

## ¿Es posible conservar la diversidad biológica y producir madera en las plantaciones de pino de la Patagonia argentina? Un estudio de caso

HERNÁN ATTIS BELTRÁN<sup>✉</sup> & ALEJANDRO DEZZOTTI

Universidad Nacional del Comahue, sede San Martín de los Andes.

**RESUMEN.** Las plantaciones forestales mitigan problemas ambientales y favorecen economías reducidas en carbono, pero la demanda de madera impulsa la expansión acelerada de monocultivos que son potencialmente deletéreos para la diversidad biológica. En este trabajo se evaluó la compatibilidad entre la diversidad taxonómica de plantas vasculares y la producción de madera de *Pinus ponderosa* en rodales con tres niveles de cobertura, localizados en la estepa y el ecotono bosque-estepa, en el noroeste de la Patagonia argentina (40°5' S - 71°12' O). La humedad del suelo, la diversidad y el índice de sitio fueron mayores en el ecotono bosque-estepa. La cobertura de *P. ponderosa* se correlacionó negativamente con la intensidad de luz y la diversidad, y positivamente con la cantidad de hojarasca y suelo desnudo en el piso del bosque. Luego de un turno de corta de 45 años, la producción proyectada de madera fue máxima con un 'índice de densidad de rodal' IDR $\geq$ 800, pero disminuyó drásticamente la diversidad de plantas. La mejor opción para conservar la diversidad fue mantener a lo largo del turno IDR $\leq$ 400. Sin embargo, la producción de madera de calidad exhibiría una rentabilidad negativa con IDR $<$ 500, independientemente de la calidad de sitio, la superficie, la densidad inicial, el esquema de manejo y la distancia al mercado de bienes y servicios de la plantación. La correlación negativa que ocurre entre los indicadores ambiental y productivo implicaría que no existe un régimen silvicultural que maximice en forma simultánea estos objetivos. Esta incompatibilidad espacial no implica desalentar *a priori* las iniciativas productivas basadas en las plantaciones. La actividad forestal contribuye a resolver problemas ambientales, sociales y económicos profundos, en particular en el escenario actual de aumento de la población humana, el consumo de recursos y la degradación y la destrucción de los bosques naturales.

[Palabras clave: *Pinus ponderosa*, Índice de Simpson, unidad de manejo, plantas vasculares, monocultivo, compensación]

**ABSTRACT.** Is it possible to conserve biological diversity and produce timber in the pine plantations of Patagonia from Argentina? A case study. Forest plantations mitigate environmental problems and favor low-carbon economies, but the growing demand for wood is driving the accelerated expansion of monocultures that are potentially harmful to biological diversity. In this research, the compatibility between taxonomic diversity of vascular plants and timber production of *Pinus ponderosa* was evaluated in stands with three levels of canopy cover, located in the steppe and the forest-steppe ecotone of Northwestern Patagonia from Argentina (40°5' S - 71°12' W). Soil moisture, diversity and site index were higher in the ecotone. The *P. ponderosa* cover was negatively correlated with the light intensity and diversity, and positively with the amount of litter and bare soil on the forest floor. After a 45-year rotation, the projected timber production was maximum for IDR $\geq$ 800, but the diversity decreased dramatically. The best option to conserve diversity was to maintain IDR $\leq$ 400 throughout the stand management cycle. However, the profitability of the production of quality wood would be negative with IDR $<$ 500, regardless the site quality, area, initial density, management scheme and distance to the market for goods and services of the plantation. The negative correlation between the environmental and productive indicators would imply that there is no a silvicultural regime that simultaneously maximizes these objectives. This spatial incompatibility does not imply *a priori* discouraging the productive initiatives based on tree plantations. Forestry contributes to solving deep environmental, social and economic problems, particularly in the current scenario characterized by the increase in human population, the consumption of resources and the degradation and destruction of natural forests.

[Keywords: *Pinus ponderosa*, Simpson index, management unit, vascular plants, monoculture, trade-off]

## INTRODUCCIÓN

Las plantaciones forestales son ecosistemas que se establecen por siembra o plantación de árboles nativos y exóticos a través de programas de aforestación y reforestación (FAO 2020), y representan el 7% del área forestal mundial (Keenan et al. 2015). Estos bosques artificiales presentan efectos negativos directos e indirectos sobre la biota y el suelo, que están asociados básicamente a la tendencia a simplificar los patrones y procesos ecológicos de las comunidades naturales arbóreas y no arbóreas que reemplazan (Carnus et al. 2006; Brockerhoff et al. 2008; Paritsis and Ayzén 2008; Simberloff et al. 2010; Lantschner et al. 2011; Veldman et al. 2015; Bond 2016; Braun et al. 2017; Iezzi et al. 2020; Rago 2021). Las plantaciones forestales pueden aumentar el riesgo de invasión biológica (Simberloff et al. 2010; Corley et al. 2018), los incendios (Bowman et al. 2019), déficit de agua del suelo (Farley et al. 2005; Filoso et al. 2017; Bonnesoeur et al. 2019) y la pérdida de diversidad biológica (Titeux et al. 2017; Liu et al. 2018; Lewis et al. 2019).

Al mismo tiempo, las plantaciones contribuyen a proteger áreas riparias, a asimilar contaminantes, a proteger el suelo, a restaurar ambientes degradados (FAO 2020) y a reducir la presión antrópica sobre los bosques naturales porque abastecen la mayor parte de la madera industrial que se consume globalmente (Penna 2010; Jürgensen et al. 2014; McEwan et al. 2020). Sin embargo, la demanda creciente de este producto está impulsando, en particular desde la década de 1980, la expansión acelerada de monocultivos industriales fuera de las áreas de distribución natural de las especies utilizadas, en su mayoría *Pinus* y *Eucalyptus* (Evans 2009; Jürgensen et al. 2014; Payn et al. 2015; FIM 2017). El debate sobre las implicancias de las forestaciones sobre la diversidad ha involucrado interpretaciones antagónicas, desde las que consideran que son deletéreas para la diversidad (Overbeek et al. 2012; Ramírez 2016; Braun et al. 2017; Santoandré et al. 2019; Iezzi et al. 2020) hasta las que plantean que representan hábitats adecuados para la biota nativa (Carnus et al. 2006; Aubin et al. 2008; Greene et al. 2016; Heinonen et al. 2017; Iezzi et al. 2018, 2020).

La diversidad biológica del ecosistema depende de la interacción espacial y temporal de un conjunto extenso de factores bióticos y abióticos (Drakare et al. 2006). Sin embargo, en las plantaciones, la heterogeneidad del

rodal y del paisaje forestal juegan un papel clave (Guerrero and Bustamante 2007; Brockerhoff et al. 2008; Bremer and Farley 2010; Simonetti et al. 2013; Braun et al. 2017). La silvicultura intensiva de gran escala inhibe esta variabilidad porque excluye rodales en etapas sucesionales avanzadas y promueve la dominancia de pocas especies, el patrón espacial regular y la uniformidad en edad y tamaño de los árboles y rodales (Brockerhoff et al. 2008; Bremer and Farley 2010).

El raleo es una prescripción silvicultural que ejerce enormes efectos sobre los reguladores y los recursos aéreos y subterráneos del bosque, que controlan el establecimiento y desarrollo de microorganismos, hongos, plantas y animales (Canham et al. 1990; Smith et al. 1997). Al mismo tiempo, el raleo determina el espacio de los árboles para crecer, y así influye sobre la capacidad de éstos para tolerar el estrés físico y biológico, y producir madera con mayor calidad y rapidez. Los efectos del raleo sobre los árboles y el sotobosque dependen de la intensidad y el momento en que éste se realiza, la calidad de sitio y el comportamiento ecológico de las especies (Smith et al. 1997).

En la Patagonia noroccidental argentina, la aforestación de secano se desarrolla desde la década de 1970. Esta actividad productiva se lleva a cabo en los faldeos extra-andinos semiáridos y de transición húmeda y semiárida previamente ocupados por pastos, arbustos y árboles dispersos, y ocupa alrededor de 100000 ha. *Pinus ponderosa* comprende el 95% de esta superficie debido a su capacidad de tolerar el frío y la sequía que prevalecen en la región (MAGyP 2014). Las plantaciones se encuentran en un escenario climático que limita el crecimiento y desarrollo de las plantas (Dezzotti et al. 2021) y en su mayor proporción, en áreas históricamente degradadas debido principalmente al sobrepastoreo de la ganadería extensiva y los incendios (Lauenroth 1998; Gaitán et al. 2009; Defossé et al. 2011).

El manejo de estas plantaciones se basa en el índice de densidad de rodal (IDR), que mide la ocupación del sitio forestal y la competencia entre árboles, y cuyo cálculo se basa en la densidad y el tamaño de éstos (Reineke 1933; Burkhart et al. 2018). El balance entre el máximo crecimiento individual y total del rodal se alcanzaría con IDR ~800 (Davel et al. 2015). A su vez, la productividad de un sitio puede evaluarse en forma indirecta a través del índice de sitio, definido como la

altura dominante a una edad de referencia de los árboles (Clutter et al. 1983). El índice de sitio es altamente sensible a la productividad potencial, pero prácticamente insensible a la densidad y al tamaño de los árboles, por lo que es la medida de productividad forestal más utilizada (Yue et al. 2016).

Estudios previos previnieron sobre la necesidad ambiental de mantener rodales abiertos, debido a la correlación negativa que existe entre estas variables de cobertura y la diversidad de plantas (Paritsis and Aysen 2008; Dezzotti et al. 2017, 2019), insectos (Corley et al. 2006, 2018), aves (Lantschner et al. 2008) y mamíferos (Lantschner et al. 2011, 2012). El mantenimiento de una alta cobertura arbórea además aumenta el riesgo de incendios, ataque de plagas y erosión del suelo después de la cosecha (Schlichter and Laclau 1998; Gómez et al. 2013; Ferrere et al. 2015). Teniendo en cuenta el compromiso (*trade-off*) existente entre estas variables y factores, CIEFAP (2015) y Davel et al. (2015) recomendaron mantener el IDR entre 500 y 700, mientras que Rago (2021) propuso IDR ~300.

