *N. obliqua*, *N. antarctica* y *N. dombeyi* parecen estar menos afectados.

A diferencia de los árboles plantados, para las seis especies silvestres del matorral, no hubo efecto de la intensidad de la cosecha en las tasas de herbivoría de artrópodos o en la diversidad de gremios, aunque hubo diferentes niveles de daño entre las especies. Esto significa que las fajas remanentes no cosechadas de matorral, hasta el ancho evaluado aquí (es decir, de 1 m x 45 m a 3 m x 45 m), aún pueden mantener una diversidad e interacciones ecológicas similares a pesar de la eliminación de una gran biomasa forestal. Este resultado podría explicarse por el papel que juegan las condiciones abióticas y las interacciones bióticas. En contraste con los árboles plantados, ubicados en el medio de las fajas cosechadas, las especies silvestres no plantadas estaban rodeadas de vegetación ya establecida, de vecinos conespecíficos e interespecíficos, dentro de las fajas boscosas; también conectadas a la vegetación remanente alrededor de las parcelas. De esta forma, los herbívoros de las especies silvestres no plantadas podrían verse menos afectados por las diferencias ambientales asociadas a las fajas que los herbívoros de las especies plantadas. Como se observa para las especies plantadas, la tasa de consumo y la diversidad de gremios fueron mayores durante el segundo año, probablemente debido a diferencias climáticas entre años ya que la segunda temporada de muestreo fue más cálida que la primera, y/o debido a un efecto de recomposición después del disturbio causado por las intensidades de cosecha. Las diferencias en el daño de los herbívoros entre las especies silvestres, aunque menos significativas que las observadas para las especies plantadas, probablemente estuvieron relacionadas con sus rasgos foliares. De

hecho, las especies consumidas con mayor frecuencia y las que sustentan la mayor diversidad de gremios tienen un alto contenido de nitrógeno y hojas menos duras (*N. antarctica*, *R. cucullatum*) o son muy abundantes en el matorral (*E. coccineum*). En general, las especies silvestres mostraron tasas de herbivoría e índices de diversidad similares a las especies de árboles plantados, pero mantuvieron menos gremios. Esta diferencia podría deberse a la disparidad en la concentración de recursos entre los escenarios, ya que las plantas silvestres muestreadas estaban rodeadas de muchos más huéspedes potenciales que los de las líneas de plantación (Hambäck et al., 2014; Underwood, Inouye y Hambäck, 2014), y/o las especies arbóreas nativas plantadas proporcionaron hojas de mayor calidad que las silvestres excepto *A. chilensis* (Diehl et al., 2008). No obstante, los entornos mencionados anteriormente pueden ser comparables, ya que surgieron patrones similares entre la única especie presente en ambos, *N. antarctica*. En particular, tanto los árboles jóvenes de *N. antarctica* silvestres como los plantados tuvieron tasas de consumo y diversidad de gremios más altas en comparación con todas las demás especies en ambos escenarios. Por otro lado, al comparar los gremios presentes en ambos escenarios para *N. antarctica*, los masticadores resultaron más frecuentes en los ejemplares plantados respecto a los silvestres. Probablemente la mayor disponibilidad, tamaño promedio y tiempo de establecimiento de los individuos silvestres, propicie que los artrópodos lo consuman en tasas mayores que a los árboles plantados pero al mismo tiempo se produzca un particionamiento más equilibrado del recurso (Northfield et al., 2010). Los árboles plantados, que poseen menor tiempo en el sitio, quizás resulten más atacados por gremios generalistas, ya que probablemente sean más palatables por disponer de mayores recursos (i.e. luz) o por tener menor edad que las plantas del matorral de la misma especie. En resumen, nuestros resultados sugieren que mientras haya parches remanentes dentro de un matorral continuo, las interacciones ecológicas, medidas aquí como la tasa de herbivoría de artrópodos y la diversidad de gremios, podrían no depender directamente del porcentaje de extracción de biomasa.

Si bien mantener una alta tasa de herbivoría por artrópodos podría ser perjudicial para el rendimiento de las plantas, aquí observamos que la

supervivencia de las plantas y las tasas de crecimiento no se correlacionaron con las medidas de herbivoría. Probablemente, una alta herbivoría junto con un alto rendimiento podría explicarse en parte por la alta tolerancia a la herbivoría reportada para algunas especies de *Nothofagus caducifolios* (Piper & Fajardo, 2014). Sin embargo, en mi sistema de estudio, el rendimiento de las plantas parece verse afectado directamente por los factores ambientales que proporcionan las diferentes intensidades de cosecha. Específicamente, un aumento en la temperatura de 2°C y de tres a cinco veces más de luz fotosintéticamente activa, probablemente impulsó las tasas más altas de supervivencia de la mayoría de las especies plantadas a intensidades de cosechas intermedias (30% y 50%); en el caso de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, su supervivencia también fue más alta en ausencia de cosecha, y *N. antarctica* sobrevivió a una tasa similar en todas las intensidades de cosecha. Los árboles de *Nothofagus* son intolerantes a la sombra y su dinámica de regeneración está asociada con disturbios y claros en los bosques (Veblen et al., 1996; Donoso, 2013), pero las intervenciones con gran extracción de biomasa (70% de intensidad de cosecha) podrían intensificar algunos factores que son también perjudiciales para la supervivencia de las plantas como las heladas anuales, los altos niveles de radiación y el estrés hídrico (Ramírez et al., 1997; Reyes-Díaz et al., 2005; Donoso, 2013; Charrier et al., 2015). De hecho, algunos estudios en experimentos de regeneración y plantación de *Nothofagus* mencionan un mayor éxito con una cobertura vegetal baja (Heinemann & Kitzberger, 2006; Lencinas et al., 2007; Martínez Pastur et al., 2011; Soto et al., 2015). A su vez, *N. antarctica* sobrevivió de manera similar en todas las intensidades de cosecha, lo que no es sorprendente dado que es una especie resistente a condiciones ambientales extremas, como temperaturas bajas y alta exposición a la radiación (Steinke et al., 2008). Por otro lado, a pesar de que *N. dombeyi* se conoce como una especie que necesita altos niveles de radiación (Donoso, 2013), en este estudio tuvo la tasa de supervivencia más baja a las intensidades máximas de cosecha durante el segundo año, lo que sugiere que podría ser afectado negativamente por la baja humedad. El mismo patrón se observó en *N. alpina*. Además, y contrariamente a la literatura, *N. alpina*, no resultó ser la especie más resistente a la sombra (Donoso, 2013). Finalmente, *A. chilensis* sobrevivió más que las otras especies cuando no hubo cosecha,

debido a su tolerancia a la sombra y protección temprana contra altos niveles de radiación (Urretavizcaya & Defossé, 2019). En resumen, si se necesita una mayor tasa de supervivencia de la especie, *N. obliqua*, *N. pumilio* y *A. chilensis* son las especies ideales, mientras que *N. antarctica* es la mejor especie si el sitio de plantación presenta una alta variación en términos de cobertura del dosel. En general, en todas las especies, las tasas de supervivencia se podrían optimizar mediante la aplicación de intensidades de manejo intermedias, lo que minimizaría la necesidad de replantación.

Además de las tasas de supervivencia de las plantas, el éxito de una plantación de árboles se logra cuando las tasas de crecimiento de las plantas se mantienen en el tiempo después del trasplante. Una vez más, las condiciones microclimáticas asociadas a intensidades de cosecha intermedias mejoraron el crecimiento de todas las especies durante el segundo año, excepto *N. antártica*. El patrón no lineal, no fue obvio durante el primer año, ya que inicialmente, las plantas crecieron de manera diferente, esto remarca la importancia de medir múltiples estaciones de crecimiento post-trasplante para capturar mejor las diferencias entre especies y tratamientos a más largo plazo. A medida que los niveles de luz y temperatura aumentaron con el aumento de la intensidad de la cosecha hasta un 50%, el crecimiento general de las plantas mejoró para todas las especies de los árboles plantados. Se encontraron resultados similares con respecto al crecimiento en *N. pumilio* (Martínez Pastur et al., 2011) y *N. obliqua* (Varela et al., 2012, Torres et al., 2018). Sin embargo, los patrones de crecimiento de las plantas a través de las intensidades de cosecha no fueron lineales, ya que cosechas de 70% ofrecieron condiciones de crecimiento adversas (Anderegg et al., 2015). En algunos casos, se observaron incluso tasas de crecimiento negativas en las especies que rebrotaron *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. antarctica* (Grosfeld, Chauchard & Gowda, 2019).

En resumen, las intensidades de cosecha intermedias resultaron una óptima estrategia de manejo, proporcionando biomasa como leña y postes, además de tener efectos positivos sobre los rebrotes y la regeneración del bosque (Chaudhary et al., 2016; Goldenberg et al., 2020) y como se muestra aquí, proporcionando áreas abiertas donde los árboles nativos se pueden plantar con éxito. Aún más, este manejo permitió la mayor tasa de

supervivencia y crecimiento de los árboles trasplantados de la mayoría de las especies leñosas nativas de alta calidad, al tiempo que mantuvo la mayor diversidad de herbívoros foliares. Por lo tanto, incluso en años secos donde los árboles necesitan más protección contra la desecación, la aplicación de intensidades de cosecha intermedias sería una práctica exitosa. Específicamente, cuando se puede manejar la extracción del volumen de biomasa (es decir, la intensidad de la cosecha), *N. obliqua* y *A. chilensis* son las especies recomendadas debido a sus mejores tasas de supervivencia y crecimiento. Por su parte, a intensidades de cosecha mayores o variables, *N. antarctica* mostró un mejor desempeño, por lo que es una especie ideal para plantar y restaurar sitios desfavorables. Curiosamente, *N. alpina* y *N. obliqua* mostraron resultados positivos en términos de tasa de supervivencia e interacción con artrópodos folívoros, a pesar de estar plantadas al sur de su distribución natural, destacando que estas especies serían mejores para las interacciones ecológicas y la conservación de la biodiversidad que las especies exóticas comúnmente plantadas que a menudo disminuyen la diversidad (Nuñez & Paritsis, 2018). En cuanto a la supervivencia y el crecimiento, en mis datos, las diferencias entre las especies plantadas no se explican por sus rasgos fisiológicos proporcionados por la literatura. Sin embargo, como mencionaron Poorter y Bongers (2006), varios rasgos de las hojas son buenos predictores del desempeño de las plantas en diferentes escenarios. Por lo tanto, futuros estudios y ensayos ayudarían a determinar si las diferencias entre las especies plantadas en las intensidades de cosecha se explican por sus características fisiológicas.

Conclusiones

Las técnicas de extracción (es decir, para leña y postes) combinadas con la plantación de árboles nativos surgen como una práctica de manejo óptima en los matorrales del noroeste de la Patagonia, específicamente cuando se aplican intensidades de cosecha bajas a intermedias. La cosecha a una intensidad de 30% proporcionó un buen escenario no solo para la supervivencia y el crecimiento de los árboles nativos plantados, sino también para sustentar comunidades diversas de herbívoros en los árboles plantados y en la vegetación remanente. Esto sugiere que la tecnología de manejo utilizada es útil para mantener la biodiversidad en el ecosistema forestal. Adicionalmente, para todas las especies plantadas, las tasas de herbivoría de artrópodos y los índices de diversidad de gremios estuvieron altamente correlacionados, lo cual podría significar que cualquiera de las dos variables son buenas indicadoras de biodiversidad. Asimismo, el daño de las hojas y las tasas de diversidad de gremios no se correlacionaron con el rendimiento de las plantas, lo que destaca la coexistencia exitosa entre las tasas de daño reportadas y la plantación de árboles nativos. Más importante aún, más allá de las diferencias morfológicas y fisiológicas entre las especies de árboles plantados, las intensidades de cosecha se convierten en una práctica de manejo más determinante para las tasas de supervivencia y el crecimiento de las plantas que la identidad de las especies.

Las prácticas de manejo combinadas, como las propuestas en este estudio, siguen siendo un desafío en muchas regiones del mundo, incluida la Patagonia, con respecto al ciclo de plantación (aspectos temporales y económicos), las cosechas sistemáticas en los bosques y el uso cultural de árboles nativos. Sin embargo, sus múltiples beneficios son prometedores. Por ejemplo, las plantaciones de árboles nativos son necesarias en todo el mundo como una estrategia de gestión a largo plazo para prevenir y hacer frente a los impactos de las invasiones biológicas (como por ejemplo el caso de algunas especies maderables plantadas en la región de carácter invasor, Simberloff et al., 2012). Aliento la aplicación de nuestro enfoque experimental a otros sistemas, especialmente en bosques, matorrales y otros paisajes boscosos donde los árboles jóvenes plantados necesitan protección durante sus etapas

críticas de establecimiento en las estaciones secas. Aquí, las plantaciones de árboles nativos o los árboles genéticamente relacionados con los locales, proporcionaron una opción adecuada para los herbívoros locales, promoviendo un paisaje más rico sin afectar el rendimiento de la plantación. Por lo tanto, mis resultados exigen más estudios empíricos que prueben la generalidad de estas tendencias en otros ecosistemas forestales templados y tropicales en el mundo. Adicionalmente, corroborar los patrones observados mediante estudios de largo plazo, teniendo en cuenta la longevidad del sistema productivo propuesto.

Apéndices

Apéndice 4.1

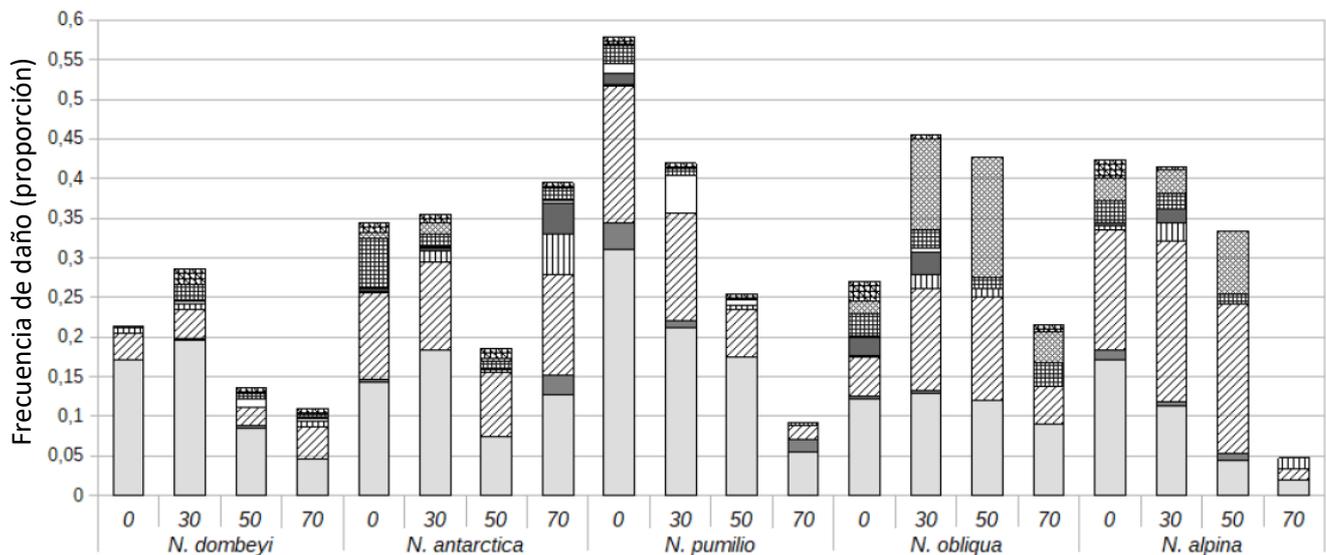
Especies plantadas					Especies silvestres del matorral		
Variable independiente	<i>Herbivoría total</i>	<i>Diversidad de gremios</i>	<i>Supervivencia de plantas</i>	<i>Crecimiento de plantas</i>	<i>Total herbivory</i>	<i>Guild diversity</i>	
<i>Intercepto</i>	0,25	0,33	100,60	0,10	0,43	0,59	<i>Intercepto</i>
<i>Intensidad de cosecha</i>	-0,0010	0,0050	0,41	0,012	-0,0017	-0,0040	<i>Intensidad de cosecha</i>
<i>Intensidad de cosecha²</i>	-0,000018	-0,000094	-0,016	-0,00015	-0,000027	-0,000088	<i>Intensidad de cosecha²</i>
<i>N. dombeyi*</i>	-	-	-8,63	-0,11	-0,27	-0,38	<i>L. hirsuta</i>
<i>N. antarctica</i>	0,20	0,49	-25,75	0,099	-0,4	-0,53	<i>M. chubutensis</i>
<i>N. pumilio</i>	0,35	0,46	-19,27	0,066	0,13	0,12	<i>N. antarctica</i>
<i>N. obliqua</i>	0,080	0,17	-33,58	-0,22	-0,14	-0,17	<i>R. cucullatum</i>
<i>N. alpina</i>	0,33	0,43	-43,88	-0,014	-0,16	-0,18	<i>S. patagonicus</i>
<i>Año_2</i>	-0,0023	0,0043	-18,63	0,025	0,14	-0,07	<i>Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. dombeyi*</i>	-	-	-1,14	0,0037	x	x	<i>Intensidad de cosecha x L. hirsuta*</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. dombeyi*</i>	-	-	0,020	-0,000047	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x L. hirsuta*</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. antarctica</i>	-0,0078	-0,015	-0,72	-0,018	x	x	<i>Intensidad de cosecha x M. chubutensis</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. antarctica</i>	0,00012	0,00021	0,020	0,00029	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x M. chubutensis</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. pumilio</i>	-0,0053	-0,010	0,95	-0,0081	x	x	<i>Intensidad de cosecha x N. antarctica</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. pumilio</i>	0,0000048	0,000043	-0,013	0,00012	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x N. antarctica</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. obliqua</i>	0,0044	0,0085	1,31	-0,0095	x	x	<i>Intensidad de cosecha x R. cucullatum</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. obliqua</i>	-0,000047	-0,00010	-0,0089	0,00012	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x R. cucullatum</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. alpina</i>	0,00028	-0,00018	1,00	-0,0079	x	x	<i>Intensidad de cosecha x S. patagonicus</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. alpina</i>	-0,000022	-0,000054	-0,012	0,00010	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x S. patagonicus</i>
<i>Intensidad de</i>	-0,0074	0,012	1,10	0,0036	x	x	<i>Intensidad de cosecha</i>

<i>cosecha x año_2</i>					<i>x Año_2</i>		
<i>Intensidad de cosecha² x año_2</i>	-0,00010	-0,00018	-0,013	-0,000052	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x Año_2</i>
<i>N. dombeyi x Año_2*</i>	x	-	-34,40	0,12	x	x	<i>L. hirsuta x Año_2*</i>
<i>N. antarctica x Año_2</i>	-0,016	-0,17	-10,42	-0,59	x	x	<i>M. chubutensis x Año_2</i>
<i>N. pumilio x Año_2</i>	-0,037	-0,041	-16,67	-0,32	x	x	<i>N. antarctica x Año_2</i>
<i>N. obliqua x Año_2</i>	0,066	0,19	-2,10	0,24	x	x	<i>R. cucullatum x Año_2</i>
<i>N. alpina x Año_2</i>	-0,24	-0,29	-7,29	-0,35	x	x	<i>S. patagonicus x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. dombeyi x Año_2*</i>	x	-	x	-0,011	x	x	<i>Intensidad de cosecha x L. hirsuta x Año_2*</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. dombeyi x Año_2*</i>	x	-	x	0,00010	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x L. hirsuta x Año_2*</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. antarctica x Año_2</i>	x	x	x	0,025	x	x	<i>Intensidad de cosecha x M. chubutensis x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. antarctica x Año_2</i>	x	x	x	-0,00025	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x M. chubutensis x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. pumilio x Año_2</i>	x	x	x	0,010	x	x	<i>Intensidad de cosecha x N. antarctica x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. pumilio x Año_2</i>	x	x	x	-0,00015	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x N. antarctica x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. obliqua x Año_2</i>	x	x	x	0,0044	x	x	<i>Intensidad de cosecha x R. cucullatum x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. obliqua x Año_2</i>	x	x	x	-0,000089	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x R. cucullatum x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha x N. alpina x Año_2</i>	x	x	x	0,024	x	x	<i>Intensidad de cosecha x S. patagonicus x Año_2</i>
<i>Intensidad de cosecha² x N. alpina x Año_2</i>	x	x	x	-0,00032	x	x	<i>Intensidad de cosecha² x S. patagonicus x Año_2</i>

Apéndice 4.1. Coeficientes estimados de los efectos fijos del modelo mínimo adecuado, para las variables respuesta de los modelos realizados para las especies plantadas y para las plantas del matorral. En la primera columna se muestran las variables independientes o

factores fijos, solos y en interacciones dobles a triples. Año_2 = Segundo año; Intensidad de cosecha² = Intensidad de cosecha cuadrático para considerar respuestas no lineales a las Intensidades de cosecha. Para la herbivoría total y la diversidad de gremios, la especie por defecto es *N. dombeyi*, y la especie por defecto en supervivencia y crecimiento de plantas es *A. chilensis*. Para la herbivoría total y la diversidad de gremios de especies silvestres del matorral, la especie por defecto es *E. coccineum*.

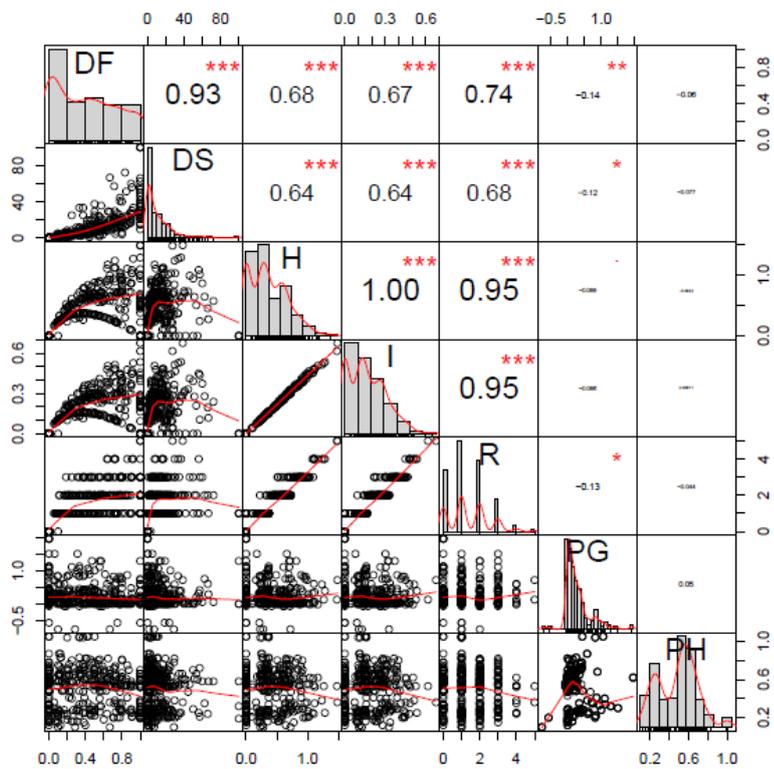
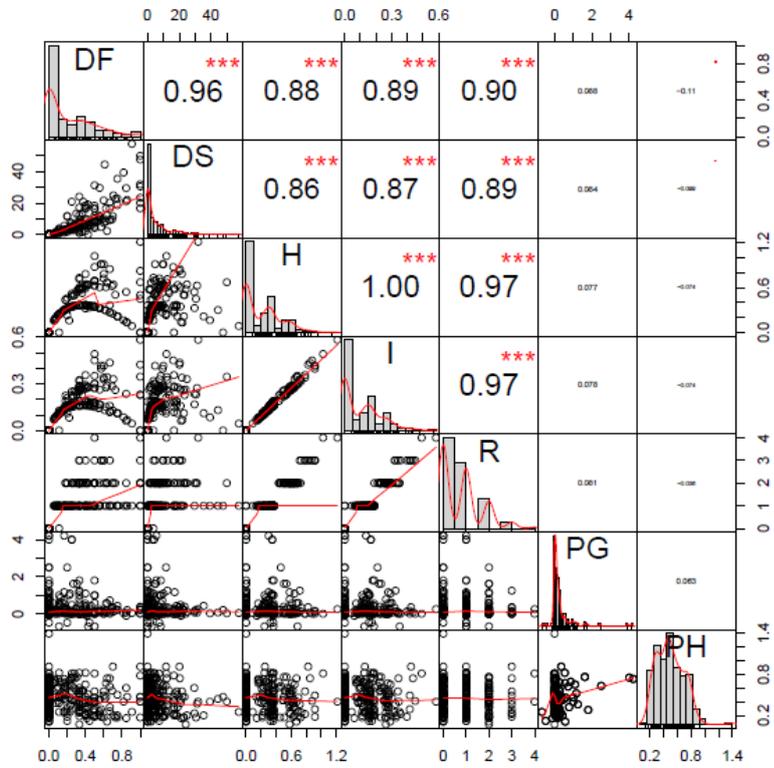
Apéndice 4.2

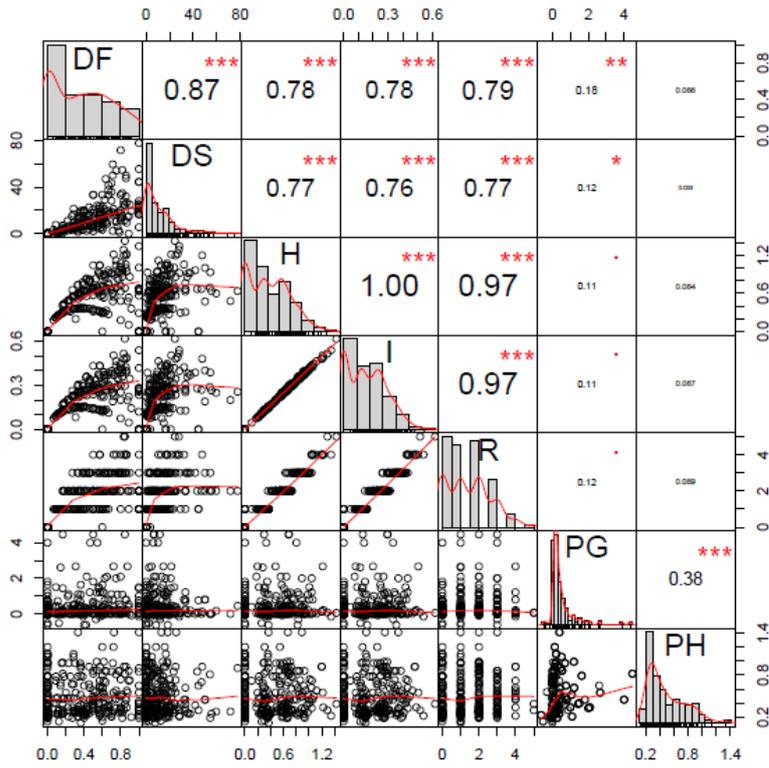


Apéndice 4.2: Las barras muestran la suma de la frecuencia de daño foliar (de 0 a 0,6) de cada gremio de herbívoros artrópodos, en las cinco especies nativas plantadas a través de las intensidades de cosecha (0, 30, 50 y 70%). Riqueza de gremios para cada especie por cada intensidad de cosecha (especies, 0%, 30%, 50%, 70%): *N. dombeyi* 4, 7, 6, 6; *N. antarctica*: 9, 8, 7, 9; *N. pumilio* 9, 6, 6, 4; *N. obliqua* 9, 9, 5, 5; *N. alpina* 8, 8, 5, 3.

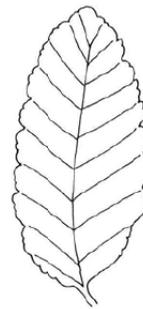
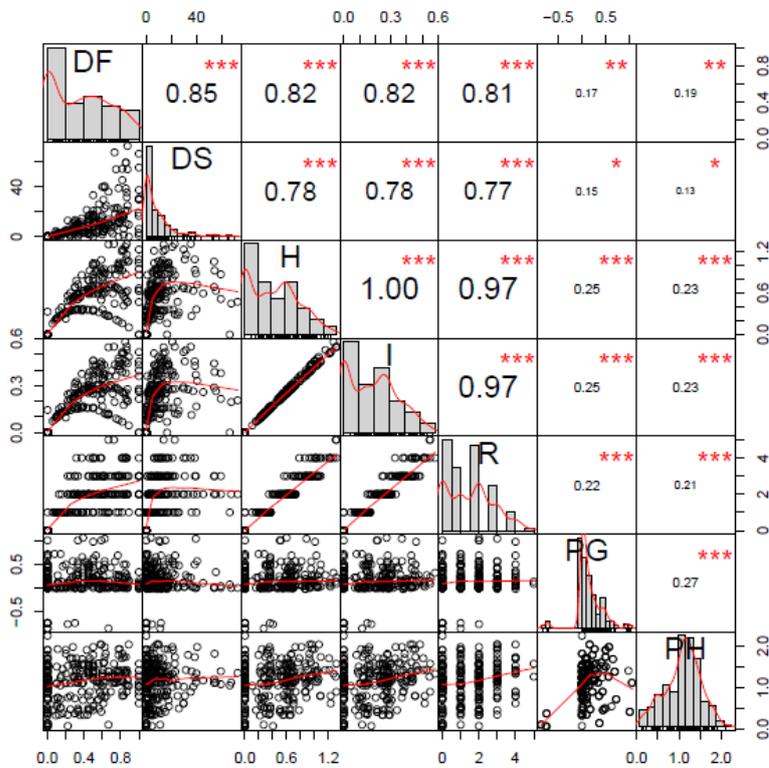
- ▣ Perforadores
- ▣ Galígenos
- ▣ Arrugadores y succionadores
- ▣ Minadores
- ▣ Raedores
- ▣ Pegadores
- ▣ Esqueletizadores
- ▣ Comeyemas
- ▣ Masticadores

Apéndice 4.3

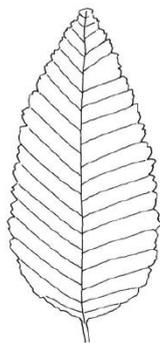




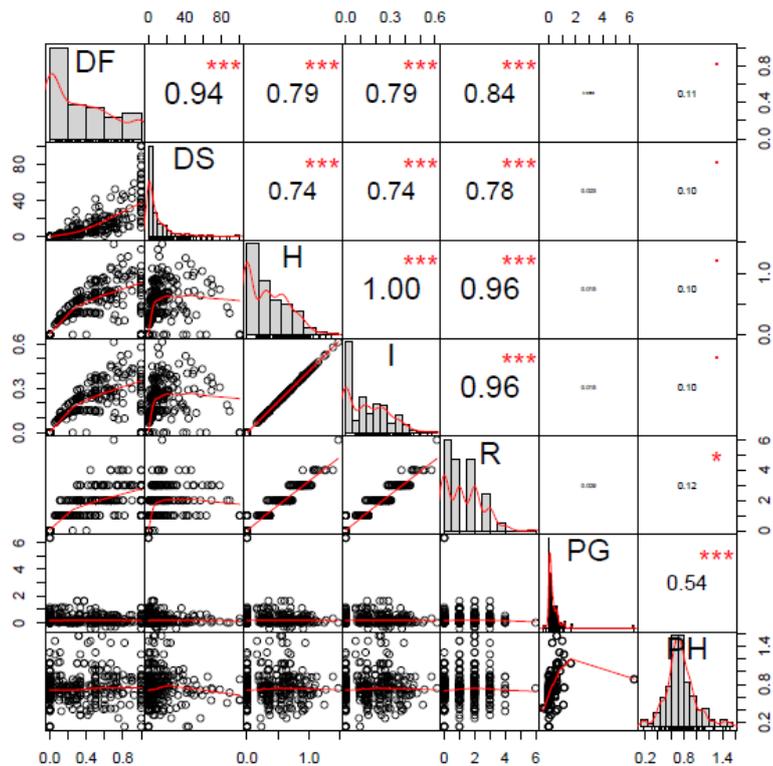
N. antarctica



N. obliqua

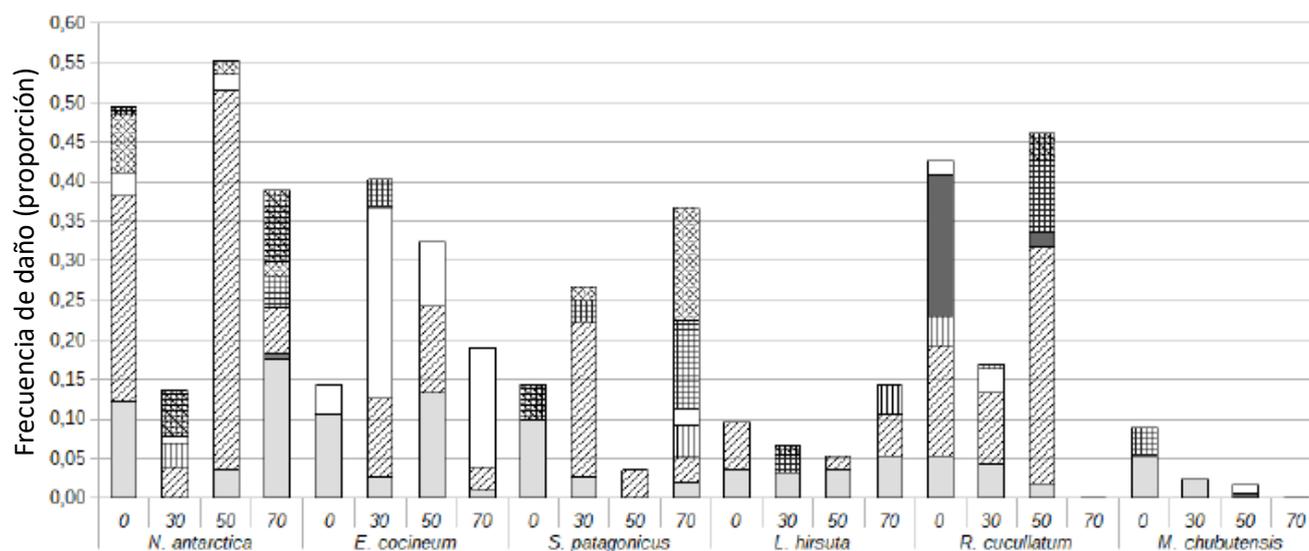


N. alpina



Apéndice 4.3: Coeficientes de correlación de Spearman para las cinco especies de *Nothofagus*, para la frecuencia de daño foliar (DF), área foliar dañada (DS), diversidad de gremios (H'), equidad (I), y riqueza (R), tasa relativa de crecimiento en altura de las plantas (PG), y altura de plantas (PH) (gráfico de puntos bajo la diagonal principal, histograma en la diagonal principal y valores de correlación sobre la diagonal principal). Nivel de significancia: *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$. Los valores que se muestran de mayor tamaño representan correlaciones más cercanas a 1. Los valores de los ejes muestran el rango de valores de las variables.