Aunque los gestores de estas plantaciones plantean la necesidad de mantener rodales más abiertos para promover mayores valores de diversidad en el sotobosque, la cobertura arbórea que permitiría alcanzar simultáneamente objetivos productivos y ambientales no fue establecida con un nivel de precisión adecuado. El objetivo de este estudio fue evaluar la compatibilidad que existe entre la producción comercial de madera y la diversidad taxonómica de plantas vasculares en rodales de *P. ponderosa* en dos ambientes diferentes de la Patagonia noroccidental. Las plantas generalmente constituyen un indicador clave para evaluar cambios de diversidad en los sitios sometidos a uso antrópico, debido a la enorme capacidad

de este grupo de regular la estructura y función ecosistémica (Cadotte et al. 2011). Se hipotetizó que estas plantaciones 1) exhiben una correlación negativa entre la producción de madera y la diversidad de plantas, y 2) presentan un régimen de manejo productivo óptimo que empobrece drásticamente la diversidad de plantas. Comprender las causas y los mecanismos de la interacción entre los aspectos comerciales y ecológicos de las plantaciones forestales contribuye a alcanzar una gestión más eficiente y realista, y un desarrollo con mayores niveles de sustentabilidad.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio correspondió a la Estancia 'El Retiro' (40°05' S y 71°12' O, provincia de Neuquén), que comprende 175 ha forestadas con *P. ponderosa*, *Pinus contorta* y *Pseudotsuga menziesii*. El clima es templado frío mediterráneo Csb (clasificación de Köppen-Geiger) (Peel et al. 2007) (Figura 1). La geología corresponde a basaltos, andesitas, brechas, aglomerados volcánicos y depósitos glaciales, cubiertos por tefra Holocénica, que conforma el material parental de los Andisoles dominantes (González Díaz and Ferrer 1986). La vegetación corresponde al Distrito Occidental de la Provincia Patagónica y el ecotono entre éste y el Distrito del Bosque Caducifolio de la Provincia Subantártica, y está conformada por un mosaico de bosques de latifoliadas y coníferas, pastizales, praderas y matorrales (Oyarzabal et al. 2018). *Pinus ponderosa* ocupa el 86% de la superficie forestada, los árboles están sanos, la mayoría son codominantes y bien formados, y el 83% tiene entre 20.0 y 34.9 cm de diámetro a la altura del pecho (1.3 m del suelo) (CD 2019) (Tabla 1).

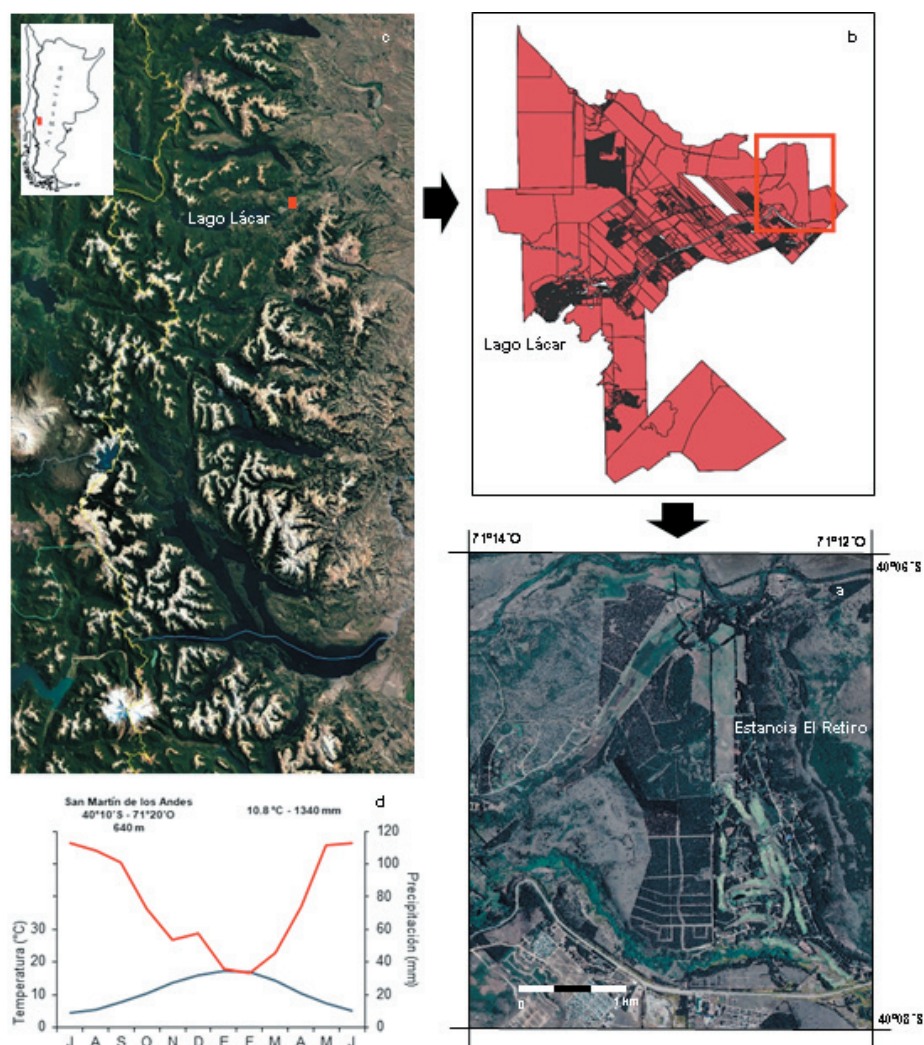
Los rodales de la plantación tienen una edad entre 17 y 21 años, y se presentan

**Tabla 1.** Características de los rodales abierto, intermedio y cerrado de *P. ponderosa* en la Estancia 'El Retiro'. Se indica los valores medios de la densidad, el área basal, el volumen bruto y neto de madera, el diámetro cuadrático medio y la altura de los árboles (CD 2019).

**Table 1.** Characteristics of the open, intermediate and closed stands of *P. ponderosa* from the 'El Retiro' Farm. The mean values of density, basal area, gross and net timber volume, mean square diameter, and height of trees is indicated (CD 2019).

Variable	Rodal		
	Abierto	Intermedio	Cerrado
Densidad (individuos/ha)	193	440	704
Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	19	27	38
Volumen bruto de madera (m <sup>3</sup> /ha)	123	156	202
Volumen neto de madera (m <sup>3</sup> /ha)	115	137	175
Diámetro cuadrático medio (cm)	36	29	26
Altura (m)	14	13	11





**Figura 1.** (a) Localización de la Estancia 'El Retiro' (b) en el ejido urbano de San Martín de los Andes, (c) en la Patagonia argentina. El diagrama climático de la ciudad (línea roja: precipitación, línea azul: temperatura) se indica en (d).

**Figure 1.** (a) Location of 'El Retiro' State (b) within the urban area of San Martín de los Andes, (c) in Argentine Patagonia (c). The climate diagram (red line: precipitation, blue line: temperature) is shown in (d).

en áreas cuyo tipo de vegetación natural (vegetación de referencia) es la estepa al este, ocupada por plantas herbáceas y arbustivas, y el ecotono bosque-estepa al oeste, donde, además, se encuentran árboles nativos dispersos. Los rodales se clasificaron en abierto (área basal < 20 m<sup>2</sup>/ha), intermedio (20-30 m<sup>2</sup>/ha) y cerrado (>30 m<sup>2</sup>/ha), sobre la base de información dasométrica previa (CD 2019). En todos los rodales se plantaron 1111 árboles/ha (distanciamiento entre árboles = 3x3 m), pero en los abiertos no se repusieron los árboles luego de la mortalidad inicial, en los intermedios se practicaron raleos de acuerdo con el IDR y las 'zonas de manejo' propuestas por Davel et al. (2015), y en los cerrados no se implementó ningún tratamiento silvicultural.

En cada tipo de vegetación (ecotono bosque-estepa y estepa herbáceo arbustiva) se eligieron tres rodales abiertos, tres rodales intermedios y tres rodales cerrados, y en cada uno se instaló una parcela. Además, en cada tipo de vegetación se eligieron tres sitios sin plantación, y en cada uno se instaló una parcela (24 parcelas en total). A estas parcelas se les registró la posición geográfica (posicionador satelital), la altitud (altímetro), la pendiente (clinómetro), la exposición (brújula) y el cénit (clinómetro).

El sitio forestal de cada parcela se caracterizó a través de la densidad aparente y la humedad del suelo. La densidad aparente del suelo se estimó colectando al azar durante el fin de la

estación seca (febrero y marzo) tres muestras de suelo del horizonte A (cilindro de metal de tres anillos móviles con volumen conocido), y luego se pesaron en el laboratorio (balanza de precisión 0.001 g). La humedad del suelo se estimó a partir de tres muestras de suelo extraídas de los primeros 20 cm del perfil del suelo, almacenadas herméticamente y pesadas y secadas en el laboratorio durante 24 h a 105 °C; después de secadas, se pesaron nuevamente (balanza de precisión, estufa) (SAMLA 1996).

Las parcelas de muestreo fueron circulares de tamaño variable en función de la densidad y contenían al menos 10 árboles dominantes o codominantes, de acuerdo con Iles (2003). A estos árboles y al árbol de menor diámetro se les midió el diámetro a la altura del pecho, la altura total y la altura de inicio de copa (hipsómetro). Para caracterizar la productividad del sitio, a los dominantes se les midió la longitud de los cinco entrenudos por encima de 1.3 m de altura a fin de determinar el índice de entrenudos ( $I_5$ , cinta métrica), y se les determinó la edad a través de la cuenta de los verticilos. Luego se estimó el índice de sitio para una edad de referencia de 20 años ( $IS_{20}$ ) (Andenmatten and Letorneau 2003; Davel et al. 2015), de acuerdo con:

$$IS_{20} = 4.37 + 14.86 * (I_5/5) \quad \text{Ecuación 1}$$

La apertura del dosel de cada rodal (definido como el porcentaje de cielo abierto visto desde abajo del dosel y considerando la influencia de la topografía) y la intensidad de luz se estimaron a partir de una fotografía hemisférica vertical, tomada en el centro de la parcela de muestreo a 1.2 m del suelo y en días nublados (cámara fotográfica Nikon D80, lente hemisférica SIGMA 4.5 mm, trípode, nivel), y los datos se procesaron con el programa *Gap Light Analyzer 2.0* (Frazer et al. 1999).

Desde el centro de cada parcela se instalaron en forma perpendicular dos transectas de 50 m a lo largo de las direcciones N-S y E-O. En la transecta se localizó un punto de muestreo cada 1 m para determinar la composición y la abundancia de plantas, y la frecuencia de suelo desnudo y hojarasca utilizando el método del punto de intercepción ( $n=2400$ ) (Kent 2011). La frecuencia basada en datos de incidencia presencia/ausencia permite estimar la abundancia de plantas cuando es imposible establecer el límite físico de cada individuo (Jost et al. 2011). Las plantas se clasificaron de acuerdo con el origen, la familia, la especie y

la forma de crecimiento (hierba, arbusto, árbol) (IBD 2021; Planear 2021). La diversidad taxonómica se estimó a través del índice de Simpson (1949), de acuerdo con:

$$D_e = \frac{1}{\sum_i^s p_i^2} \quad \text{Ecuación 2}$$

$$E_e = D_e / S_e \quad \text{Ecuación 3}$$

donde  $D_e$ : índice de diversidad,  $S_e$ : riqueza,  $E_e$ : equitatividad y  $p_i$ : frecuencia de la especie  $i$ . La similitud composicional entre las parcelas, considerando la cobertura de sitio y el tipo de vegetación, se estimó a través del índice de similitud de Sørensen a partir del valor promedio por tratamiento (Diserud and Ødegaard 2007), de acuerdo con:

$$C_s = 2 S_{12} / (S_1 + S_2) \quad \text{Ecuación 4}$$

donde  $C_s$ : índice de similitud de Sørensen,  $S_1$  y  $S_2$ : riqueza de especies de la comunidad 1 y 2, y  $S_{12}$ : riqueza de especies comunes entre 1 y 2.

La proyección del crecimiento y la producción de madera de los árboles en cada parcela se estimó con el modelo regional de rendimiento de madera 'Piltriquirón'. El volumen bruto y el neto de madera se estimó con el simulador 'Trozando 3.0' para rollizos de diferente longitud y diámetro de punta fina, para un turno de corta entre 40 y 45 años y tres regímenes de manejo con raleos, para IDR<500 (raleo intenso), IDR=500-800 (raleo medio) e IDR>800 (sin raleo y con mortalidad natural) y priorizando el trozado de los productos de mayor valor (Andenmatten and Getar 2017). El simulador se basa en el índice de densidad del rodal (IDR), la densidad ( $D$ ), la densidad relativa ( $D_r$ ), el área basal (AB), el índice de sitio ( $IS_{20}$ ), el diámetro cuadrático medio ( $d_g$ ), el distanciamiento entre plantas ( $d$ ), el factor de altura de los árboles ( $f_h$ ) y la altura dominante ( $h_d$ , la media de los 100 individuos más gruesos por hectárea), de acuerdo con:

$$IDR = D \wedge (d_g / 25)^{1.605} \quad \text{Ecuación 5}$$

$$d = \sqrt{(10000 / D)} \quad \text{Ecuación 6}$$

$$f_h = h_d / d \quad \text{Ecuación 7}$$

$$d_g = \sqrt{(4 AB) / (D \pi)} \quad \text{Ecuación 8}$$

$$D_r = AB / \sqrt{d_g} \quad \text{Ecuación 9}$$

Los datos se analizaron a través de pruebas paramétricas porque cumplieron con los supuestos del ANOVA, referidos a la homogeneidad de la varianza y la

normalidad del error. El diseño experimental fue multifactorial completamente aleatorizado de efecto fijo, del tipo:

$$N = r * P * C \quad \text{Ecuación 10}$$

donde N=cantidad de parcelas (24), r=cantidad de repeticiones (tres), P=cantidad de niveles para el factor 'tipo de vegetación' (dos: estepa, ecotono) y C=cantidad de niveles para el factor 'cobertura de sitio' (cuatro: vegetación de referencia, rodal abierto, rodal intermedio, rodal cerrado). La relación bidimensional entre las diferentes variables (apertura de dosel, IDR, diversidad y volumen de madera) se evaluó con técnicas de regresión simple. El efecto de la cobertura y el tipo de vegetación, y su posible interacción sobre las variables de sitio, la diversidad y la productividad se analizó mediante ANOVA multifactorial a través de modelos balanceados; en el caso de diferencias significativas, se procedió al análisis de las mismas a través de la prueba de comparación múltiple de Tukey (P<0.05). La similitud composicional y de frecuencia entre las parcelas se utilizó para clasificarlas con análisis de conglomerados, mediante el método del vecino más cercano utilizando la distancia euclidiana cuadrada (Kent 2011).

### RESULTADOS

La densidad aparente del suelo no difirió entre los niveles de cobertura de sitio ni de tipo de vegetación ( $\bar{X}$ =1.0 g/cm<sup>3</sup>, EE=0.03) (ANOVA, P≥0.05). La humedad del suelo no

difirió entre los niveles de cobertura de sitio ( $\bar{X}$ =3.6 g/cm<sup>3</sup>, EE=0.49) (ANOVA, P≥0.05), pero sí entre tipos de vegetación. La humedad del suelo en el ecotono fue 92% mayor que en la estepa (prueba de Tukey, P<0.05). La apertura del dosel del rodal cerrado fue 398% menor a la del rodal abierto y 175% menor a la del rodal intermedio (ANOVA, P<0.05). La apertura de dosel no difirió entre los niveles de tipo de vegetación ( $\bar{X}$ =24.4%, EE=3.52) (ANOVA, P≥0.05). La cobertura de sitio y el tipo de vegetación presentaron una interacción sobre la apertura de dosel (ANOVA, P<0.05) (Material Suplementario-Tabla S1). IS<sub>20</sub> no difirió entre los niveles de cobertura de sitio ( $\bar{X}$ =14.8 m, EE=0.36) (ANOVA, P≥0.05), mientras que IS<sub>20</sub> del ecotono fue 20% mayor que el de la estepa (prueba de Tukey, P<0.05). No se presentaron interacciones entre los niveles de cobertura de sitio y tipo de vegetación para la densidad aparente del suelo, la humedad del suelo, la apertura de dosel e IS<sub>20</sub> (ANOVA, P≥0.05) (Tabla 2).

La frecuencia de hojarasca del rodal cerrado fue 20% mayor a la del intermedio y 134% mayor a la del abierto (prueba de Tukey, P<0.05). La frecuencia de hojarasca no difirió entre los niveles de tipo de vegetación (ANOVA, P≥0.05) ( $\bar{X}$ =55.1%, EE=8.08). La frecuencia de suelo desnudo del rodal cerrado y del intermedio ( $\bar{X}$ =92.1%, EE=4.03) fue 73% mayor a la del abierto y 68% mayor a la de la vegetación de referencia (prueba de Tukey, P<0.05). La frecuencia de suelo desnudo ( $\bar{X}$ =67.3%, EE=2.85) no difirió entre

**Tabla 2.** Densidad aparente y humedad del suelo, apertura del dosel e índice y calidad de sitio de los rodales de *P. ponderosa* abierto, intermedio y cerrado de la Estancia 'El Retiro', localizados en la estepa y el ecotono bosque-estepa. El análisis de la varianza incluye el cociente F y la probabilidad (P). Letras minúsculas desiguales indican diferencias significativas entre los niveles de un factor y (\*) representa la interacción significativa entre factores (prueba de Tukey, P<0.05).

**Table 2.** Bulk density and moisture of soil, level of canopy opening and site index and site quality in the open, intermediate and closed stands of *P. ponderosa* from the 'El Retiro' Farm, located in the steppe and the forest-steppe ecotone. The analysis of variance includes the quotient F and the probability (P). Uneven lowercase letters indicate significant differences between the levels of a factor and (\*) represents the significant interaction between factors (Tukey's test, P<0.05).

Factor	Nivel	Suelo		Apertura de dosel (%)	Índice de sitio (m)	Calidad de sitio*
		Densidad aparente (g/cm <sup>3</sup> )	Humedad (g/cm <sup>3</sup> )			
Cobertura de sitio	Rodal abierto	1.0 <sup>a</sup>	4.3 <sup>a</sup>	41.8 <sup>a</sup>	14.3 <sup>a</sup>	II
	Rodal intermedio	1.0 <sup>a</sup>	2.9 <sup>a</sup>	23.1 <sup>b</sup>	15.0 <sup>a</sup>	II
	Rodal cerrado	0.9 <sup>a</sup>	3.7 <sup>a</sup>	8.4 <sup>c</sup>	15.0 <sup>a</sup>	II
	F (P)	2.5 (0.128)	0.7 (0.519)	151.2 (<0.001)	1.7 (0.223)	
Tipo de vegetación	Estepa	1.01 <sup>a</sup>	2.5 <sup>a</sup>	23.4 <sup>a</sup>	13.4 <sup>a</sup>	III
	Ecotono	0.90 <sup>a</sup>	4.8 <sup>b</sup>	25.4 <sup>a</sup>	16.1 <sup>b</sup>	I
	F (P)	2.52 (0.138)	5.04 (0.044)	1.6 (0.228)	61.21 (<0.001)	
A x B	F (P)	1.5 (0.265)	0.9 (0.444)	12.0 (0.014)*	0.9 (0.444)	

\* Loguercio et al. (2015)



los niveles de tipo de vegetación (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ). La frecuencia de arbustos no difirió entre el rodal abierto, intermedio y cerrado (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ), y la  $\bar{X}=3.2\%$  (EE=2.52); este valor fue 683% menor que el de la vegetación de referencia (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La frecuencia de arbustos no difirió entre los niveles de tipo de vegetación ( $\bar{X}=8.8\%$ , EE=1.78) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ). La cobertura de sitio y el tipo de vegetación presentó una interacción sobre la frecuencia de arbustos (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ) (Material Suplementario-Tabla S2). La frecuencia de hierbas fue equivalente en la vegetación de referencia y el rodal abierto ( $\bar{X}=53.2\%$ , EE=3.86), y en el rodal intermedio y el cerrado ( $\bar{X}=7.2\%$ , EE=2.25); La frecuencia de hierbas de la vegetación de referencia y del rodal abierto fue 643% mayor a la del rodal intermedio y cerrado (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La frecuencia de hierbas no difirió entre los niveles de tipo de vegetación ( $\bar{X}=30.2\%$ , EE=2.47) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ) (Tabla 3).

La cantidad media de familias ( $\bar{X}=7$ , EE=0.51) no difirió entre la vegetación de referencia y el rodal abierto (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ), y fue 67% mayor a la del rodal intermedio y 133% a la del cerrado (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La cantidad media de familias del ecotono ( $\bar{X}=5.7$ , EE=0.36) fue 38% mayor a la de la estepa (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La frecuencia de especies nativas disminuyó a medida que aumentó la cobertura del sitio; la frecuencia mayor se registró en la vegetación de referencia ( $\bar{X}=89.5$ , EE=15.08) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ) y la menor en el rodal cerrado ( $\bar{X}=0.8$ , EE=0.48). El rodal

abierto presentó un 106% de especies nativas menos que la vegetación de referencia y el intermedio un 508% menos (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ). La riqueza de especies no difirió entre la vegetación de referencia y el rodal abierto ( $\bar{X}=8.6$ , EE=0.73) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ), y fue 165% mayor a la del rodal intermedio y el cerrado ( $\bar{X}=3.3$ , EE=0.65) (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La riqueza de especies del ecotono fue 48% mayor a la de la estepa (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La equitatividad no difirió entre los niveles de cobertura de sitio ni del tipo de vegetación ( $\bar{X}=0.5$ , EE=0.04) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ). La diversidad de especies no difirió entre la vegetación de referencia y la del rodal abierto ( $\bar{X}=4.1$ , EE=0.31) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ) y fue 238% mayor a la del rodal intermedio y el cerrado ( $\bar{X}=1.2$ , EE=0.05) (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La diversidad de especies no difirió entre los dos tipos de vegetación ( $\bar{X}=2.6$ , EE=0.20) (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ). La cantidad media de familias y especies nativas, y la riqueza, la equitatividad y la diversidad no presentaron una interacción entre la cobertura de sitio y el tipo de vegetación (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ) (Tabla 4).