Apéndice 4.4



- ▣ Perforadores
- ▣ Galígenos
- ▣ Arrugadores y succionadores
- Minadores
- Raedores
- ▣ Pegadores
- ▣ Esqueletizadores
- Comeyemas
- Masticadores

Apéndice 4.4: Las barras muestran la suma de la frecuencia de daño foliar de cada gremio (de 0 a 0,6) de herbívoros artrópodos, en las seis especies silvestres del matorral a través de las intensidades de cosecha (0, 30, 50 y 70%). Riqueza de gremios para cada especie por cada intensidad de cosecha (especies, 0%, 30%, 50%, 70%): *N. antarctica* 5, 4, 4, 6; *E. coccineum* 2, 4, 3, 3; *S. patagonicus* 2, 4, 1, 6; *L. hirsuta* 2, 3, 2, 3; *R. cucullatum* 5, 3, 5, 0; *M. chubutensis* 2, 1, 2, 0.

Capítulo 5

Efecto de la temperatura y de los cambios ambientales sobre la interacción planta-herbívoro a lo largo de un gradiente de cosecha de un matorral norpatagónico



Resumen

El manejo de bosques debe adaptarse a los cambios del clima, actuales y futuros, sin embargo no se conocen bien las prácticas de manejo para mejorar el rendimiento de una plantación y de sus interacciones (i.e. herbívoros) frente al aumento de la temperatura y al aumento de la frecuencia de eventos de sequía por ejemplo. En este capítulo me pregunto cómo un aumento de temperatura (desde un enfoque experimental) combinado con un gradiente de extracción de biomasa en un matorral (desde un enfoque observacional), afecta a las especies de árboles nativos y a sus herbívoros. En un matorral patagónico, planté seis especies de árboles nativos de alto valor maderero, en parcelas con intensidades de cosecha crecientes (0, 30, 50 y 70%) y construí invernaderos individuales sobre los árboles plantados. Medí las tasas de herbivoría y la diversidad de gremios de herbívoros, así como la supervivencia y el crecimiento de las plantas. El aumento experimental de temperatura proporcionó un microambiente más cálido para las plantas y para los herbívoros asociados (un aumento promedio de 1,4° C y 21% de temperatura del aire, y 0,7 °C y 10% de temperatura del suelo). Sin embargo, la luz se vio afectada negativamente ($2,4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, 14%) y la humedad no se vio afectada (1%). Las intensidades de cosecha incrementaron la temperatura del aire (3°C y 23%, de 0 a 70% cosecha), la radiación (760%) y las heladas anuales (37%); la humedad relativa y el índice de área foliar disminuyeron 56% y 77%, respectivamente y la humedad del suelo no se vio afectada. El aumento experimental de temperatura suavizó los efectos de la cosecha sobre las tasas de herbivoría y de diversidad de gremios, probablemente por una mejora microambiental y al mismo tiempo por limitación física producto del experimento. El aumento en la temperatura mejoró las tasas de supervivencia de todas las especies plantadas a lo largo del gradiente de extracción, pero el crecimiento no mostró diferencias. Si bien la temperatura resultó una de las variables ambientales de mayor importancia, el incremento lineal de la temperatura producto del aumento en la intensidad de cosecha no benefició significativamente a las plantas ni a los herbívoros. El aumento en la temperatura producto del gradiente de manejo también es acompañado por un importante aumento en la radiación y en las heladas anuales, así como de una

marcada disminución de la humedad y del índice de área foliar. Estos experimentos indican que, un aumento leve en la temperatura minimizaría las respuestas a la cosecha y maximizaría la supervivencia de las plantas, pero principalmente cuando existe un cierto porcentaje de vegetación remanente facilitando otras condiciones (30%-50%). Esto sugiere que esta combinación de prácticas de manejo (plantación y cosecha), sería también efectiva continuaría en el tiempo a pesar de un posible escenario futuro más cálido.

Capítulo 5

Efecto de la temperatura y de los cambios ambientales sobre la interacción planta-herbívoro a lo largo de un gradiente de cosecha de un matorral norpatagónico

Introducción

Uno de los grandes desafíos actuales es el desarrollo de prácticas de manejo que no sólo optimicen la extracción de los recursos de los bosques y la conservación de su biodiversidad, sino que a su vez mitiguen y/o estén adaptadas al cambio climático (Payn et al., 2015; Ivetić & Devetaković, 2016; Pessacg et al., 2020; FAO, 2020). Si bien esto es un enorme desafío, diversos lineamientos y prácticas han sido propuestos por organismos intergubernamentales basados en nuevas tecnologías o en prácticas rurales revalorizadas (Ivetić & Devetaković, 2016; FAO, 2020). En Patagonia, más allá de que existen prácticas que pueden ser compatibles con estas ideas, el avance en la ciencia en este sentido es escaso. Por su parte, las tendencias y proyecciones climáticas en Patagonia son desalentadoras. En particular, durante la segunda mitad del siglo pasado se produjo un calentamiento generalizado en la región (donde tanto la temperatura máxima como la mínima tuvieron una tendencia positiva) y para las próximas dos o tres décadas, se proyecta para Argentina un calentamiento general en el rango de 0.5–1.0°C (Barros et al., 2015). Asimismo, las precipitaciones han disminuido en los bosques del norte de Patagonia entre un 30 y un 50% desde mediados del siglo pasado, y se prevé que dicha tendencia negativa continúe (Barros et al., 2015, Pessacg et al., 2020). El aumento de la temperatura y la disminución de las precipitaciones tienen conocidos efectos sobre los ecosistemas, pero también a nivel de los individuos (Cornelissen et al., 2011; Chung et al., 2013, Lemoine et al., 2013; Benavides et al., 2015; Valladares et al., 2016); impactando de manera a veces poco predecible el desempeño de distintas especies vegetales o sus interacciones con niveles tróficos superiores. Esto amerita poner a prueba prácticas de manejo que optimicen la productividad en

un escenario más cálido y menos húmedo, y que garanticen el mantenimiento de la diversidad y de las interacciones ecológicas.

Si bien el aumento de la temperatura, en especial en bosques templados fríos, suele ser beneficioso para la performance de los organismos (Garibaldi & Paritsis, 2012; Caillón et al., 2014), su interacción con otras variables bióticas y abióticas hace que las respuestas netas tanto en organismos como comunidades sean difíciles de predecir (Cornelissen et al., 2011; Chung et al., 2013; Caillón et al., 2014; Birkemoe et al., 2016). En particular, la interacción entre plantas y herbívoros, va a depender de la respuesta de los artrópodos a la temperatura pero también de otras variables ambientales así como de la estructura del paisaje, o de los rasgos de las plantas huéspedes modificadas por tales cambios ambientales (Cornelissen et al., 2011; Chung et al., 2013; Caillón et al., 2014).

Los artrópodos, son organismos altamente sensibles y dependientes de los cambios del clima (Caillón et al., 2014), un aumento en la temperatura los beneficiaría a través de acelerar su desarrollo y su tasa metabólica (Garibaldi & Paritsis, 2012; Lemoine et al., 2013). Sin embargo, la interdependencia entre variables climáticas o ambientales genera compromisos y efectos inesperados, dado que usualmente mayor temperatura y luz, en un contexto de manejo forestal (i.e. cosechas), viene asociado a mayor estrés hídrico, amplitud térmica y exposición al viento (Valladares et al., 2016; Löff et al., 2019). Además, los herbívoros artrópodos son organismos muy dependientes del micrositio y su respuesta puede variar según su grado de especificidad, su capacidad de desplazamiento, cambios en las plantas que consumen, cambios en las condiciones originales en las que cumplen su ciclo de vida (por ej, condiciones del suelo, madera muerta en descomposición, etc), entre otras características (Lemoine et al., 2013, 2014). Dado los estrechos requerimientos de nicho y a la elevada sensibilidad que tienen muchas especies de artrópodos, estos organismos se han utilizado muchas veces como indicadores ambientales para definir umbrales de manejo forestal sustentable (Stewart et al., 2007).

Asimismo, el efecto de las variables ambientales interactúa con componentes bióticos como, por ejemplo, la estructura vegetal (De Lucia et al.,

2012; Caillón et al., 2014). En este sentido, para Patagonia norte se ha mostrado que un incremento en la temperatura aumenta la supervivencia y crecimiento de distintas especies vegetales de valor forestal sólo cuando las precipitaciones son altas, cuando viene acompañado de mayor humedad de suelo y en algunos casos cuando la cobertura vegetal es intermedia (Tercero-Bucardo et al., 2007). Con lo cual, predecir cambios en la dirección y magnitud de las interacciones planta-herbívoro a nivel comunitario es complejo.

En el mundo hay diversos estudios que han evaluado los efectos de aumentos experimentales de temperatura, tales como Hasle et al. (2013); McKenzi et al. (2013); Burt et al. (2014), pero en Patagonia no hay estudios que hayan estudiado las tasas de herbivoría a campo en este sentido, con excepción de la evaluación del impacto de grandes herbívoros y de mayores temperaturas en la regeneración de árboles (Tercero-Bucardo et al., 2007) o variación de tasas de herbivoría en gradientes regionales de temperatura (Garibaldi et al., 2011). Por lo tanto, monitorear la performance y las tasas de herbivoría en árboles plantados dado un aumento experimental de temperatura y cobertura vegetal variable, aquí representado con un gradiente de cosecha forestal, puede dar información valiosa para adaptar el manejo de bosques con proyección hacia el futuro.

La implementación de prácticas de manejo de bosque que sean sustentables y adaptadas al cambio climático en el norte de la Patagonia es altamente necesario (Grosfeld, Chauchard & Gowda, 2019; Goldenberg et al., 2020). Históricamente, se han desarrollado prácticas forestales en la región que no favorecen la mitigación del calentamiento global (Peri et al., 2016; Rusch et al., 2017; Nuñez & Paritsis, 2018). El desarrollo de extensas plantaciones de coníferas exóticas es un claro ejemplo, ya que las mismas aumentan la inflamabilidad del sistema y la temperatura regional capturando mayor radiación que la vegetación típica de la región (Veblen et al., 2007; Nuñez & Paritsis, 2018). A su vez, las mismas consumen mayor cantidad de agua que los bosques nativos (Álvarez et al., 2019). Contrariamente, menos frecuente es la implantación de especies nativas de valor forestal que representan una versión superadora teniendo en cuenta su calidad (Veblen et al., 2007; Donoso et al., 2015) y su valor ecológico y social, los cuales

disminuyen los impactos típicos mencionados anteriormente para las plantaciones con especies exóticas.

Los matorrales del norte de la Patagonia son sitios ideales para utilizar como ecosistemas nodriza. Los mismos son bosques bajos muy diversos, compuestos por especies heliófilas y rebrotantes, asociados a áreas periurbanas y que en ausencia de disturbios son dominados por especies arbóreas (por ejemplo *N. dombeyi* o *A. chilensis*) (Speziale et al., 2010; Raffaele et al., 2014). Estudios recientes han demostrado que la implementación de cosechas parciales en estos matorrales, seguidas por la implantación de especies nativas maderables en las fajas removidas tiene beneficios múltiples. No solo la vegetación del matorral remanente cumple el rol de comunidad nodriza facilitando la performance y productividad de especies forestales (Nacif et al., 2020), sino que a su vez favorece la biodiversidad del sistema (Goldenberg et al., 2020; Carrón et al., 2020; Chillo et al., 2020; Nacif et al., 2020). Asimismo, esta combinación de prácticas de manejo sería óptima para reducir la inflamabilidad del bosque (Goldenberg et al., 2020). Sin embargo, desconocemos si este conjunto de prácticas o las intensidades de manejo recomendadas podrían seguir siendo óptimos bajo las proyecciones climáticas futuras. Este conocimiento es clave a la hora de recomendar tecnologías de manejo actuales y futuras para el norte de Patagonia y otras comunidades similares.

Aunque las especies nativas de interés forestal son una opción ideal, dado que además de agregar valor al sistema y capturar dióxido de carbono, las mismas favorecen la biodiversidad local mientras están en pie (Cusack & Montagnini, 2004; Payn et al., 2015; Bava, Loguercio & Salvador, 2015), no todas ellas se estima se adaptarán por igual al cambio global. Las plantas leñosas pueden presentar respuestas específicas a los cambios ambientales y a las interacciones con herbívoros. De esta manera, la elección de las especies a plantar confiere una importante decisión, donde es necesario tener en cuenta los objetivos y los beneficios posteriores, variando si el fin es para una plantación comercial, enriquecimiento o restauración (Niinemets & Peñuelas, 2008; Ivetić & Devetaković, 2016; Löf et al., 2019).

En la región patagónica hay especies nativas ideales para mejorar la producción forestal, generando sitios mixtos con especies maderables más altas que la vegetación remanente (Donoso Zegers, 2013). Entre las especies de uso tradicional, por su calidad y distribución están las especies del género *Nothofagus*, y *Austrocedrus chilensis*, especies que difieren en su distribución, rasgos foliares y estrategias de recursos. Por un lado, *N. alpina* y *N. obliqua* sólo se distribuyen naturalmente de manera fragmentada en el extremo norte de Patagonia (Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017), por lo cual se espera que sean de las especies más beneficiadas bajo condiciones más cálidas, esperando mejores rendimientos en áreas más australes, siendo especialmente útil para la industria maderera ya que poseen una calidad superior a las otras especies del género (Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017). Otras dos especies caducifolias, *N. pumilio* y *N. antarctica*, se encuentran a lo largo de toda la cordillera patagónica y son de las especies más plásticas y resistentes a las variaciones climáticas por su desarrollo en áreas bajas y altas (Barthelemy et al., 2008). Particularmente, *N. pumilio* podría no verse beneficiada por un aumento en la temperatura debido a que es mucho mejor competidora en sitios más fríos que el resto de las especies y su respuesta a cambios en altitud y latitud es variable (Donoso Zegers, 2013); mientras que *N. antarctica* es posible que muestre la mayor versatilidad a los cambios ambientales ya se comporta como especie pionera en áreas abiertas naturales (pastizales) o post-disturbio (fuego) a lo largo de su distribución latitudinal (Steinke et al., 2008). Las especies argentinas siempreverdes del género están representadas por *N. dombeyi* y *N. betuloides* la primera con importantes bosques en Patagonia norte y la segunda se desarrolla en Patagonia Sur. *N. dombeyi* seguramente será una de las especies más beneficiadas dada su distribución actual, así como *A. chilensis*, conífera patagónica de importante uso histórico y calidad en el norte de la región (Barthelemy et al., 2008; Donoso Zegers, 2013; Gut, 2017). Más allá de estas diferencias, las especies mencionadas son excelentes opciones para ampliar el mercado maderero en la región. Si bien existe conocimiento acerca de plantaciones de pequeña escala, reforestación y restauración (Donoso et al., 2015), no existen experimentos para evaluar su respuesta frente a un gradiente de cambios ambientales a una escala de plantación y a un aumento en la temperatura con dichas especies.

Asimismo, dado que sería de esperar mayores tasas de daño con mayor temperatura, es crítico evaluar como podría alterar tanto el desempeño de las plantas como la biodiversidad de artrópodos herbívoros escenarios más cálidos o menos húmedos por ejemplo.

En este trabajo el objetivo es conocer cómo seis especies nativas de interés maderero (*A. chilensis* y cinco especies del género *Nothofagus*) y sus herbívoros asociados, responden a cambios microambientales dados por la extracción de biomasa así como a un aumento experimental de temperatura. Específicamente, utilizando dos aproximaciones, una observacional (gradiente de cosecha) y otra experimental (aumento de temperatura con invernaderos), nos preguntamos, 1) ¿cómo responden los herbívoros (daño y diversidad) de plantas nativas de interés maderero a un aumento local de temperatura en interacción con un gradiente de extracción de biomasa?; 2) ¿cómo responden los árboles plantados de interés maderero a un aumento local de temperatura en interacción con un gradiente de extracción de biomasa?; 3) ¿qué factores ambientales tienen mayor importancia en las tasas de herbivoría así como en la performance de los árboles plantados?.

Metodología

Sitio de estudio, experimento de cosecha y plantación

Este estudio lo llevé a cabo durante los años 2013, 2014 y 2015, en el sitio experimental utilizado en los capítulos anteriores y que se describe ampliamente en el Capítulo 2, tanto el sitio de estudio (características de la vegetación y ambiental) así como el experimento de cosecha y plantación. El sitio está ubicado cerca de El Foyel (Provincia de Río Negro, Argentina, 41° 38'48.44" Sur, 71°29'59.06" Oeste), dominado por un matorral mixto de alta densidad.

Dentro de este matorral, inicialmente aplicamos cuatro niveles crecientes de intensidades de cosecha en cuatro parcelas (0%, 30%, 50% y 70%), y luego plantamos árboles de seis especies nativas de importancia maderera. Estos fueron árboles jóvenes de *A. chilensis*, *Nothofagus alpina*, *N. antarctica*, *N.*

dombeyi, *N. obliqua* y *N. pumilio*, de los cuales monitoreé de su rendimiento durante dos temporadas de crecimiento. Inicialmente, se plantaron en cada una de las seis franjas por parcela, 30 plantines de cada especie. En este Capítulo me focalicé en las seis especies plantadas (para más detalles de la metodología ver el Capítulo 3).

Aumento experimental de temperatura

Para analizar la herbivoría y el rendimiento de las plantas en un escenario más cálido, apliqué un experimento de manipulación pasiva para aumentar la temperatura y cambiar las condiciones microambientales que rodean los árboles plantados (Figura 5.1). Construí invernaderos individuales para 6 árboles plantados de cada especie en cada parcela (2 invernaderos por cada origen), que aportaron un total de 144 plantas con invernaderos. Estos invernaderos son estructuras de base triangular, con dos lados cerrados con el vértice de los mismos hacia el norte (orientación que brinda mayor dispersión de luz y protección contra el viento), la altura de la estructura fue inicialmente un 30% mayor que la altura promedio de las plantas de cada especie. Adicionalmente, realicé un tratamiento de control de invernaderos, reemplazando el plástico de los invernaderos por estructuras similares de malla plástica para insectos (agujeros de 1 mm²), aplicando esta estructura a 6 individuos de *N. alpina* en cada una de las cuatro intensidades de cosecha (24 individuos en total). El diseño de los invernaderos lo definí aplicando las principales características de los OTC (Open Top Chambers), ITEX Corners y algunos experimentos realizados con metodologías similares utilizando invernaderos de plástico (Molau & Molgaard 1996, De Frenne et al.2010, Chung et al.2013). El diseño garantiza el calentamiento alrededor de la planta (protegiendo del viento y captando la radiación solar), estando abierto en la parte superior (Molau & Molgaard 1996, De Frenne et al. 2010). Las aberturas superior e inferior permiten el intercambio de aire y reducen los efectos indeseables como la exclusión de artrópodos, los cambios de precipitación, la humedad y la concentración de gas (Marion et al., 1997; Netten et al., 2008). Así el diseño empleado combinó los principales requisitos de un método de calentamiento pasivo, con una versión simple y económica. El plástico que

usamos (150μ) no reduce la radiación fotosintéticamente activa, siendo transparente a la radiación visible (Flores et al.2003), resiste al menos dos años de exposición al sol, y a la vez es opaco a la radiación IR (para evitar la pérdida de calor por radiación durante la noche) y finalmente, el mismo es hidrófilo (para evitar la condensación y las gotas de agua). La intensidad de la radiación solar dentro del OTC fue menor que en el exterior debido a la reflexión y absorción del material del cerramiento, pero el plástico permitió la máxima transmisión de luz PAR (Espí 2012).



Figura 4.1. Diseño utilizado para aumentar la temperatura experimentalmente y evaluar las interacciones planta herbívoro así como la performance de los árboles plantados.

Mediciones de las tasas de herbivoría

Para medir la herbivoría de artrópodos, seleccioné al azar seis árboles plantados por especie por faja por tratamiento (intensidad de cosecha y aumento de temperatura), teniendo en cuenta de seleccionar dos árboles plantados de cada origen. Así medí las tasas de herbivoría en árboles con y sin invernadero en un total de 288 plantas (i.e., 48 individuos por especie forestal). Adicionalmente, medí las mismas variables en 24 árboles de *N. alpina* con la malla plástica, a fin de reconocer posibles efectos de los invernaderos sobre los herbívoros y plantas adicionales a un aumento de temperatura, tal como una barrera para artrópodos y contacto entre ramas con plantas aledañas. En cada uno de estos individuos, muestreé en pequeñas ramas marcadas a una altura intermedia de las plantas la herbivoría de artrópodos en 18 hojas por rama. Medí la herbivoría de artrópodos utilizando la metodología que anteriormente describí en el Capítulo 3 para *N. obliqua*.

Mediciones en el rendimiento de las plantas

El rendimiento de los árboles plantados lo evalué a través de registrar su supervivencia y la diferencia de altura relativa dentro de una temporada de crecimiento, durante dos años consecutivos (2013-2014 y 2014-2015). Utilicé la misma metodología que describí en el Capítulo 3 de *N. obliqua*. Para el rendimiento de las plantas, medí todos los árboles plantados disponibles sin invernaderos (inicialmente 96 plantas por cada especie de árboles plantados) y con invernaderos (inicialmente 24 plantas por cada especie de árboles plantados), es decir 144 árboles plantados con invernaderos. Y también las mismas mediciones las realicé sobre los restantes 24 con tela plástica mosquitera (de *N. alpina*).

Caracterización de condiciones ambientales

Para caracterizar las condiciones ambientales, en cada nivel de intensidad de cosecha, medí: la temperatura del aire y la humedad relativa del aire (Ibutton DS 1923, EE.UU.), radiación fotosintéticamente activa (PAR,

usando un ceptómetro Cavadevices, Arg.), humedad y temperatura del suelo (Lutron PMS-714, termómetro tipo aguja) e índice de área foliar (LAI) tomados por imágenes hemisféricas a través de las intensidades de cosecha (Nikon Coolpix 900 equipada con una lente hemisférica de 180°, las imágenes fueron analizadas con el programa HemiView). La temperatura del aire y la humedad relativa del aire se midieron durante el segundo año y la segunda temporada de crecimiento vegetativo, diariamente y cada 30 minutos, con Dataloggers ubicados en el medio de una franja cosechada a 0,75 m de la capa superior del suelo. La humedad del suelo, la temperatura del suelo y el PAR se midieron en diciembre y febrero, tres veces en tres fajas por parcela, tomadas de manera puntual. Adicionalmente de medir las fajas cosechadas para caracterizar las parcelas, todas estas variables fueron medidas en el exterior y el interior de los invernaderos, siempre de manera puntual y durante otoño en el primer año de muestreo. En particular, en uno de los tratamientos medí el efecto del invernadero en la temperatura durante los dos años de muestreo (Datalogger, Cavadevices, Arg.).

Análisis estadísticos

Analiqué los efectos de la intensidad de cosecha y del aumento experimental de temperatura, sobre la temperatura del aire de otoño (verano y otoño), la temperatura y humedad de suelo, la humedad, la intensidad de la luz y la cantidad de heladas, utilizando modelos lineales de efectos mixtos en R (R Core Team 2020), con la función lmer (paquete lme4, Bates 2011). Además, utilicé los modelos lineales de efectos mixtos para explorar los efectos de las variables ambientales sobre la frecuencia y porcentaje de daño total de las hojas y la diversidad de gremios de herbívoros artrópodos, la tasa de crecimiento relativa y la supervivencia de las plantas. Sin embargo, para estos análisis no utilicé variables ambientales correlacionadas entre sí; en cambio, utilicé correlaciones de Spearman para explorar previamente la relación entre dichas variables. También, tal cual lo hice en los capítulos anteriores, analicé los efectos de la intensidad de cosecha en la frecuencia de daño total de las

hojas y de la diversidad de los gremios de herbívoros de artrópodos, así como de la tasa de crecimiento en altura relativa de las plantas, utilizando modelos lineales de efectos mixtos en R (R Core Team 2020), con la función lmer (paquete lme4, Bates 2011). Para la supervivencia de las plantas, utilicé modelos lineales generalizados de efectos mixtos, utilizando la función glmer, del paquete lme4 (distribución binomial, Bates, 2011). En el mismo modelo, evalué los efectos aleatorios del origen de las plantas y de las parcelas. En cuanto al marco estadístico inferencial, utilicé nuevamente la inferencia multimodelo (Burnham et al., 2011).

Finalmente, usé el análisis NMDS (escalamiento multidimensional no métrico) para explorar la composición de los gremios y las diferencias en torno a las especies, intensidades de cosecha y con el aumento experimental de temperatura (usando la función metaMDS, paquete Vegan, Oksanen et al., 2019). La diversidad de gremios la analicé con el índice de Shannon-Wiener (Magurran 2004).

Resultados

Variables ambientales en respuesta al aumento experimental de temperatura

Los modelos de efectos mixtos mostraron que el aumento experimental de temperatura proporcionó efectivamente un microambiente más cálido para las plantas y para los herbívoros asociados, incrementando en promedio 1,4 °C 21% la temperatura promedio del aire en verano, así como 0,7 °C y 10% la temperatura promedio del suelo. Por su parte, la luz disminuyó dentro de los invernaderos un 14% (i.e., 2,4 mol m⁻² d⁻¹) y la humedad relativa del aire no se vieron afectadas, ya que disminuyó sólo un 1% (ver Figura 5.2, importancia relativa en el Apéndice 5.1 y coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 5.2).

Variables ambientales y bióticas en N. alpina, aumento experimental de temperatura y control con malla plástica

Para una mejor comprensión de los efectos de los invernaderos, medí parámetros abióticos y bióticos asociados con la malla plástica mosquitera en *N. alpina*. Este tratamiento incrementó menos la temperatura del aire (s/AET: 1,73°C, c/AET: 2,21°C, malla plástica (MP): 1,80°C) y del suelo que el invernadero (s/AET: 3,17°C, c/AET: 3,38°C, MP: 3,23°C), la humedad no mostró diferencias entre tratamientos (s/AET: 83%, c/AET: 84%, MP: 84%), y la luz disminuyó menos en la malla mosquitera que en los invernaderos (s/AET: 19,8 mol m⁻²d⁻¹, c/AET: 17,5 mol m⁻²d⁻¹, MP: 18,5 mol m⁻²d⁻¹). Con respecto a los patrones de herbivoría, las respuestas a la malla plástica fueron más similares a las plantas con invernadero que sin ellas, pero con menores tasas de herbivoría (s/AET: 34,5%, c/AET: 26,3%, MP: 23,5%) y diversidad de gremios (s/AET: 0,50H, c/AET: 0,43H MP: 0,37H). La supervivencia de las plantas se vio afectada positivamente, aunque no tanto como los árboles con invernaderos (s/AET: 48%, c/AET: 83%, MP: 65%). Por el contrario, el crecimiento de las plantas no se vio afectado (s/AET: 22%, c/AET: 17%, MP: 30%) (ver Figura 5.3, importancia relativa en el Apéndice 5.3 y coeficientes estimados del modelo en Apéndice 5.4).

Variables ambientales en respuesta a la intensidad de cosecha

En general, las condiciones ambientales fueron afectadas por las intensidades de cosecha. Los modelos de efectos mixtos mostraron que el aumento en la intensidad de la cosecha incrementó la temperatura del aire más de 3°C en verano, un 23% (comparando entre sin cosecha -0%- y con 70% de cosecha), la radiación fotosintéticamente activa aumentó 760% (entre 0% y 70%), así como el número de heladas en el año 37% (entre 0% y 70%). Por otro lado, la humedad relativa del aire y el índice de área foliar disminuyeron 56% y 77%, respectivamente. Por último, la humedad del suelo no se vio afectada por las intensidades de cosecha (ver Figura 5.4, importancia relativa en el Apéndice 5.5 y coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 5.6).

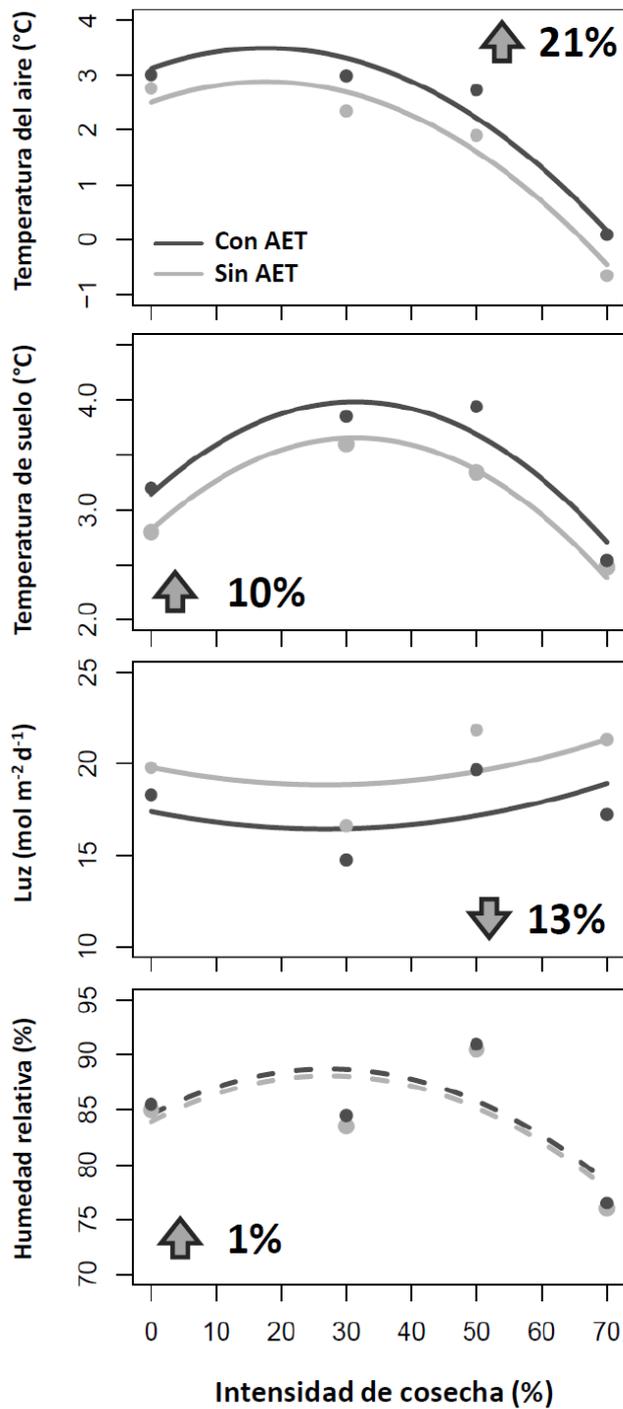


Figura 5.2: Respuesta de la temperatura (°C), humedad relativa (%), luz (mol m⁻² d⁻¹) y de la temperatura del suelo (°C), a la intensidad de cosecha, durante el otoño. AET: Aumento experimental de temperatura. Cada punto es el valor promedio de cada variable para cada intensidad de cosecha, y las líneas son los valores predichos por los modelos de efectos mixtos.

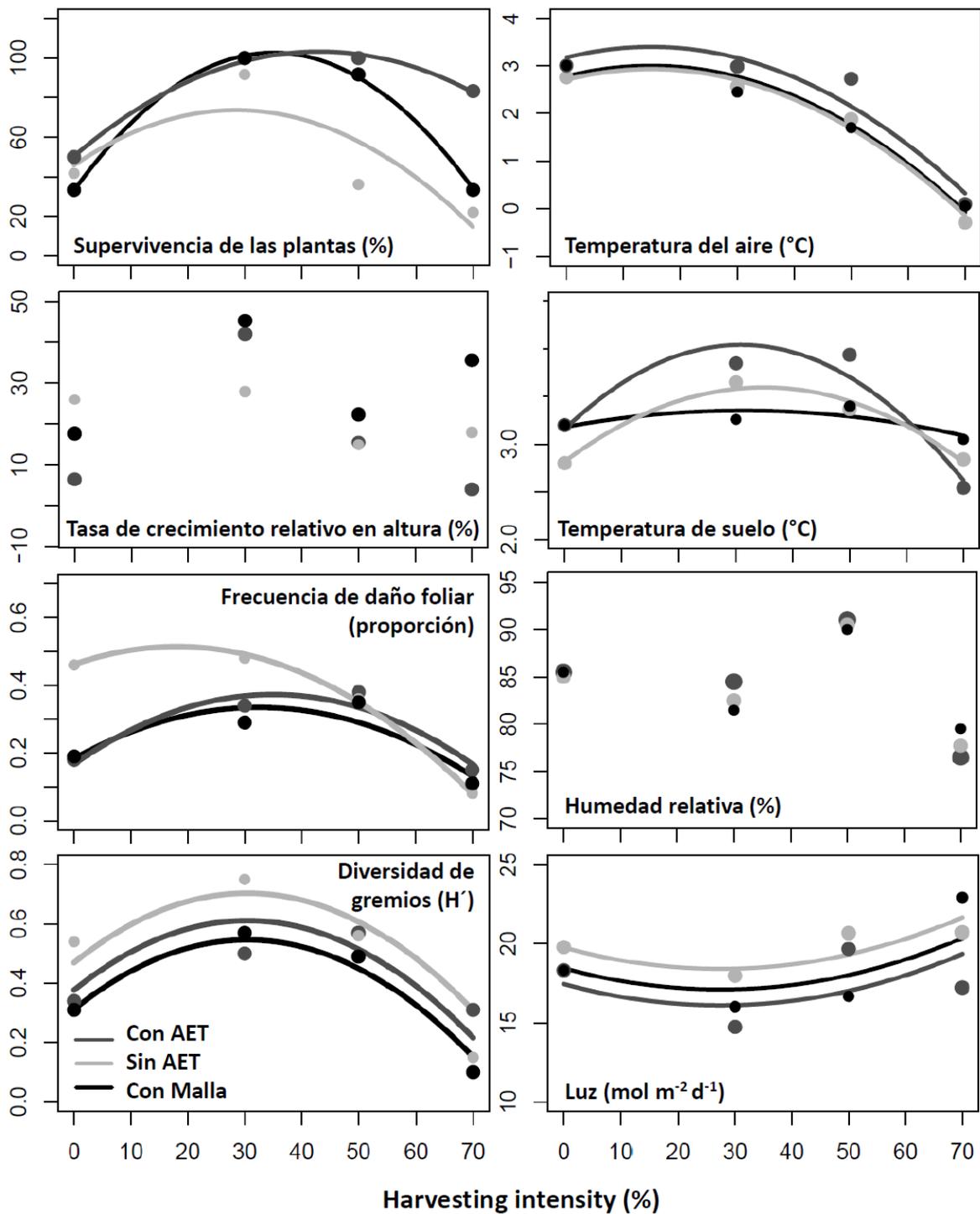


Figura 5.3. Respuesta de la supervivencia y del crecimiento de las plantas, de la frecuencia de daño foliar (proporción) y de la diversidad de gremios a la intensidad de cosecha para *Nothofagus alpina*, con aumento experimental de temperatura (panel izquierdo). AET: aumento experimental de temperatura. Respuesta de la temperatura (°C), temperatura de suelo (°C), humedad relativa (%), y luz (mol m⁻² d⁻¹), a la intensidad de cosecha en otoño (panel derecho). Cada punto es el valor promedio de cada variable en cada intensidad de cosecha, y las líneas con los valores predichos por los modelos de efectos mixtos.