El valor medio del índice de similitud de Sørensen fue  $\bar{X}=0.38$  (EE=0.03), y varió entre 0 (rodal cerrado del ecotono *vs.* vegetación de referencia de la estepa) y 0.80 (rodal intermedio de la estepa *vs.* rodal abierto de la estepa). En el 36% de las comparaciones, el índice fue menor a 0.3, en el 57% fue de un valor entre 0.3 y 0.6, y en el 7%, entre 0.6 y 0.8. A medida que la cobertura del sitio aumentó,

**Tabla 3.** Frecuencia de hojarasca, suelo desnudo, hierbas y arbustos en la vegetación de referencia y en los rodales de *P. ponderosa* abierto, intermedio y cerrado de la Estancia 'El Retiro', localizados en la estepa y el ecotono bosque-estepa. El análisis de la varianza incluye el cociente F y la probabilidad (P). Letras minúsculas desiguales indican diferencias significativas entre los niveles de un factor y (\*) representa la interacción significativa entre factores (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ).

**Table 3.** Frequency of litter, bare soil, herbs and shrub in the reference vegetation and in the open, intermediate and closed stands of *P. ponderosa* of the 'El Retiro' Farm, located in the steppe and the forest-steppe ecotone. The analysis of variance includes the quotient F and the probability (P). Uneven lowercase letters indicate significant differences between the levels of a factor and (\*) represents the significant interaction between factors (Tukey's test,  $P < 0.05$ ).

Factor	Nivel	Frecuencia			
		Hojarasca (%)	Suelo desnudo (%)	Hierba (%)	Arbusto (%)
A Cobertura de sitio	Vegetación de referencia	0.0 <sup>a</sup>	31.7 <sup>a</sup>	59.8 <sup>a</sup>	25.3 <sup>a</sup>
	Rodal abierto	42.3 <sup>b</sup>	53.2 <sup>b</sup>	46.5 <sup>a</sup>	9.0 <sup>b</sup>
	Rodal intermedio	82.8 <sup>c</sup>	85.2 <sup>c</sup>	13.8 <sup>b</sup>	0.5 <sup>b</sup>
	Rodal cerrado	99.0 <sup>d</sup>	99.0 <sup>c</sup>	0.5 <sup>b</sup>	0.2 <sup>b</sup>
	F (P)	435.8 (<0.001)	57.1 (<0.001)	62.8 (<0.001)	21.8 (<0.001)
B Tipo de vegetación	Estepa	54.7 <sup>a</sup>	66.42 <sup>a</sup>	32.6 <sup>a</sup>	10.7 <sup>a</sup>
	Ecotono	55.4 <sup>a</sup>	68.1 <sup>a</sup>	27.8 <sup>a</sup>	6.8 <sup>a</sup>
	F (P)	1.7 (0.213)	0.2 (0.685)	1.9 (0.185)	2.3 (0.148)
A x B	F (P)	2.8 (0.07)	0.51 (0.682)	1.2 (0.343)	15.5 (<0.001)*

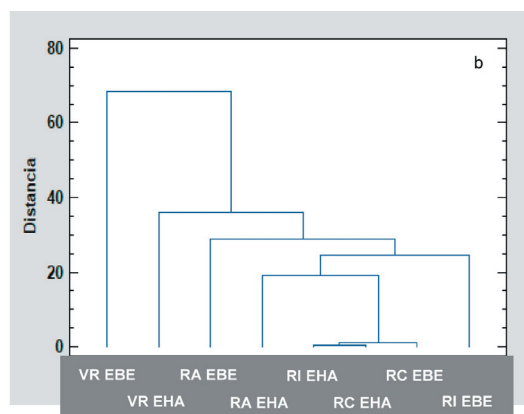
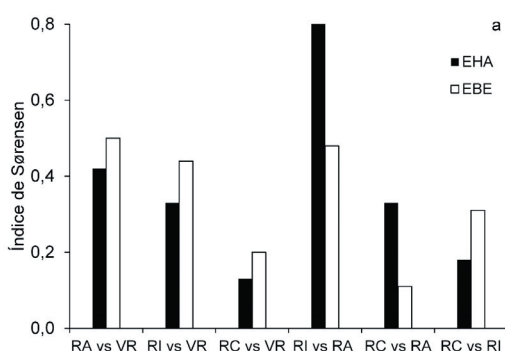
**Tabla 4.** Cantidad de familias, frecuencia de plantas nativas y riqueza, equitatividad y diversidad de plantas en la vegetación de referencia y en los rodales de *P. ponderosa* abierto, intermedio y cerrado de la Estancia ‘El Retiro’, localizados en la estepa y el ecotono bosque-estepa. El análisis de la varianza incluye el cociente F y la probabilidad (P). Letras minúsculas desiguales indican diferencias significativas entre los niveles de un factor (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ).

**Table 4.** Number of plant families, frequency of native plants, and richness, evenness and diversity of plants in the reference vegetation and in the open, intermediate and closed stands of *P. ponderosa* from the ‘El Retiro’ Farm, located in the steppe and the forest-steppe ecotone. The analysis of variance includes the quotient F and the probability (P). Uneven lowercase letters indicate significant differences between the levels of a factor (Tukey’s test,  $P < 0.05$ ).

Factor	Nivel	Familias (n)	Nativas (%)	Riqueza	Equitatividad	Diversidad
A	Vegetación de referencia	7.2 <sup>a</sup>	89.5 <sup>a</sup>	9.2 <sup>a</sup>	0.6 <sup>a</sup>	4.6 <sup>a</sup>
Cobertura de sitio	Rodal abierto	6.8 <sup>a</sup>	43.3 <sup>b</sup>	8.0 <sup>a</sup>	0.4 <sup>a</sup>	3.5 <sup>a</sup>
	Rodal intermedio	4.2 <sup>b</sup>	14.7 <sup>bc</sup>	4.7 <sup>b</sup>	0.4 <sup>a</sup>	1.4 <sup>b</sup>
	Rodal cerrado	1.8 <sup>c</sup>	0.83 <sup>c</sup>	1.8 <sup>b</sup>	0.6 <sup>a</sup>	1.0 <sup>b</sup>
	F (P)	23.7 (<0.001)	27.8 (<0.001)	22.1 (<0.001)	2.8 (0.075)	34.8 (<0.001)
B	Estepa	4.17 <sup>a</sup>	33.3 <sup>a</sup>	4.8 <sup>a</sup>	0.6 <sup>a</sup>	2.5 <sup>a</sup>
Tipo de vegetación	Ecotono	5.75 <sup>b</sup>	40.8 <sup>a</sup>	7.1 <sup>b</sup>	0.4 <sup>a</sup>	2.7 <sup>a</sup>
	F (P)	8.5 (0.010)	1.02 (0.327)	10.9 (0.004)	1.9 (0.182)	0.6 (0.443)
A x B	F (P)	2.6 (0.086)	1.69 (0.209)	2.04 (0.149)	0.54 (0.663)	0.34 (0.795)

la similitud con la vegetación de referencia fue menor. Además, el rodal abierto fue más similar al intermedio que al cerrado (Figura 2a). En el dendrograma, la distancia euclidiana tendió a aumentar entre la vegetación de referencia y las demás unidades, y se identificaron tres conglomerados. El primero con vegetación de referencia del ecotono, las especies características fueron *Rumex acetosella*, *Lomatia hirsuta* y *Festuca argentina*. El segundo con vegetación de referencia de la estepa, los rodales abiertos del ecotono y de la estepa y el rodal intermedio del ecotono, las especies características fueron *Pinus ponderosa* y *Acacia splendens*. Y el tercero con el rodal intermedio de la estepa, y los rodales cerrados de la estepa y del ecotono, la especie característica fue *Pinus ponderosa* (Figura 2b).

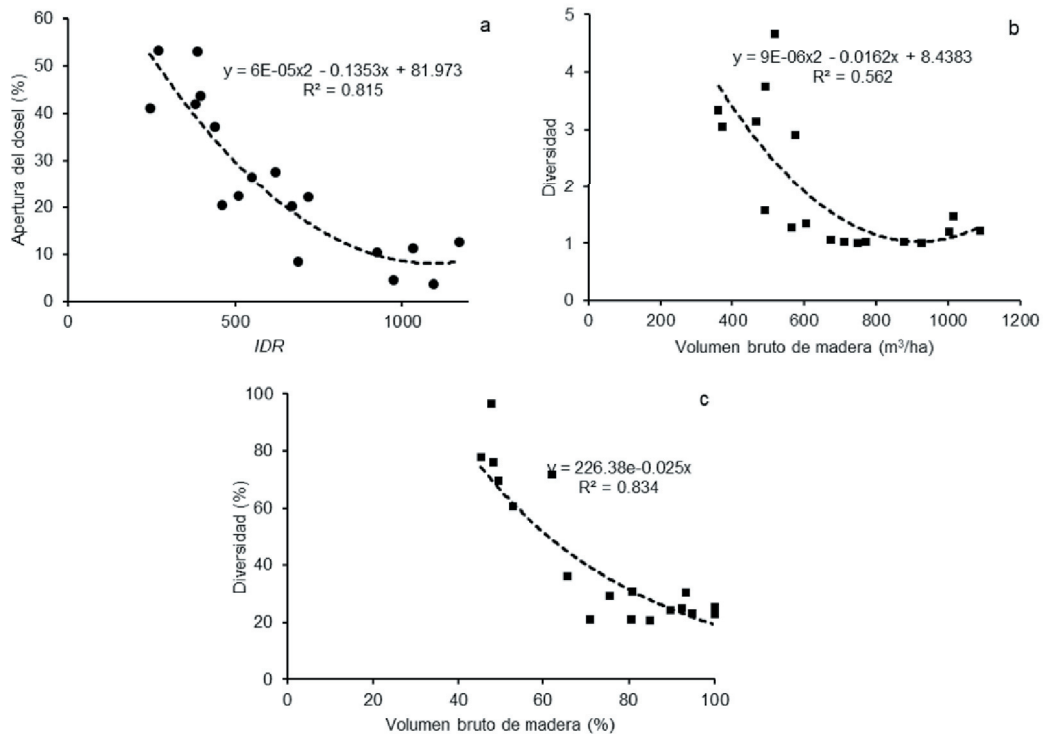
La relación entre IDR y la apertura de dosel se ajustó a una función polinómica de segundo grado ( $R^2=0.815$ ; ANOVA,  $P < 0.05$ ), que indicó que la apertura del dosel disminuyó a medida que aumentó la densidad del rodal, y la magnitud de estos cambios fueron más grandes a bajas densidades (Figura 3a). La proyección del crecimiento de los árboles de *P. ponderosa* resultó en un diámetro cuadrático medio en el rodal abierto, 8% mayor que en el rodal intermedio y 39% mayor que en el rodal cerrado (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). El diámetro cuadrático medio de los árboles del ecotono fue 19% mayor que los de la estepa (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La cobertura de sitio y el tipo de vegetación presentaron una interacción sobre el diámetro cuadrático medio (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ) (Material Suplementario-Tabla



**Figura 2.** (a) Distribución de frecuencias y (b) dendrograma del índice de similitud de Sørensen de los rodales de *P. ponderosa* abierto (RA), intermedio (RI) y cerrado (RC), y la vegetación de referencia (VR) en la estepa (EHA) y el ecotono bosque-estepa (EBE) de la Estancia ‘El Retiro’.

**Figure 2.** (a) Frequency distribution and (b) dendrogram of the Sørensen similarity index in the *P. ponderosa* open (RA), intermediate (RI) and closed (RC) stands and the reference vegetation (VR) within the steppe (EHA) and the forest-steppe ecotone (EBE) from the ‘El Retiro’ Farm.





**Figura 3.** (a) Relación entre la apertura del dosel y el índice de densidad del rodal (IDR), y (b) los valores absolutos y (c) relativos de la diversidad y el volumen bruto de madera de la plantación de *P. ponderosa* en la Estancia 'El Retiro'. Se indica el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de la función de regresión (línea de puntos) (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

**Figure 3.** (a) Relationship between the canopy opening and the stand density index (IDR), and (b) the absolute and (c) relative values of diversity and gross timber volume of the *P. ponderosa* plantation in the 'El Retiro' Farm. The coefficient of determination ( $R^2$ ) of the regression function (dotted line) (ANOVA,  $P < 0.05$ ) is indicated.

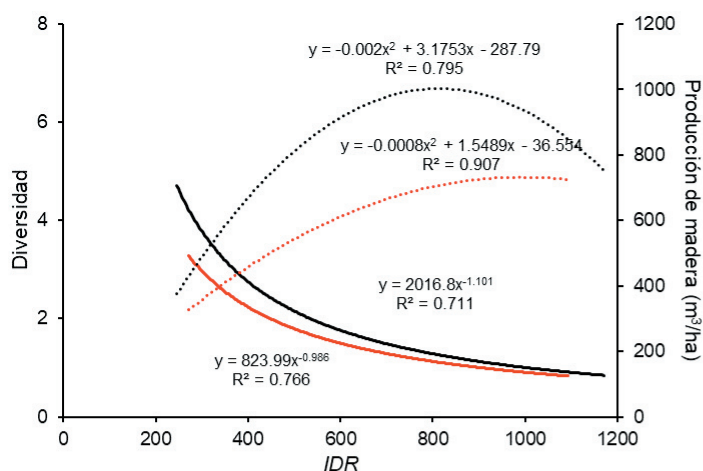
S1). El área basal del rodal cerrado fue 104% mayor que el del rodal abierto y 54% mayor que el del rodal intermedio (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). El área basal de los árboles del ecotono fue 16% mayor que el de la estepa (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). La cobertura del sitio y el tipo de vegetación no presentaron una interacción sobre el área basal (ANOVA,  $P \geq 0.05$ ). El volumen bruto de madera del rodal cerrado

y del rodal intermedio ( $\bar{X} = 790 \text{ m}^3/\text{ha}$ ,  $EE = 22.38$ ) fue 71% mayor que el del rodal abierto (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ). El volumen bruto de madera del ecotono fue 46% mayor que el de la estepa (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ) (Tabla 5). La cobertura de sitio y el tipo de vegetación presentaron una interacción sobre el volumen bruto de madera (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ) (Material Suplementario-Tabla S1).

**Tabla 5.** Diámetro cuadrático medio, área basal y volumen bruto de madera proyectados en los rodales de *P. ponderosa* abierto, intermedio y cerrado de la Estancia 'El Retiro' localizados en la estepa y el ecotono bosque-estepa. El análisis de la varianza incluye el cociente F y la probabilidad (p). Letras minúsculas desiguales indican diferencias significativas entre los niveles de un factor (prueba de Tukey,  $P < 0.05$ ) y (\*) representa las interacciones significativas entre factores (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

**Table 5.** Mean square diameter, basal area, and gross timber volume projected in the open, intermediate and closed stands of *P. ponderosa* of the 'El Retiro' Farm, located in the steppe and the forest-steppe ecotone. The analysis of variance includes the quotient F and the probability (P). Uneven lowercase letters indicate significant differences between the levels of a factor (Tukey's test,  $P < 0.05$ ) and (\*) represents the significant interactions between factors (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

Factor	Nivel	Diámetro cuadrático medio (cm)	Área basal ( $\text{m}^2/\text{ha}$ )	Volumen bruto de madera ( $\text{m}^3/\text{ha}$ )
A	Rodal abierto	55.2 <sup>a</sup>	38.0 <sup>a</sup>	462.4 <sup>a</sup>
	Rodal intermedio	51.1 <sup>b</sup>	58.5 <sup>b</sup>	795.2 <sup>b</sup>
	Rodal cerrado	39.8 <sup>c</sup>	119.2 <sup>c</sup>	784.3 <sup>b</sup>
	F (P)	70.0 (<0.001)	165.8 (<0.001)	71.4 (<0.001)
B	Estepa	44.4 <sup>a</sup>	66.5 <sup>a</sup>	553.9 <sup>a</sup>
	Ecotono	53.0 <sup>b</sup>	77.3 <sup>b</sup>	807.4 <sup>b</sup>
	F (P)	60.2 (<0.001)	8.2 (0.0142)	96.2 (<0.001)
A x B	F (P)	14.7 (0.001)*	0.8 (0.4571)	19.7 (0.001)*



**Figure 4.** Relación proyectada de la diversidad (línea continua) y el volumen bruto de madera (línea discontinua) con el índice de densidad del rodal (IDR) en los rodales de *P. ponderosa* de la estepa (línea roja) y el ecotono bosque-estepa (línea negra) en la Estancia 'El Retiro'.

**Figure 4.** Projected relationship of diversity (solid line) and gross timber volume (dashed line) with the stand density index (IDR) in the *P. ponderosa* stands of the steppe (red line) and the forest-steppe ecotone (black line) in the 'El Retiro' Farm.

La relación entre la diversidad de especies y el volumen bruto de madera se ajustó a una función exponencial negativa cuando las variables se expresaron en términos absolutos ( $R^2=0.562$ ) y relativos ( $R^2=0.834$ ) (ANOVA,  $P<0.05$ ). Si el volumen bruto de madera  $\leq 400$   $m^3/ha$ , la diversidad de especies  $\sim 4$ , mientras que si el volumen bruto de madera  $>400$ , la diversidad de especies  $\sim 1$  (Figura 3b). A medida que se produce una ganancia de una unidad relativa de volumen bruto de madera tiene lugar una pérdida de una unidad relativa de diversidad de especies más grande (Figura 3c). La diversidad taxonómica y la producción de madera, en función de la densidad del rodal, se correlacionaron en forma negativa. Los rodales experimentaron cambios muy marcados de diversidad de especies y volumen bruto de madera a partir de IDR  $\sim 400$ . En el ecotono, para IDR  $<400$ , la diversidad de especies  $\sim 3.8$  y el volumen bruto de madera  $\sim 530$   $m^3/ha$ , mientras que para IDR  $>400$ , la diversidad de especies  $\sim 1.1$  y el volumen bruto de madera  $\sim 900$   $m^3/ha$ . En la estepa herbácea arbustiva, para IDR  $<400$ , la diversidad de especies  $\sim 3.2$  y el volumen bruto de madera  $\sim 400$   $m^3/ha$ , mientras que para IDR  $>400$ , la diversidad de especies  $\sim 1.1$  y el volumen bruto de madera  $\sim 690$   $m^3/ha$  (Figura 4).

## DISCUSIÓN

El contenido de humedad del suelo fue equivalente en los rodales abierto, intermedio y cerrado, a pesar de que las mayores tasas de interceptación, evapotranspiración y consumo de agua de una canopia más densa reducen la cantidad de agua que alcanza el piso del bosque (Le Maitre et al. 1999; Weigandt et al. 2015). Sin embargo, una canopia más densa

también disminuye la temperatura del aire debido a la mayor reflexión y absorción de la radiación solar, lo que reduce la evaporación y compensa la menor entrada de agua (Baldocchi et al. 1986; Canham et al. 1990; Geiger et al. 2003). La humedad de suelo en los rodales de la estepa fue menor que en los del ecotono, probablemente debido a una menor precipitación. En esta región existe una disminución adiabática intensa de la precipitación hacia el este causada por la subsidencia, asociada a la cordillera de los Andes, del aire húmedo proveniente del Pacífico (Paruelo et al. 1998; Smith and Evans 2007; Garreaud et al. 2013).

Al mismo tiempo, el menor contenido de humedad del suelo de la estepa fue compatible con el menor índice de sitio en comparación con el del ecotono, debido a la dependencia de la calidad de sitio con la disponibilidad de agua (Nyland 2016). La mayor densidad y cobertura de los rodales también provocó el aumento de la frecuencia de hojarasca y suelo desnudo. La menor temperatura en el piso del bosque, asociada al cierre de la canopia, retardaría la descomposición microbiana y promovería la alta cobertura y profundidad de la capa de acículas de pino, que actúan como una barrera para la germinación y el establecimiento de las plantas (Dang et al. 2009; Martínez et al. 2014).

A medida que *P. ponderosa* se volvió estructuralmente más dominante, la diversidad de familias y especies del sotobosque disminuyó. La menor diversidad de los rodales intermedio y cerrado, en comparación con la de la vegetación de referencia y el rodal abierto, se debería a la restricción de las plantas a desarrollarse con

menor intensidad de luz y proporción de la longitud de onda roja (Shelton et al. 1987; Schmitt and Wulff 1993). La escasez de luz que se produce a medida que se desarrolla la canopia induce cambios morfológicos y fisiológicos adaptativos en las plantas para capturar más eficientemente este recurso (Bijlsma and Loeschcke 1997; Coomes and Grubb 2000; Lindht et al. 2003; Badyaev 2005; Sørensen and Loeschcke 2007). Sin embargo, las hierbas y arbustos que caracterizan la estepa y el ecotono, adaptadas a la mayor radiación solar de los sitios abiertos, la aridez (Soriano and Sala 1983; Sala et al. 1989; Aguiar et al. 1996), el frío (Dezzotti et al. 2021) y la herbivoría (Golluscio et al. 2011) serían incapaces de tolerar la disminución extrema de la irradiancia asociada al aumento del área foliar que les impone el dosel de los árboles.

El aumento de la cobertura del dosel también se correlacionó con la disminución de la similitud en relación a la vegetación de referencia, asociada a la variación de la composición y frecuencia de las especies comunes. No se observaron efectos diferentes de la mayor cobertura de los rodales de la estepa y el ecotono sobre la diversidad de plantas. A pesar de que en el ecotono hay una mayor cantidad de especies que podrían tener la capacidad de sobrevivir en ambientes con menos intensidad de luz (Dezzotti et al. 2021), el efecto de la alta cobertura de *P. ponderosa* inhibió su crecimiento y desarrollo de la misma manera que a las plantas de la estepa. La mayor riqueza de familias y especies en el ecotono, en comparación con la de la estepa, se debería a la convergencia de la distribución de plantas con adaptaciones diferentes a la aridez en esta área de transición ambiental (Farina 2006; Walz 2011; Tracz et al. 2019). Sin embargo, la menor dominancia de especies en la estepa, asociada a la menor equitatividad, determinó una diversidad equivalente en ambos tipos de vegetación.