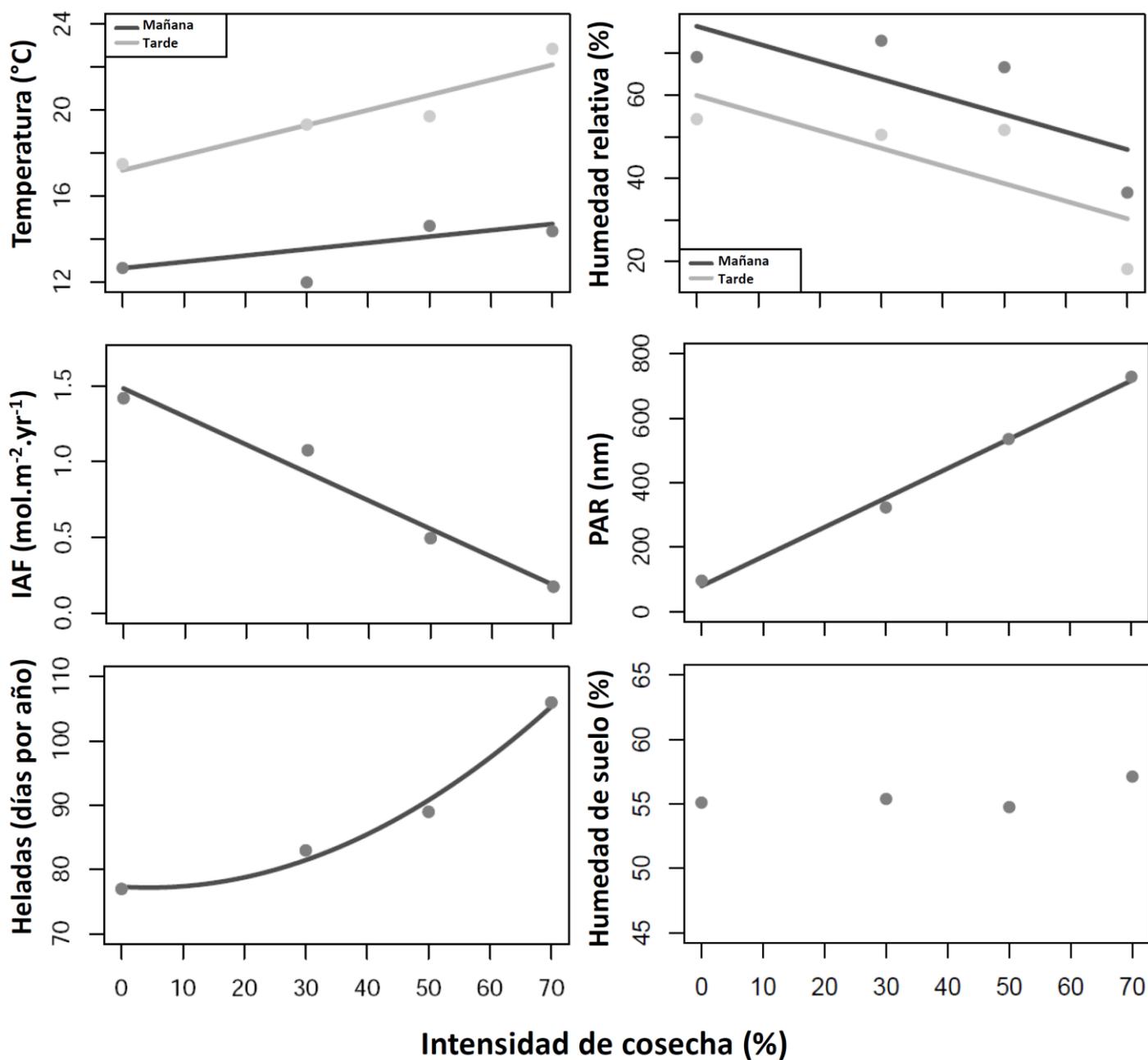


Figura 5.4: Respuesta de la temperatura del aire (°C), humedad relativa (%), humedad de suelo (%), radiación fotosintéticamente activa (PAR, nm) a las intensidades de cosecha en verano, así como cantidad de heladas en el año. E índice de área foliar (IAF, mol.m⁻².yr⁻¹) de la vegetación remanente de la matriz a través de las intensidades de cosecha. Cada punto es el valor promedio de cada intensidad de cosecha para cada variable, y las líneas son los valores predichos por los modelos lineales de efectos mixtos.

Biodiversidad de herbívoros y rendimiento de las plantas en respuesta al aumento experimental de temperatura y a las variables ambientales asociadas a la intensidad de cosecha

Los modelos de efectos mixtos mostraron que la intensidad de cosecha, el aumento experimental de temperatura y las especies fueron predictores importantes para todas las variables respuesta, incluyendo en general interacciones dobles entre estos predictores, lo que significa que la respuesta a un incremento en la temperatura varió según la intensidad de cosecha y la especie plantada. Una excepción fue el crecimiento de las plantas, que no se vio afectado por el aumento experimental de temperatura. Además, no se encontraron interacciones triples entre los predictores en los modelos mixtos (ver importancia relativa en la Tabla 5.1 y coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 5.7).

	<i>Herbivoría</i>	<i>Diversidad de gremios</i>	<i>Supervivencia de plantas</i>	<i>Crecimiento de las plantas</i>
<i>Intensidad de cosecha</i>	1	1	1	1
<i>Intensidad de cosecha</i> ²	1	1	1	1
<i>AET</i>	1	1	1	0,42
<i>Especies</i>	1	1	1	1
<i>AET x Intensidad de cosecha</i> ²	1	1	1	0,19
<i>AET x Especies</i>	0,84	0,85	0,98	0,01
<i>Especies x Intensidad de cosecha</i> ²	1	1	1	1
<i>AET x Especies x Intensidad de cosecha</i> ²	0,48	0,16	<0,01	<0,01

Tabla 5.1. Importancia relativa de cada variable predictora. Los valores de la importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de la importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado (Intensidad de cosecha² = intensidad de raleo al cuadrado para considerar respuestas no lineales a las Intensidades de cosecha). AET: Aumento experimental de temperatura.

Las tasas de herbivoría y la diversidad de gremios de herbívoros en árboles con el aumento experimental de temperatura mostraron patrones similares pero más suaves que sin los invernaderos, sugiriendo que dicho tratamiento disminuiría los efectos de las intensidades de cosecha. En general, con una intensidad de cosecha de hasta 50%, los invernaderos afectaron negativamente los patrones de herbivoría, pero no hubo diferencias con una cosecha de 70%, incluso resultando positiva para los herbívoros en algunas especies (marginalmente en *Nothofagus pumilio*). Ambos parámetros de herbivoría se comportaron de manera similar entre intensidades de cosecha, siendo más alto en árboles plantados en intensidades de cosecha entre 0% y 50%, aunque para *N. antarctica* también fue más alto con una cosecha del 70% (ver Figura 5.5, importancia relativa en la Tabla 5.1 y coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 5.7). Sin embargo, ambos parámetros difieren entre las seis especies plantadas. En particular, las especies siempreverdes fueron consumidas en menor proporción (*N. dombeyi*) o apenas sufrieron daños (*A. chilensis*), mientras que las especies caducifolias, *N. pumilio*, *N. antarctica*, *N. obliqua* y *N. alpina* fueron consumidas en mayor proporción. Las especies que albergaron más diversidad, fueron *N. pumilio*, *N. antarctica* y *N. obliqua*.

En cuanto al rendimiento de las plantas, la supervivencia se incrementó en general para todas las plantas con un aumento experimental de temperatura. Por el contrario, el crecimiento de las plantas no fue afectado por las temperaturas más cálidas dadas por los invernaderos. Los árboles sobrevivieron y crecieron más en intensidades de cosecha de 30% y 50% a pesar de soportar un mayor daño de las hojas. A excepción de *N. dombeyi* y *N. antarctica*, que mostraron una tasa de supervivencia similar en todas las intensidades de cosecha, y *N. antarctica* creció más al incrementar la intensidad de cosecha (ver Figura 5.6, importancia relativa en la Tabla 5.1 y coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 5.7). Las tasas de supervivencia más altas en general se registraron para *A. chilensis*, *N. pumilio* y *N. obliqua*, superando casi el 80% en intensidades de cosecha intermedias, pero con casi 100% con aumento experimental de temperatura en dichas intensidades de cosecha.

Finalmente, los modelos de efectos mixtos mostraron que las condiciones ambientales pueden explicar los parámetros respuesta de los herbívoros así como al rendimiento de los árboles plantados. En particular, todas las variables respuesta (daño y diversidad de herbívoros así como supervivencia y crecimiento de los árboles), fueron afectadas por la temperatura en gran medida (en este caso también alguna de las variables altamente correlacionadas con la temperatura, como el índice de área foliar y las heladas anuales) y por la humedad relativa (principalmente en plantas); pero dichas respuestas variaron entre las especies leñosas plantadas (ver la importancia relativa en la Tabla 5.2 y los coeficientes estimados del modelo en el Apéndice 5.8). Las condiciones ambientales resultaron poseer entre algunas de ellas, una importante correlación. La temperatura de verano resultó altamente correlacionada con la radiación fotosintéticamente activa (coeficiente de correlación de Spearman = 1), el índice de área foliar (coeficiente de correlación de Spearman = -1) y las heladas anuales (coeficiente de correlación de Spearman = 1). Además, la humedad relativa del otoño y la humedad del suelo también resultaron altamente correlacionadas (coeficiente de correlación de Spearman = -0,98) (ver tabla de correlación de Spearman en el Apéndice 5.9).

Composición de gremios en función de los cambios ambientales (NMDS)

El análisis NMDS mostró que la composición de los gremios de artrópodos se vio ligeramente afectada por las intensidades de cosecha, y el aumento experimental de temperatura hizo que la composición sea un poco más homogénea (Figura 5.7). En general, los mismos gremios estuvieron presentes con y sin aumento experimental de temperatura en todas las intensidades de cosecha (Figura 8). Las intensidades de cosecha más altas proporcionaron un escenario ligeramente más heterogéneo para la composición de los gremios de artrópodos comparativamente que sin cosecha o con un 30% de cosecha. Las especies plantadas y los gremios de herbívoros mostraron respuestas específicas y sensibilidad a la intensidad de la cosecha. Entre las especies de árboles, *N. alpina* y *N. pumilio* mostraron mayor variación en su composición de gremios de herbívoros a través de las intensidades de cosecha en comparación con *N. obliqua*, *N. antarctica* y *N. dombeyi*. En lo que

respecta a los gremios de artrópodos, los masticadores, los esqueletizadores, los raedores y los galígenos contribuyeron más a la diferencia entre las especies de árboles y las intensidades de cosecha que cualquier otro gremio.

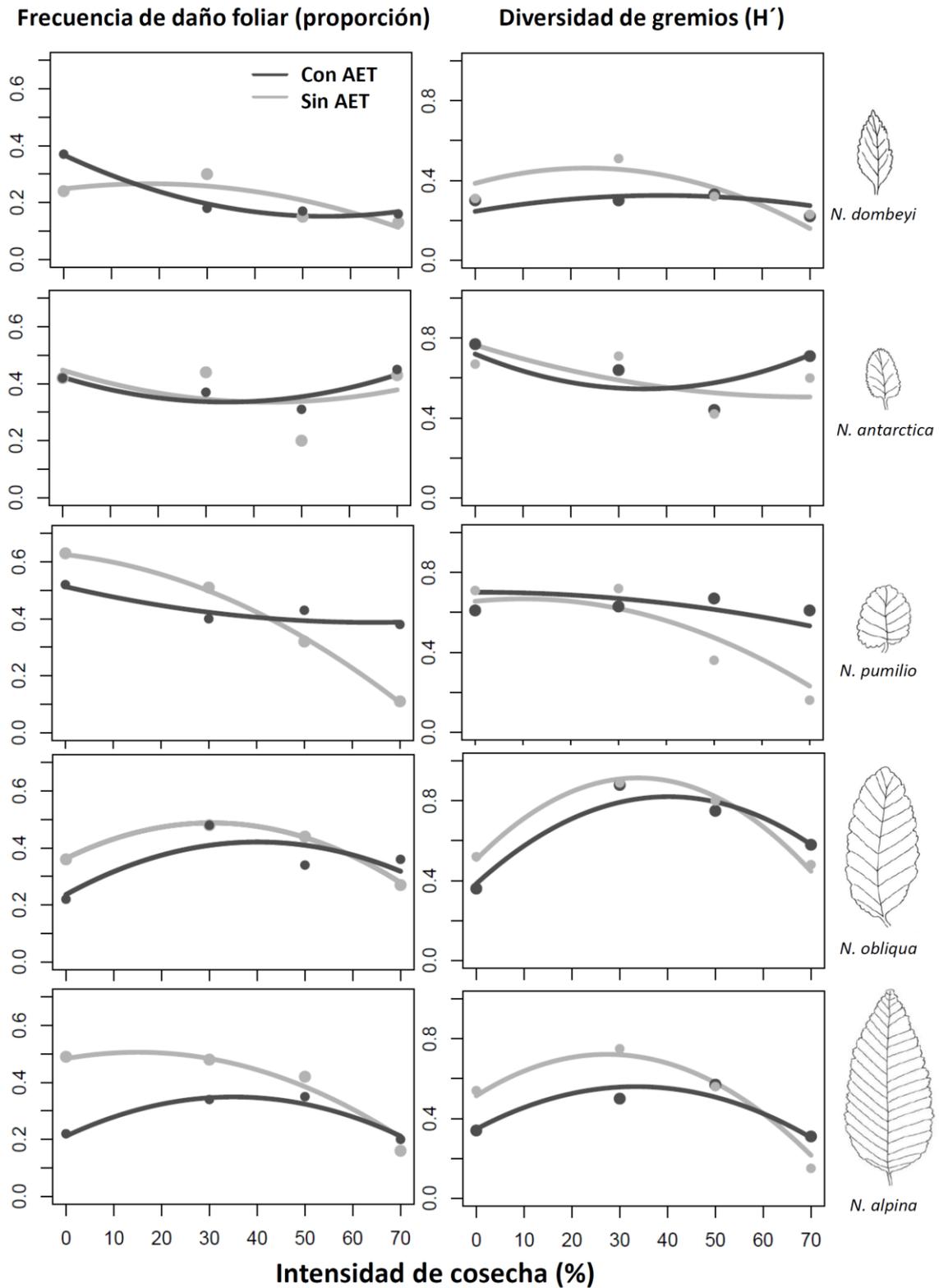


Figura 5.5. Respuesta de la frecuencia de daño foliar (proporción) y de la diversidad de gremios a la intensidad de cosecha para las cinco especies de *Nothofagus*, bajo el experimento de temperatura. Cada punto es el valor promedio cada intensidad de cosecha, y las curvas con los valores predichos por los modelos de efectos mixtos para las plantas con (gris oscuro) and sin experimento de temperatura (gris claro).

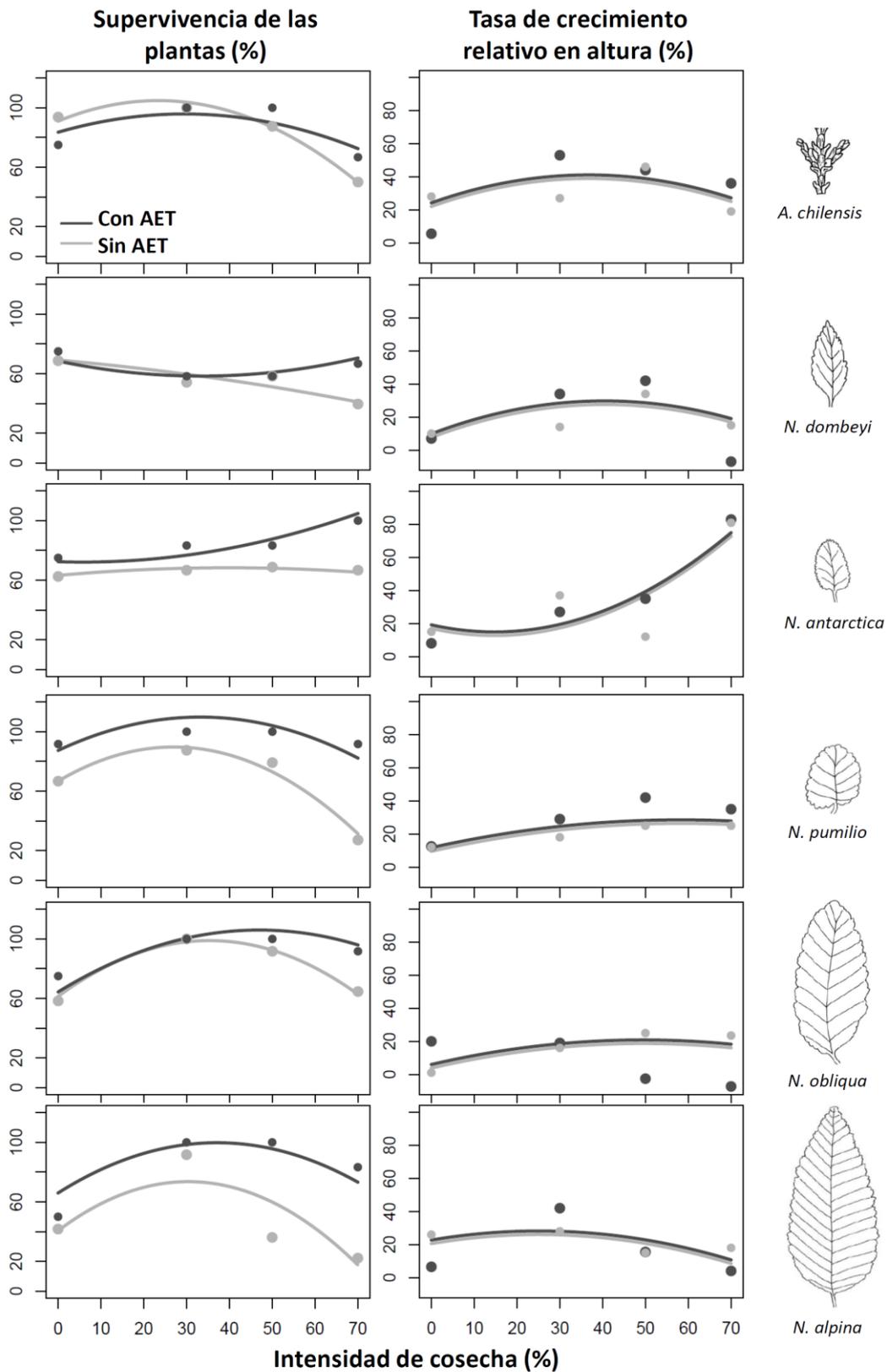


Figura 5.6. Respuesta de la supervivencia y del crecimiento de las plantas a la intensidad de cosecha para las seis especies plantadas, con el experimento de aumento de temperatura. AET: Aumento experimental de temperatura. Cada punto es el valor promedio de cada variable en cada intensidad de cosecha, y las curvas son los valores predichos por los modelos de efectos mixtos, para plantas con (gris oscuro) y sin aumento de temperatura (gris claro).

Variable independiente	<i>Herbivoría</i>	<i>Diversidad de gremios</i>	<i>Supervivencia de plantas</i>	<i>Crecimiento de las plantas</i>
<i>Especies</i>	1	1	1	1
<i>Temperatura de verano*</i>	1	1	1	1
<i>Humedad relativa de verano</i>	0,82	0,71	1	1
<i>Temperatura de otoño</i>	0,58	< 0,01	< 0,01	< 0,01
<i>Temperatura de suelo</i>	0,81	< 0,01	< 0,01	< 0,01
<i>Humedad relativa en otoño**</i>	0,99	0,70	< 0,01	1
<i>Luz en otoño</i>	0,99	0,35	1	< 0,01
<i>Especies x Temperatura de verano</i>	0,99	1	1	1
<i>Especies x Humedad relativa de verano</i>	0,62	0,71	1	1
<i>Especies x Temperatura de otoño</i>	0,53	0,25	< 0,01	< 0,01
<i>Especies x Temperatura de suelo</i>	0,65	1	1	1
<i>Especies x Humedad relativa de otoño</i>	0,74	0,70	< 0,01	1
<i>Especies x Luz de otoño</i>	0,74	0,35	1	< 0,01

Tabla 5.2. Importancia relativa de cada variable predictora analizada en las especies plantadas. Los valores de la importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de la importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado. *Factores ambientales que resultaron altamente correlacionados fueron: temperatura de verano con radiación fotosintéticamente activa (coeficiente de correlación de spearman = 1), índice de área foliar (coeficiente de correlación de spearman = -1) y heladas anuales (coeficiente de correlación de spearman = 1). **Humedad relativa en otoño y humedad de suelo resultaron también altamente correlacionadas (coeficiente de correlación de spearman = -0,98).

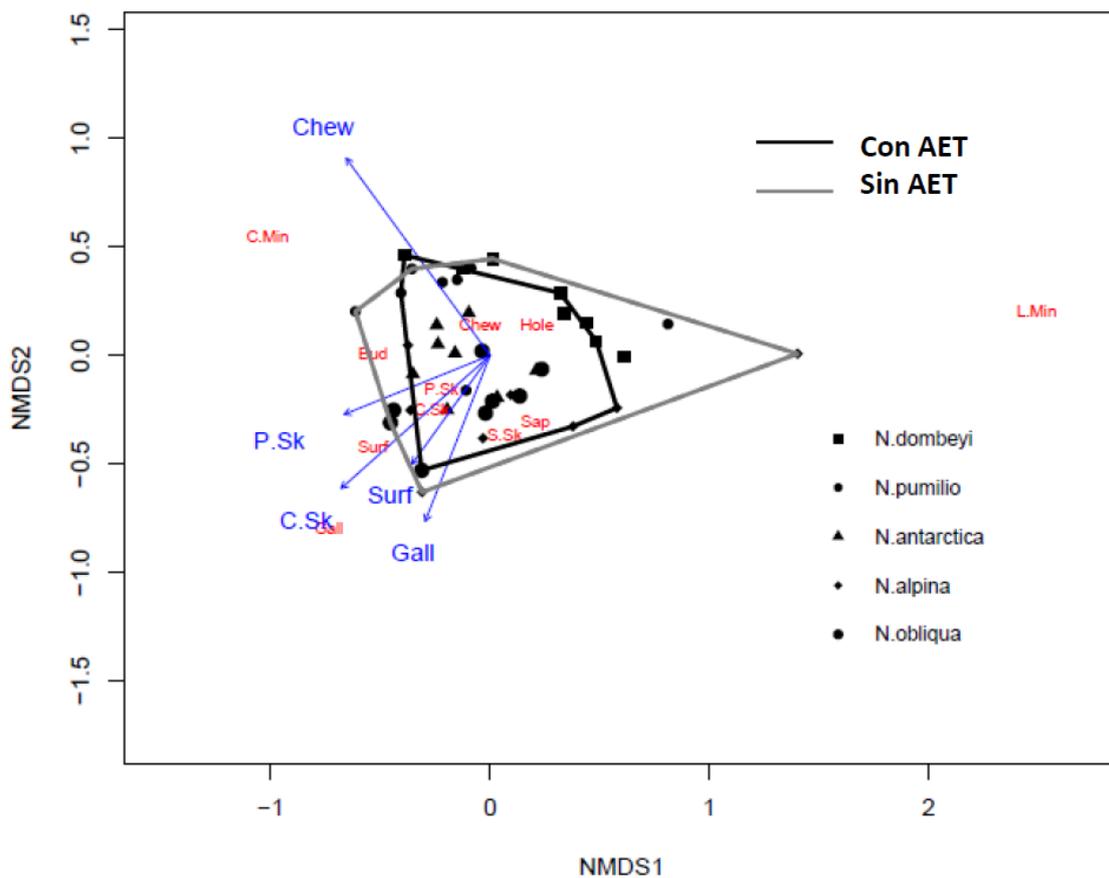


Figura 5.6. Escalamiento multidimensional no métrico, para las tasas de herbivoría de los gremios de artrópodos, en cada un de los tratamientos de temperatura en las diferentes especies. Los gremios de herbívoros no difieren entre las especies con o sin aumento de temperatura, pero con aumento de temperatura se observa que son más similares entre sí. Las siglas en azul representan a los gremios que más aportan a las diferencias entre las especies (con sus respectivos vectores). Los polígonos están delimitados por las especies bajo tratamiento de aumento de cosecha. Especies plantadas con herbivoría por artrópodos, *Nothofagus alpina*, *N. antarctica*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*., and *N.*

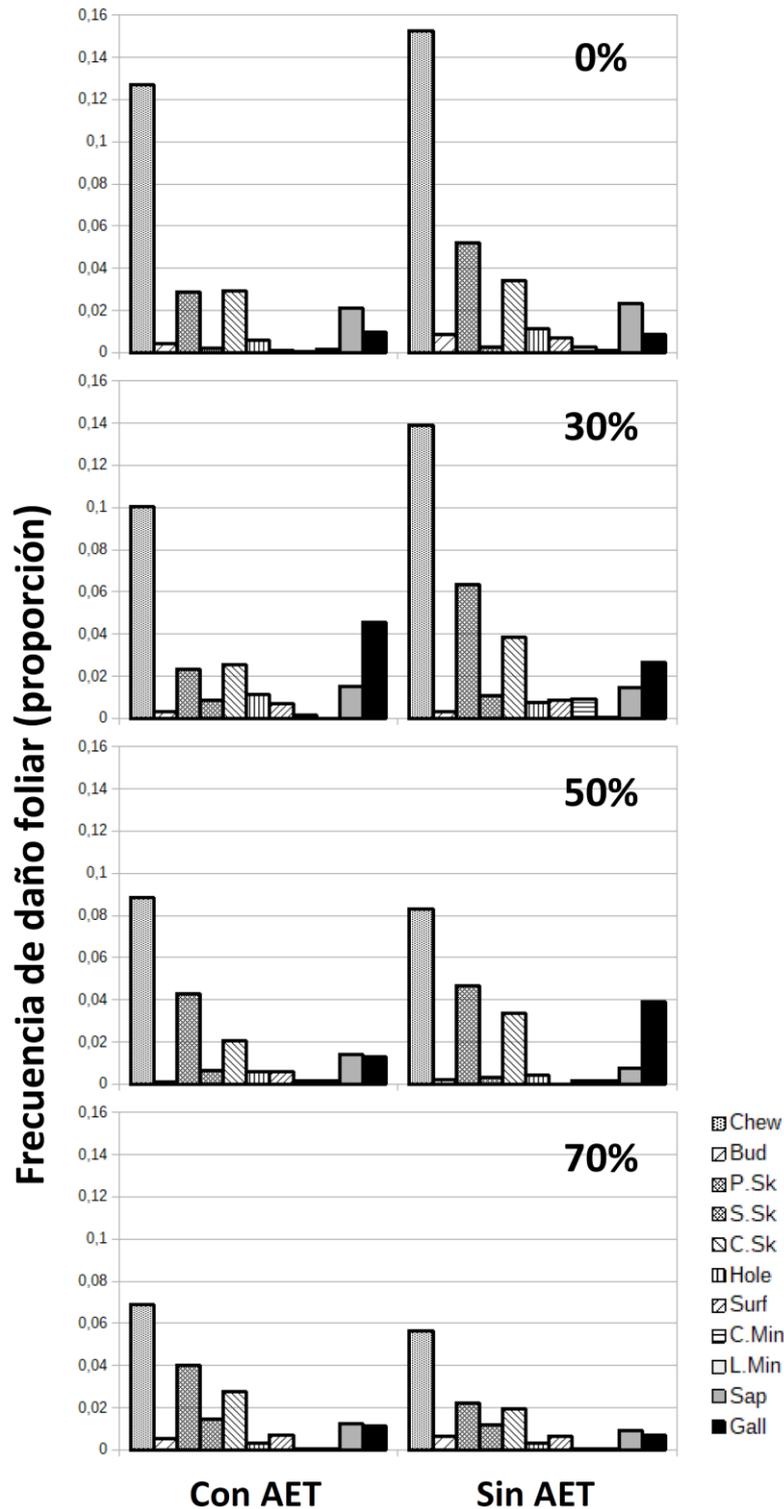


Figura 5.7: Frecuencia de daño foliar de cada uno de los gremios de artrópodos, con y sin aumento de temperatura (AET) a través de cada intensidad de cosecha (0%, 30%, 50%, 70%). Chew: masticadores, Bud: comeyemas, P.Sk: esqueletizadores en parche, S.Sk: esqueletizador-pegadores, C.Sk: esqueletizadores continuos, Hole: perforadores, Surf: raedores, C.Min: minadores continuos, L.Min: minadores lineales, Sap: succionador-arrugador, Gall: galígenos.

Discusión

En este estudio, los invernaderos efectivamente incrementaron más de 1°C la temperatura en su interior, lo que es biológicamente significativo para plantas y artrópodos (DeLucia et al., 2012; Lemoine et al., 2014, Burt et al., 2014), casi sin afectar otros parámetros como la humedad o la cantidad de luz en su interior, probablemente gracias a la apertura superior y frontal. Esta herramienta nos permite pensar, al menos para las plantas, que la combinación de prácticas de manejo evaluadas sería viable en un escenario más cálido, incluso su supervivencia podría ser mayor. En particular, la plantación de especies forestales nativas en conjunto con intensidades intermedias de cosecha en los matorrales norpatagónicos, seguiría siendo una práctica de manejo sustentable óptima aun en un escenario futuro más cálido. Es más, un aumento de 1,4°C, mejoró la supervivencia de todas las especies un 56% en promedio (entre 7 y 98%), mientras sus tasas de crecimiento no se vieron afectadas. Asimismo, tal aumento de temperatura alteró los patrones de herbivoría, medidos como frecuencia, porcentaje de daño y diversidad de gremios, pero seguramente debido a la existencia de una cierta barrera para los artrópodos (debido a que los invernaderos generan una pared que impide el contacto entre los árboles plantados y otras plantas del matorral). Al conocerse las tendencias y proyecciones de temperatura y precipitaciones, es fundamental perfeccionar experimentos que nos muestren respuestas de los ecosistemas en el futuro.

Se han implementado en el mundo varios sistemas para aumentar la temperatura experimentalmente y conocer sus efectos en diferentes organismos (De Frenne et al., 2010; Lemoine et al., 2014; Burt et al., 2014; Birkemoe et al., 2016). Pocos se han implementado en áreas boscosas y templadas, debido principalmente al desafío de incrementar la temperatura eficientemente de manera pasiva (normalmente los efectos han sido mayormente estudiados en áreas con poca cobertura arbórea) y a la vez generar sólo los cambios deseados y/o permitir el ingreso de artrópodos (dificultad en permitir el acceso de herbívoros a las plantas debido a que comúnmente se utilizan estructuras que rodean a los individuos para

incrementar la temperatura, Chung et al., 2013; Sun et al., 2013; Birkemoe et al., 2016). Particularmente, los experimentos de aumento pasivo constituyen el mayor desafío en los bosques templados, por lo que se han implementado otros sistemas de aumento a mayor escala y con un aumento activo de temperatura (Bai et al., 2013).

La metodología empleada para replicar el efecto de prácticas de manejo tales como las cosechas sistemáticas modificaron, localmente, las condiciones ambientales exitosamente. Los niveles de extracción elegidos provocaron un gradiente progresivo en las condiciones ambientales tales como la radiación que llega al suelo, la temperatura y la humedad, demostrando que los mismos representan escenarios bien diferentes en términos microambientales. Así, el aumento en la extracción de biomasa incrementa linealmente la temperatura en el verano así como el ingreso de radiación fotosintéticamente activa al sotobosque, pero adicionalmente incrementa la amplitud térmica haciendo que el número de heladas también se incrementen a lo largo del año. Particularmente, la temperatura ambiente media del verano aumentó 4% en los tratamientos de cosecha de 0 a 30%, 10 % de 30 a 50% de cosecha y otro 10% de 50 a 70% de cosecha. La radiación aumentó 330%, 66% y otro 36% para los mismos rangos de cosecha y para las heladas anuales registré un aumento de 8% para los dos primeros rangos aunque casi 20% de 50 a 70% de cosecha. Por otro lado, la humedad relativa del aire decrece, debido al aumento en la radiación y el mayor ingreso de masas de aire con efecto desecante (Weinberger & Ramírez, 2001; Valladares et al., 2004; Quinteros et al. 2010; Martínez Pastur et al., 2009, 2011), contrariamente la humedad en el suelo no mostró verse afectada. En particular, la humedad relativa disminuyó menos de 2% de 0 a 30% de cosecha, 3% de 30 a 50% de cosecha y con una mayor variación de 50 a 70% de cosecha con 54%. Lo cual sugiere, que ciertos efectos negativos en árboles plantados y en sus herbívoros a 70% de cosecha, podrían estar mediados por el aumento marcado en la cantidad de heladas (106 días en al año), así como en la disminución de humedad del aire (27% de humedad). Factores ambientales, que han sido registrados como determinantes para plantas y animales en los bosques (Valladares et al., 2016, Greenwood et al., 2017). La disminución de la humedad ocasionada por la

cosecha puede ser aún mayor, potenciando las sequías típicas de los veranos en Patagonia (Tiribelli et al., 2018; Batllori et al., 2019). Por último, si bien algunos estudios han registrado un aumento en la humedad debido a la extracción de biomasa por la disminución en la absorción de agua por parte de la vegetación (Simmons & Anderson, 2016; Batllori et al., 2019), en estos sistemas forestales, donde gran parte de la vegetación es rebrotante la demanda hídrica de las plantas continuaría, explicando este resultado (Ferreira et al., 2004; Clarke et al., 2012; Spinelli et al., 2016). La interdependencia en los cambios microambientales producto de las cosechas pueden tener interacciones complejas con los organismos en el bosque, lo que requiere del uso de otros experimentos que traten de analizar más específicamente los cambios ambientales.