La variación de la estructura de los rodales estuvo particularmente asociada a la disminución de la abundancia de arbustos. La reducción de la luz en el piso del bosque promueve cambios en las estrategias de las plantas vinculadas a los grupos ecológicos, sugiriendo que las especies individuales no pueden adaptarse a todo el rango de luz (Grime 2006). Los arbustos del área de estudio exhiben atributos ventajosos frente a los factores de estrés que caracterizan la región (e.g., tallos múltiples, forma compacta, longevidad,

reproducción vegetativa, protección de las yemas meristemáticas) (Soriano and Sala 1983; Aguiar et al. 1996; Lauenroth 1998; Golluscio et al. 2011; Oyarzabal et al. 2018). Sin embargo, la menor asignación al follaje de los arbustos en comparación con la de las hierbas, debido a la mayor fracción de biomasa en estructuras de apoyo, les reduciría la capacidad de mantener un balance de carbono positivo en condiciones de escasa luminosidad (Givnish 1988; Niinemets 2010).

En el rodal abierto, la mayor apertura del dosel en la estepa (clase de sitio III) en comparación con el ecotono (I) estaría asociado a la diferencia de crecimiento de los árboles en las distintas calidades de sitio (Loguercio et al. 2015). A medida que mejora la calidad, los árboles crecen a mayor velocidad y alcanzan mayor tamaño, y, en consecuencia, el dosel comienza a cerrarse antes. En este escenario se implementan mayor cantidad de raleos a lo largo del turno de corta (Davel et al. 2015). En los rodales más densos, los árboles que se desarrollan en sitios de menor calidad crecen menos, pero la diferencia se atenuaría porque, a partir de cierto umbral, la apertura del sitio está más influenciada por la cantidad que por el tamaño de las plantas (Davel et al. 2015).

Luego de un turno de corta de 45 años, la producción proyectada de madera menor en el rodal abierto se asociaría a la subocupación del sitio forestal, debido a la reducida densidad de árboles. A medida que el espacio de crecimiento se cubrió con una mayor cantidad de individuos en el rodal intermedio, el área basal y el volumen de madera aumentaron y sobrecompensaron la disminución del diámetro individual. La mayor abundancia de árboles en el rodal cerrado no aumentó la producción de madera, en comparación con la del intermedio, porque el efecto densidad-competencia redujo de forma proporcional el diámetro individual y produjo mortalidad (Weiner and Freckleton 2010). Este proceso está regulado por la ley del rendimiento final constante, que representa la biomasa máxima que puede alcanzar un determinado genotipo, en un ambiente particular a lo largo de un período de crecimiento (Weiner and Freckleton 2010).

La interacción del diámetro cuadrático medio y el volumen bruto de madera, entre la cobertura de sitio y el tipo de vegetación, se asociaría a la calidad de sitio. En los sitios abiertos (menor cobertura arbórea) y con mejor calidad de sitio (ecotono), los

árboles exhibieron el mayor diámetro como consecuencia de la mayor cantidad de recursos. A medida que aumentó la densidad de plantas y el dosel se cerró, la competencia intraespecífica aumentó intensamente y los recursos se volvieron escasos, incluso en la mejor calidad de sitio (Oliver and Larson 1996). Por esta razón, en el rodal cerrado no se manifestaron diferencias en el diámetro de los árboles entre los rodales de la estepa y el ecotono. La mayor diferencia de volumen entre los rodales de la estepa y del ecotono se observó en aquellos que presentaron densidad intermedia; es decir, en los rodales en los que la densidad se mantuvo dentro del esquema de manejo recomendado para *P. ponderosa* (Davel et al. 2015). En los mejores sitios y con una densidad adecuada, esta especie puede desarrollar su potencial de crecimiento; sin embargo, la productividad disminuye cuando el rodal está subocupado (rodal abierto) o presenta una densidad muy elevada (rodal cerrado) (Long 1985).

El balance entre el crecimiento máximo de los árboles individuales y total del rodal se alcanzaría con IDR ~800. Este criterio biológico de manejo permitiría, en función de la calidad de sitio, obtener un volumen neto de madera entre 450 y 700 m<sup>3</sup>/ha, que equivale a una productividad de 7.5 a 19.4 m<sup>3</sup>.ha<sup>-1</sup>.año<sup>-1</sup> al alcanzar un turno de corta entre 61 y 36 años, respectivamente (Davel et al. 2015; Loguercio et al. 2015). La rentabilidad de este esquema es positiva cuando se aplica a un sitio de calidad II, con una tasa de descuento ≤5% y con los aportes económicos no reintegrables nacional y provinciales vigentes para raleo, poda y cosecha (Salvador et al. 2015). Sin embargo, la mayor cobertura de sitio y producción de madera asociada a un valor de IDR=800 (valores proyectados: ecotono, 972.5 m<sup>3</sup>/ha; estepa herbáceo arbustiva, 690.6 m<sup>3</sup>/ha) implica valores extremadamente bajos de diversidad en el rodal (valores proyectados: ecotono=1.3, estepa herbáceo arbustiva=1.1).

Desde el punto de vista de la conservación, los resultados de este estudio indican que la mejor opción es mantener IDR≤400 a lo largo del ciclo silvicultural para un desarrollo mayor de la vegetación en el piso del bosque. Esta vegetación del sotobosque no afectaría negativamente la producción forestal, en particular si los juveniles de pino se encuentran establecidos, debido a la naturaleza asimétrica con relación con el tamaño de la competencia interespecífica por la luz (Weiner 1990; Schwinning and Weiner 1998; Simonetti et al.

2013). Sin embargo, aunque no existen estudios que relacionen el IDR y los indicadores de rentabilidad en las plantaciones de *Pinus* de la Patagonia argentina, la producción tradicional de madera de calidad sería económicamente inviable con IDR<500, independientemente de la superficie, la calidad de sitio, la densidad inicial y el esquema de manejo de la plantación, las distancias de ésta a los centros urbanos prestadores de bienes y servicios. El valor actual de la madera no compensaría los costos de plantación y reposición, podas, raleos, tratamiento de residuos, cosecha final, prevención y control de incendios, y administración y amortización de los bienes de capital (Héctor Gonda com. pers.).

A escala de rodal, la compatibilidad entre la conservación de una mayor variedad de especies silvestres y la producción de madera requiere mantener rodales con una baja cobertura a lo largo del ciclo de corta. La correlación negativa existente entre los indicadores productivo y ambiental implicaría que no existe un régimen de manejo silvicultural que maximice en forma simultánea estos objetivos. A pesar de la multifuncionalidad del paisaje forestal, los rodales serían incapaces de proveer en forma simultánea niveles adecuados de madera y de diversidad biológica. Estos servicios ecosistémicos de aprovisionamiento y regulación serían mutuamente excluyentes, y, en consecuencia, no podrían ser suministrados en la magnitud deseada debido a que la prestación de un servicio se produce a expensas del otro, como lo demuestra la abundante literatura sobre la compensación de productos y servicios ecosistémicos (Turkelboom et al. 2018; Wang et al. 2019).

En la transición andina-extraandina de la Patagonia argentina, la discordancia primaria entre la conservación y la producción es de carácter climático y económico. Por un lado, esta región exhibe un clima que limita la sobrevivencia y el crecimiento de los árboles, debido a la aridez del verano, el frío del invierno y la amplitud diaria y estacional durante todo el año. Por otro lado, el valor actual de la madera implica una baja rentabilidad con esquemas basados en valores reducidos de densidad de rodal. A escala de paisaje existen estrategias silviculturales para promover el mantenimiento de la diversidad de especies, formas de vida y grupos ecológicos, asociadas a la planificación con modelos de hábitat de mosaico que proveen en forma continua rodales con una variedad de especies



arbóreas, edades, tamaños y fisonomía, y con espaciamiento amplio y rotación extendida (Brockerhoff et al. 2008; Bremer and Farley 2010). Sin embargo, es improbable que este enfoque compense los problemas que existen en la escala espacial inferior.

Las plantaciones forestales densas de la Patagonia argentina se asocian con la menor diversidad de plantas, insectos, aves y mamíferos nativos, y con la pérdida de especies raras y especialistas, en comparación con los valores de los sistemas originales y de las plantaciones ralas (Corley et al. 2006; Lantschner et al. 2008, 2012; Paritsis and Aysen 2008). Además, la aforestación de *Pinus* exhibe problemas ambientales vinculados con el aumento del riesgo de invasión biológica (Dezzotti et al. 2009; Raffaele et al. 2015) y de incendios forestales (Loguercio et al. 2011; Paritsis et al. 2018), y el aumento del consumo de agua (Gyenge et al. 2011). Sin embargo, la incompatibilidad espacial entre los usos

compartidos productivo y ambiental no implica desalentar *a priori* las iniciativas basadas en las plantaciones forestales. Esta actividad económica contribuye a resolver problemas ambientales, sociales y económicos graves, en particular en el escenario socio-ambiental actual caracterizado por el aumento de la población humana, el consumo de recursos y la destrucción de los bosques naturales. Es necesario continuar la investigación adaptativa y la práctica forestal para identificar, prevenir y mitigar los efectos ecológicos negativos de estos hábitats antropogénicos, y así lograr sistemas productivos tradicionales o mixtos con un mayor nivel de ajuste con el ambiente natural.

AGRADECIMIENTOS. Este estudio fue financiado por la Universidad Nacional del Comahue y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Le agradecemos a Estanislao Kocourek por permitirnos colectar la información en la Estancia 'El Retiro'.

## ABREVIATURAS

AB=área basal (m<sup>2</sup>/ha)  
 C=cantidad de niveles para 'cobertura de sitio' (n)  
 C<sub>s</sub>=índice de similitud de Sørensen  
 D=distancia entre árboles (m)  
 D<sub>r</sub>=densidad de árboles (individuos/ha)  
 D<sub>e</sub>=índice de diversidad  
 d<sub>g</sub>=diámetro cuadrático medio (cm)  
 D<sub>r</sub>=densidad relativa de árboles (%)  
 EBE=ecotono bosque-estepa  
 E<sub>e</sub>=equitatividad  
 EHA=estepa herbácea arbustiva  
 f<sub>h</sub>=factor de altura de los árboles (m/m)

h<sub>d</sub>=altura dominante (m)  
 IDR=índice de densidad del rodal  
 I<sub>5</sub>=longitud de 5 entrenudos por encima de 1.3 m (m)  
 IS<sub>20</sub>=índice de sitio (m)  
 N=cantidad de parcelas (n)  
 P=cantidad de niveles para 'tipo de vegetación' (n)  
 p<sub>i</sub>=frecuencia de la especie i (%)  
 r=cantidad de repeticiones (n)  
 RA=rodal abierto  
 RC=rodal cerrado  
 RI=rodal intermedio  
 S<sub>e</sub>=riqueza  
 S<sub>1</sub>=cantidad de especies de la comunidad 1 (n)  
 S<sub>2</sub>=cantidad de especies comunes entre 1 y 2 (n)  
 VR=vegetación de referencia

## REFERENCIAS

- Aguiar, M. R., J. M. Paruelo, O. E. Sala, and W. K. Lauenroth. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *J Veg Sci* 7:381-390. <https://doi.org/10.2307/3236281>.
- Andenmatten, E., and F. Letourneau. 2003. Predicción y proyección del rendimiento de pino ponderosa en las provincias de Chubut y Río Negro, Argentina. *Quebracho* 10:14-25.
- Andenmatten, E., and E. Getar. 2017. Piltriquitrón 3.0: simulador para el procesamiento de parcelas forestales, con trozado definido por el usuario. En *Patagonia: Pseudotsuga menziesii, Pinus ponderosa y P. contorta*. En Calamuchita: *P. ellioti* y *P. taeda*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Aubin, I., C. Messier, and A. Bouchard. 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biol Conserv* 141:2461-2476. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.007>.
- Badyaev, A. V. 2005. Role of stress in evolution: from individual adaptability to evolutionary adaptation. Pp. 277-302 en Hallgrímsson, B. and B. K. Hall (eds.). *Variation: a central concept in biology*. Elsevier, London, United Kingdom. <https://doi.org/10.1016/B978-012088777-4/50015-6>.
- Baldocchi, D., B. Hutchison, D. Matt, and R. Mcmillen. 1986. Seasonal variation in the statistics of photosynthetically active radiation penetration in an oak-hickory forest. *Agr Forest Meteorol* 36:343-361. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(84\)90069-8](https://doi.org/10.1016/0168-1923(84)90069-8).
- Bijlsma, R., and V. Loeschke. 1997. *Environmental stress, adaptation and evolution*. Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8882-0>.
- Bond, W. J. 2016. Ancient grasslands at risk. *Science* 351:120-122. <https://doi.org/10.1126/science.aad5132>
- Bonnesoeur, V., B. Locatelli, M. R. Guariguata, B. F. Ochoa-Tocachi, V. Vanacker, Z. Mao, A. Stokes, and S.-L. Mathez-Stiefel. 2019. Impacts of forests and forestation on hydrological services in the Andes: a systematic review. *Forest*

- Ecol Manag 433:569-584. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.033>.
- Bowman, D. M., A. Moreira-Muñoz, C. A. Kolden, R. O. Chávez, A. A. Muñoz, F. Salinas, A. González-Reyes, R. Rocco, F. de la Barrera, G. J. Williamson, N. Borchers, L. A. Cifuentes, J. T. Abatzoglou, and F. H. Johnston. 2019. Human-environmental drivers and impacts of the globally extreme 2017 Chilean fires. *Ambio* 48:350-362. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1084-1>.
- Braun, A., D. Troeger, R. García, M. Aguayo, R. Barra, and J. Vogt. 2017. Assessing the impact of plantation forestry on plant biodiversity: a comparison of sites in Central Chile and Chilean Patagonia. *Global Ecol Conserv* 10:159-172. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.006>.
- Bremer, L., and K. Farley. 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodivers Conserv* 19:3893-3915. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9936-4>.
- Brockerhoff, E., H. Jactel, J. A. Parrotta, C. P. Quine, and J. Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv* 17:925-951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>.
- Burkhardt, H. E., T. E. Avery, and B. P. Bullock. 2018. *Forest measurements*. Waveland Press, Illinois, USA.
- Cadotte, M. W., K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J Appl Ecol* 48:1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies, and P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can J Forest Res* 20:620-631. <https://doi.org/10.1139/x90-084>.
- Carnus, J.-M., J. Parrotta, E. Brockerhoff, M. Arbez, H. Jactel, A. Kremer, D. Lamb, K. O'Hara, and B. Walters. 2006. Planted forests and biodiversity. *J Forest* 104:65-77.
- CD. 2019. Inventario forestal de la Estancia 'El Retiro'. Departamento Forestal, Cátedra de Dasometría, Sede San Martín de los Andes. Universidad Nacional del Comahue, San Martín de los Andes, Argentina.
- CIEFAP. 2015. Evaluaciones ambientales estratégicas y programa de monitoreo de la biodiversidad en las plantaciones de la región Patagonia Andina. Proyecto de conservación de la biodiversidad en paisajes productivos forestales, GEF TF 090118, Centro de Investigación y Extensión Andino Patagónico, Esquel, Argentina.
- Clutter, J. L., J. C. Fortson, L. V. Peinar, G. H. Brister y R. L. Bailey. 1983. *Timber management: a quantitative approach*. John Wiley and Sons.
- Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecol Monogr* 70:171-207. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0171:IORCIF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0171:IORCIF]2.0.CO;2).
- Corley, J., P. Sackmann, V. Rusch, J. Bettinelli, and J. Paritsis. 2006. Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest Ecol Manag* 222:162-166. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.09.025>.
- Corley, J., R. Dimarco, D. Fischbein, M. Lantschner, A. Martínez, A. Masciocchi, A. Mattiacci, J. Paritsis, and J. Villacide. 2018. A synthesis on the impact of non-native conifer plantations on ant and beetle diversity in north-western Patagonia. *South Forests* 80:285-291. <https://doi.org/10.2989/20702620.2018.1432536>.
- Dang, C. K., M. Schindler, E. Chauvet, and M. O. Gessner. 2009. Temperature oscillation coupled with fungal community shifts can modulate warming effects on litter decomposition. *Ecology* 90:122-132. <http://doi.org/10.1890/07-1974.1>.
- Davel, M., G. Caballé, H. Gonda, L. Chauchard, R. Sbrancia, and L. Bulgarelli. 2015. Los tratamientos silvícolas. Pp. 191-243 in L. Chauchard, M. C. Frugoni and C. Nowak (eds.). *Manual de buenas prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia*. Ministerio de Agroindustria, Buenos Aires, Argentina.
- Defossé, G. E., G. A. Loguercio, F. J. Oddi, J. C. Molina, and P. D. Kraus. 2011. Potential CO<sub>2</sub> emissions mitigation through forest prescribed burning: a case study in Patagonia, Argentina. *For Ecol Manag* 261:2243-2254. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.11.021>.
- Dezzotti, A., R. Sbrancia, A. Mortoro, and C. Monte. 2009. Invasión biológica de *Pinus ponderosa* y *Pinus contorta*: estudio de caso de una plantación en la Patagonia noroccidental. *Inv Agrar - Sist Rec F* 18:181-191. <https://doi.org/10.5424/fs/2009182-01061>.
- Dezzotti, A., R. Sbrancia, A. Mortoro, and H. Attis Beltrán. 2017. Compatibilidad entre la conservación de la diversidad biológica y la producción en una plantación forestal de la Patagonia noroccidental argentina. *Cienc Invest For* 23: 33-48. <https://doi.org/10.52904/0718-4646.2017.465>.
- Dezzotti, A., A. Mortoro, A. Medina, R. Sbrancia, and H. Attis Beltrán. 2019. Plant richness and life form diversity along vegetation and forest use gradients in northwestern Patagonia of Argentina. *Cerne* 25:301-313. <http://doi.org/10.1590/01047760201925032645>.
- Dezzotti, A., A. Medina, and A. Mortoro. 2021. Clima y formas de vida de las plantas en la transición andina-extraandina de la Patagonia septentrional argentina. *B Soc Argent Bot* 56:1-23. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v56.n3.32588>.
- Diserud, O. H., and F. Ødegaard. 2007. A multiple-site similarity measure. *Biol Lett* 3:20-22. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0553>.
- Drakare, S., J. J. Lennon, and H. Hillebrand. 2006. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. *Ecol Lett* 9:215-227. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00848.x>.
- Evans, J. 2009. The history of tree planting and planted forests. Pp. 5-22 *en* J. Evans (ed.). *Planted forests: uses, impacts, and sustainability*. Food and Agriculture Organization of the United Nations / Centre for Agriculture and Bioscience International, Rome, Italy. <https://doi.org/10.1079/9781845935641.0000>.
- FAO. 2020. El estado de los bosques del mundo: los bosques, la biodiversidad y las personas. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. <https://doi.org/10.4060/ca8642es>.

- Farina, A. 2006. Principles and methods in landscape ecology. Springer, Amsterdam, The Netherlands.
- Farley, K. A., E. G. Jobbágy, and R. B. Jackson. 2005. Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. *Glob Change Biol* 11:1565-1576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01011.x>.
- Ferrere, P. A., M. Lupi, and T. Boca. 2015. Crecimiento del *Pinus radiata* sometido a diferentes tratamientos de raleo y poda en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Bosque* 36:423-434. <http://doi.org/10.4067/S0717-92002015000300009>.
- Filoso, S., M. O. Bezerra, K. C. B. Weiss, and M. A. Palmer. 2017. Impacts of forest restoration on water yield: a systematic review. *PLoS ONE*, 12, e0183210. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183210>.
- FIM. 2017. Update on global timber demand. FIM Services Limited. Glebe Barn, Burford, United Kingdom.
- Frazer, G. W., C. D. Canham, and K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, Canada.
- Gaitán, J., C. López, and D. Bran. 2009. Efectos del pastoreo sobre el suelo y la vegetación en la estepa patagónica. *Ci Suelo* 27:261-270.
- Garreaud, R., P. López, M. Minvielle, and M. Rojas. 2013. Large scale control on the Patagonian climate. *J Climate* 26: 215-230. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00001.1>.
- Geiger, R., R. H. Aron, and P. Todhunter. 2003. The climate near the ground. Rowman and Littlefield Publishers, Lanham, USA.
- Givnish, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust J Plant Physiol* 15:63-92. <https://doi.org/10.1071/PP9880063>.
- Golluscio, R. A., F. P. Cavagnaro, and M. D. Valenta. 2011. Arbustos de la estepa patagónica: ¿adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo? *Ecol Austral* 21:61-70.
- Gómez, C., N. C. Vallejos, and L. La Manna. 2013. Distribución y caracterización del daño ocasionado por *Pissodes castaneus* en plantaciones de *Pinus* spp. de la región Andino Patagónica Argentina. *Bosque* 34:343-351. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002013000300010>.
- González Díaz, E. F., and J. Ferrer. 1986. Geomorfología de la provincia del Neuquén. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires, Argentina.
- Greene, R. E., R. B. Iglay, K. O. Evans, D. A. Miller, T. B. Wigley, and S. K. Riffell. 2016. A meta-analysis of biodiversity responses to management of Southeastern pine forests: opportunities for open pine conservation. *For Ecol Manag* 360:30-39. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.007>.
- Grime, J. P. 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Wiley, New York, USA.
- Guerrero, P. C., and R. O. Bustamante. 2007. Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantations in Chile? Evidence from field and laboratory experiments. *For Ecol Manag* 253:97-102. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.006>.
- Gyenge, J. E., M. E. Fernández, J. Licata, M. Weigandt, B. J. Bond, and T. Schlichter. 2011. Uso del agua y productividad de los bosques nativos e implantados en el NO de la Patagonia: aproximaciones desde la ecología y la ecofisiología. *Ecol Austral* 21:271-284.
- Heinonen, T., T. Pukkala, L. Mehtatalo, A. Asikainen, J. Kangas, and H. Peltola. 2017. Scenario analyses for the effects of harvesting intensity on development of forest resources, timber supply, carbon balance and biodiversity of Finnish forestry. *Forest Policy Econ* 80:80-98. <https://doi.org/10.1007/BF00378959>.
- IBD. 2022. Flora del conoser. Instituto de Botánica Darwinian, Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales - CONICET. Buenos Aires, Argentina. URL: darwin.edu.ar.
- Iezzi, M., P. Cruz, D. Varela, C. De Angelo, and M. Di Bitetti. 2018. Tree monocultures in a biodiversity hotspot: impact of pine plantations on mammal and bird assemblages in the Atlantic Forest. *For Ecol Manag* 424:216-227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.049>.
- Iezzi, M., C. De Angelo and M. Bitetti. 2020. Tree plantations replacing natural grasslands in high biodiversity areas: how do they affect the mammal assemblage. *For Ecol Manag* 473:118303. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118303>.
- Iles, K. 2003. A sampler of inventory topics. Kim Isles and Associates Ltd., Nanimo. British Columbia, Canada. 869 pp.
- Jost, L., A. Chao, and R. L. Chazdon. 2011. Compositional similarity and  $\beta$  (beta) diversity. Pp. 66-84 *en* A. E. Magurran and B. J. McGill (eds.). Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Jürgensen, C., W. Kollert, and A. Lebedys. 2014. Assessment of industrial roundwood production from planted forests. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Keenan, R. J., G. A. Reams, F. Achard, J. V. de Freitas, A. Grainger, and E. Lindquist. 2015. Dynamics of global forest area: results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *For Ecol Manag* 352:9-20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.014>.
- Kent, M. 2011. Vegetation description and data analysis: a practical approach. Wiley-Blackwell, New York, USA.
- Lantschner, M. V., V. Rusch, and J. P. Hayes. 2011. Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. *Mammalia* 75:249-255. <https://doi.org/10.1515/mamm.2011.031>.
- Lantschner, M. V., V. Rusch, and J. P. Hayes. 2012. Habitat use by carnivores at different spatial scales in a plantation forest landscape in Patagonia, Argentina. *For Ecol Manag* 269:271-278. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.045>.
- Lantschner, M. V., V. Rusch, and C. Peyrou. 2008. Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in