El aumento experimental de temperatura aportado por los invernaderos a los árboles plantados generó que las tasas de herbivoría y de diversidad de gremios de artrópodos en los mismos fueran modificadas a través del gradiente de extracción de biomasa, ambos parámetros de manera similar entre sí. Esta interacción evidenció que el aumento experimental de temperatura en general suavizó los patrones de herbivoría en respuesta a las intensidades de cosecha. Es decir, de alguna manera los invernaderos reducen las condiciones extremas observadas en ausencia de extracción de biomasa o bajo una gran apertura del dosel. Si bien el experimento aseguró el acceso de los herbívoros a las plantas, las tasas de daño y diversidad no superaron en general a plantas sin invernadero. Varios estudios aseguran que las tasas de folivoría por insectos ante el calentamiento climático aumentarían (Bale et al. 2002, Currano et al. 2008, Wilf 2008), siendo consistentes con el mayor éxito de los insectos herbívoros encontrado en estudios que aumentan experimentalmente la temperatura (Zvereva & Koslov 2006, Birkemoe et al., 2016). Estas tendencias no fueron corroboradas, probablemente por las limitaciones del experimento actuando quizás como una barrera parcial dificultando el acceso continuo de los artrópodos a las plantas, lo cual hace repensar los diseños de las estructuras o incluso las variables a estudiar (i.e. comportamiento de artrópodos dentro y fuera de invernaderos).

Las respuestas encontradas en herbívoros podrían estar dadas en principio, por una mayor restricción en el acceso a los árboles plantados en cosechas bajas e intermedias a los cuales se les aplicó el aumento experimental de temperatura. Adicionalmente, podrían facilitar la permanencia en las plantas una vez que los herbívoros accedieron a las mismas, dado que gran parte de las plantas está rodeada por una barrera, limitando el acceso o vínculo de los herbívoros entre las plantas (Bai et al., 2013). De manera interesante, resultados similares encontraron Burt et al., (2014), reportaron que las tasas de herbivoría fueron afectadas negativamente con un experimento de aumento de temperatura utilizando OTC (Open top chambers), producto de una disminución en el nitrógeno foliar, lo que podría ser consecuencia en mi estudio de la disminución de la luz comparando dentro y fuera del invernadero (de casi 15%). Resultados similares encontraron Stuble et al., (2013) y Lemoine, et al, (2014), donde los OTC no aumentaron la herbivoría en varias especies evaluadas. Esto confirma el hecho de que es necesario avanzar también en análisis químicos foliares en próximos estudios. Alternativamente, el incremento de temperatura podría haber sido negativo para los artrópodos y por ende provocar una disminución en la herbivoría (dado los estrechos requerimientos de nicho y a la elevada sensibilidad que tienen muchas especies); pero es difícil pensar que las especies Patagónicas de artrópodos se hayan visto perjudicadas por un incremento de 1,4°C, lo cual es contrario a lo esperado según los antecedentes. Por otro lado, a intensidades de cosecha de 70% las tasas de herbivoría fueron similares en plantas con y sin aumento de temperatura, o en ocasiones con mayor daño y diversidad. Situación generada quizás por una mayor permanencia de los herbívoros en los árboles plantados que poseen invernaderos una vez que acceden a ella, independientemente de ser exófagos o endófagos. Esta permanencia o mayor tasa de crecimiento o mayor performance de herbívoros, podría además estar vinculada con la limitación física al desplazamiento pero también con condiciones más confortables en comparación con plantas sin invernaderos. Los diferentes gremios de insectos podrían preferir estar bajo el “cuidado” de las estructuras de los invernaderos dada su protección al viento y la deshidratación, además de la limitación física, como se ha visto en otros estudios (Moise & Henry 2010, Hasle 2013; Chung et al., 2013).

Entre las variables ambientales registradas en las intensidades de cosecha, encontré que la temperatura resultó de gran relevancia para los herbívoros, así como la humedad. De todas maneras, es interesante el hecho de que un aumento lineal en la temperatura dado por el gradiente de cosecha no se traduce en un incremento lineal en la herbivoría, más bien es un perjuicio en general para las tasas de herbivoría en especies del género *Nothofagus*. Un aumento en el porcentaje de cosecha también lleva aparejado un incremento en las heladas consecuencia del incremento de la amplitud térmica, factores con efectos negativos para los artrópodos (Sinclair et al., 2003). Los bosques templados son descritos comúnmente como áreas subóptimas para los artrópodos, pero además las interacciones constituyen un elemento clave, tales como la continuidad de la vegetación y disponibilidad de los recursos, en este caso mayor número de los árboles plantados (Underwood et al. al., 2014; Maguire et al., 2015; Schuman y Baldwin, 2016). Más allá de las limitaciones o efectos confundidos propios de ambos enfoques (experimental y observacional), escenarios con mayor temperatura pero con menor estrés abiótico y cierta continuidad vegetal favorecen las interacciones.

La composición de los gremios de herbívoros artrópodos no varió sustancialmente entre árboles plantados con o sin el experimento de aumento de temperatura, aunque es posible visualizar que la composición de los gremios de herbívoros en plantas con invernadero es levemente más homogénea (Fig. 7, NMDS). Por otro lado, contrariamente a lo esperado, tanto gremios especialistas que consumen tejidos internos de las plantas como los herbívoros endófagos (galígenos) así como los exófagos (masticadores, esqueletizadores y raedores) respondieron de manera similar, modelando en igual medida las diferencias entre especies y tratamientos. Las diferencias esperadas, se sustentan en algunos estudios que muestran la mayor sensibilidad a los cambios microambientales para herbívoros endófagos (Lemoine et al, 2013, 2014). Pero aparentemente, a la escala experimental de manejo, los efectos en el ambiente son similares para ambos grupos de gremios. Por último, diferencias entre gremios o tasas de herbivoría, podrían estar mediados por cambios indirectos tales como variación en la fenología o en la composición química de las plantas, para lo cual se sugieren futuros

estudios que determinen si los patrones encontrados también dependen de estos aspectos.

En relación a la performance de las plantas, el aumento experimental de temperatura no tuvo el mismo efecto sobre la supervivencia y el crecimiento de las especies plantadas. Por un lado, el efecto positivo sobre las tasas de supervivencia de las plantas fue claro, y en general las plantas sobrevivieron 56% más (en promedio) a través de las intensidades de cosecha cuando tuvieron el invernadero (variando entre 7 y 98%). Incluso, al aumentar la intensidad de cosecha la diferencia a favor del experimento de mayor temperatura se incrementó, por lo cual bajo condiciones adversas (e.g., 70% intensidad de cosecha) el aumento de temperatura sería más beneficioso. La mayor supervivencia de las especies decíduas en los invernaderos podría estar asociada al amortiguamiento de heladas tempranas en primavera, o incluso condiciones invernales más favorables (ej, efecto de protección) en altas intensidades de cosecha (Soler, com, pers.). El aumento experimental de la temperatura en conjunto con una disminución de la radiación solar (por efecto del plástico de los invernaderos), las plantas habrían tenido mayor protección a la desecación, estrés y fotoinhibición por radiación. De manera contraria, el crecimiento de las plantas no difirió entre árboles con o sin aumento experimental de temperatura. En vista de los cambios microambientales generados por los invernaderos y los resultados obtenidos por el control con malla mosquitera en *N. alpina*, la temperatura sería clave en la supervivencia de las plantas.

Los resultados mencionados anteriormente para las plantas, concuerdan con los modelos en los que analicé el efecto de las variables ambientales, donde se ve que la temperatura junto con la humedad son variables de gran importancia; aunque a su vez incluye otras variables correlacionadas tales como heladas en el año y parámetros lumínicos. Esto último es clave, ya que cuando el incremento de la temperatura está dado por una disminución en la cobertura, otras variables pasan a ser determinantes. Específicamente, si bien un aumento de temperatura y luz fue positivo en general para todas las especies, pareciera existir un umbral máximo luego del cual, mayor temperatura promedio y/o luz (con una cosecha de 70%) asociada a mayor

cantidad de heladas y a una disminución drástica de la humedad, el escenario pasa a ser desfavorable. En este escenario, podría ser una excepción *N. antarctica*, ya que su supervivencia prácticamente no resultó afectada por la cosecha, demostrando que es una especie altamente tolerante a sitios desfavorables (Donoso Zegers, 2013). Tercero-Bucardo et al., (2007), encontraron similares resultados para el crecimiento bajo mayores temperaturas para *Nothofagus pumilio* y *A. chilensis*, pero a diferencia de mis resultados ellos no encontraron mejoras en las tasas de supervivencia. Acorde a mis resultados, algunos trabajos muestran como la temperatura puede ser más importante en el éxito de establecimiento que en el crecimiento (Benavides et al., 2015), donde el factor limitante es la luz (Kitzberger et al., 2000; Valladares et al., 2016), y específicamente para árboles del género *Nothofagus* y *A. chilensis* (Veblen et al., 1996, 2007). Por ejemplo, Suarez et al., (2015), encontró para *N. dombeyi*, que los años más cálidos no mejoraron el crecimiento, mientras que las sequías han sido determinantes para la supervivencia (Greenwood et al., 2017). Pero también, se sugiere que un cambio en la cantidad de radiación, conlleva al cambio de otras variables mencionadas como heladas y desecación, provocando estrés hídrico y foto-inhibición, existiendo así un compromiso que los árboles deben experimentar (Donoso Zegers, 2013; Löff et al., 2014). Interesantemente, la especie que más mejoró su tasa de supervivencia con el invernadero fue *N. alpina*, una de las especies más termófilas del género (Donoso et al., 2015). Por otro lado, la leve reducción de la luz por los invernaderos no resultó negativa, ya que el aumento experimental resultó positivo para las plantas incluso en ausencia de cosecha, escenario no favorable para especies típicamente intolerantes a la sombra (Veblen et al., 2007; Donoso et al., 2015). De esta manera, más allá de la variación interespecífica en tasas de crecimiento y supervivencia, las dos dimensiones medidas de performance de las plantas tuvieron respuestas similares frente a las intensidades de cosecha. Cabe destacar, que si bien son válidas la comparaciones con resultados de otros estudios en términos del rendimiento de las plantas, es importante considerar en cada caso las diferencias que las condiciones ambientales pueden tener sobre las especies de árboles según si se trata de plantas jóvenes recientemente implantadas, como es el caso de este estudio, o árboles adultos que ya pasaron largamente

la etapa de establecimiento, Los resultados muestran que si bien un aumento en la temperatura puede ser positivo para la supervivencia de las plantas, es necesario que para optimizar el crecimiento esté acompañado por un leve o mediano aumento en la radiación; pero con un umbral cercano a 70% de cosecha.

En lo que respecta a los experimentos utilizados, tanto el aumento experimental de temperatura (enfoque experimental) como el gradiente de cosecha (enfoque observacional), resultaron en escenarios bien contrastantes. Por un lado, los invernaderos individuales con un lado descubierto, podrían ser utilizados para aumentar significativamente las chances de supervivencia de las especies en sitios desfavorables, tal cual se utilizan otros diseños de estructuras que protegen a las plantas de heladas y falta de humedad (Chung et al., 2013; Ivetić & Devetaković, 2016). Pero en este caso, asegurando el vínculo con los artrópodos, ya que si bien no resultaron en estructuras que aumenten la herbivoría, el hecho de poseer al menos una cara del invernadero libre de protección, permite el acceso de herbívoros u otros artrópodos a las plantas. Por otro lado, si bien el gradiente de cosecha se presenta como una estrategia válida para manejar los matorrales en Patagonia norte, también representa un gradiente de condiciones ambientales bien diferentes para poner a prueba distintas ideas y conceptos ecológicos. Un resultado alentador es que ésta combinación de prácticas de manejo podría ser favorable ante un escenario de cambio climático, ya que permitió aumentar la supervivencia de todas las especies forestales nativas plantadas, siendo plantas jóvenes y en especial a intensidades de manejo más elevadas. Por último, en vistas de que el calentamiento global promueve variaciones en las fronteras de distribución de las especies (Benavides et al., 2015), es necesario pensar en especies de la región que podrían migrar hacia el sur. En este sentido, comprobé en este trabajo que especies nativas de áreas más septentrionales en Patagonia (*N. obliqua* y *N. alpina*), efectivamente pueden sobrevivir y relacionarse con herbívoros locales, fundamental para un manejo sustentable y adaptado al cambio climático.

Conclusiones

Las variaciones climáticas relacionadas a los aumentos de temperatura y disminución de precipitaciones han sido atribuidas recientemente al cambio climático (Barros et al. 2015; Pessacg et al., 2020). Al avanzar en el conocimiento de prácticas de manejo, también es necesario hacerlo imaginando un futuro similar a lo predicho por los modelos climáticos (Bolte et al., 2009; Barros et al., 2015), es decir planificar un manejo adaptado a las proyecciones (Bolte et al., 2009; Ivetić & Devetaković, 2016; Löf et al., 2019). El aumento experimental de temperatura minimizó los efectos extremos de la cosecha para la relación planta-herbívoro (sin cosecha y con un 70% de cosecha), los herbívoros respondieron igualmente de manera no lineal al manejo. El aumento de temperatura mejoró marcadamente las tasas de supervivencia, aunque resultó indiferente para el crecimiento. Más allá de las ventajas que podrían existir en un escenario más cálido para los bosques templados, la interdependencia de la temperatura con otras variables bióticas (i.e. continuidad del follaje, recursos) y abióticas (radiación, cantidad de heladas) incluidas en la matriz del matorral (aquí afectadas por la cosecha), hace pensar que es necesario manejar la biomasa en función del contexto. Específicamente, más allá de los beneficios comerciales a corto plazo de altos porcentajes de cosecha en los matorrales, una cosecha alrededor del 30%, sería óptima en términos de minimizar los efectos negativos en los árboles plantados así como en sus interacciones.

Apéndices

Variable independiente	<i>Temperatura del aire</i>	<i>Temperatura de suelo</i>	<i>Luz</i>	<i>Humedad relativa</i>
<i>Intensidad de cosecha</i>	0,99	1	0,23	0,38
<i>Intensidad de cosecha²</i>	0,99	1	0,23	0,38
<i>AET</i>	1	0,99	0,95	0,32
<i>Intensidad de cosecha² x AET</i>	0,40	0,20	0,05	0,02

Apéndice 5.1. Importancia relativa de cada variable predictora (primera fila), en función de la intensidad de cosecha y el aumento experimental de temperatura. Los valores de la importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de la importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado ($\text{Intensidad de cosecha}^2 = \text{intensidad de raleo al cuadrado}$ para considerar respuestas no lineales a las Intensidades de cosecha). AET: Aumento experimental de temperatura.

Variable independiente	<i>Temperatura del aire</i>	<i>Temperatura de suelo</i>	<i>Luz</i>	<i>Humedad relativa</i>
<i>Intercepto</i>	3,12 (0,54)	3,14 (0,16)	17,39 (3,25)	84,56 (7,10)
<i>Intensidad de cosecha</i>	0,043	0,05 (0,01)	-0,071	0,31
<i>Intensidad de cosecha²</i>	-0,0012 (0,00049)	-0,00086 (0,00014)	0,0013	-0,0056
<i>Sin AET</i>	-0,62 (0,13)	-0,33 (0,10)	2,41 (0,84)	-0,62

Apéndice 5.2. Coeficientes estimados de los efectos fijos del modelo mínimo adecuado para las variables predictoras (primera fila), en función de la intensidad de cosecha y el aumento experimental de temperatura. Para la temperatura del aire y del suelo, la luz y la humedad relativa. AET: Aumento experimental de temperatura. Los valores estimados por el modelo que son más del doble de los valores de su error estándar se muestra en negrita.

Variable independiente	Herbivoría	Diversidad de gremios	Supervivencia de plantas	Crecimiento de las plantas	Temperatura del aire	Temperatura del suelo	Luz	Humedad relativa
Intensidad de cosecha	0,99	0,99	1	0,24	1	1	0,74	0,25
Intensidad de cosecha ²	0,99	0,99	1	0,24	1	1	0,74	0,25
Tratamiento	1	0,90	1	0,19	0,98	1	0,86	0,14
Tratamiento x Intensidad de cosecha ²	0,83	0,40	0,98	< 0,01	0,21	0,99	0,18	< 0,01

Apéndice 5.3. Importancia relativa de cada variable predictora para los modelos de *N. alpina* (primera fila), en función de la intensidad de cosecha y el aumento experimental de temperatura, así como del experimento control con malla mosquitera. Los valores de la importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de la importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado (Intensidad de cosecha² = intensidad de raleo al cuadrado para considerar respuestas no lineales a las Intensidades de cosecha). AET: Aumento experimental de temperatura.

Variable independiente	Herbivoría	Diversidad de gremios	Supervivencia de plantas	Crecimiento de las plantas	Temperatura del aire	Temperatura del suelo	Luz	Humedad relativa
Intercepto	0,18 (0,064)	0,31 (0,053)	33,05	22,48 (7,32)	2,78 (0,33)	3,18 (0,15)	18,46 (1,49)	84,09 (2,63)
Intensidad de cosecha	0,0093	0,015 (0,0029)	3,97 (1,35)	-0,95 (0,44)	0,030	1,11	-0,096	-
Intensidad de cosecha ²	-0,00014 (0,000062)	-0,00025 (0,000041)	-0,057 (0,019)	-0,013 (0,0063)	-0,001 (0,00029)	-0,00018	0,0018	-
Con AET	-0,016	0,065	17,32	--1,99	0,40 (0,16)	-0,024	-1,00	-
Sin AET	0,28 (0,074)	0,16 (0,059)	12,75	-	-0,072	-0,36 (0,18)	1,31	-
Cosecha x con AET	0,0024	-	-1,51	-	-	0,047 (0,014)	-	-
Cosecha ² x con AET	-0,000024	-	0,028 (0,015)	-	-	-0,00075 (0,00020)	-	-
Cosecha x sin AET	-0,0035	-	-2,01 (0,88)	-	-	0,034 (0,012)	-	-
Cosecha ² x sin AET	-0,000018	-	0,022 (0,012)	-	-	-0,00046 (0,00017)	-	-

Apéndice 5.4. Coeficientes estimados de los efectos fijos del modelo mínimo adecuado para *N. alpina*, para las variables predictoras (primera fila), en función de la intensidad de cosecha y el aumento experimental de temperatura, así como del

experimento control con malla mosquitera. AET: Aumento experimental de temperatura. Los valores estimados por el modelo que son más del doble de los valores de su error estándar se muestra en negrita.

Variable independiente	<i>Temperatura</i>	<i>Humedad relativa</i>	<i>IAF</i>	<i>PAR</i>	<i>Heladas</i>	<i>Humedad de suelo</i>
<i>Intensidad de cosecha</i>	0,97	0,84	0,97	1	1	0,27
<i>Intensidad de cosecha²</i>	0,43	0,16	0,49	0,47	1	<0,01
<i>Mañana/Tarde (M/T)</i>	1	1	-	-	-	-
<i>Intensidad de cosecha x M/T</i>	0,96	-	-	-	-	-

Apéndice 5.5. Importancia relativa de cada variable predictora para los modelos de las variables ambientales en función de la intensidad de cosecha. Los valores de la importancia relativa se calculan a partir de la suma de los "pesos de Akaike" de todos los modelos que incluyen la variable predictora. Los valores de la importancia relativa en negrita son variables o interacción de variables incluidas en el modelo mínimo adecuado (Intensidad de cosecha² = intensidad de raleo al cuadrado para considerar respuestas no lineales a las Intensidades de cosecha).

Variable independiente	<i>Temperatura</i>	<i>Humedad relativa</i>	<i>LAI</i>	<i>PAR</i>	<i>Heladas</i>	<i>Humedad de suelo</i>
<i>Intercepto</i>	12,64 (0,27)	76,54 (11,60)	1,48 (0,17)	79,80	77,37 (2,44)	54,73 (5,03)
<i>Intensidad de cosecha</i>	0,029 (0,0057)	-0,43 (0,25)	-0,019 (0,0035)	9,10 (1,44)	-0,058	0,024
<i>Intensidad de cosecha²</i>	-	-	-	-	0,0065 (0,0022)	-
<i>Tarde</i>	4,56 (0,45)	-16,63 (0,94)	-	-	-	-
<i>Cosecha x tarde</i>	0,041 (0,0095)	-	-	-	-	-

Apéndice 5.6. Coeficientes estimados de los efectos fijos del modelo mínimo adecuado, para los modelos de las variables ambientales en función de la intensidad de cosecha. Los valores estimados por el modelo que son más del doble de los valores de su error estándar se muestra en negrita.

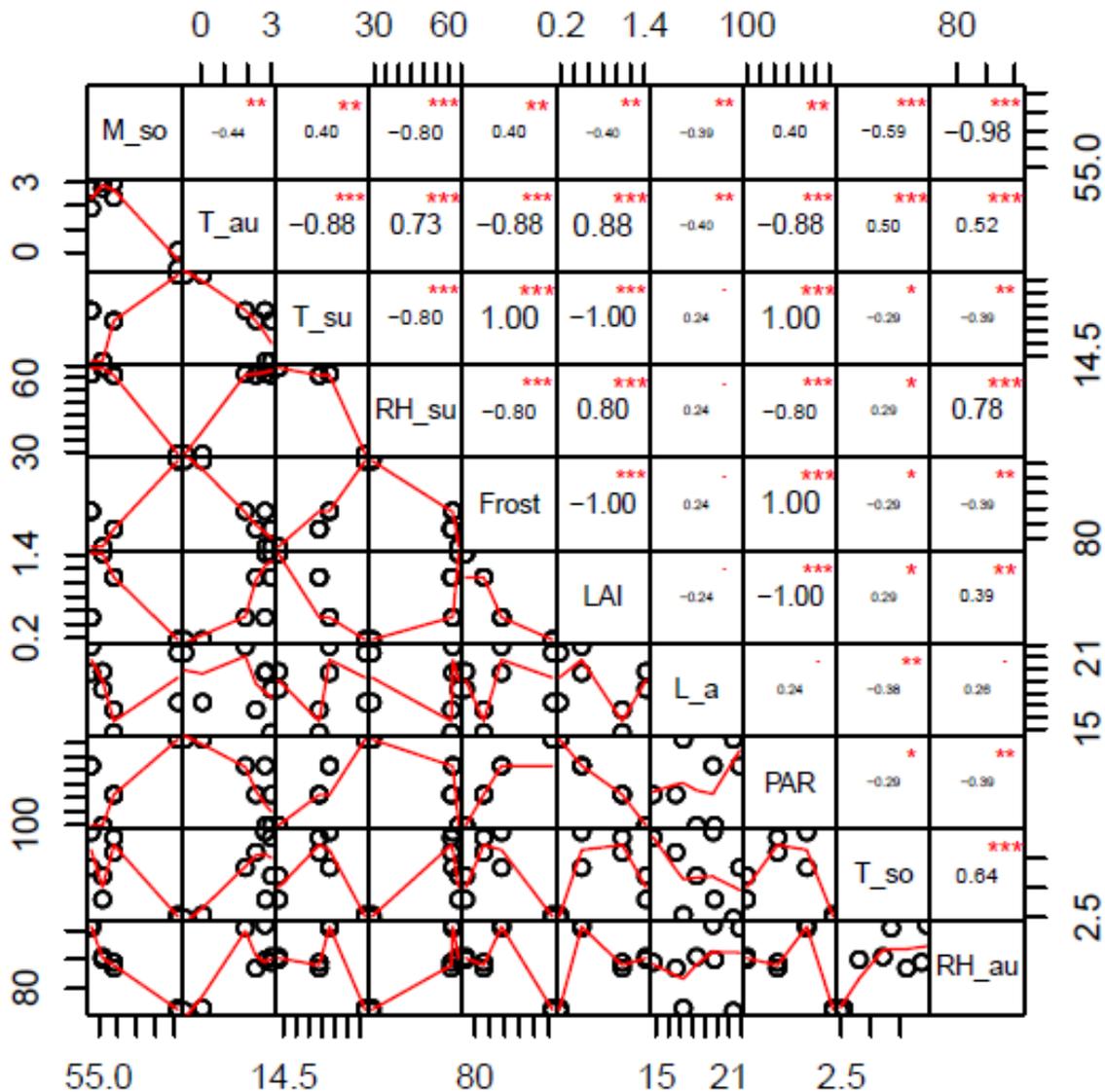
Variable independiente	Herbivoría	Diversidad de gremios	Supervivencia de plantas	Crecimiento de las plantas
Intercepto	0,37 (0,052)	0,25 (0,076)	83,54 (8,34)	24,08 (9,1)
Cosecha	-0,0079 (0,0035)	0,0041	0,84 (0,46)	0,95 (0,44)
Cosecha ²	0,000072	-0,000053	-0,014 (0,0062)	-0,013 (0,0063)
<i>N. dombeyi</i> *	-	-	-15,10	-14,38
<i>N. antarctica</i>	0,055	0,48 (0,081)	-11,13	-4,18
<i>N. pumilio</i>	0,15 (0,067)	0,46 (0,080)	3,87	-12,60
<i>N. obliqua</i>	-0,13 (0,071)	0,14 (0,082)	-19,18	-18,24 (10,37)
<i>N. alpina</i>	-0,16 (0,072)	0,10	-18	-1,51
Sin AET	-0,12 (0,068)	0,14 (0,066)	7,47	-1,99
Cosecha x <i>N. dombeyi</i> *	-	-	-1,44 (0,49)	0,042
Cosecha ² x <i>N. dombeyi</i> *	-	-	0,023 (0,0068)	0,00070
Cosecha x <i>N. antarctica</i>	0,0028	-0,014 (0,0049)	-0,93 (0,49)	-1,55 (0,67)
Cosecha ² x <i>N. antarctica</i>	0,0000032	0,00019 (0,000068)	0,022 (0,0068)	0,033 (0,0094)
Cosecha x <i>N. pumilio</i>	-0,0040	-0,0041	0,52	-0,34
Cosecha ² x <i>N. pumilio</i>	-0,000041	0,000019	-0,0062	0,0077
Cosecha x <i>N. obliqua</i>	0,017(0,0047)	0,018 (0,0049)	0,94 (0,49)	-0,34
Cosecha ² x <i>N. obliqua</i>	-0,00019 (0,000067)	-0,00022 (0,000069)	-0,0047	0,0069
Cosecha x <i>N. alpina</i>	0,016 (0,0048)	0,0087 (0,0049)	0,99 (0,52)	-0,51
Cosecha ² x <i>N. alpina</i>	-0,00018 (0,000068)	-0,00014 (0,000070)	-0,010	0,0042
Cosecha x Sin AET	0,0099 (0,0046)	0,0025	0,35	x
Cosecha ² x Sin AET	-0,00013 (0,000065)	-0,000087 (0,000044)	-0,011 (0,0049)	x
<i>N. dombeyi</i> x Sin AET*	-	-	-6,77	x
<i>N. antarctica</i> x Sin AET	0,14	-0,095	-16,67 (9,37)	x
<i>N. pumilio</i> x Sin AET	0,23 (0,096)	-0,19 (0,074)	-28,12 (9,37)	x
<i>N. obliqua</i> x Sin AET	0,25 (0,098)	-0,019	-10,42	x
<i>N. alpina</i> x Sin AET	0,39 (0,11)	0,027	-32,81 (9,53)	
Cosecha x <i>N. dombeyi</i> x OTCP*	-	-	x	x
Cosecha ² x <i>N. dombeyi</i> x PSin AET*	-	-	x	x
Cosecha x <i>N. antarctica</i> x Sin AETP	-0,0099	x	x	x
Cosecha ² x <i>N. antarctica</i> x Sin AETP	0,00011	x	x	x
Cosecha x <i>N. pumilio</i> x Sin AET	-0,0078	x	x	x
Cosecha ² x <i>N. pumilio</i> x Sin AETP	0,000018	x	x	x
Cosecha x <i>N. obliqua</i> x Sin AETP	-0,011	x	x	x
Cosecha ² x <i>N. obliqua</i> x Sin AETP	0,00011	x	x	x
Cosecha x <i>N. alpina</i> x Sin AET	-0,015 (0,0071)	x	x	x
Cosecha ² x <i>N. alpina</i> x Sin AET	0,00014	x	x	x

Apéndice 5.7. Coeficientes estimados de los efectos fijos del modelo mínimo adecuado. Para los modelos de Herbivoría, Diversidad de gremios, Supervivencia de plantas, Crecimiento de las plantas en función de las intensidades de cosecha y del aumento experimental de temperatura. AET: Aumento experimental de temperatura. Los valores estimados por el modelo que son más del doble de los valores de su error estándar se muestra en negrita. Para herbivoría y diversidad de gremios, la especie por defecto es *N. dombeyi*, y la especie por defecto en supervivencia y crecimiento de plantas es *A. chilensis*.

Variable independiente	Herbivoría	Diversidad de gremios	Supervivencia de plantas	Crecimiento de plantas
Intercepto	-1,12 e-09 (7,09 e-10)	2,99 e-10 (1,00 e-09)	-1,83 e-08	3,99 e-08 (2,37 e-08)
Temperatura de verano (T_V)	-1,93 e-01 (1,59 e-10)	-1,89 e-01 (1,11 e-09)	-1,28 e+01 (4,13 e-08)	2,78 e+01 (5,31 e-09)
N. dombeyi	x	x	1,04 e-09 (4,08 e-08)	1,60 e-08
N. pumilio	1,44 e-09	-1,92 e-09 (1,05 e-09)	3,41 e-08	-1,46 e-08
N. antarctica	1,08 e-09	-1,90 e-09 (1,05 e-09)	3,62 e-08	-5,40 e-08 (3,35 e-08)
N. alpina	-3,36 e-10 (1,00 e-09)	-1,04 e-09	-5,87 e-08	-6,59 e-08 (3,35 e-08)
N. obliqua	-1,94 e-10 (1,00 e-09)	-8,03 e-10	3,29 e-08	-4,85 e-09
Humedad relativa en verano (HR_V)	-5,09 e-03 (7,32 e-12)	-7,59 e-03 (5,08 e-11)	6,55 e-01 (1,77 e-09)	1,33 e+00 (2,45 e-10)
Temperatura de suelo (T_S)	1,39 e-01 (1,58 e-10)	3,04 e-01 (1,11 e-09)	1,44 e+01 (2,97 e-08)	-8,13 e+00 (5,30 e-09)
Humedad de suelo (H_S)	-1,74 e-03 (1,32 e-11)	-5,89 e-03 (3,90 e-11)	x	9,07 e-02 (4,40 e-10)
Luz en otoño (L_O)	x	x	-3,35 e-01 (2,80 e-09)	x
T_V x N. dombeyi	x	x	2,62 e+00 (1,25 e-08)	3,59 e+00 (7,51 e-09)
T_V x N. pumilio	-1,38 e-01 (2,25 e-10)	-3,34 e-01 (2,36 e-10)	2,56 e+01 (1,25 e-08)	-1,46 e+01 (7,51 e-09)
T_V x N. antarctica	-1,45 e-01 (2,25 e-10)	-2,13 e-01 (2,36 e-10)	5,63 e+00 (1,25 e-08)	-5,41 e+01 (7,51 e-09)
T_V x N. alpina	1,03 e-01 (2,25 e-10)	3,68 e-03 (2,36 e-10)	-2,10 e+01 (1,25 e-08)	-4,59 e+01 (7,51 e-09)
T_V x N. obliqua	1,90 e-01 (2,25 e-10)	2,25 e-01 (2,36 e-10)	2,89 e+01 (1,25 e-08)	-7,72 e+00 (7,51 e-09)
HR_V x N. dombeyi	x	x	-6,19 e-02 (5,04 e-10)	-3,10 e-01 (3,46 e-10)
HR_V x N. pumilio	8,19 e-03 (1,03 e-11)	2,41 e-03 (1,09 e-11)	6,86 e-01 (5,04 e-10)	-1,23 e+00 (3,46 e-10)
HR_V x N. antarctica	-7,91 e-03 (1,03 e-11)	-5,76 e-03 (1,09 e-11)	-1,08 e+00 (5,04 e-10)	-4,31 e+00 (3,46 e-10)
HR_V x N. alpina	1,08 e-02 (1,03 e-11)	8,20 e-03 (1,09 e-11)	-1,99 e+00 (5,04 e-10)	-1,81 e+00 (3,46 e-10)
HR_V x N. obliqua	6,00 e-03 (1,03 e-11)	5,39 e-03 (1,09 e-11)	-6,90 e-01 (5,04 e-10)	-1,35 e+00 (3,46 e-10)
T_S x N. dombeyi	x	x	-1,97 e+01 (1,02 e-08)	3,58 e+00 (7,49 e-09)
T_S x N. pumilio	-1,36 e-01 (2,24 e-10)	-8,66 e-02 (2,35 e-10)	1,89 e+00 (1,02 e-08)	1,02 e+01 (7,49 e-09)
T_S x N. antarctica	-2,11 e-02 (2,24 e-10)	-1,37 e-01 (2,35 e-10)	1,10 e-01 (1,02 e-08)	3,50 e+01 (7,49 e-09)
T_S x N. alpina	-9,05 e-02 (2,24 e-10)	4,45 e-02 (2,35 e-10)	4,18 e+01 (1,02 e-08)	1,64 e+01 (7,49 e-09)
T_S x N. obliqua	1,70 e-02 (2,24 e-10)	1,38 e-01 (2,35 e-10)	2,53 e+01 (1,02 e-08)	1,82 e+01 (7,49 e-09)
T_S x N. dombeyi	x	x	x	-1,70 e+00 (1,30 e-09)
T_S x N. pumilio	9,31 e-04 (1,86 e-11)	2,43 e-04 (1,95 e-11)	x	1,63 e-01 (1,30 e-09)
T_S x N. antarctica	9,77 e-03 (1,86 e-11)	1,47 e-02 (1,95 e-11)	x	9,47 e-03 (1,30 e-09)
T_S x N. alpina	-7,48 e-04 (1,86 e-11)	-7,53 e-03 (1,95 e-11)	x	3,60 e+00 (1,30 e-09)
T_S x N. obliqua	-7,66 e-04 (1,86 e-11)	-3,69 e-03 (1,95 e-11)	x	2,18 e+00 (1,30 e-09)
L_O x N. dombeyi	x	x	1,91 e+00 (1,48 e-09)	x
L_O x N. pumilio	x	x	-2,02 e+00 (1,48 e-09)	x
L_O x N. antarctica	x	x	2,30 e+00 (1,48 e-09)	x
L_O x N. alpina	x	x	-3,61 e+00 (1,48 e-09)	x
L_O x N. obliqua	x	x	-1,06 e+00 (1,48 e-09)	x

Apéndice 5.8. Coeficientes estimados de los efectos fijos del modelo mínimo adecuado. Para los modelos de herbivoría, diversidad de gremios, supervivencia de plantas, crecimiento de las plantas en función de las variables ambientales. Los valores estimados por el modelo que son más del doble de los valores de su error estándar se muestra en negrita. Para herbivoría y diversidad de gremios, la especie por defecto es *N. dombeyi*, y la especie por defecto en supervivencia y crecimiento de plantas es *A. chilensis*. Factores ambientales que resultaron altamente

correlacionados fueron: temperatura de verano con la radiación fotosintéticamente activa (coeficiente de correlación de spearman = 1), índice de área foliar (coeficiente de correlación de spearman = -1) y heladas anuales (coeficiente de correlación de spearman = 1). Humedad relativa en otoño y humedad de suelo resultaron también altamente correlacionadas (coeficiente de correlación de spearman = -0.98).



Apéndice 5.9: Correlación de Spearman para las variables ambientales. Humedad de suelo (M_so), temperatura promedio del aire en otoño (T_au), temperatura promedio del aire en verano (T_su), humedad relativa del aire en el verano (RH_su), heladas anuales (Frost), índice de área foliar (LAI), luz en el otoño (L_a), radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura de suelo (T_so), y humedad relativa en el otoño (RH_au); (gráfico de punto hacia debajo de la diagonal principal, histograma en la diagonal principal y valores sobre la diagonal principal). Nivel de significancia: *** P<0,001, **P<0,01, *P<0,05.

Capítulo 6

Discusión final y conclusiones

Resumen de los principales resultados

En esta tesis demuestro que técnicas de extracción de biomasa como las cosechas sistemáticas (i.e., para leña y postes) combinadas con la plantación de árboles nativos surgen como una práctica de manejo posible en los bosques del noroeste de la Patagonia, en especial con resultados muy favorables cuando se aplican intensidades de cosecha bajas a intermedias. Más aún, el manejo sustentable del bosque debe conservar y aumentar la biodiversidad al tiempo que incrementa la productividad. Si bien lograr ambos objetivos puede ser un desafío, no siempre debería ser imposible. Aquí demostré que las intensidades intermedias de cosecha en un matorral mixto lograron ambos propósitos: mayor diversidad de herbívoros artrópodos y máxima productividad de las plantas.

Inicialmente, enfocándome en una de las especies nativas forestales más valorada, *N. obliqua* (capítulo 3), encontré que la diversidad de gremios y la herbivoría, así como el rendimiento de los árboles (supervivencia y crecimiento), mostraron respuestas no lineales a la intensidad del manejo; siendo todas más altas en intensidades de cosecha intermedias. Adicionalmente, observé que la diversidad de gremios de artrópodos (diversidad, equidad y riqueza), así como su presión de herbivoría (frecuencia de daño y área foliar dañada) resultaron altamente correlacionadas, lo que muestra la interdependencia entre ellos. Es más, las respuestas fueron consistentes para gremios de herbívoros contrastantes, utilizando diferentes índices de diversidad y durante los dos años de estudio. De esta manera, no encontré para *N. obliqua* ningún compromiso entre productividad y diversidad en un marco de extracción de biomasa.

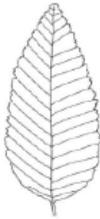
Más adelante, demostré que este patrón era altamente consistente entre las distintas especies forestales nativas evaluadas (capítulo 4). En particular, intensidades de cosecha de aproximadamente 30% y 50% de extracción de

biomasa resultaron en las mayores tasas de herbivoría y diversidad para las cinco especies forestales nativas del género *Nothofagus*. A pesar de ello, para todas las especies, intensidades de cosecha intermedias derivaron en un mayor rendimiento de los juveniles plantados. Más aún, a pesar de las esperadas diferencias interespecíficas en las tasas de daño y en el rendimiento (Tabla 6.1), las respuestas de las diferentes especies a la intensidad del manejo fueron -en general- no lineales, aunque también encontré algunas respuestas lineales (Tabla 6.1). Por su parte, si bien en el capítulo 3 demostré que gremios contrastantes (exófagos vs endófagos) respondieron de manera similar a la intensidad de cosecha, la composición de los gremios resultó variable entre especies, y la intensidad de la cosecha aumentó su heterogeneidad. Asimismo, es notable cómo una cosecha de 70% fue perjudicial para cualquiera de los gremios en todas las especies plantadas (Tabla 6.2). Adicionalmente, la tecnología de manejo aplicada no alteró la biodiversidad de herbívoros sustentada por las especies silvestres del matorral (Tabla 6.1). En este sentido, se destaca que el enriquecimiento de especies madereras aporta a la biodiversidad del matorral, ya que las mismas sustentaron gremios de herbívoros especialistas que no se encontraban en las especies del matorral circundante. Más allá de algunas especies de herbívoros específicos que llegaron al sitio, las especies plantadas fueron de alguna manera adoptadas por los gremios generalistas sin impactar negativamente en el crecimiento. Dados estos resultados, demostré que cosechas intermedias proporcionan un buen escenario no solo para la supervivencia y el crecimiento de los árboles nativos plantados, sino también para sustentar las comunidades de herbívoros en los árboles plantados y en la vegetación remanente.

Algunos resultados son importantes de recalcar. Primero, para todas las especies plantadas, las tasas de herbivoría de artrópodos y los índices de diversidad de gremios estuvieron altamente correlacionados, siendo cualquiera de los dos un buen indicador de biodiversidad. Segundo, las tasas de daño y diversidad de gremios no se correlacionaron con el rendimiento de las plantas, lo que destaca la coexistencia exitosa entre la presión de folivoria y la plantación de árboles nativos. Tercero, las especies en general mostraron respuestas no lineales al gradiente de cosecha en las variables bióticas

estudiadas, a diferencia de *N. antarctica* que respondió más linealmente, resaltando su comportamiento de especie pionera. Más importante aún, más allá de las diferencias morfológicas y fisiológicas entre las especies de árboles plantados, las intensidades de cosecha se convirtieron en una variable más determinante para las tasas de supervivencia y crecimiento de las plantas que la identidad de las especies. Este efecto sugiere podría estar mediado por los cambios micro-ambientales asociados a las distintas intensidades de cosecha (Tabla 6.3). En este sentido, es importante resaltar que los porcentajes escogidos en el gradiente de cosecha, efectivamente resultan en escenarios bien diferentes (Tabla 6.3).

El aumento experimental de temperatura resultó en un efecto diferencial sobre la herbivoría y la performance de las plantas (Tabla 6.1, Capítulo 5). Por un lado, suavizó los patrones de herbivoría y diversidad a la cosecha, probablemente por una mejora micro-ambiental y al mismo tiempo por limitación física producto del invernadero. Por otro lado, el aumento en la temperatura mejoró las tasas de supervivencia de todas las especies plantadas a lo largo del gradiente de extracción, pero el crecimiento resultó prácticamente indiferente. Así, un aumento leve en la temperatura minimizaría las respuestas a la cosecha y maximizaría la supervivencia de las plantas. Esto sugiere que el éxito de esta combinación de prácticas de manejo continuaría en el tiempo a pesar de un posible escenario futuro más cálido.

	 <i>Nothofagus antarctica</i>	 <i>N. pumilio</i>	 <i>N. dombeyi</i>	 <i>N. alpina</i>	 <i>N. obliqua</i>	 <i>Austrocedrus chilensis</i>
Herbivoría (% hojas dañadas) [aumento de t°]	 39 [+5%]	 42 [+18%]	 20 [+5%]	 39 [-28%]	 40 [-10%]	 0 [=]
Diversidad (H') [aumento de t°]	 0,62 [+7%]	 0,54 [+29%]	 0,35 [-15%]	 0,58 [-14%]	 0,71 [-4%]	 0 [=]
Crecimiento (%) [aumento de t°]	 36 [+6%]	 20 [+50%]	 18 [+6%]	 22 [-23%]	 16 [-56%]	 30 [+23%]
Supervivencia (%) [aumento de t°]	 58 [+47%]	 54 [+78%]	 35 [+86%]	 42 [+98%]	 78 [+18%]	 80 [+7%]

	 <i>Nothofagus antarctica</i>	 <i>Embothrium coccineum</i>	 <i>Ribes cucullatum</i>	 <i>Schinus patagonicus</i>	 <i>Lomatia hirsuta</i>	 <i>Maytenus chubutensis</i>
Herbivoría (% hojas dañadas)	 62	 48	 30	 31	 20	 7
Diversidad (H')	 0,81	 0,63	 0,40	 0,46	 0,25	 0,078

Tabla 6.1. Respuesta general (lineal o no lineal) de la herbivoría y diversidad de gremios de las especies plantadas y silvestres a la intensidad de cosecha, así como de la supervivencia y crecimiento de los árboles plantados. Las respuestas fueron en general no-lineales, pero también lineales (con efecto positivo, negativo o sin efecto de la intensidad de cosecha). Además, se expresan valores promedio para cada especie teniendo en cuenta todas las intensidades de cosecha, para cada variable respuesta. Y entre [] los valores promedio para cada una de las variables mencionadas con aumento experimental de temperatura, sólo en las especies plantadas.

IR	Masticadores (%)	Comeyemas (%)	Esqueletizadores (%)	Pegadores (%)	Raedores (%)	Minadores (%)	Arrugadores – succionadores (%)	Galigenos (%)	Perforadores (%)
0	18,33	1,06	10,38	0,34	0,84	0,43	2,79	1,06	1,38
30	16,66	0,40	12,24	1,27	1,01	1,17	1,73	3,19	0,92
50	9,93	0,27	9,68	0,40	0,00	0,36	0,88	4,70	0,50
70	6,75	0,77	5,02	1,41	0,77	0,13	1,11	0,81	0,40



Tabla 6.2. Valores promedio (%) para cada gremio en cada una de las intensidades de cosecha. Valor promedio de cada gremio para todas las especies plantadas. Las fotos no se corresponden con cada gremio en este caso.

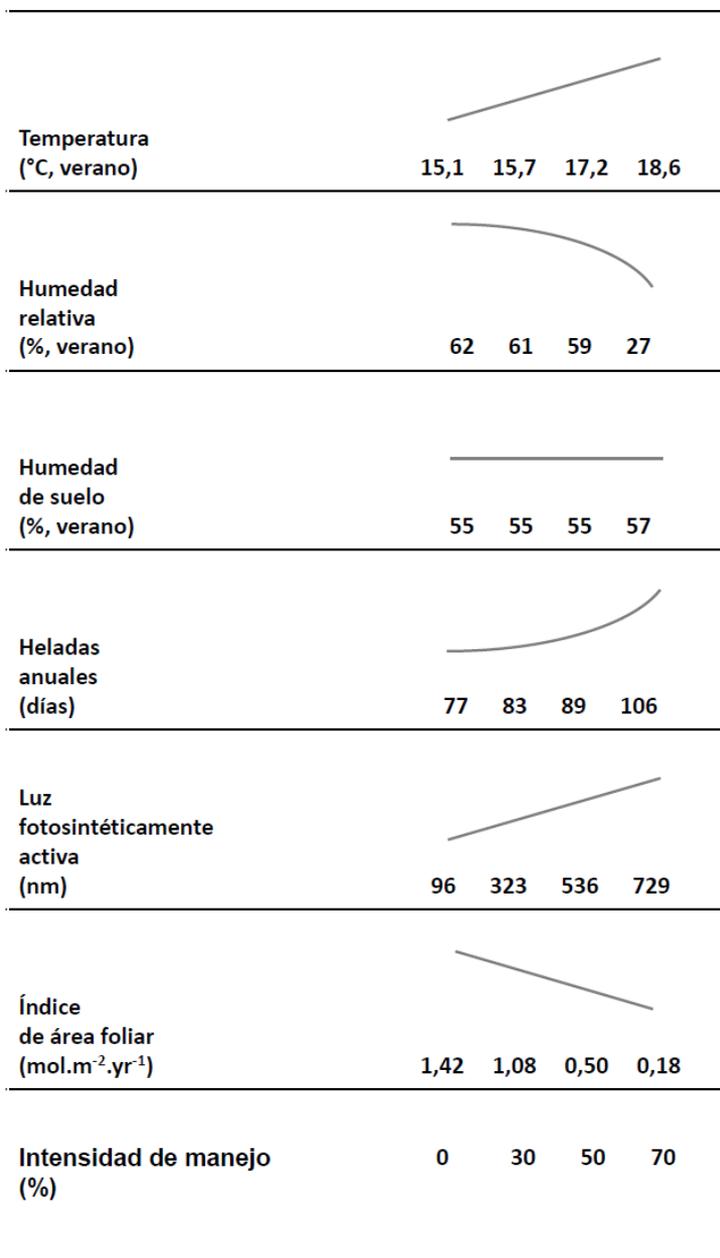


Tabla 6.3. Respuesta de las variables ambientales a la intensidad de cosecha. Además, los valores promedio para cada variable en las cuatro intensidades de cosecha evaluadas.

Implicancias locales

Alcanzar la implementación de prácticas sustentables de manejo de bosques sigue siendo un desafío en muchos ecosistemas; sin embargo, están aumentando los ejemplos con éxito de prácticas combinadas que mejoran simultáneamente la productividad y la conservación de la biodiversidad (Chaudhary et al., 2016; Martínez Pastur et al., 2018; Grosfeld, Chauchard & Gowda, 2019). En este estudio, las intensidades de cosecha intermedias resultaron una óptima estrategia de manejo, proporcionando biomasa como leña y postes y dejando espacio donde los árboles nativos se pueden plantar con éxito, y cómo han registrado Chaudhary et al., (2016) y Goldenberg et al., (2020) con efectos positivos sobre los rebrotes y la regeneración del bosque. Esta tecnología de manejo permitió la mayor tasa de supervivencia y crecimiento de los árboles trasplantados de la mayoría de las especies leñosas nativas de alta calidad, al tiempo que mantuvo la mayor diversidad de herbívoros foliares.

Comparación con otras variables de diversidad y productivas en matorrales locales

Las intensidades de cosecha intermedias (30% y 50%), que resultaron en general óptimas para los parámetros evaluados, corresponden a una variable cuantitativa que pueden representar una gran variabilidad de condiciones en otros bosques o áreas forestadas, dado por diversas estructuras del rodal y por la densidad arbórea. De esta manera, en mi sitio de estudio, las intensidades de cosecha intermedias (es decir, 30-50%) correspondieron a un conjunto de parámetros abióticos y bióticos que podrían ser más fácilmente utilizados para contrastar con y/o extrapolar a otros ecosistemas boscosos, ya que la estructura del rodal, la densidad arbórea y / o el índice de área foliar pueden variar de un sitio a otro. Específicamente, en términos de condiciones ambientales, las intensidades de cosecha bajas e intermedias correspondieron a un índice de área foliar de 1,08 a 0,50 mol m⁻²

año⁻¹, entre 83 y 89 días de heladas por año, y 323 a 536 nm de radiación fotosintéticamente activa. Por otro lado, para la estructura de la vegetación, Goldenberg et al. (2020c, 2020d) midieron que las intensidades de cosecha de 30% y 50% en un sitio de alta productividad representaron entre 27,6 m² ha⁻¹ a 23,9 m² ha⁻¹ de área basal, son aproximadamente 3581 a 1591 plantas ha⁻¹ de densidad remanente de plantas, 86,8 a 159,1 m³ ha⁻¹ y entre 8000 y 12000 m²ha⁻¹ de cobertura vegetal del suelo. Finalmente, Chillo et al. (2020) encontraron que la diversidad funcional de plantas estaba entre 0.08 y 0.17 índice Q de Rao, para intensidades de cosecha intermedias. Con lo cual, más allá de los valores medios, la diversidad funcional de plantas no se vio amenazada por intensidades de cosecha intermedias. Los valores medios obtenidos en los estudios antes mencionados, coinciden con las mejores condiciones de sitio para las especies plantadas y para los artrópodos herbívoros asociados.

En esta tesis no encontré evidencia de compromisos entre la biodiversidad y la performance de los árboles trasplantados bajo un contexto de manejo forestal sustentable; en cambio, he mostrado que se pueden mejorar juntos. Estas recomendaciones pueden ir de la mano con otros beneficios asociados a la biodiversidad de otros taxones o incluso con la provisión de servicios ecosistémicos. Por ejemplo, de manera interesante, Carrón et al., (2020), encontraron cambios posteriores a la cosecha en la riqueza de hongos (UTO, unidad taxonómica operativa) y en los valores de fósforo disponibles, favorecidos por intensidades intermedias de cosecha (entre 470 y 520 UTOs; o sea entre un 10% y 20% más que en ausencia de cosecha y con 70% de cosecha). Todos los demás índices de diversidad, taxonomía y gremios ecológicos de hongos del suelo, no se vieron afectados por la extracción de biomasa, así como mis resultados mostraron no incidir en la interacción planta-herbívoro para plantas silvestres del matorral.

En cuanto a los polinizadores locales, Coulin, Aizen & Garibaldi, (2019) encontraron que las cosechas beneficiaron la abundancia y la riqueza de los mismos así como a la riqueza de las flores, aunque afectaron negativamente la abundancia y la riqueza de las plantas. Particularmente, en intensidades intermedias los valores de densidad de plantas fueron entre 0,2 y 0,4

$\text{Log}(\text{No.m}^{-2})$ (un 10% más que en ausencia de cosecha y con 70% de cosecha), flores entre 1,5 y 3 $\text{Log}(\text{No.m}^{-2})$ (valores similares en todas las intensidades de cosecha), y para visitantes florales entre 0,5 y 2 $\text{Log}(\text{No.m}^{-2})$ (un 100% más que en ausencia de cosecha, pero un 50% menos con 70% de cosecha); y los valores para riqueza de plantas entre 10 y 30 índice de Chao1 (un 15% más que en ausencia de cosecha, pero con un 10% menos con 70% de cosecha), riqueza de flores de 5 a 15 índice de Chao1 (un 20% más que en ausencia de cosecha y similar con 70% de cosecha) y para visitantes florales de 20 a 40 índice de Chao1 (un 10% más que en ausencia de cosecha y con 20% menos que con 70% de cosecha). Estos resultados muestran que la cosecha beneficia la presencia de polinizadores, pero de todas maneras la respuesta de los mismos es independiente a la de las flores y plantas en función de las intensidades de cosecha.

Goldenberg et al., (2020d) demostró cómo el manejo de la biomasa en un matorral similar mejoró la biodiversidad y no mostró fuertes efectos negativos a corto plazo en la provisión de dos servicios ecosistémicos clave como la protección contra incendios y la formación y protección del suelo. Particularmente, midieron para la diversidad de plantas entre 1 y 2,5 índice de Shannon (con incrementos del 20% por cada nivel de cosecha), entre 20 y 60% de cobertura vegetal (casi un 30% más al comparar las cosechas con las parcelas no cosechadas), entre 140 y 180 % de contenido de humedad del combustible vivo (decreciendo menos de un 5% por cada nivel de cosecha), y entre 10 y 40 m^2ha^{-1} de cantidad de combustible (decreciendo un 15% por cada nivel de cosecha). Después de la cosecha, dada la compensación entre la cantidad de combustible y la humedad del combustible vivo, sus resultados apoyan la hipótesis de que existe una intensidad de recolección intermedia que sería óptima desde el punto de vista del control de incendios. Esto demostró que las cosechas beneficiaron a la biodiversidad sin comprometer la provisión de dos servicios ecosistémicos.

En términos productivos, un aprovechamiento con una intensidad de 30% a 50% proporciona beneficios económicos a los propietarios locales a corto plazo a través de la extracción de leña y postes. Algunos matorrales del norte de la Patagonia, como el estudiado en esta tesis, tienen buen potencial

para producir biomasa de alta calidad, por lo que se deben desarrollar planes de manejo sustentable orientados a la bioenergía en la región (Goldenberg et al 2020a). La cuantificación de la producción de biomasa de matorrales similares bajo un gradiente de cosecha mostró que el crecimiento de las especies características del matorral resultó en una fuerte respuesta positiva a la intensidad de cosecha (Goldenberg et al. 2020c). Sin embargo, el efecto de la intensidad de cosecha varió entre especies, siendo *Lomatia hirsuta* y *Diostea juncea* las más beneficiadas. Particularmente, el incremento medio anual del volumen de biomasa por hectárea en intensidades intermedias es bajo, menos de $1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, y con un 70% de cosecha entre 1 y $2,5 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$.

En términos energéticos, Oddi et al., (2019) indicaron que la biomasa forestal obtenida al implementar las cosechas otorga un alto potencial bioenergético en cualquier matorral de la provincia de Río Negro. Al extraer un 50% de biomasa, la energía contenida en el residuo forestal sería de 855 GJ ha^{-1} en matorrales como el estudiado, y teniendo en cuenta la superficie cubierta por matorrales en la provincia de Río Negro (130000 ha), un 50% de extracción generaría una oferta energética total de $\approx 28.500.000 \text{ GJ}$. De acuerdo a resultados en Goldenberg et al., (2020b), la cosecha podría realizarse con una intensidad de 50% sin perder productividad. De hecho, dicho nivel favorecería el desarrollo de árboles del mismo matorral manteniendo la productividad de los rodales, así como el desempeño de árboles trasplantados con fines forestales, como mostré en esta tesis, mejorando posiblemente también la productividad del pasto para la producción ganadera.

Herbivoría y diferencias interespecíficas

Los resultados obtenidos en cuanto a tasas de herbivoría y diversidad de gremios comparando varias especies nativas simultáneamente en un gradiente de extracción de biomasa, tanto en especies plantadas como silvestres, componen un aporte al conocimiento ecológico y productivo de los bosques en Patagonia norte. En este contexto, comprender las respuestas de los artrópodos herbívoros, no sólo aporta para mantener la diversidad en una

plantación, si no que al mismo tiempo mejora las bases para un manejo integrado de plagas en el futuro (Maguire et al., 2015, Klapwijk et al., 2016).

Pocos estudios han evaluado simultáneamente la interacción planta-herbívoro en varias especies nativas de Patagonia, y menos aún en un contexto de manejo (plantación-cosecha) o bajo condiciones similares de jardín común. Entre los resultados más interesantes encontré que la adición de especies madereras alberga parte de la biodiversidad del rodal, ya que las mismas sustentaron gremios diversos, incluso más que las especies del matorral circundante, de hecho los gremios de herbívoros tales como galígenos y minadores en algunas especies como *N. alpina*, *N. obliqua* y *N. pumilio*, no son herbívoros propios del matorral. Por su parte, si observé una importante variabilidad a nivel interespecífico en relación a las tasas de herbivoría. En concordancia con la teoría, las especies perennifolias y conservadoras de recursos (*N. dombeyi*, *A. chilensis*) fueron poco o nada dañadas, mientras que las especies caducifolias (*N. pumilio*, *N. antarctica*, *N. obliqua* y *N. alpina*) y adquisitivas de recursos fueron consumidas en mayor proporción (Tabla 6.1), tal como sería esperable (Chabot & Hicks, 1982, Wright et al., 2004). También existió un gradiente de daño entre las especies, que probablemente fue mediado por la variabilidad interespecífica en el contenido de nitrógeno y la dureza de sus hojas (Diehl et al., 2008; Whitfield et al., 2012). Las dos especies con mayor rango de distribución geográfica en la región patagónica (Donoso Zegers, 2013), *N. antarctica* y *N. pumilio*, fueron consumidas a tasas elevadas, probablemente asociado a una mayor probabilidad de presencia de sus antagonistas (Paul et al., 2012; Forister et al., 2014). Sin embargo, los rasgos de las hojas parecen ser igual o más relevantes que la distribución geográfica, ya que *N. obliqua* y *N. alpina* (especies con alto contenido de N) fueron muy consumidas y se convirtieron en un hábitat adecuado para la diversidad de artrópodos locales, a pesar de estar plantadas fuera de sus rangos de distribución. De esta manera, este aporte compone, a mi entendimiento, el primer estudio comparativo de herbivoría y diversidad de gremios de especies forestales nativas en función de un gradiente de cosecha en Patagonia norte, lo cual deja un antecedente útil para el manejo y para el conocimiento ecológico local.

Herbivoría en plantas leñosas silvestres del matorral

Entre los vacíos de conocimiento en la ecología de los matorrales, podemos mencionar la escasez de estudios que reportan parámetros básicos de las interacciones planta-herbívoro en estos ecosistemas (i.e., riqueza, diversidad, equidad, etc.), y más aún cambios en dichos parámetros debido al efecto de prácticas de manejo. En esta tesis encontré, a diferencia de lo observado para los árboles plantados, que las tasas de herbivoría de artrópodos y la diversidad de gremios en las seis especies silvestres del matorral evaluadas no fueron afectadas por la intensidad de cosecha. Este patrón puede haber estado mediado por el hecho de que las especies silvestres no plantadas estaban rodeadas de vegetación ya establecida, de vecinos conoespecíficos y heteroespecíficos, dentro de las fajas boscosas remanentes (Underwood, Inouye y Hambäck, 2014), la que podría actuar de buffer y/o refugio de artrópodos herbívoros. Si encontré, al igual que para los renovales plantados, diferentes niveles de daño entre las especies silvestres, probablemente también relacionadas con variabilidad interespecifica en sus rasgos foliares. En particular, las especies consumidas con mayor frecuencia y las que sustentan la mayor diversidad de gremios tienen un alto contenido de nitrógeno y hojas menos duras (*N. antarctica*, *R. cucullatum*, *E. coccineum*) (Tabla 6.1). Por su parte, las diferencias entre las especies plantadas versus no plantadas podría deberse a la disparidad en la concentración de recursos, ya que las plantas silvestres muestreadas estaban rodeadas de muchos más huéspedes potenciales que los de las líneas de plantación (Hambäck et al., 2014; Underwood, Inouye y Hambäck, 2014), y/o las especies arbóreas nativas plantadas proporcionaron hojas de mayor calidad que las silvestres excepto *A. chilensis* (Diehl et al., 2008). Asimismo, no podemos descartar la posibilidad que en las especies plantadas la mayor diversidad observada se deba a la sumatoria de especies de artrópodos herbívoros propias del matorral que colonizaron los individuos plantados más aquellos herbívoros especialistas que hayan venido junto con los plantines (por ejemplo galígenos o minadores). En resumen, para las plantas del matorral, más allá de que la herbivoría podría no

depender directamente del porcentaje de extracción de biomasa, encontré considerable variabilidad interespecífica, relevante para el conocimiento ecológico de estos ecosistemas.

Rendimiento en los árboles plantados y respuestas específicas

De nuevo, el enfoque experimental utilizado evaluando el rendimiento de múltiples especies nativas forestales es, como mínimo, localmente innovador. En general, las condiciones ambientales de las cosechas intermedias (30% y 50%) impulsaron tasas más altas de supervivencia y crecimiento en la mayoría de las especies plantadas; además *A. chilensis* y *N. dombeyi*, sobrevivieron con altas tasas en ausencia de cosecha, y *N. antarctica* que además sobrevivió a una tasa similar con una intensidad de cosecha de 70%. Asimismo, para todas las especies dañadas, la intensidad de daño o diversidad de folívoros no impactó en las tasas de supervivencia y desempeño de los renovales durante los primeros dos años críticos post-trasplante. Tal cual se reporta en la bibliografía, los árboles de *Nothofagus* suelen reponder como especies intolerantes a la sombra (más allá de ciertas diferencias interespecíficas) y su dinámica de regeneración está asociada con disturbios y claros en los bosques (Veblen et al., 1996; Donoso Zegers, 2013). Sin embargo, las intervenciones con gran extracción de biomasa (70% de intensidad de cosecha) podrían intensificar algunos factores que son también perjudiciales para la supervivencia de las plantas como las heladas anuales, los altos niveles de radiación y el estrés hídrico (Ramírez et al., 1997; Reyes-Díaz et al., 2005; Donoso Zegers, 2013; Charrier et al., 2015, Heinemann & Kitzberger, 2006; Lencinas et al., 2007; Martínez Pastur et al., 2011; Soto et al., 2015, Varela et al., 2012, Donoso Zegers, 2013). Con lo cual, en nuestro sistema sugiero podría estar teniendo lugar un equilibrio entre una cobertura importante que genera mucha sombra a intensidades de cosecha bajas y estrés hídrico a intensidades de cosecha altas. A su vez, *N. antarctica* sobrevivió de manera similar en todas las intensidades de cosecha, lo que no es sorprendente dado que es una especie resistente a condiciones ambientales extremas, como

temperaturas bajas y alta exposición a la radiación (Steinke et al., 2008). Por último, independientemente del gradiente de cosecha, cabe destacar tasas de supervivencia verdaderamente altas, por ejemplo *N. obliqua* con un 80% y *A. chilensis* con un 78%, seguidas por las especies caducifolias de mayor distribución con porcentajes cercanos al 50% (*N. antarctica* y *N. pumilio*) (Tabla 1).

Además de las tasas de supervivencia de las plantas, el éxito de una plantación de árboles se logra cuando las tasas de crecimiento de las plantas se mantienen en el tiempo después del trasplante. Una vez más, las condiciones microclimáticas asociadas a las intensidades de cosecha intermedias mejoraron el crecimiento de todas las especies durante el segundo año, excepto *N. antarctica*. Dicho patrón no fue obvio durante el primer año, ya que inicialmente, las plantas crecieron de manera diferente. A medida que los niveles de luz y temperatura aumentaron con el aumento de la intensidad de la cosecha hasta un 50%, el crecimiento general de las plantas mejoró para todas las especies evaluadas. Se encontraron resultados similares con respecto al crecimiento en *N. pumilio* (Martínez Pastur et al., 2011) y *N. obliqua* (Varela et al., 2012, Torres et al., 2018). Sin embargo, los patrones de crecimiento de las plantas a través de las intensidades de cosecha no fueron lineales, ya que cosechas de 70% ofrecieron condiciones de crecimiento adversas (Anderegg et al., 2015). Por último, en cuanto a la supervivencia y el crecimiento de las plantas, en mis datos, las diferencias entre las especies plantadas no se explican por sus rasgos fisiológicos proporcionados por la literatura.

Si bien los resultados obtenidos son prometedores, es necesario continuar estudiando los patrones de crecimiento de los árboles plantados y de las plantas de matorral para ajustar modelos de crecimiento y modelos económicos para discutir la rentabilidad económica. Goldenberg et al. (2018), analizaron la rentabilidad en términos de biomasa para leña y además con un manejo mixto de plantación de *A. chilensis*, las cuales resultan rentables. Adicionalmente, Donoso Zegers (2013), hace una recopilación del conocimiento en términos de aprovechamiento silvicultural y experimentos de plantaciones de las especies estudiadas en esta tesis. Teniendo en cuenta los resultados en antecedentes y combinando con mis resultados (tasas de

supervivencia y calidad de sitio), podrían obtenerse crecimiento anuales de entre 0,5 y 1 cm de diámetro y de hasta 1m de altura por año; lo cual significaría que con cosechas de 30% y 50% podría obtenerse una plantación de 1300 árboles por hectárea con diámetros aprovechables entre 20 y 40 años desde la plantación. Estos valores se esperan principalmente para *N. obliqua* y *N. nervosa* (debido a sus mayores tasas de crecimiento reportados y menores tendencias a la bifurcación), mientras que las demás especies tendrían ciclos de corte de más tiempo, quizás de hasta 50-70 años para *N. antarctica* y *A. chilensis*. Debido a la importancia y a la urgencia del manejo sustentable de los bosques en la región, es necesario continuar con estudios que muestren la viabilidad de prácticas como las que se estudiaron aquí.

Elección de especies

En Patagonia norte, incluso en veranos secos donde los árboles necesitan más protección contra la desecación, la aplicación de intensidades de cosecha intermedias sería una práctica exitosa, minimizando la necesidad de replantación. Esta práctica también sería de utilidad en el futuro bajo un escenario de mayores temperaturas, así como con precipitaciones menores (Barros et al., 2015), donde las condiciones necesarias típicas de especies intolerantes a la sombra son compensadas con protección a la desecación (Veblen, Young & Orme, 2007; Lawson & Michler, 2014). Específicamente, cuando se puede manejar la extracción del volumen de biomasa (es decir, la intensidad de la cosecha), mis resultados indican que *N. obliqua* y *A. chilensis* son las especies recomendadas debido a sus mejores tasas de supervivencia y crecimiento, junto a *N. pumilio* con buena supervivencia también. Particularmente para las especies madereras con mayor capacidad de rebrote (*N. obliqua*, *N. alpina* y *N. antarctica*), las tasas de crecimiento se ven alteradas debido a que afectan negativamente a la diferencia en altura que logran los individuos que no sufrieron la muerte parcial de su fuste principal. Además, a intensidades de cosecha mayores o variables, *N. antarctica* mostró un mejor desempeño, por lo que es una especie ideal para plantar y restaurar sitios

desfavorables o con variación en la cobertura. Curiosamente, *N. alpina* y *N. obliqua* mostraron resultados positivos en términos de tasa de supervivencia e interacciones de artrópodos, a pesar de estar plantadas al sur de su distribución natural, destacando que estas especies serían mejores para las interacciones ecológicas y la conservación de la biodiversidad que las especies exóticas plantadas comunes que a menudo disminuyen la diversidad (Nuñez & Paritsis, 2018). Por último, es importante resaltar que las respuestas de las especies al manejo no dependieron de las diferentes procedencias, por lo cual, más allá de la variabilidad genética intraespecífica el rendimiento fue optimizado a través del gradiente de cosecha.

Implicancias globales

Este tipo de escenario general que encontré de doble beneficio también podría alcanzarse en otros bosques donde los árboles plantados son nativos o filogenéticamente relacionados con los locales. De todas maneras, mis resultados exigen más estudios empíricos que prueben la generalidad de estas tendencias en otros ecosistemas forestales templados y tropicales en el mundo. Las prácticas de manejo combinadas, como las propuestas en este estudio, siguen siendo un desafío en muchas regiones del mundo, incluida la Patagonia, con respecto al ciclo de plantación (aspectos temporales y económicos), las cosechas sistemáticas en los matorrales y el uso cultural de árboles nativos. En particular, la escala de implementación de las cosechas, así como su forma e intensidad pueden variar (ya que no es lo mismo abrir fajas en un matorral de 30x45m que en 5 ó 10 hectáreas de un bosque maduro). Sin embargo, sus múltiples beneficios son prometedores. Por un lado, es novedosa la posibilidad de extraer y producir sin necesidad de reemplazar totalmente la cobertura original de los bosques o matorrales. Las plantaciones de árboles nativos son necesarias en todo el mundo como una estrategia de gestión a largo plazo para prevenir y hacer frente a los impactos de las invasiones biológicas (e.g., Simberloff et al., 2013) y al cambio climático (Pretzsch, Forrester & Bauhus, 2017). Como alternativa productiva, las plantaciones de

árboles nativos serían una mejor opción que las plantaciones de pináceas, dado que estas últimas son normalmente especies con potencial invasor, y de manera contraria, las plantaciones de nativas (monotípicas o mejor aún multiespecíficas) sustentan diversidad y estarían controladas por las mismas interacciones y procesos históricos naturales. Adicionalmente, en términos de mitigar los impactos del cambio climático, los árboles son fuente de oxígeno, capturan dióxido de carbono y particularmente las especies nativas serían superadoras a las especies exóticas (e.g. pináceas) en términos de menor impacto en el ciclo hidrológico (Morales et al., 2017) así como menor captura de radicación (dada la intensidad del color de las copas, Veblen et al., 2007; Nuñez & Paritsis, 2018). La aplicación del enfoque experimental de esta tesis en otros sistemas puede ser posible, especialmente en bosques, matorrales y otros paisajes donde los árboles jóvenes plantados necesitan protección durante sus etapas críticas de desarrollo, en las estaciones secas y/o en donde es necesario aplicar tecnologías que proporcionan una opción que promueva un paisaje más diverso. Además, aplicar cosechas sistemáticas provee energía, contribuye a mejorar la estructura y sanidad del matorral y potencialmente a disminuir la inflamabilidad, potenciando la provisión de servicios ambientales (Oddi et al., 2019, Goldenberg et al., 2020).

En el mundo existen numerosos ejemplos de paisajes en los cuales se podría replicar este experimento o bien podría ser de utilidad su aplicación. No obstante, la utilidad de estas prácticas puede variar teniendo en cuenta la mayor o menor presencia de especies rebrotantes, la necesidad local de extracción de biomasa ó producción de madera y la necesidad de incentivar la regeneración de las especies de mayor altura del bosque. Por otro lado, este experimento podría ser replicado y su futura aplicación de utilidad en áreas con estacionalidad marcada donde las cosechas parciales sigan proveyendo a los árboles plantados protección contra la desecación y a su vez se genere espacio para plantar a los árboles (Chaudhary et al., 2016; Goldenberg et al., 2020).

En ausencia de disturbios, el sitio en el que desarrollé mi tesis podría convertirse en un bosque puro o mixto dominado por árboles de gran altura, como por ejemplo de *A. chilensis* o *N. dombeyi* que pueden compararse con bosques templados de coníferas de Norteamérica y Europa, o latifoliadas de

China y Australia (Veblen, Young & Orme, 2007). De todas maneras, es importante focalizar en áreas boscosas que contengan procesos de transición similares (por ejemplo, post-incendio) o incluso en bosques y matorrales de tipo mediterráneo. El sistema forestal utilizado aquí, es típico de Patagonia Norte si hacemos foco en las especies leñosas dominantes (Raffaele et al., 2014). De todas maneras, hay otros elementos en común con otros ecosistemas boscosos pensando en la estructura de la vegetación, en la dinámica de rebrote y asociación a la luz (heliófilas), así como en la historia de uso de la tierra (fuego, ganado y desmonte). Por ejemplo, en Patagonia Sur hay grandes extensiones de bosques dominados por *N. antarctica* y *N. pumilio*, con una gran tradición de uso y recientemente de estudios en relación al manejo silvopastoril (Martínez-Pastur et al., 2018). Cuando menciono Patagonia, incluyo sistemas similares en Chile, aunque normalmente asociados a mayor humedad y diversidad que en Argentina (Donoso-Zegers, 2013). En el centro y norte de Argentina hay sistemas similares tales como los bosques montanos del noroeste, bosques serranos del centro o bosques ribereños y serranos de la Mesopotamia, así como bosques semi-áridos chaqueños (Cabrera, 1971; Cabido et al., 2018; Oyarzabal et al., 2018). Tanto en Patagonia como en otros lugares del mundo, los matorrales pueden ser una comunidad dominante reflejando un período de transición post-disturbio o porque esa comunidad posee especies leñosas adaptadas a las condiciones del sitio y expresan el climax de la comunidad tales como bosques de altura, fondos de valle con suelos anegados (Thomas & Packham, 2007). Más allá de diferencias en la composición de especies y variabilidad de características ambientales, en el mundo existen variados ejemplos de bosques y matorrales como los utilizados en esta tesis, con la necesidad de manejo y conservación, compuestos por especies rebrotantes y adaptadas a la estacionalidad climática. Por ejemplo, matorrales y bosques de California y México, en la cuenca del Mediterráneo, en el sudoeste de Australia y en Nueva Zelanda, así como en Sudáfrica y en China (di Castri & Mooney, 1973; Donoso Zegers, 1995; Bond, Woodward & Midgley, 2005; Veblen, Young & Orme, 2007; Chidumayo & Gumbo, 2010; Moreno et al., 2011). De esta manera, en los cinco continentes hay bosques similares donde se podría evaluar o potencialmente aplicar las tecnologías de manejo propuestas para los matorrales nor-patagónicos.

Herbivoría, diversidad de gremios y daños

Las tasas de herbivoría y los patrones de diversidad se comportaron de manera similar dentro y entre las especies de árboles nativos plantados, siendo ambos más altos a intensidades de cosecha bajas e intermedias. La teoría de disturbios puede echar luz a este patrón, ya que a menudo se ha demostrado que la mayor diversidad de especies locales se produce a frecuencias y/o intensidades de disturbio intermedias (*hipótesis de disturbio intermedio*, Schowalter, 2012; Muiruri et al., 2019). Situación optimizada por niveles confortables de temperatura, humedad y luz para la mayoría de los artrópodos herbívoros del bosque (Gossner et al., 2014; Soler et al., 2016; Liebhold et al., 2018; Piper, Altman & Lusk, 2018), al mismo tiempo mayor densidad de recursos así como mayor apariencia de los árboles plantados, favoreciendo la conectividad vegetal (Endara & Coley, 2011; Castagneyrol et al., 2013; Maguire et al., 2015, Coulin et al. al., 2019). Por otro lado, las condiciones ambientales provistas por cosechas altas pueden afectar indirectamente a los artrópodos a través de los rasgos de las hojas de las plantas, alterando la palatabilidad de las hojas (Mazía et al., 2012; Hambäck et al., 2014). Las tendencias generales fueron más fuertes durante la segunda temporada de crecimiento después del trasplante, probablemente debido a una combinación de efectos acumulativos y temperaturas más altas en el segundo año (SMN, 2020). Por último, aunque hipótesis contrastantes explican cambios en la tasa de consumo de diferentes gremios de artrópodos herbívoros (Vidal & Murphy, 2018), en nuestro estudio los gremios de artrópodos generalistas (es decir, exófagos) y especialistas (por ejemplo, galígenos) respondieron de la misma manera. Por lo tanto, la tendencia general observada en la mayoría de las especies de árboles plantadas de mayor diversidad y frecuencia de interacción (es decir, tasas de herbivoría) con una intensidad de cosecha del 30% y/o 50%, resalta el papel esencial que cumplen las plantaciones de árboles nativos dentro de un bosque nativo en la conservación de la diversidad de artrópodos.

Estudios realizados en Patagonia, han encontrado resultados similares en relación a los efectos del manejo forestal en la diversidad de insectos. En particular, para bosques en el sur de Patagonia la retención variable aporta mayor diversidad de insectos que bosques sin manejo (Lencinas et al., 2014; Soler et al., 2016). Por el contrario, en Europa, la riqueza de especies resultó mayor en bosques no manejados (Paillet et al., 2010), al igual que en bosques tropicales de Uganda (Savilaakso et al., 2009). Por último, en bosques de Alemania los herbívoros respondieron de manera compleja bajo diferentes regímenes de manejo forestal, y no hubo diferencias en la riqueza de especies y la abundancia de herbívoros artrópodos (Gossner et al. 2014). Similares resultados encontré para las especies silvestres del matorral, donde las fajas restantes no raleadas, hasta el ancho evaluado aquí, aún pueden mantener una diversidad e interacciones ecológicas similares a pesar de la eliminación de una gran biomasa forestal. Situación dada probablemente porque las especies silvestres no plantadas estaban rodeadas de vegetación ya establecida, y sus herbívoros podrían verse menos afectados por las diferencias ambientales asociadas a las fajas cosechadas que los herbívoros de las especies plantadas. Por lo tanto, se requieren más estudios a largo plazo en el sitio que estudié para los árboles plantados, así como evaluaciones de los índices de diversidad en las especies leñosas restantes del matorral mixto nativo.

La diversidad se correlacionó positivamente con las tasas de herbivoría para casi todas las especies, lo que sugiere que los mismos o similares mecanismos podrían estar en juego para ambas variables, el escenario podría haber sido diferentes si por ejemplo hubiese encontrado menor diversidad con mayores tasas de herbivoría (lo cual a veces sucede cuando hay plagas o herbívoros muy abundantes correspondientes a una o pocas especies). Nuestro estudio muestra en general una fuerte correlación positiva entre la diversidad de gremios de herbívoros de artrópodos y las tasas de herbivoría de artrópodos para las especies plantadas. No encontré estudios que analicen la relación entre la diversidad de gremios de herbívoros y las tasas de herbívoros, pero hay algunos ejemplos de relaciones positivas entre la diversidad y abundancia de herbívoros (Neves et al., 2010, 2014; Kuchenbecker &

Fagundes, 2018). La diversidad de gremios podría mejorar la abundancia de herbívoros (Lewinsohn et al., 2005), lo que podría explicar mayores tasas de consumo de hojas (Siemann et al., 1996; Novotny et al., 2010, 2012; Pinheiro et al., 2016; Muiruri et al., 2019), debido a la complementariedad del nicho (Gable et al., 2012; Valencia-Cuevas & Tovar-Sánchez, 2015). Alternativamente, esta situación podrían deberse a un patrón macroecológico (no específico de herbívoros sino para las especies en general), donde una mayor abundancia de individuos (tasas de herbivoría) implica una mayor diversidad de especies (mayor diversidad de gremios) explicado por una mayor productividad o diversidad de recursos (Storch, Bohdalková & Okie, 2018).

Rendimiento de las plantas – Supervivencia y crecimiento

Si bien mantener una alta herbivoría de artrópodos podría ser perjudicial para el rendimiento de las plantas, aquí observamos que la supervivencia de las plantas y las tasas de crecimiento no se correlacionaron con las medidas de herbivoría. En cambio, en mi sistema de estudio, el rendimiento de las plantas parece verse afectado directamente por los factores ambientales que proporcionan las diferentes intensidades de cosecha. Específicamente, un aumento en la temperatura de 2°C y de tres a cinco de luz fotosintéticamente activa, probablemente impulsó las tasas más altas de supervivencia de la mayoría de las especies plantadas a intensidades de cosechas intermedias (30% y 50%). A medida que los niveles de luz y temperatura aumentaron con el aumento de la intensidad de cosecha hasta un 50%, el crecimiento general de las plantas mejoró para todas las especies de los árboles plantados. Sin embargo, las cosechas de 70% ofrecieron condiciones de crecimiento adversas para la mayoría de las especies (Anderegg et al., 2015), con excepción de la especie evaluada con registros de alta tolerancia a ambientes rigurosos. Este compromiso entre cobertura y cantidad-calidad de luz, facilitación y competencia, ha sido discutido en torno a mejorar las técnicas de restauración (focalizando principalmente en la supervivencia), pero también en torno a la mejora de prácticas forestales sustentables y adaptadas al cambio climático

(Bolte et al., 2009; Löff et al., 2014; Lawson & Michler, 2014). El uso de la vegetación propia del lugar puede optimizar el rendimiento de las plantas, aunque para fines productivos, si bien aumenta la supervivencia, también puede retrasar un poco el óptimo crecimiento (Löff et al., 2014). Finalmente, las diferencias de rendimiento entre las especies plantadas no fueron explicadas por sus rasgos fisiológicos proporcionados por la literatura. En general, en todas las especies, las tasas de supervivencia se podrían optimizar mediante la aplicación de intensidades de manejo intermedias, lo que minimizaría la necesidad de replantación y mantiene mejor el crecimiento en el tiempo después del trasplante.

Manejo en un contexto de cambio climático, aumento de temperatura y factores ambientales

Frente a las condiciones ambientales actuales, las intensidades de cosecha intermedias en los matorrales patagónicos pueden proporcionar suficiente leña al tiempo que proporcionan condiciones abióticas y bióticas ideales para las plantaciones de árboles nativos. De todas maneras, es aún incierto cómo estos resultados pueden darse en un escenario de aumento de temperatura, como uno de los cambios más importantes en un contexto de cambio climático (Lawson & Michler, 2014). De esta manera, resulta fundamental el concepto de manejo adaptativo, dado que en la región patagónica y en otros bosques templados es sabido que las temperaturas se incrementarán y adicionalmente las precipitaciones serán menores (Bolte et al., 2009; Lawson & Michler, 2014; Barros et al., 2015). Es así fundamental conocer tecnologías de manejo que aporten a la regulación local de estos factores ambientales para optimizar la diversidad y la productividad del bosque. Una posible estrategia sería el manejo de las intensidades de cosecha a fin de obtener mayor o menor cobertura vegetal, según sea el impacto del cambio climático que se desea minimizar. Así, es posible aplicar un gradiente de cosecha variable en función de regular al aumento o la disminución de las variables abióticas o bióticas mencionadas, lógicamente con los recaudos de

como los mismos variaran según el tipo de bosque original en relación a la densidad de la vegetación, altura, etc. Adicionalmente, a la protección contra el estrés hídrico por las futuras condiciones, la mejora en la supervivencia y el crecimiento de especies que crecen en fajas raleadas constituye una herramienta de mitigación para la captura del carbono atmosférico (Lawson & Michler, 2014). Así, este manejo aporta múltiples beneficios en este sentido, fijación de carbono por el mayor rendimiento de las especies forestales (para productos comerciales diversos), permitiendo al mismo tiempo producir energía de menor liberación de gases de efecto invernadero (leña) y la recuperación de las especies rebrotantes del matorral.

La literatura menciona que la temperatura es subóptima para los artrópodos en ambientes templados como la Patagonia (Cornelissen, 2011; Garibaldi et al., 2011), lo cual indicaría que un aumento en la temperatura beneficiaría a estos organismos. Lo que encontré en esta tesis, es que más allá de la temperatura, la estructura de la vegetación, la composición de las especies y otros factores ambientales parecen ser igualmente determinantes. Si bien un incremento de la temperatura puede beneficiar a algunos herbívoros, así como la performance de algunas plantas, un aumento de temperatura en condiciones de menor cobertura no sería óptimo. Así, si bien las técnicas de manejo ayudan a aumentar ligera y linealmente la temperatura del sotobosque, no benefician linealmente la abundancia ni la diversidad de artrópodos herbívoros en estas latitudes. Adicionalmente, encontré que un aumento de temperatura podría reducir los efectos del gradiente de extracción de biomasa sobre las tasas de herbivoría, pero tampoco modificaría la composición de los gremios. Más allá de esto, los índices de diversidad y las tasas de herbivoría fueron más altos durante el segundo año, de la misma manera que la temperatura regional (SMN, 2019), aunque el efecto podría darse por el crecimiento de las plantas estudiadas y/o la recomposición de las especies rebrotantes del matorral. Y de manera importante, el incremento en la temperatura generado experimentalmente no motivó cambios claros en el crecimiento de las plantas, pero sí mejoró las tasas de supervivencia independientemente de la cobertura y de las especies. Destacando que, en términos de supervivencia, la respuesta fue homogénea para especies de

rangos de distribución variables en Patagonia. Independientemente del mecanismo, es interesante notar que *N. obliqua* y *N. alpina* mostraron altas tasas de supervivencia e interacción con herbívoros, a pesar de que fueron plantadas al sur de su distribución natural.

En un contexto de mayor temperatura, las intensidades de cosecha mencionadas confieren una técnica óptima de plantación. Los factores abióticos resultan claves para el éxito y la permanencia de plantas y animales. Incluso en bosques templados, la ausencia o el exceso de cobertura puede ser determinante en la ocurrencia de artrópodos herbívoros, así como en la supervivencia y el crecimiento de las plantas. El conjunto de variables se desprende del equilibrio entre unas y otras para ofrecer un óptimo de cobertura, aquí como 30 y 50% de área basal removida. Particularmente, los dos veranos siguientes a la plantación fueron muy cálidos y secos, incluso en diciembre de 2013 se dio el fenómeno conocido como “la ola de calor extremo” (Barros et al., 2015), por lo cual los plantines sobrevivieron con un buen porcentaje más allá de esas condiciones y sin riego en las intensidades mencionadas anteriormente como óptimas. Posteriormente a analizar el efecto sobre los patrones de herbivoría y la performance de las plantas, encontré que fueron afectados de manera más relevante por la temperatura, la luz, la humedad relativa, el índice de área foliar y la cantidad de heladas en el año, aunque con un efecto diferencial entre las especies. Las variables ambientales resultaron con una importante interdependencia entre ellas e importantes correlaciones entre varios de los parámetros ambientales registrados. Esto complejiza el hecho de identificar cuál o cuáles son las variables de mayor relevancia para las dimensiones de diversidad de artrópodos y rendimiento de las especies de plantas utilizadas.

Limitaciones del enfoque experimental y futuras direcciones

A pesar de los patrones generales que encontré para herbívoros y plantas, sería importante analizar en estudios futuros si esas respuestas son consistentes a escalas espaciales más grandes y para un mayor número de

parcelas, dado que mis resultados podrían estar altamente influenciados por el comportamiento particular de los artrópodos en el sitio experimental. Replicar estos experimentos en otros bosques y matorrales es fundamental ya que, por ejemplo, Coulin, Aizen & Garibaldi, (2019) encontraron variabilidad en la respuesta a la intensidad de cosecha entre diferentes tipos de matorrales en relación a la densidad y la riqueza de las flores, así como Goldenberg et al., (2020c) para el crecimiento de rebrotes y la producción de biomasa. Estos resultados remarcan la relevancia de replicar los patrones encontrados en esta tesis en otros bosques o matorrales.

Adicionalmente, mi estudio abarcó los dos primeros años post-trasplante; con lo cual, es necesario confirmar dichos patrones a largo plazo para las diferentes variables y especies (incluidos estudios de aprovechamiento y rentabilidad económica), así como la presencia o ausencia de correlación entre las mediciones de herbivoría (daño y diversidad) y diferentes mediciones en plantas (tal como crecimiento en altura, diámetro y biomasa). A lo largo del tiempo, no solo los factores ambientales pueden cambiar dada la regeneración de las especies del matorral, disminuyendo las diferencias entre fajas control y raleadas, sino que las mismas especies a lo largo de su desarrollo (i.e., ontogenia) pueden cambiar sus tasas de crecimiento, palatabilidad, susceptibilidad a daño, entre otras (Bauerle et al., 1997, Piper et al., 2015). Más allá de las limitaciones logísticas y taxonómicas para la identificación de las especies de artrópodos que componen los diferentes tipos de gremios, debería tenerse en cuenta profundizar en el futuro estudios que abarquen el conocimiento de la identidad y el número de especies que componen cada gremio; logrando reducir la incertidumbre en la relación herbivoría-diversidad de gremios- diversidad de artrópodos. Así, bajo el contexto de manejo en el que planteo esta tesis, comprobar las respuestas de plantas y artrópodos a escalas espaciales y temporales mayores, sería ideal no sólo con un enfoque observacional, sino con un enfoque experimental y manipulativo.

Para comprender mejor aún los mecanismos que subyacen a las diferencias entre especies en términos de tasas de consumo o rendimiento de plantas, sería importante indagar en diferencias de los rasgos foliares y características químicas. Si bien la bibliografía aporta información de cada

especie, son aspectos que variarían con las condiciones ambientales y como mencionaron Poorter y Bongers (2006), varios rasgos de las hojas son buenos predictores del rendimiento de las plantas en diferentes escenarios. Por un lado, con información disponible en la literatura encontré que los rasgos ayudan a explicar la variabilidad entre especies, pero en cuanto a la supervivencia y al crecimiento, en mis datos, las diferencias entre las especies plantadas no se explican por sus rasgos fisiológicos. Por último, también sería de interés indagar en los efectos de los tratamientos utilizados en relación a la fenología. Por ejemplo, respuesta del crecimiento o tasas de daño y aumento de temperatura en relación al momento en que los árboles despliegan completamente las hojas, variable no tomada en cuenta en mi tesis. Por lo tanto, futuros estudios y ensayos ayudarían a determinar si las diferencias entre las especies plantadas en las intensidades de cosecha se explican por sus características fisiológicas y fenológicas.

En futuros estudios, es necesario abordar las implicancias de las tecnologías de manejo evaluadas en esta tesis sobre otros indicadores de biodiversidad, así como la susceptibilidad a invasiones biológicas o interacciones con el ganado por ejemplo. Por un lado, sería interesante conocer las respuestas al manejo de la diversidad y daño de herbívoros florales, rizófagos y xilófagos. Adicionalmente evaluar interacciones con los predadores de los artrópodos, así como las aves, arañas o parasitoides. Los predadores de los herbívoros podrían ser parte de la variabilidad no explicada en los patrones encontrados. Se desconoce cómo interactúan niveles tróficos superiores (parasitoides o las aves) con el manejo (Terborgh et al 2010), los cuales representan efectos positivos e indirectos sobre las plantas operando como "biocontrol" (Hairston et al. 1960, Liere et al. 2014). Por otro lado, sería de importancia medir la vulnerabilidad a las invasiones biológicas, como por ejemplo de árboles forestales exóticos o hierbas y arbustos que puedan ser dispersadas por el viento o por algún vector biótico (aves, ganado, etc.). En la región Patagónica existen varias especies exóticas con carácter invasor y que disminuyen la diversidad (Nuñez & Paritsis, 2018). Además, en la región y a nivel mundial, se requieren de prácticas que mitiguen los impactos de las invasiones biológicas (Simberloff et al., 2012). Dada la complementariedad en

la región de uso forestal y ganadero, sería fundamental incorporar esa variable y analizar como interactúa con los indicadores de diversidad y productividad en relación al manejo. Por último, se sabe que plantaciones multiespecíficas serían mejores para aumentar la diversidad y al mismo tiempo reducir la vulnerabilidad de pestes o patógenos específicos (Jactel et al., 2019). Por lo cual sería de importancia comprobar si plantaciones mixtas en Patagonia muestran dichos patrones frente a plantaciones monotípicas, como por ejemplo plantaciones de varias especies de *Nothofagus* frente a plantaciones de *N. obliqua*, o por ejemplo verificar si esa comparación hace variar las tasas de correlación entre diversidad y daño.

Para los experimentos de aumento de temperatura y otros experimentos que intenten emular un escenario de cambio climático, es imprescindible continuar trabajando en disminuir efectos no deseados o incrementar la escala de experimentación. Claramente existen limitaciones económicas al respecto además de errores en las tecnologías que se puedan aplicar en los experimentos. Adler (2007) y Hasle (2013) recomiendan la importancia de los experimentos de calentamiento a gran escala y a largo plazo dado que se han encontrado diversas respuestas en la herbivoría, donde algunas plantas experimentan un decrecimiento en la folivoría, otras no registran cambios y/o experimentan un incremento con el calentamiento (Richardson et al. 2002, Roy et al. 2004). La diferencia en la folivoría entre las especies podría estar inducida por cambios en la concentración de compuestos antiherbívoro y concentración de nutrientes por el aumento de temperatura, más aún mediado por un aumento en la tasa de crecimiento por mayores temperaturas (Hansen et al. 2006, DeLucia et al. 2012, Niziolek et al. 2012, Burt et al., 2014). De esta manera, en concordancia con los mencionado por Allen et al., (2012) y Lemoine et al., (2013, 2014), propongo analizar características químicas y fenológicas de las plantas para comprender mejor el efecto del aumento de la temperatura en las plantas.

Agradecimientos

- A mis directores, Lucas Garibaldi y Carolina Quintero. Con gran vocación, compromiso, entusiasmo y paciencia han sabido guiarme en este recorrido.
- A Enrique Chaneton, por su enriquecedor aporte a las discusiones ecológicas y planificación de ideas en los primeros años de desarrollo de mi tesis doctoral.
- A muchos docentes del CRUB, investigadores y becarios de IRNAD e INIBIOMA, que han formado parte de este proceso. Por acompañar en la formación, enriquecimiento, escritura, revisiones, salidas al campo. Especialmente a Thomas Kitzberger, Matías Goldenberg, Facundo Oddi, Florencia Tiribelli y Santiago Varela.
- A la Universidad Nacional del Comahue, a la Universidad Nacional de Río Negro, a CONICET y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, por darme las herramientas y el trabajo para llevar adelante el desafío y la responsabilidad de avanzar en ciencia.
- A María Victoria Lantschner, Rosina Soler y Victoria Werenkraut, jurados de esta tesis. Con valiosos aportes brindaron mayor solidez al manuscrito,
- A mi esposa Jimena, por su amor, empuje y compañía incondicional.
- A mis a mis padres, Cecilia y Francisco, a mi hermana Anabela. Desde siempre han sido una voz de sabiduría y amor. En especial, dedico esta tesis a mi madre, que por estos años dejó de estar físicamente a mi lado.
- A familiares y amigos, por su ayuda, paciencia y aliento.
- A todas las personas que sin darme cuenta han aportado a mi crecimiento profesional.
- A nuestra casa común, la naturaleza, sus interacciones y sus procesos, que cautivan a curiosos y motivan el avance de la ciencia.

*Al olmo viejo, hendido por el rayo
y en su mitad podrido,
con las lluvias de abril y el sol de mayo,
algunas hojas nuevas le han salido.*

*¡El olmo centenario en la colina
que lame el Duero! Un musgo amarillento
le mancha la corteza blanquecina
al tronco carcomido y polvoriento.*

*No será, cual los álamos cantores
que guardan el camino y la ribera,
habitado de pardosruiseños.
Ejército de hormigas en hilera
va trepando por él, y en sus entrañas
urden sus telas grises las arañas.*

*Antes que te derribe, olmo del Duero,
con su hacha el leñador, y el carpintero
te convierta en melena de campana,
lanza de carro o yugo de carreta;
antes que rojo en el hogar, mañana,
ardas de alguna mísera caseta,
al borde de un camino;
antes que te descuaje un torbellino
y tronche el soplo de las sierras blancas;
antes que el río hasta la mar te empuje
por valles y barrancas,
olmo, quiero anotar en mi cartera
la gracia de tu rama verdecida.
Mi corazón espera
también, hacia la luz y hacia la vida,
otro milagro de la primavera.*

*Antonio Machado,
4 de mayo de 1912*

Bibliografía

- Adams, J. (Ed.) (2009). *Vegetation-Climate Interaction, How Vegetation Makes the Global Environment*. Springer. ISBN 978-3-540-32491-1
- Adler, L. S., de Valpine, P., Harte, J. & Call, J. (2007). Effects of long-term experimental warming on aphid density in the field. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 80 (2): 156-168.
- Agüero, J.I., Pérez-Méndez, N., ... Garibaldi, L.A. (2020). Impact of Invasive Bees on Plant-Pollinator Interactions and Reproductive Success of Plant Species in Mixed *Nothofagus antarctica* Forests. *Neotropical Entomology*. doi:10.1007/s13744-020-00787-6
- Aguilera, L. & A. Fehlandt. (1981). Desarrollo inicial de *Nothofagus alpina* (Poepp. Et Endl.) Oerst., *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Bl., y *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Bl. Bajo tres grados de sombra. Tesis De Grado. Universidad Austral De Chile. Valdivia. 101 Pp.
- Aidoo O.F., Kyerematen R., ... Afreh-Nuamah K. (2016). Abundance and Diversity of Insects Associated with Citrus Orchards in Two Different Agroecological Zones of Ghana. *Am. Journal of Exp. Agr.* 13(2): 1-18.
- Alberdi, M.. (1996). Ecofisiología de especies leñosas de los bosques higrófilos templados de Chile: Resistencia a la sequía y bajas temperaturas. En: *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*, Editorial Universitaria, Santiago, Chile, Pp. 279-300.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., ... Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Allen, J., Ault, T., ... Wolkovich, E.M. (2012). Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature* 485, 494+.
- Alvarez-Garreton, C., Lara, A., ... Galleguillos, M. (2019). The impacts of native forests and forest plantations on water supply in Chile. *Forests* 10. doi:10.3390/f10060473
- Amoroso, M.M., Daniels, L.D., ... Cherubini, P. (2015). Does drought incite tree decline and death in *Austrocedrus chilensis* forests? *Journal of Vegetation Science* 26, 1171–1183. doi:10.1111/jvs.12320

- Anderegg, W.R., Hicke, J.A., ... Zeppel, M.L. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*. doi:10.1111/nph.13477
- Anderegg, W.R., Hicke, J.A., ... Zeppel, M.L. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*.
- Arturi, M., Ferrando, J., Goya, J., Yapura, P., Frangi, J. (2001). Tendencias espaciales de la regeneración de *Austrocedrus chilensis* en relación con el dosel arbóreo. *Ecología Austral* 11:31–38.
- Ayres, M. & Lombardero, M. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science Total Environ.* 262:263-286.
- Azpilicueta, M. M., Varela, S., ... Gallo, L. (2010). Manual de viverización, cultivo y plantación de Roble Pellín en el norte de la región Andino Patagónica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria EEA Bariloche. 72 pp. ISBN 978-987-1623-87-7.
- Azpilicueta, M.M., Marchelli, P., ... Lozano, L. (2016). Zonas genéticas de raulí y roble pellín en Argentina: herramientas para la conservación y el manejo de la diversidad genética. 1a ed. Ediciones INTA. 50 p.p. ISBN 978-987-521-765-2
- Bai, E., Li, S., ... Jiang, P. (2013). A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *New Phytologist* 199, 441–451. doi:10.1111/nph.12252
- Bale, J.S., Masters, G.J., ... Whittaker, J.B. (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8, 1–16. doi:10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x
- Barber, N.A., Marquis, R.J. (2011). Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia* 166, 401–409. doi:10.1007/s00442-010-1840-9
- Barbero, F., Sabatier, Y., ... Pastorino, M. (2011). Áreas potenciales de cultivo de raulí y roble pellín en la provincia de Río Negro. 1a ed. Ediciones INTA. 60 p.p. ISBN 978-987-679-004-8.
- Barbosa, P., Hines, J., ... Szendrei, Z. (2009). Associational resistance and associational susceptibility: Having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 1–20. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120242

- Barros, V.R., Boninsegna, J.A., ... Rusticucci, M. (2015). Climate change in Argentina: Trends, projections, impacts and adaptation. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change 6, 151–169. doi:10.1002/wcc.316
- Barthelemy, D., Brion, C. & Puntieri, J. (2008). Plantas. Patagonia. Vasquez Manzini Edit. Bs. As. Argetina.
- Basil, G., Mazzarino, M., Roselli, L. & Letourneau, F. (2009). Efecto del compost de biosólidos en la producción de plantines de *Austrocedrus chilensis* (Ciprés De La Cordillera). Ciencia Del Suelo 27:49–55.
- Bates, D. (2011). Mixed models in R using the lme4 package Part 6 : Nonlinear mixed models. Statistics 1–9.
- Batllori, E., De Cáceres, M., ... Lloret, F. (2019). Compound fire-drought regimes promote ecosystem transitions in Mediterranean ecosystems. Journal of Ecology 107, 1187–1198. doi:10.1111/1365-2745.13115
- Bauerle, P., Rutherford P., & Lanfranco, D. (1997). Defoliadores de roble (*Nothofagus obliqua*), rauli (*N. alpina*), coigue (*N. dombeyi*) y lenga (*N. pumilio*). Bosque 18(2): 97-107.
- Bauhus, J., Meer, P. van der., & Kanninen, M. (2010). Ecosystem goods and services from plantation forests, 1st ed. Earthscan, London, 254 p. ISBN: 978-1-84971-168-5.
- Bava, J. O., Loguercio, G. A., & Salvador, G. (2015). ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. Ecología Austral, 25(2), 101–111.
- Benavides, R., Escudero, A., ... Valladares, F. (2015). Survival vs. growth trade-off in early recruitment challenges global warming impacts on Mediterranean mountain trees. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 17, 369–378. doi:10.1016/j.ppees.2015.06.004
- Benitez-Malvido, J., García-Guzman, G. & Kossmann-Ferraz, I.D. (1999). Leaf-Fungal incidence and herbivory on tree seedlings in Tropical Rainforest Fragments: An Experimental Study. Biological Conservation 91:143-150.
- Birkemoe, T., Bergmann, S., ... Klanderud, K. (2016). Experimental warming increases herbivory by leaf-chewing insects in an alpine plant community. Ecology and Evolution 6, 6955–6962. doi:10.1002/ece3.2398

- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., ... Tschardtke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. doi:10.1016/j.agee.2011.09.005
- Bolte, A., Ammer, C., ... Rock, J., (2009). Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept. *Scandinavian Journal of Forest Research*. doi:10.1080/02827580903418224
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F. (2005). The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*. 165: 25–538. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01252.x
- Borém, A., Ramalho, M.A.P., Fritsche-Neto, R. (2012). Abiotic stresses: Challenges for plant breeding in the coming decades, in: *Plant Breeding for Abiotic Stress Tolerance*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 1–12. doi:10.1007/978-3-642-30553-5_1
- Bravo-Oviedo, A., Pretzsch, H., del Río, M. (2018). *Dynamics, Silviculture and Management of Mixed Forests*. 420 p.p. 1st Ed. Springer International Publishing. ISBN: 978-3-319-91952-2
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., ... Goldstein, G. (2012). Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: Do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* 32, 880–893.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., & Huyvaert, K.P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65, 23–35.
- Burns, B. (1993). Fire-induced dynamics of *Araucaria araucana-Nothofagus antarctica* forest in the Southern Andes. *Journal Of Biogeography* 20: 669–685.
- Burt, M. A., R. R. Dunn, L. M. Nichols, and N. J. Sanders. 2014. Interactions in a warmer world: Effects of experimental warming, conspecific density, and herbivory on seedling dynamics. *Ecosphere* 5(1):9. DOI: 10.1890/ES13-00198.1
- Burt, M.A., Dunn, R.R., ... Sanders, N.J. (2014). Interactions in a warmer world: Effects of experimental warming, conspecific density, and herbivory on seedling dynamics. *Ecosphere* 5. doi:10.1890/ES13-00198.1

- Cabido, M., Zeballos, S.R. ... Acosta, A.T.R. (2018). Native woody vegetation in central Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. *Appl Veg Sci.* 2018; 21: 298– 311. <https://doi.org/10.1111/avsc.12369>
- Camilloni, I. (2008). Artículo de Ciencia Hoy. Vol. 18 número 103, feb-mar 2008
- Campbell, J., Alberti, G., Martin, J., & Law, B. E. (2009). Carbon dynamics of a ponderosa pine plantation following a thinning treatment in the northern Sierra Nevada. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 453-463.
- Canham, C., Finzi, A., Pacala, S. & D. Burbank. (1994). Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal Of Forest Research* 24: 337-349.
- Carnus, J.M., Parrotta, J., ... Walters, B. (2006). Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* 104, 65–77. doi:10.1093/jof/104.2.65
- Carron, A.I., Garibaldi, L.A., ... Fontenla, S. (2020). The soil fungal community of native woodland in Andean Patagonian forest: A case study considering experimental forest management and seasonal effects. *Forest Ecology and Management*, 461. doi:10.1016/j.foreco.2020.117955
- Castagneyrol, B., Giffard, B., ... Jactel, H. (2013). Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101, 418–429.
- Cellini, J.M., Martínez-Pastur, G.... Lencinas, M.V. (2013). Retención Variable en bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser en Patagonia sur: estructura forestal, estabilidad estructural y regeneración. *Revista Forestal YVYRARETA* 20; 40-47.
- Centella, C., Jerez, V., Gonzalez, U. & Bittner, M. (2003). Especialización en el uso de hospederos de *Dictyoneis asperatus* (Blanchard, 1851) En un fragmento de vegetación esclerófila – higrófila en la Península De Hualpén, Chile. *Revista Chilena De Historia Natural* 76:391-400.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J. (1982). The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 229-259.
- Charrier, G., Ngao, J., ... Améglio, T. (2015). Effects of environmental factors and management practices on microclimate, winter physiology, and frost resistance in trees. *Frontiers in Plant Science*. doi:10.3389/fpls.2015.00259
- Chauchard L, Frugoni M & C Nowak. (Eds.). 2015. Buenas prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia

- Chaudhary, A., Burivalova, Z., ... Hellweg, S. (2016). Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific Reports* 6. doi:10.1038/srep23954
- Chidumayo, E.N. & Gumbo, D.J. (2010). *The Dry Forests and Woodlands of Africa: Managing for Products and Services*. International Forestry Research. United States, NY. Earthscan. ISBN: 978-1-84971-131-9.
- Chillo, V., Goldenberg, M., ... Garibaldi, L.A. (2020). Diversity, functionality, and resilience under increasing harvesting intensities in woodlands of northern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 474. doi:10.1016/j.foreco.2020.118349
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T., et al. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*. Letter research. doi:10.1038/nature11688
- Chung, H., Muraoka, H., ... Son, Y. (2013). Experimental warming studies on tree species and forest ecosystems: A literature review. *Journal of Plant Research* 126, 447–460. doi:10.1007/s10265-013-0565-3
- Chung, H., Muraoka, H., Nakamura, M., Han, S., Muller, O. & Son, Y. (2013). Experimental warming studies on tree species and forest ecosystems: a literature review. *J Plant Res* 126:447-460. Doi 10.1007/S10265-013-0565-3
- Clavaín, A.T. (2004). *Manual De Productos Forestales No Madereros*. CIPMA, Valdivia, Chile.
- Coley, P., & Barone, J. (1996). Herbivory and plant defenses in Tropical Forests. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 27:305-335.
- Cornelissen, T. (2011). Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. *Neotropical Entomology* 40, 155–163.
- Cornelissen, T., Wilson Fernandes, G., Vasconcellos-Neto, J. (2008). Size does matter: Variation in herbivory between and within plants and the plant vigor hypothesis. *Oikos* 117, 1121–1130.
- Correa, M.N. (1998). *Flora Patagónica. Partes I-IV*. Colección Científica del INTA. Buenos Aires. 391pp.
- Coulin, C., Aizen, M. & Garibaldi, L.A. (2019). Contrasting responses of plants and pollinators to woodland disturbance. *Austral Ecology*. doi:10.1111/aec.12771

- Currano, E., Wilf, P., Wing, S., Labandeira, C., Lovelock, E. & D. Royer. (2008). Sharply increased insect herbivory during the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences Usa* 105:1960-1964.
- Curtis, P.G., Slay, C.M., Harris, N.L., Tyukavia, A. & Hansen, M.C. (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 1108-1111. doi : 10.1126/science.aau3445
- Cusack, D., Montagnini, F. (2004). The role of native species plantations in recovery of understory woody diversity in degraded pasturelands of Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 188, 1–15.
- Daily, G.C. (1997). *Nature`s Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington D.C. EEUU.
- Damascos, M.A. (1998). Morfología de las plantas de los claros y áreas sombreadas del bosque de *Austrocedrus chilensis*, Argentina. *Ecologia Austral* 8, 13–22.
- De Frenne, P. De Schrijver, A., ... Verheyen, K. (2010). The use of Open-Top Chambers in forests for evaluating warming effects on herbaceous understory plants. *The Ecological Society of Japan. Ecol. Res.* 25: 163–171. Doi 10.1007/S11284-009-0640-3
- De Paz, M., Gobbi, M. & Raffaele, E. (2019). Revisión de las experiencias de revegetación con fines de restauración en bosques de la Argentina. *Ecología Austral* 29:194-207. Doi: 10.25260/EA.19.29.2.0.689
- De Paz, M., Gobbi, M.E., Raffaele, E. (2013). Mantillo de especies leñosas de matorrales del No de la Patagonia. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48, 525–541.
- DeLucia, E. H., Nabity, P. D., Zavala, J. A. & Berenbaum, M. R. (2012). Climate change: resetting plant-insect interactions. *Plant Physiology*, 160 (4): 1677-1685.
- Delvaux, J., 1968. L`éclaircie. Définitions et points de vue. *Station de Recherches des Eaux et Forêts. GroenendaalHoeilaart*: 16.
- Demaio, P., Karlin U., & Medina, M. (2017). *Árboles nativos de Argentina: tomo II Patagonia*. 1ª ed. Ecoval. 125p. Argentina. ISBN 978-987-4003-16-4
- Dettmann, S., Pérez, C.A., Thomas, F.M. (2013). Xylem anatomy and calculated hydraulic conductance of four *Nothofagus* species with

contrasting distribution in South-Central Chile. *Trees - Structure and Function* 27, 685–696.

Di Castri, F.. & Mooney, H.A. (1973). *Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure*. Springer-Verlag Berlin. Heidelberg. DOI: 10.1007/978-3-642-65520-3

Diehl, P., Mazzarino, M.J., ... Ferrari, J. (2003). Nutrient conservation strategies in native Andean-Patagonian forests. *Journal of Vegetation Science* 14, 63–70.

Diehl, P., Mazzarino, M.J., Fontenla, S. (2008). Plant limiting nutrients in Andean-Patagonian woody species: Effects of interannual rainfall variation, soil fertility and mycorrhizal infection. *Forest Ecology and Management* 255, 2973–2980.

Donoso & A. Promis (Eds.). (2015). *Silvicultura en los bosques nativos: avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelanda* (pp. 109-151). Valdivia, Chile. Editorial Marisa Cuneo. ISBN: 978-956-7173-32-7

Donoso Zegers, C. (2013). *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: autoecología*. Valdivia: Cuneo. ISBN: 9789567173273

Donoso, C. (1993). *Bosques templados de Chile Y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. De. Universitaria, Santiago, Chile. 484 P.

Donoso, C. (1995). *Bosques templados de Chile y Argentina: Variación, estructura y dinámica*, Editorial Universitaria. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 485 p.

Donoso, P. & D. Soto. (2010). Plantaciones con especies nativas en el centro-sur de Chile: Experiencias, desafíos y oportunidades. *Revista Bosque Nativo* 47: 10-17.

Donoso, P., Donoso, C. & M. Azpiculeta. (2006). Especies arbóreas de los bosques templados De Chile Y Argentina. Especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Capítulo *Nothofagus nervosa*. Marisa Cúneo Ediciones, 448-461.

Donoso, P., Donoso, C., Escobar, B., Navarro, C. & L. Gallo. (2006). Especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Capítulo *Nothofagus dombeyi*. Marisa Cúneo Ediciones, 423-432.

Donoso, P., Gerding, V., Uteau, D., Soto, D., Thiers, O. & C. Donoso. (2007). Crecimiento de una plantación joven en fajas con especies nativas en La

Cordillera De Los Andes De La Provincia De Valdivia. *Bosque* 28(3): 249-255.

- Donoso, P., González, M., Escobar, B., Basso, I. & L. Otero. (1999). Viverización y plantaciones de Raulí, Roble y Coihue. In *Silvicultura de los bosques nativos de Chile*. Ed. C. Donoso Y A. Lara. Universitaria, Pp. Santiago, Chile. Pp. 177-244.
- Donoso, P., Monfil, T., Otero, L. & L. Barrales. (1993). Estudio de crecimiento de plantaciones y renovales manejados de especies nativas en el área andina de las provincias de Cautín y Valdivia. *Ciencia E Investigación Forestal* 7(2):253.287.
- Donoso, P., Soto, D. & V. Gerding. (2009). Efectos de la poda de tallo y fertilización de liberación controlada en vivero sobre el comportamiento de plántulas de *Nothofagus nervosa* En Terreno. *Bosque* 30:48-53
- Dudt, J. & Shure, D. (1994). The Influence Of Light And Nutrients On Foliar Phenolics And Insect Herbivory. *Ecology* 75: 86–98.
- Endara, M.J., & Coley, P.D. (2011). The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology* 25, 389–398.
- Enricci, J. & Massone, D. (2003). Producción De Plantines Plug+0 De *Austrocedrus chilensis* En Patagonia Argentina. Xii Congreso Mundial Forestal. Québec, Canadá. <http://www.fao.org/docrep/article/wfc/xii/0241-b3.htm>.
- Espi, E. (2012). Materiales De Cubierta Para Invernaderos. Centro De Tecnología Repsol. Cuadernos De Estudios Agroalimentarios. ISSN 2173-7568. 71-88. Cea.
- Fajardo, A., & Piper, F.I. (2015). High foliar nutrient concentrations and resorption efficiency in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) in southern Chile. *American Journal of Botany* 102, 208–216.
- Fajardo, A., & Siefert, A. (2016). Phenological variation of leaf functional traits within species. *Oecologia* 180, 951–959.
- FAO. (2007). Situación de los bosques en el mundo. Europa, Pp 24-34. <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/009/a0773s/a0773s04.pdf>
- FAO. (2012). State Of The World's Forests 2012. Food and Agriculture Organization of The United Nations.
- FAO. (2016). El estado de los bosques del mundo. Food and Agriculture Organization of The United Nations. ISBN 978-92-5-309208-6

- FAO. (2016). State of the World's Forests 2016. Forests and agriculture: land-use challenges and opportunities. Rome. ISBN 978-92-5-109208-8
- FAO. (2020). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020 - Principales resultados. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2020.
- Ferreira, S.J., Luizão, F.J., ... Mello-Ivo, W.M.F. (2004). Soil water storage in an upland forest after selective logging in central amazonia. *Revista Brasileira de Ciencia do Solo* 28, 59–66. doi:10.1590/S0100-06832004000100006
- Flores Larsen, S., Hernández, A. & Lesino, G. (2003). Transmitancia de materiales fotoselectivos para cubiertas de invernaderos. *Avances en energías renovables y medio ambiente*. Vol. 7, Nº 2. Impreso En La Argentina. ISSN 0329-5184. Inenco. Instituto De Investigaciones En Energías No Convencionales. U.N.Sa. Conicet. Salta. Argentina
- Flores, M., Donoso, P. & Donoso, C. (2006). Raulí: opción productiva para el sur de Chile. *Chile Forestal* 323: 38-41.
- Forestry Commission (2015). Thinning Control. Forestry Commission, Edinburgh. i-iv + 1-56pp.
[https://www.forestry.gov.uk/PDF/fcfg004.pdf/\\$FILE/fcfg004.pdf](https://www.forestry.gov.uk/PDF/fcfg004.pdf/$FILE/fcfg004.pdf) last accessed: 17/10/2018.
- Forister, M.L., Novotny, V., ... Dyer, L.A. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112, 442–447.
- FTDT, & ITDT (2006). Comunicación nacional de Cambio Climático: Vulnerabilidad de la Patagonia y Sur de las provincias de Buenos Aires y La Pampa. Informe Final. Fundación Torcuato Di Tella E Instituto Torcuato Di Tella. Available At:
[Http://aplicaciones.medioambiente.gov.ar/archivos/web/ucc/file/comunicaciones_nacionales/vulnerabilidad_patagonia.pdf](http://aplicaciones.medioambiente.gov.ar/archivos/web/ucc/file/comunicaciones_nacionales/vulnerabilidad_patagonia.pdf)
- Gable, J.T., Crowder, D.W., ... Snyder, W.E. (2012). Niche engineering reveals complementary resource use. *Ecology* 93, 1994–2000.
- Gadow, K.V. (2006). *Managing Forest Ecosystems, Risk Analysis*. doi:10.1007/978-94-015-9799-9
- Gallopin, G.C. (1978). Estudio ecológico integrado de la cuenca del Río Manso superior (Río Negro, Argentina). *Anales de Parques Nacionales* XIV. p. 161-230.

- Garibaldi L & Paritsis J. 2012. Cambio climático e insectos herbívoros. *Ciencia Hoy* 23:47-55
- Garibaldi, L.A., Casas, C., ... Mayoral, L. (2016). Silvicultura del ciprés de la cordillera: ¿una alternativa rentable y sustentable para la provincia de Río Negro? Pp. 215-218 en Lavallol C.I. (ed.) *Investigación forestal 2011-2015. Los proyectos de investigación aplicada*. Ministerio de agroindustria. Unidad para el cambio rural, Buenos Aires, Argentina
- Garibaldi, L.A., Kitzberger, T., & Chaneton, E.J. (2011). Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient. *Oecologia* 167, 117–129.
- Garibaldi, L.A., Kitzberger, T., Mazía, C.N. & Chaneton, E.J. (2010). Nutrient supply and bird predation additively control insect herbivory and tree growth in two contrasting forest habitats. *Oikos* 119:337–349
- Gauthier, M. M., K. E. Zellers, M. Löf, and D. F. Jacobs. (2013). Inter and intra-specific competitiveness of plantation-grown American chestnut (*Castanea dentata*). *Forest Ecology and Management* 291:289–299.
- Gentili, M. & Gentili, P. (1988). Lista comentada de los insectos asociados a las especies sudamericanas del género *Nothofagus*. *Cs. Ex. Fis. y Nat.* 4: 85-106
- Gobbi, M. & Schlichter, T. (1998). Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology And Management* 111: 137-146.
- Gobbi, M.E. (2007). Condiciones de micrositio para juveniles de *Austrocedrus chilensis* y respuesta a intervenciones extractivas. *Bosque*, 28: 50-56.
- Goldenberg, M.G, Gowda, J.H, ... Garibaldi, L.A. (2018). Efecto de la tasa de descuento sobre la priorización de alternativas de manejo del matorral Norpatagónico argentino. *Bosque (Valdivia)* 39, 217–226.
- Goldenberg, M.G., Cardoso, Y.A., ... Garibaldi, L.A. (2020)a. Fuelwood energy characteristics and biomass equations of the dominant species of northern Patagonian shrublands (Argentina). *Southern Forests* 82, 56–64. doi:10.2989/20702620.2019.1686693
- Goldenberg, M.G., Nacif, M., ... Garibaldi, L.A. (2020)b. Early response of *Nothofagus antarctica* forests to thinning intensity in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research*. doi:10.1139/cjfr-2020-0187

- Goldenberg, M.G., Oddi, F.J., ... Garibaldi, L.A. (2020)c. Effects of harvesting intensity and site conditions on biomass production of northern Patagonia shrublands. *European Journal of Forest Research*. doi:10.1007/s10342-020-01292-6
- Goldenberg, M.G., Oddi, F.J., ... Garibaldi, L.A. (2020)d. Effects of firewood harvesting intensity on biodiversity and ecosystem services in shrublands of northern Patagonia. *Forest Ecosystems* 7. doi:10.1186/s40663-020-00255-y
- Gönc, R., Casaux, R. J., & Sulkin-Dolhatz, D. (2015). Effects of disturbances generated by different management strategies on the vegetation strata of *Nothofagus antarctica* forests of Chubut , Argentina. *Ecología Austral*, 25, 231–241.
- Gong, B., & Zhang, G. (2014). Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense. *Acta Ecologica Sinica* 34, 325–336.
- González, M., Donoso Zegers, C., Ovalle, P. & Martínez Pastur, G. (2006). *Nothofagus pumilio* (Poepp. Et Endl) Krasser. In *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología*. Ed. C. Donoso Zegers. Ed. Marisa Cúneo Ediciones, Valdivia, Chile, Pp 486–500.
- González-González, B.D., Sixto, H., Alberdi, I., Esteban, L., Guerrero, S., Pasalodos, M., Vázquez, A., Cañellas, I. (2017). Estimation of shrub biomass availability along two geographical transects in the Iberian Peninsula for energy purposes. *Biomass and Bioenergy*, 105: 211-218.
- Gossner, M.M., Pašalić, E., ... Weisser, W.W. (2014). Differential responses of herbivores and herbivory to management in temperate European beech. *PLoS ONE* 9(8):e104876.
- Gowda, J., Kitzberger, T. & Premoli, A. (2012). Landscape responses to a century of land use along the northern Patagonian forest-steppe transition. *Plant Ecology*, 259-272, 213(2). Doi: 10.1007/s11258-011-9972-5
- Gowda, J.H. (2013). ¿Qué protegemos y qué deberíamos proteger con la ley de bosques? Aportes para la primera revisión del ordenamiento territorial de los bosques de Río Negro. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes*, 4: 46-62.
- Gowda, J.H., Kitzberger, T., Mermoz, M., Edwards, P., Suarez, L., Caballero, L., Blackhall, M., Rapoport, E., Ladio, A. (2014). Comunidades vegetales y ecosistemas terrestres - Parque Nacional Nahuel Huapi. Informe Final de la consultoría. Préstamos BID-APN 1648 / OC-AR.

- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., ... Jump, A.S. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*. doi:10.1111/ele.12748
- Grosfeld, J., Chauchard, L., Gowda, J.H. (2019). Can we sustainably manage the native forest of north patagonia? *Ecologia Austral* 29, 156–163.
- Grosse H., (1988). Crecimiento de plantaciones de Raulí y Roble Bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización. *Ciencia E Investigación Forestal* 2(5), 13-30.
- Gut, B. (2008). *Trees in Patagonia*. Birkhäuser. Switzerland. ISBN 978-3-7643-8837-9
- Gut, B. (2017). *Árboles Nativos e Introducidos en Patagonia, Trees in Patagonia*. Vázquez Mazzini Editores, Argentina. ISBN 978-987-9132-54-8.
- Guyot, V., Castagneyrol, B., ... Jactel, H. (2016). Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe. *Biology Letters* 12. doi:10.1098/rsbl.2015.1037
- Gyenge, J., Fernández, M.E., Sarasola, M., de Urquiza, M. & Schlichter, T. (2009). Ecuaciones para la estimación de biomasa aérea y volumen de fuste de algunas especies leñosas nativas en el valle del río Foyel, NO de la Patagonia Argentina. *BOSQUE* 30(2): 95-101.
- Gyenge, J.E., Fernández, M.E., & Schlichter, T. (2007). Influence of radiation and drought on gas exchange of *Austrocedrus chilensis* seedlings. *Bosque* 28, 220–225.
- Haase, J., Castagneyrol, B., ... Jactel, H. (2015). Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments. *Oikos* 124, 1674–1685.
- Hairston, N., Smith, F. & L. Slobodkin. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94:421–425
- Hambäck, P.A., Inouye, B.D., ... Underwood, N. (2014). Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: Resource dilution and associational effects. *Ecology* 95, 1370–1383.
- Häninen, H. (2016). *Biometeorology. Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate*. Springer. ISBN 978-94-017-7547-2
- Hänninen, H. (2016). *Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate. Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7549-6>

- Hansen, A. H., Jonasson, S., Michelsen, A. & Julkunen-Tiitto, R. (2006). Long-term experimental warming, shading and nutrient addition affect the concentration of phenolic compounds in arctic-alpine deciduous and evergreen dwarf shrubs. *Oecologia*, 147 (1): 1-11.
- Hansen, M.C., Potapov, P., ... Townshend, J.R. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. DOI: 10.1126/science.1244693
- Hasle, T.E. (2013). The effect of experimental warming on insect herbivory in an alpine plant community. Department of Ecology and Natural Resource Management. Master Thesis. Norwegian University of Life Sciences
- Heenan, P.B., Smitsen, R.D. (2013). Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). *Phytotaxa* 146, 1–31. doi:10.11646/phytotaxa.146.1.1
- Heinemann, K., Kitzberger, T. (2006). Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: A manipulative approach. *Journal of Biogeography* 33, 1357–1367.
- Hill, R.S., Jordan, G.J., Macphail, M.K. (2015). Why we should retain *Nothofagus* sensu lato. *Australian Systematic Botany*. doi:10.1071/SB15026
- Hoffmann J, Nuñez S, Vargas W. (1997). Temperature, humidity and precipitation variations in Argentina and the adjacent sub-antarctic region during the present century. *Meteorol Z*, 6:3–11.
- Horák, J., Brestovanská, T., ... Zasadil, P. (2019). Green desert?: Biodiversity patterns in forest plantations. *Forest Ecology and Management* 433, 343–348.
- Hovenden, M., Wills, K., ... & P. Newton. (2008). Warming and elevated CO₂ affect the relationship between seed mass, germinability and seedling growth in *Austrodanthonia caespitosa*, a dominant Australian grass. *Global Change Biol* 14:1633–1641
- IPBES. (2019). Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. S. Díaz, J. Settele, E. S. Brondizio E.S., H. T. Ngo, M. Guèze, J. IPBES secretariat, Bonn, Germany.

- IPCC. (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution Of Working Group I To The Fifth Assessment Report Of The Intergovernmental Panel On Climate Change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. And New York, Ny.
- IPCC. (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I To The Fourth Assessment Report Of The Intergovernmental Panel On Climate Change*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. And New York, Ny
- Ishii, H., Azuma, W. & Nabeshima, E. (2013). The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecological Research*. 191-198, 28(2). DOI: 10.1007/s11284-012-1025-6
- Ishii, H. T., Maleque, M. A., & Taniguchi, S. (2008). Line thinning promotes stand growth and understory diversity in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantations. *Journal of forest research*, 13(1), 73-78.
- Ivancich, H., Lencinas, M., Martínez Pastur G., Soler, R., Hernández, L. & Lindstrom, I. (2012). Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture. *Tree Physiology* 32. 554-564. Doi: 10.1093/Treephys/Tps024.
- Ivancich, H., Lencinas, M., Martínez Pastur, G., Soler, R., Hernández, L. & Lindstrom, I. (2012). Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture. *Tree Physiology* 32. 554-564. Doi: 10.1093/Treephys/Tps024.
- Ivetić, V. & Devetaković, J. (2016). Reforestation challenges in Southeast Europe facing climate change. *Reforesta* 1: 178-220. DOI: <http://dx.doi.org/10.21750/REFOR.1.10.10>
- Jactel, H., Moreira, X., Castagneyrol, B. (2021). Tree Diversity and Forest Resistance to Insect Pests: Patterns, Mechanisms and Prospects. *Annual Review of Entomology* 66. doi:10.1146/annurev-ento-041720-075234
- Jactel, H., Poeydebat, C., van Halder, I., Castagneyrol, B. (2019). Interactive Effects of Tree Mixing and Drought on a Primary Forest Pest. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2:77. doi: 10.3389/ffgc.2019.00077
- Jaksic F & P Feinsinger. 1991. Bird Assemblages In Temperate Forests Of North And South America: A Comparison Of Diversity, Dynamics, Guild Structure, And Resource Use. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 64:491-510.

- Jaworki, T. & Hilszczański, J. (2013). The effect of temperature and humidity changes on insects development and their impact on Forest Ecosystems in the context of expected Climate Change. *Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers)*, Vol. 74 (4): 345–355
- Jensen, A. M., F. Götmark, & M. Löf. (2012). Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: a field experiment. *Forest Ecology and Management* 266:187–193.
- Jerez, V. (2006). Patrones de diversidad de Chrysomelidae (Insecta-Coleoptera) en la Cordillera de la Costa de Chile Central y Sur. En: *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile* (Ed. Smith-Ramírez, Armesto & Valdovinos), Pp: 340-350. Primera Edición, Editorial Universitaria, Chile.
- Johnson, C., Balmford, A., ... Wilmhurst, J. (2017). Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* 356, 270–275.
- Kangas A, Kurttila M, Hujala T, Eyvindson K & J Kangas. 2015. *Decision Support for Forest Management*. Springer. ISBN 978-3-319-23521-9
- Karvonen, J., Halder, P., Kangas, J. & Leskinen, P. (2017). Indicators and tools for assessing sustainability impacts of the forest bioeconomy. *Forest Ecosystems*, 4: 2.
- Keenan, R.J., Reams, G.A. ... Lindquist, E. (2015). Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management*. 9-20, 352. Doi: 10.1016/j.foreco.2015.06.014
- Kelty, M. J. 2006. The role of species mixtures in plantation forestry. *Forest Ecology and Management* 233:195–204.
- Kelty, M., Larson, B. & C. Oliver. (1992). *The Ecology and silviculture of mixed-species forests*. Kluwer Academic Publ. Dordrecht, The Netherlands.
- Kimball, B. (2005). Theory and performance of an infrared heater for ecosystem warming. *Global Change Biol* 11:2041–2056
- Kitzberger, T., Steinaker, D. & Veblen, T. (2000). Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in Northern Patagonia. *Ecology* 81:1914–1924.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology*, 14: 1-15.

- Klapwijk, M.J., Bylund, H., ... Björkman, C. (2016). Forest management and natural biocontrol of insect pests. *Forestry* 89, 253–262.
- Kobe, R. & K. Coates. (1997). Models of sapling mortality as a function of growth characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of Northwestern British Columbia. *Canadian Journal Of Forest Research* 27: 227-236.
- Kohen, E., Santus, R. & Hirschberg, J.G. (1995). *Photobiology*. Academic Press, London.
- Kozlov, M.V. (2008). Losses of birch foliage due to insect herbivory along geographical gradients in Europe : A climate-driven pattern? *Media*, 107–117.
- Kozlov, M.V., Lanta, V., ... Zvereva, E.L. (2015). Background losses of woody plant foliage to insects show variable relationships with plant functional traits across the globe. *Journal of Ecology* 103, 1519–1528.
- Kozlov, M.V., Lanta, V., ... Zvereva, E.L. (2015). Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1126–1135.
- Kristensen, J., Rousk, J., Metcalfe, D.B. (2020). Below-ground responses to insect herbivory in ecosystems with woody plant canopies: A meta-analysis. *Journal of Ecology* 108, 917–930. doi:10.1111/1365-2745.13319
- Kuchenbecker, J., Fagundes, M. (2018). Diversity of insects associated with two common plants in the Brazilian Cerrado: Responses of two guilds of herbivores to bottom-up and top-down forces. *European Journal of Entomology* 115, 354–363.
- Kutschker, A., Menoyo, H. & Hechem, V. (2002). Plantas medicinales de uso popular en comunidades del oeste de Chubut. *INTA-Esquel*.
- Laclau P. (1997). Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina. *Boletín Técnico Fundación Vida Silvestre* (34).
- Landesmann, J.B. (2016). Refugios de fuego de *Austrocedrus chilensis* y su función en la expansión del bosque sobre el matorral en el noroeste de la Patagonia. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Landesmann, J.B., Gowda, J.H., Kitzberger, T. (2016). Temporal shifts in the interaction between woody resprouters and an obligate seeder tree during a post-fire succession in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 1-11.

- Landsberg, J., Waring, R. (2014). Forests in Our Changing World, Forests in Our Changing World. Island Press/Center for Resource Economics. doi:10.5822/978-1-61091-497-0
- Lansberg, J. & R. Waring (Eds.) (2014). Forest in our Changing World. New principles for conservation and management. Island Press. ISBN 978-1-61091-495-6
- Latham, R. (1992). Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resourced varied experimentally. *Ecology* 73: 2129-2144.
- Lavandero, B., Labra, A., Ramírez, C., Niemeyer, H. & Fuentes-Contreras, E. (2009). Species richness of herbivorous insects on *Nothofagus* trees in South America and New Zealand: The Importance Of Chemical Attributes Of The Host. *Basic Appl. Ecol.* 10:10-18.
- Lawson, S.S. & Michler, C.H. (2014). Afforestation, restoration and regeneration - Not all trees are created equal. *Journal of Forestry Research*. doi:10.1007/s11676-014-0426-5
- Le Page, P., Canham, C. Coates, D. & P. Bartemucci. (2000). Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in Northern Temperate Forests of British Columbia.
- Lemoine, N.P., Burkepile, D.E., Parker, J.D. (2014). Variable effects of temperature on insect herbivory. *PeerJ* 2014. doi:10.7717/peerj.376
- Lemoine, N.P., Drews, W.A., ... Parker, J.D. (2013). Increased temperature alters feeding behavior of a generalist herbivore. *Oikos* 122, 1669–1678. doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00457.x
- Lencinas M.V., Martínez Pastur, G., Gallo, E. & Cellini, J.M. (2011). Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 262 236–1250
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., ... Busso, C. (2007). Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. *Bosque* 28, 241–248.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., ... Cellini, J.M. (2014). Decreasing negative impacts of harvesting over insect communities using variable retention in southern Patagonian forests. *Journal of Insect Conservation* 18, 479–495.

- Lenoir, J., & Svenning, J.C. (2015). Climate-related range shifts - a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography* 38, 15–28.
- Letourneau, F., Andenmatten, E. & Schlichter, T. (2004). Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*–Shrub interactions in Northern Patagonia. *Forest Ecology And Management* 191:29–38.
- Lewinsohn, T.M., Novotny, V., & Basset, Y. (2005). Insects on Plants: Diversity of Herbivore Assemblages Revisited. *An. Rev. of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 597–620.
- Liebhönd, A.M., Yamanaka, T., ... Pyšek, P. (2018). Plant diversity drives global patterns of insect invasions. *Scientific Reports* 8(1):12095. doi:10.1038/s41598-018-30605-4
- Liere, H., Kim, T., Werling, B., Meehan, T., Landis, D. & C. Gratton. (2014). Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield. *Ecological Applications*. DOI: 10.1890/14-0570.1
- Liu, C.L.C., Kuchma, O., & Krutovsky, K.V. (2018). Mixed-species versus monocultures in plantation forestry: Development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. *Gl. Ec. and Cons.* 15:e00419. doi:10.1016/j.gecco.2018.e00419
- Löf, M., Bolte, A., Jacobs, D. & Jensen, A. (2014). Nurse Trees as a Forest Restoration Tool for Mixed Plantations: Effects on Competing Vegetation and Performance in Target Tree Species. *Restoration Ecology* 22(6), 758–765. doi: 10.1111/rec.12136
- Löf, M., Madsen, P., ... Jacobs, D. (2019). Restoring forests: regeneration and ecosystem function for the future. *New Forests*, 50:139–151. Doi:10.1007/s11056-019-09713-0
- Lowman, M., Soubadra, D. & T. Ganesh. (Eds.). (2013). *Treetops at Risk. Challenges of Global Canopy Ecology and Conservation*. Springer. ISBN 978-1-4614-7160-8
- Lutz, J.A. & Halpern, C.B. (2006). Tree mortality during early forest development: a long-term study of rates, causes, and consequences. *Ecological Monographs* 76: 257–275
- Maguire, D.Y., James, P.M., ... Bennett, E.M. (2015). Landscape connectivity and insect herbivory: A framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Gl. Ec. and Cons.* 4, 73-84.

- Magurran, A. (2004). *Measuring Biological Diversity*. p. 248. Blackwell Science Ltd. ISBN: 978-0-632-05633-9.
- Mäkinen, H., & Isomäki, A. (2004). Thinning intensity and long-term changes in increment and stem form of Scots pine trees. *Forest ecology and management*, 203(1-3), 21-34.
- Malkinson, D., Tielbörger, K., (2010). What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos* 119, 1546–1552.
- Marion, G., Henry, G., ... & R. Virginia. (1997). Open-Top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biol* 3:20–32.
- Martínez Pastur, G., Cellini, J., ... & Giunchi, J. (2001). Modificación del crecimiento y de la calidad de fustes en un raleo fuerte de un rodal en fase de crecimiento óptimo inicial de *Nothofagus pumilio*. *Ecología Austral* 11:95-104. Asoc. Arg. De Ecología.
- Martínez Pastur, G., M.L. Lencinas. (2005). El manejo forestal en los bosques de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego. *IDIA-XXI* 5(8): 107-110.
- Martínez Pastur, G., P. Peri, R. Vukasovic, J.M. Cellini, M.V. Lencinas, E. Gallo. (2005). Sistemas de regeneración con retención agregada en bosques de *Nothofagus pumilio*: Una alternativa que combina parámetros económicos y ecológicos. En: *Dinámicas mundiales, integración regional y patrimonio en espacios periféricos* (Zarater., L. Artesi, Eds.) Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Río Gallegos, Argentina. Pp 260-271.
- Martínez Pastur G., Lencinas, M.V. ... Moretto, A. (2010). Long-term forest management research in South Patagonia - Argentina: Lessons from the past, challenges from the present. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 83: 159-169.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., ... Pulido, F. (2013). La Producción Forestal Y La Conservación De La Biodiversidad En Los Bosques De *Nothofagus* En Tierra Del Fuego Y Patagonia Sur. En: *Silvicultura En Bosques Nativos: Avances En La Investigación En Chile, Argentina Y Nueva Zelanda* (P Donoso, A Promis, Eds.). Universidad Austral De Chile, Valdivia, Chile. Capítulo 8, Pp 155-179 (Isbn 978-956-7173-32-7).
- Martínez Pastur, G.J., Cellini, J.M., ... Peri, P.L. (2011). Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *Forest Ecology and Management* 261, 178–186.

- Martínez Pastur, G.J., Soler, R., ... Peri, P.L. (2018). Long-term monitoring of thinning for silvopastoral purposes in *Nothofagus antarctica* forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Forest Systems* 27. doi:10.5424/fs/2018271-11928
- Mazía, C., Chaneton, E., Kitzberger, T. & L. Garibaldi. (2009). Variable strength of top-down effects in *Nothofagus* forests: bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austr. Ecol.* 34: 359-367
- Mazía, C.N., Kitzberger, T., Chaneton, E.J. (2004). Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27, 29–40. doi:10.1111/j.0906-7590.2004.03641.x
- Mazía, N., Chaneton, E.J., ... Kitzberger, T. (2012). Seasonal patterns of herbivory, leaf traits and productivity consumption in dry and wet Patagonian forests. *Ecol. Ent.* 37, 193–203.
- McKenzie, S.W., Hentley, W.T., ... Johnson, S.N. (2013). Global climate change and above-belowground insect herbivore interactions. *Frontiers in Plant Science* 4. doi:10.3389/fpls.2013.00412
- McQuillan, P.B. (1993). *Nothofagus* (Fagaceae) and its invertebrate fauna—an overview and preliminary synthesis. *Biol. Journal of the Linnean Soc.* 49, 317–354.
- MEA. (2005). *Ecosystems and human well-being: Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, D.C., EEUU.
- Medel, R., Botto-Maham, C., Smith-Ramírez, C., Méndez, M., Ossa, C., Caputo, L. & González, W. (2002). Historia natural cuantitativa de la relación parásito-hospedero: el sistema Tristerix- Cactáceas en Chile semiárido. *Revista Chilena De Historia Natural* 75:127-140.
- Mermoz, M., Kitzberger, T. & Veblen, T.T. (2005). Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in patagonian forests and shrublands. *Ecology*, 86: 2705-2715.
- Molau, U. & Mølgaard, P. (1996). *ITEX Manual*. Danish Polar Center. Copenhagen. Dinamarca.
- Montalva, C., Rojas, E., ... Lanfranco, D. (2010). El pulgón del ciprés en Chile: Una revisión de la situación actual y antecedentes del control biológico. *Bosque* 31, 81–88.

- Moon, D.C. & Stiling, P. (2000). Relative Importance Of Abiotically Induced Direct And Indirect Effects On A Saltmarsh Herbivore. *Ecology* 81: 470–481. Crossref
- Morales, J.M., Mermoz, M., Gowda, J.H. & Kitzberger, T. (2015). A stochastic fire spread model for north Patagonia based on fire occurrence maps. *Ecological Modelling*, 300: 73-80.
- Moreno, J.M., Viedma, O., Zavala, G., & Luna, B. (2011). Landscape variables influencing forest fires in central Spain. *International Journal of Wildland Fire*, 20(5), 678. doi:10.1071/wf10005
- Muiruri, E.W, Barantal, S., ... Koricheva, J. (2019). Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist* 221, 2250–2260.
- Mutarelli, E. & E. Orfila. (1971). Observaciones sobre la regeneración de Lengua en parcelas experimentales del lago Mascardi. *Rev. For. Arg.*, 15 (4): 109-115.
- Nacif, M.E., Kitzberger, T., Garibaldi, L.A. (2020). Positive outcomes between herbivore diversity and tree survival: Responses to management intensity in a Patagonian forest. *Forest Ecology and Management* 458-117738. doi:10.1016/j.foreco.2019.117738
- Netherer, S. & A. Schopf. 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European Forests – general aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259: 831–838.
- Netten, J.J.C., Van Nes, E., Scheffer, M. & R. Roijackers. (2008). Use Of Open-Top Chambers To Study The Effect Of Climate Change In Aquatic Ecosystems. *Limnol Oceanog Meth* 6:223–229
- Neves, F.S., Araújo, L.S., ... Quesada, M. (2010). Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica* 42, 112–118.
- Neves, F.S., Silva, J.O., ... Fernandes, G.W. (2014). Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica* 46, 14–24.
- Newbold, A., Hudson, T., ... Purvis, L. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*. 45-50, 520(7545). doi: 10.1038/nature14324

- Newton, A. (2007). Forest Ecology and Conservation. A handbook of techniques. Techniques in Ecology & Conservation Series. Oxford Biology
- Niinemets, Ü. & Peñuelas, J., (2008). Gardening and urban landscaping: significant players in global change. *Trends in Plant Science* 13, 60–65. doi:10.1016/j.tplants.2007.11.009
- Niziolek, O. K., Berenbaum, M. R. & DeLucia, E. H. (2012). Impact of elevated CO₂ and increased temperature on Japanese beetle herbivory. *Insect Science*. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7917.2012.01515.x> (accessed: 14.04.2013).
- Northfield, T., Snyder, G., ... Snyder, W. (2010). Niche saturation reveals resource partitioning among consumers. *Ecology Letters* 13, 338-348. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01428.x
- Novotny, V., Miller, S.E., ... Weiblen, G.D. (2010). Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79, 1193–1203.
- Novotny, V., Miller, S.E., ... Weiblen, G.D. (2012). Insects on Plants: Explaining the Paradox of Low Diversity within Specialist Herbivore Guilds. *The American Naturalist* 179, 351–362.
- Núñez, C.I., Raffaele, E., Núñez, M.A. & Cuassolo, F. (2009). When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science* 20:1064–1071.
- Núñez, C.I., Raffaele, E., Núñez, M.A. & Cuassolo, F. (2009). When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science*, 20, 1064-1071.
- Núñez, M.A. & Paritsis, J. (2018). How are monospecific stands of invasive trees formed? Spatio-temporal evidence from Douglas fir invasions. *AoB PLANTS* 10. doi:10.1093/aobpla/ply041
- O'connor, M.I, Gilbert, B. & C.J. Brown. (2011). Theoretical predictions for how temperature affects the dynamics of interacting herbivores and plants. *American Naturalist* 178:626–638.
- Oddi, F., Goldenberg, M., Cardoso, Y. & Garibaldi, L.A. (2019). Manejo de matorrales y bioenergía. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 9(1): 58-61

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., ... Maintainer, H.W. (2019). Package “vegan” Title Community Ecology Package. Community ecology package 2, 1–297.
- Oudkerk, L., Pastorino, M. & Gallo, L. (2003). Siete años de experiencia en la restauración postincendio de un bosques de ciprés de la cordillera. *Patagonia Forestal* 2:4-7.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J.R., ... León, R.J.C. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*. 28:040-063. 1; 4-2018; 40-63. DOI: 10.25260/ea.18.28.1.0.399
- Pacala, S., Canham, C., Saponara, J., Silander, R., Kobe, R. & E. Ribbens. (1996). Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis, and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Pafundi, L., Urretavizcaya, M.F., & Defossé, G.E. (2016). Micro-environmental changes induced by shape and size of forest openings: Effects on *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* seedlings performance in a *Pinus contorta* plantation of Patagonia, Argentina. *Forest Systems* 25(3).
- Pafundi, L., Urretavizcaya, M.F., Defossé, G.E. (2014). Improving Survival and Growth of Planted *Austrocedrus chilensis* Seedlings in Disturbed Patagonian Forests of Argentina by Managing Understory Vegetation. *Environmental Management* 54, 1412–1420.
- Paillet, Y., Bergès, L., ... Virtanen, R. (2010). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Cons. Biol.* 24(1), 101-112.
- Paquette, A., & C. Messier. (2010). The role of plantations in managing the world’s forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8:27–34.
- Paritsis J., Elgueta, M., Quintero, C., & Veblen, T.T. (2010). New host-plant records for the defoliator *Ormiscodes amphimone* (Fabricius) (Lepidoptera: Saturniidae). *Neotropical Entomology* 39 (6): 1048-1050.
- Park, A., Puettmann, K., ... Dhar, A. (2014). Can Boreal and Temperate Forest Management be Adapted to the Uncertainties of 21st Century Climate Change? *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33:4, 251-285, DOI: 10.1080/07352689.2014.858956
- Parmesan C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent Climate Change. *Annual Review Ecology, Evolution, and Systematics*, 37:637–669.

- Pastorino, M., Gallo, L. & Oudkerk, L. (2001). Aspectos genéticos a tener en cuenta en la cosecha comercial del "Ciprés De La Cordillera". *Patagonia Forestal* 7:2 – 5.
- Pastorino, M.J., & Gallo, L.A.. (2002). Quaternary Evolutionary History Of *Austrocedrus chilensis*, A Cypress Native To The Andean-Patagonian Forest. *J. Biogeogr.* 29: 1167-1178.
- Paul, G.S., Montagnini, F., ... Hall, J.S. (2012). Foliar herbivory and leaf traits of five native tree species in a young plantation of Central Panama. *New Forests* 43, 69–87.
- Payn, T., Carnus, J.M., ... Wingfield, M.J. (2015). Changes in planted forests and future global implications. *Forest Ecology and Management* 352, 57–67. doi:10.1016/j.foreco.2015.06.021
- Perdomo, M., De Agostini, N., Cuevas, J., & Andenmatten, E. (2007). Reforestación con ciprés de la cordillera en la Reserva Forestal Loma Del Medio - Río Azul (Inta-Sfa) Avances logrados y desafíos futuros. *Ecoforestar - Primera Reunión Sobre Forestación En La Patagonia*:370–373
- Peri, P., Dube, F., & Varella, A. (Eds.) (2016). *Silvopastoral Systems in Southern South America*. Springer International Publishing. ISBN: 978-3-319-24107-4
- Peri, P., Gargaglione, V. & G. Martínez Pastur. (2006). Dynamics of above- and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 233(1):85-99.
- Peri, P., Gargaglione, V. & G. Martínez Pastur. (2008) Above and belowground nutrients storage and biomass accumulation in marginal *Nothofagus antarctica* forests in Southern Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 255(7):2502-2511.
- Peri, P., Martínez Pastur, G. & M.V. Lencinas. (2009). Photosynthetic response to different light intensities and water status of two main *Nothofagus* species of Southern Patagonian Forest, Argentina. *Forest Science* 55(3):101-111.
- Peri, P.L., Bahamonde, H.A., Monelos, L.H. & Martínez Pastur, G. (2008). Producción de hojarasca en bosques primarios y bajo manejo silvopastoril de *Nothofagus antarctica* en la provincia de Santa Cruz, Argentina. *Econothofagus 2008. Segunda Reunión Sobre Nothofagus En La Patagonia, Esquel, Argentina*, Pp. 149-155.

- Peri, P.L., Gargaglione, G., Martínez Pastur, G. & M. Lencinas. (2010). Carbon accumulation along a stand development sequence of *Nothofagus antarctica* forests across a gradient in site quality in Southern Patagonia. *Forest Ecology And Management* 260: 229-237.
- Peri, P.L., Martínez Pastur, G., & Lencinas, M.V. (2009). Photosynthetic response to different light intensities and water status of two main *Nothofagus* species of southern Patagonian forest, Argentina. *Journal of Forest Science* 55, 101–111.
- Pessacq, N., Flaherty, S., Solman, S. & Pascual., M. (2020). Climate change in northern Patagonia: critical decrease in water resources. *Theoretical and Applied Climatology* 140, 807–822. doi:10.1007/s00704-020-03104-8
- Peyrou, M. (2002). Capacidad fotosintética de plántulas de tres especies del bosque mixto de *Nothofagus* y su relación con el manejo silvícola. Tesis De Grado. Universidad Nacional Del Comahue. San Carlos De Bariloche. 86 Pp.
- Pinheiro, E.R.S., Iannuzzi, R., Duarte, L.D.S. (2016). Insect herbivory fluctuations through geological time. *Ecology* 97, 2501–2510.
- Piotto, D., Montagnini, F., ... Kanninen, M. (2003). Growth and effects of thinning of mixed and pure plantations with native trees in humid tropical Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 177, 427–439.
- Piper, F.I. & Fajardo, A. (2014). Foliar habit, tolerance to defoliation and their link to carbon and nitrogen storage. *Journal of Ecology*, 102, 1101-1111.
- Piper, F.I., Altmann, S.H. & Lusk, C.H. (2018). Global patterns of insect herbivory in gap and understorey environments, and their implications for woody plant carbon storage. *Oikos*, 127, 483-496.
- Piper, F.I., Gundale, M.J., & Fajardo, A., (2015). Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. *Annals of Botany* 115, 1093–1103.
- Piper, F.I., Gundale, M.J., Fuenzalida, T. & Fajardo, A. (2019). Herbivore resistance in congeneric and sympatric *Nothofagus* species is not related to leaf habit. *American Journal of Botany*, 106, 788-797.
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M. & Memmott, J. (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* 335:973–7
- Poorter, L., Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87, 1733–1743.

- Poorter, L., Peña-Claros, M., Bongers, F., Gouudzwaard, L., den Houden, J., Rijkers, T., 2018. Forest Ecology and Forest Management. Forest Ecology and Forest Management Group (FEM), Wageningen University and Research.
- Premoli, A.C., Cristina Acosta, M., ... Claudio Donoso, Z. (2012). Variación genética en *Nothofagus* (subgénero *Nothofagus*). *Bosque* 33, 115–125. doi:10.4067/S0717-92002012000200001
- Pretzsch, H., Forrester, D., Bauhus, J. (2017). *Mixed-Species Forests*. Springer Berlin Heidelberg.
- Price, P.W. (1991). The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. *Oikos* 62, 244.
- Quintero, C., Garibaldi, L.A. ... Nieves-Aldrey, J.L. (2014). Galls of the temperate forest of Southern South America: Argentina and Chile. En Fernandes GW & JC Santos (eds.). Springer Science Business Media Dordrecht. Neotropical Insect Galls. DOI 10.1007/978-94-017-8783-3_21.
- Quinteros, P., Hanzen, N. & Kutschker, A. (2010). Composición y diversidad del sotobosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) en función de la estructura del bosque. *Ecol. Austral.* 20(3), 225-234 .
- R Foundation for Statistical Computing, R Core Team. (2020) <https://www.r-project.org>.
- Raffaele E. & Veblen T.T. (1998). Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 9: 693-698.
- Raffaele, E., De Torres Curth, M., Morales, C.L. & Kitzberger, T. (Eds.) (2014). *Ecología e historia natural de la Patagonia Andina. Un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación* Editorial. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires. 256pp. ISBN 978-987-3781-01-8.
- Ramírez, C., San Martín, C., ... Figueroa, H. (1997). Morpho-ecological study on the South American species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130, 101–109.
- Ramírez, C., San Martín, C., Oyarzún, A. & H. Figueroa. (1997). Morpho-ecological study of the South American Species of the genus *Nothofagus*. *Plant Ecology* 130, 101-109.

- Read, J., & Hill, R.S. (1985). Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics. *New Phytologist* 101, 731–742.
- Reque, J. (2007). Caracterización silvícola de ñirantales del norte de la Patagonia para la gestión forestal sostenible. *Bosque (Valdivia)* 28, 33–45.
- Reyes-Díaz, M., Alberdi, M., ... Corcuera, L.J. (2005). Low temperature responses of *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus nitida*, two evergreen species from south central Chile. *Tree Physiology* 25, 1389–1398.
- Richardson, S. J., Press, M. C., Parsons, A. N. & Hartley, S. E. (2002). How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub-Arctic heath. *Journal of Ecology*, 90 (3): 544-556.
- Riedel, J., Dorn, S., Plath, M. & Mody, K. (2013). Growth, herbivore distribution, and herbivore damage of timber trees in a Tropical Silvopastoral Reforestation System. *Annals Of Forest Science*. 70:75–86. Doi 10.1007/S13595-012-0239-7.
- Ríos, A.I. (2008). Desarrollo inicial de plantaciones de Raulí y Raulí-Roble bajo un régimen de establecimiento intensivo en la depresión intermedia de La Región de los Ríos. Tesis De Ingeniero Forestal. Universidad Austral, Valdivia, Chile.
- Robinet, C. & A. Roques. (2010). Direct impacts of recent climate warming on insect populations. *Integr Zool* 5: 132-142.
- Root, R.B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs* 43, 95–124.
- Rousseaux, M.C., Julkenen-Tiitto, R., Searles, P.S., Scopel, A.L., Aphalo, P.J. & Ballaré, C.L. 2004. Solar Uv-B radiation affects leaf quality and insect herbivory in the southern beech tree *Nothofagus antarctica*. *Oecologia* 138:505-512
- Rovere, A.E., Gobbi, M.E. & Relva, M.A. (2004). Regeneración de *Austrocedrus chilensis*. En: Arturi MF, Frangi JI, Goya JF (Eds.). *Ecología Y Manejo De Los Bosques De Argentina*. Edulp (Cd Rom), Pp 1–16.
- Roveta, R.J. (2008). Resilience to Climate Change in Patagonia, Argentina. *Gatekeeper* 140, 24.

- Roy, B. A., Güsewell, S. & Harte, J. (2004). Response of plant pathogens and herbivores to a warming experiment. *Ecology*, 85 (9): 2570-2581.
- Ruiz-Guerra, B., Guevara, R., ... Dirzo, R. (2010). Insect herbivory declines with forest fragmentation and covaries with plant regeneration mode: Evidence from a Mexican tropical rain forest. *Oikos* 119, 317–325.
doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17614.x
- Rusch V.E., Lantschner, M.V. (2015). La biodiversidad. Pp. 70-92 en L Chauchard, MC Frugoni, C Nowak (eds.) Manual de Buenas Prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Rusch, V., López, D.R., ... Peri, P. (2017). Modelo de estados y transiciones de los ñirantales del NO de la Patagonia como herramienta para el uso silvopastoril sustentable. *Ecología Austral* 27, 266–278.
- Rusch, V., Sarasola, M. & Schlichter, T. (2005). Indicadores de Biodiversidad en Bosques *Nothofagus*. IDIA XXI Forestales, INTA, 5(8):8-14.
- Rusch, V., Vila, A., Marques, B. & Lantschner, V. 2015. Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Fundamentos y prácticas aplicadas a forestaciones del noroeste de la Patagonia. 128. INTA. ISBN: 9789871873333
- Rusch, V.E., Rusch, G.M., Goijman, A.P., Varela, S.A., Claps, L. (2017). Ecosystem services to support environmental and socially sustainable decision-making. *Ecología Austral*, 162-176.
- Russell, G.B., Bowers, W.S., ... Wratten, S.D. (2000). Patterns of bioactivity and herbivory on *Nothofagus* species from Chile and New Zealand. *Journal of Chemical Ecology* 26, 41–56. doi:10.1023/A:1005433326418
- Sarasola, M.M., Rusch, V.E., Schlichter, T.M. & Ghera, C.M. (2006). Invasión De Coníferas Forestales En Áreas De Estepa Y Bosques De Ciprés De La Cordillera En La Región Andino Patagónica. *Ecología Austral* 16:143–156.
- Savilaakso, S., Koivisto, J., ... Roininen, H. (2009). Long lasting impact of forest harvesting on the diversity of herbivorous insects. *Biodiversity and Conservation* 18, 3931–3948.
- Scherber, C., Gladbach, D.J., ... Christensen, S. (2013). Multi-factor climate change effects on insect herbivore performance. *Ecology and Evolution* 3, 1449–1460.

- Schlichter, T. & Laclau, P. (1998). Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecología Austral*, 8: 285-296.
- Schmidt, H.Y. & J. Caldentey. (1994). Apuntes Del III Curso de Silvicultura de los Bosques de Lengua. Conaf/Corma Austral/Universidad De Chile. Punta Arenas. Chile.
- Schmidt H., A. Urzúa. 1982. Transformación y manejo de los bosques de Lengua en Magallanes. Universidad de Chile. Ciencias Agrícolas 11. 62 pp.
- Schowalter, T.D. (2012). Insect responses to major landscape-level disturbance. *Annual Review of Entomology* 57, 1–20.
- Schuman, M.C., Baldwin, I.T. (2016). The Layers of Plant Responses to Insect Herbivores. *Annual Review of Entomology* 61, 373–394.
- Secretaría de Gobierno de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. (2019). Segundo Inventario Nacional de Bosques Nativos: informe bosque andino patagónico: primera revisión. Buenos Aires: Secretaría de Gobierno de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.
- Sergent, A., Varela, S., ... Martin-StPaul, N.S. (2020). A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees. *Forest Ecology and Management* 468-118175.
- Serra, M.T., Cruz, G. & Promis, A. (2015). Antecedentes generales de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*). En Ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri). Antecedentes ecológicos para la conservación de las comunidades en el Alto Cachapoal. Ed. Cruz G. Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza Universidad de Chile. ISBN: 978-956-19-0904-5. Editorial Maval.
- Servicio Meteorológico Nacional. (2019). <https://www.smn.gob.ar>. Caracterización estadística de largo plazo. Vigilancia del clima. Monitoreo de temperatura y precipitación 2013-2015. Patagonia norte. Argentina.
- Siemann, E., Tilman, D., & Haarstad, J. (1996). Insect species diversity, abundance and body size relationships. *Nature* 380, 704–706.
- Silva, J.O., Espírito-Santo, M.M., & Fernandes, G.W. (2016). Galling Insect Species Richness and Leaf Herbivory in an Abrupt Transition between Cerrado and Tropical Dry Forest. *Annals of the Ent. Soc. of Am.* 109, 705–712.

- Simberloff, D., Martin, J.L., ... Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*. doi:10.1016/j.tree.2012.07.013
- Simmons, L.A., Anderson, S.H. (2016). Effects of logging activities on selected soil physical and hydraulic properties for a claypan landscape. *Geoderma* 269, 145–152. doi:10.1016/j.geoderma.2016.02.005
- Sinclair, B.J., Vernon, P., ... Chown, S.L. (2003). Insects at low temperatures: An ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution*. doi:10.1016/S0169-5347(03)00014-4
- SMN. <https://www.smn.gob.ar>. (2020). Caracterización estadísticas de largo plazo. Vigilancia del clima. Monitoreo de temperatura y precipitación 2013-2015. Patagonia norte.
- Soler, R.M., Schindler, S., ... Martínez Pastur, G. (2016). Why biodiversity increases after variable retention harvesting: A meta-analysis for southern Patagonian forests. *For. Ec. and Man.* 369, 161–169.
- Soto, D.P., Donoso, P.J., ... Puettmann, K.J. (2015). Light availability and soil compaction influence the growth of underplanted *Nothofagus* following partial shelterwood harvest and soil scarification. *Canadian Journal of Forest Research* 45, 998–1005.
- Souto, C.P., Premoli, A.C., Reich, P.B. (2009). Complex bioclimatic and soil gradients shape leaf trait variation in *Embothrium coccineum* (Proteaceae) among southern forests in Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 82, 209-222.
- Spagarino, C., Martínez-Pastur, G. & Peri, P.L. (2001). Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management. *Cycle. 1. Insects. Biodiv. Conserv.* 10:2077-2092.
- Speziale K.L. & Ezcurra, C. (2011). Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75, 890-897.
- Srur, A.M., Villalba, R., ... Hertel, D. (2008). Influencias de las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ sobre el crecimiento de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 81, 239–256. doi:10.4067/s0716-078x2008000200007
- Stam, J.M., Kroes, A., ... Dicke, M. (2014). Plant Interactions with Multiple Insect Herbivores: From Community to Genes. *Annual Review of Plant Biology* 65, 689–713.

- Stamp, N. (2003). Out Of The Quagmire Of Plant Defense Hypotheses. *Quarterly Review Of Biology*, 78:23-55.
- Stecconi, M., Puntieri, J. & Barthélémy, D. (2000). Annual shootgrowth in *Nothofagus antarctica* (G. Foster) Oersted (Nothofagaceae) From Northern Patagonia. *Trees* 14:289- 296
- Steinke, L.R., Premoli, A.C., ... Hedrén, M. (2008). Adaptive and neutral variation of the resprouter *Nothofagus antarctica* growing in distinct habitats in north-western Patagonia. *Silva Fennica* 42, 177–188.
- Stuble, K.L., Pelini, S.L., ... Sanders, N.J. (2013). Foraging by forest ants under experimental climatic warming: A test at two sites. *Ecology and Evolution* 3, 482–491. doi:10.1002/ece3.473
- Suarez, M.L., Villalba, R., ... Schroeder, N. (2015). Sensitivity of *Nothofagus dombeyi* tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern Patagonia, Argentina. *Trees - Structure and Function* 29, 1053–1067. doi:10.1007/s00468-015-1184-5
- Sun, S.Q., Peng, L., ... Luo, J.i. (2013). An improved open-top chamber warming system for global change research. *Silva Fennica* 47. doi:10.14214/sf.960
- Sylviculture-Nancy, S. T. A. T. I. O. N. (1969). Quelques nouveautés en matière d'éclaircies. *Revue Forestière Française*, 1969, S, fascicule thématique " Progrès techniques en sylviculture".
- Tausz, M. & N. Grulke. (Eds.) (2014). *Trees in a changing environment*. Springer. ISBN 978-94-017-9099-4
- Terborgh, J. & J.A. Estes (eds.) (2010). *Trophic cascades: Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington
- Tercero-Bucardo, N., Kitzberger, T., ... Raffaele, E. (2007). A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *Journal of Ecology* 95, 771–779. doi:10.1111/j.1365-2745.2007.01249.x
- Thomas, P.A. & Packham, J.R. (2007). *Ecology of woodlands and forests: Description, dynamics and diversity*, *Ecology of Woodlands and Forests: Description, Dynamics and Diversity*. Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511805578
- Tiribelli, F., Kitzberger, T. & Manuel, J. (2018). Changes in vegetation structure and fuel characteristics along post -fire succession promote alternative

- stable states and positive fire -vegetation feedbacks. *Journal of Vegetation Science*, 1-11.
- Torres, C.D., Magnin, A., ... Puntieri, J.G. (2018). Morpho-physiological responses of *Nothofagus obliqua* to light intensity and water status, with focus on primary growth dynamics. *Trees - Structure and Function* 32, 1301–1314.
- Tortorelli, L. (2009). *Maderas y Bosques Argentinos*. 2ª ed. Orientación Gráfica. Buenos Aires, 2009. ISBN 978-978-9260-69-2
- Turcotte, M.M., Thomsen, C.J.M., ... Johnson, M.T.J. (2014). Percentage leaf herbivory across vascular plants species. *Ecology*, 95, 788.
- Underwood, N., Inouye, B.D., & Hambäck, P.A. (2014). A Conceptual Framework for Associational Effects: When Do Neighbors Matter and How Would We Know? *The Quarterly Review of Biology* 89, 1–19.
- Urretavizcaya, M.F. & Defossé, G. (2002). Restauración ecológica postincendio en bosques de ciprés de la cordillera. *Patagonia Forestal* 2:2-5
- Urretavizcaya, M.F. & Defossé, G. (2004). Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of Southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology And Management*. 187:361-372.
- Urretavizcaya, M.F., Defossé, G.E. (2019). Restoration of burned and post-fire logged *Austrocedrus chilensis* stands in Patagonia: Effects of competition and environmental conditions on seedling survival and growth. *International Journal of Wildland Fire* 28, 365–376.
- Valencia-Cuevas, L., & Tovar-Sánchez, E. (2015). Oak Canopy arthropod communities: Which factors shape its structure? *Rev. Chil. de Hist. Nat.* 88, 15.
- Valladares, F., Laanisto, L., ... Zavala, M.A. (2016). Shedding light on shade: ecological perspectives of understory plant life. *Plant Ecology and Diversity* 9, 237–251. doi:10.1080/17550874.2016.1210262
- Varela, S. & Weigandt, M. (2009). Estrés en árboles y su efecto sobre la susceptibilidad a invasión por insectos. *Serie Técnica: Manejo Integrado de Plagas Forestales – INTA*, 18,8.
- Varela, S.A., Fernández, M.E., ... Schlichter, T.M. (2012). Physiological and morphological short-term responses to light and temperature in two

Nothofagus species of Patagonia, South America. *Photosynthetica* 50(4), 557-569.

- Veblen T.T. & Lorenz D.C. (1987). Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetation*, 71: 113-126.
- Veblen T.T. & Lorenz D.C. (1988). Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone in northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, 78: 93-111.
- Veblen, T.T. (1989). *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in Northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19:365-71.
- Veblen, T.T. (1989). Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70:543-545.
- Veblen, T.T., Burns, B.R., Kitzberger, T., Lara, A. & Villalba, R. (1995). The ecology of the conifers of southern South America. Pages 120-155 In N. J. Enright & R. S. Hill (Ed.). *Ecology Of Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne.
- Veblen, T.T., Donosco, C., ... Rebertus, A. (1996). Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests* 403.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. & Lara, A. (2006). Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3, 507–520.
- Veblen, T.T., Young, K.R. & Orme, A.R. (2007). The Physical Geography of South America. *Geographical Journal* 175, 86–87. doi:10.1111/j.1475-4959.2009.318_3.x
- Vergara, O. & Jerez, V. (2010). Insectos e infestaciones asociadas al follaje de *Nothofagus antártica* (Forst) Oerst (Nothofagaceae) En La Cuenca Del Río Baker, Región De Aysén, Chile. *Gayana* 74(2):83–93.
- Vergara, O. & Jerez, V. (2010). Insectos e infestaciones asociadas al follaje de *Nothofagus antártica* (Forst) Oerst (Nothofagaceae) En la cuenca del Río Baker, Región De Aysén, Chile. *Gayana* 74(2):83–93.
- Vidal, M.C., & Murphy, S.M. (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: a meta-analysis. *Ecology Letters* 21, 138–150.
- Villalba, R. & Veblen, T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624–2640.

- Villalba, R., Lara, A., & A. Ripalta. (2003). Large scale temperature changes across the Southern Andes: 20th Century variations in the context of the past 400 Years. Kluwer Academic Publishers, *Climatic Change* 59, 177-232.
- Weinberger, P. & C. Ramírez. (2001). Microclima y regeneración natural de Raulí, Roble y Coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque* 22(1): 11-26.
- West, P.W. (2014). *Growing plantation forests*, Growing Plantation Forests. Springer International Publishing. Australia. ISBN 978-3-319-01826-3.
- White, J.A., & Whitham, T.G. (2000). Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81, 1795–1803.
- White, T.C.R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63, 90–105.
- White, T.C.R. (2009). Plant vigour versus plant stress: A false dichotomy. *Oikos* 118, 807–808.
- Whitfield, T.J., Novotny, V., ... Weiblen, G.D.S. (2012). Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* 93. doi:10.1890/11-0503.1
- Wilf P. (2008). Insect-Damaged fossil leaves record food web response to ancient Climate Change and extinction. *New Phytologist*. 178: 486–502.
- Wilf, P. (2008). Insect-damaged fossil leaves record food web response to ancient climate change and extinction. *New Phytol.* 178: 486–502.
- Wilf, P., Labandeira, C.C., ... Cúneo, N.R. (2005). Richness of plant-insect associations in Eocene Patagonia: A legacy for South American biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 8944–8948. doi:10.1073/pnas.0500516102
- WorldBank. (2016). The World Bank Group. FAO, Forest Area. <http://data.worldbank.org>.
- Wright, I. J., Reich, P. B., ... & Flexas, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.
- Young, A., Boshier, .D & Boyle, T. (Eds.). (2000). *Forest conservation genetics. Principle and practice*. Csiro Publishing-Cabi Publishing. 352 Pp.

- Zhu, J. J., Matsuzaki, T., Lee, F. Q., & Gonda, Y. (2003). Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management*, 182(1-3), 339-354.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., ... Smith, G.M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. 574p. ISBN 978-0-387-87457-9
- Zvereva, E.L. & M.V. Kozlov. (2006). Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: A Meta-analysis. *Glob Chan Biol* 12: 27-41.

Artículo de respaldo

Positive outcomes between herbivore diversity and tree survival: Responses to management intensity in a Patagonian forest.

El artículo de respaldo se adjunta en un archivo PDF a continuación.

Nacif, M.E.; Kitzberger, T.; Garibaldi, L.A. 2020. Positive outcomes between herbivore diversity and tree survival: Responses to management intensity in a Patagonian forest. *Forest Ecology and Management*. ELSEVIER SCIENCE BV. 458 - 117738. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.117738