- NW Patagonia. *Biodivers Conserv* 17:969-989. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9243-x>.
- Lauenroth, W. K. 1998. Guanacos, spiny shrubs and the evolutionary history of grazing in the Patagonian steppe. *Ecol Austral* 8:211-216.
- Le Maitre, D., D. Scott, and C. Colvin. 1999. A review of information on interaction between vegetation and groundwater. *Water* 25:137-152.
- Lewis, S. L., C. E. Wheeler, E. T. A. Mitchard, and A. Koch. 2019. Restoring natural forests is the best way to remove atmospheric carbon. *Nature* 568:5-28. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-01026-8>.
- Lindh, B. C., A. N. Gray, and T. A. Spies. 2003. Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: a trenching experiment in old-growth Douglas-fir forests. *Can J For Res* 33:2052-2057. <https://doi.org/10.1139/X03-120>.
- Liu, C. L., O. Kuchma, and K. V. Krutovsky. 2018. Mixed-species versus monocultures in plantation forestry: development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. *Global Ecol Conserv* 15:e00419. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00419>.
- Loguercio, G., H. Gonda, and A. Jovanovski. 2011. Necesidades de manejo de los bosques plantados en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. *Revista Producción Forestal* 1:13-17.
- Loguercio, G., M. C. Frugoni, and F. Letourneau. 2015. La calidad de sitio. Pp. 141-164 *en* L. Chauchard, M. C. Frugoni and C. Nowak (eds.). *Manual de buenas prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia*. Ministerio de Agroindustria, Buenos Aires, Argentina.
- Long, J. N. 1985. A practical approach to density management. *Forest Chron* 61:23-27. <https://doi.org/10.5558/tfc61023-1>.
- MAGyP. 2014. Argentina: plantaciones forestales y gestión sostenible. Unidad de Cambio Rural, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, Buenos Aires, Argentina.
- Martínez, A., A. Larrañaga, J. Pérez, E. Descals, and J. Pozo. 2014. Temperature affects leaf litter decomposition in low-order forest streams: field and microcosm approaches. *Fems Microbiol Ecol* 87:257-267. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12221>.
- McEwan, A., E. Marchi, R. Spinelli, and M. Brinket. 2020. Past, present and future of industrial plantation forestry and implication on future timber harvesting technology. *J For Res* 31:339-351. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-01019-3>.
- Niinemets, U. 2010. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecol Res* 25:693-714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>.
- Nyland, R. D. 2016. *Silviculture: concepts and applications*. Waveland Press, Illinois, USA.
- Oliver, C. D., and B. C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, USA.
- Overbeek, W., M. Kröger, and J. Gerber. 2012. An overview of industrial tree plantation conflicts in the global south: conflicts, trends, and resistance struggles. Environmental Justice Organisations, Liabilities and Trade, Washington, USA.
- Oyarzabal, M., J. Clavijo, L. Oakley, F. Biganzoli, P. Tognetti, I. Barberis, H. Maturo, R. Aragón, P. Campanello, D. Prado, M. Oesterheld, and R. León. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol Austral* 28:40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>.
- Paritsis, J., and M. Aizen. 2008. Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *For Ecol Manag* 255:1575-1583. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.015>.
- Paritsis, J., J. B. Landesmann, T. Kitzberger, F. Tiribelli, Y. Sasal, C. Quintero, R. Dimarco, M. Barrios-García, A. Iglesias, J. Diez, M. Sarasola, and M. Núñez. 2018. Pine plantations and invasion alter fuel structure and potential fire behavior in a Patagonian forest-steppe ecotone. *Forests* 9:117. <https://doi.org/10.3390/f9030117>.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. E. Sala, and R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol Austral* 8:85-101.
- Payn, T., J.-M. Carnus, P. Freer-Smith, M. Kimberley, W. Kollert, S. Liu, C. Orazio, L. Rodríguez, L. Neves, and M. J. Wingfield. 2015. Changes in planted forests and future global implications. *For Ecol Manag* 352:57-67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.021>.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson, and T. A. McMahon. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol Earth Syst Sc* 11:1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>.
- Penna, I. 2010. Understanding the FAO's 'wood supply from planted forests' projections. Centre for Environmental Management Monograph Series No. 2010/01. University of Ballarat, Victoria, Canada.
- Planear. 2022. Plantas endémicas de la Argentina. Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina. URL: [lista-planear.org](http://lista-planear.org).
- Raffaele, E., M. Núñez, and M. Relva. 2015. Plantaciones de coníferas exóticas en Patagonia: los riesgos de plantar sin un manejo adecuado. *Ecol Austral* 25:89-92. <https://doi.org/10.25260/EA.16.25.2.0.153>.
- Rago, M. 2021. Efectos del manejo silvícola y del ambiente lumínico sobre la vegetación en plantaciones de pino ponderosa en el noroeste patagónico. Tesis de doctorado. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional de Comahue, San Carlos de Bariloche. Pp. 202.
- Ramírez, D. 2016. Acorralados por los pinos: consecuencias del avance de la forestación en el Alto Paraná misionero. Pp. 111-138 *in* G. Merlinsky (ed.). *Cartografías del conflicto ambiental en Argentina II*. CLACSO - Fundación CICCUS, Buenos Aires, Argentina. <https://doi.org/10.2307/j.ctvt6rkxj.8>.
- Reineke, L. H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forest. *J Agric Res* 46:627-638.



- Sala, O. E., R. A. Golluscio, W. K. Lauenroth, and A. Soriano. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81:501-505. <https://doi.org/10.1007/BF00378959>.
- Salvador, G., L. L. Claps, S. Varela, and G. Melzner. 2015. Aspectos económicos del manejo forestal. Pp. 449-496 in L. Chauchard, M. C. Frugoni and C. Nowak (eds.). *Manual de buenas prácticas para el manejo de plantaciones forestales en el noroeste de la Patagonia*. Ministerio de Agroindustria, Buenos Aires, Argentina.
- SAMLA. 2004. Sistema de apoyo metodológico para laboratorio de análisis de suelos y aguas, vegetales y enmiendas orgánicas. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca, Alimentos y Forestación, Buenos Aires, Argentina.
- Santoandré, S., J. Filloy, G. Zurita, and I. Bellocq. 2019. Ant taxonomic and functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *For Ecol Manag* 437:304-313. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.01.021>.
- Schlichter, T., and P. Laclau. 1998. Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecol Austral* 8:285-296.
- Schmitt, J., and R. D. Wulff. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends Ecol Evol* 8:47-51. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90157-K](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90157-K).
- Schwinning, S., and J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113:447-455. <https://doi.org/10.1007/s004420050397>.
- Shelton, H. M., L. R. Humphreys, and C. Batello. 1987. Pastures in the plantations of Asia and the Pacific: performance and prospect. *Trop Grasslands* 21:159-168.
- Simberloff, D., M. Núñez, N. Ledgard, A. Pauchard, D. Richardson, M. Sarasola, B. Van Wilgen, S. Zalba, R. Zenni, R. Bustamante, E. Peña, and S. Ziller. 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecol* 35:489-504. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02058.x>.
- Simonetti, J. A., A. Grez, and C. Estadés. 2013. Providing habitat for native mammals through understory enhancement in forestry plantations. *Conserv Biol* 27:1117-1121. <https://doi.org/10.1111/cobi.12129>.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163:688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>.
- Smith, R. B., and J. P. Evans. 2007. Orographic precipitation and water vapor fractionation over the southern Andes. *J Hydrometeor* 8:3-19. <https://doi.org/10.1175/JHM555.1>.
- Smith D. M., B. C. Larson, M. J. Kelty, and P. M. Ashton. 1997. *The practice of silviculture: applied forest ecology*. Wiley, New York, USA.
- Sørensen, J. G., and V. Loeschcke. 2007. Studying stress responses in the post-genomic era: its ecological and evolutionary role. *J Biosci* 32:447-456. <https://doi.org/10.1007/s12038-007-0044-x>.
- Soriano, A., and O. E. Sala. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 56:9-15. <https://doi.org/10.1007/BF00036131>.
- Titeux, N., K. Henle, J-B. Mihoub, A. Regos, I. Geijzendorffer, W. Cramer, P. Verburg, and L. Brotons. 2017. Global scenarios for biodiversity need to better integrate climate and land use change. *Divers Distrib* 23:1231-1234. <https://doi.org/10.1111/ddi.12624>.
- Tracz, W., W. Ciurzycki, P. Zaniewski, Ł. Kwaśny, K. Marciszewska, and J. Mozgawa. 2019. Identification of zones with high potential for biological diversity on dormant forested landslides. *Eur J Forest Res* 138:363-373. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01170-w>.
- Turkelboom, F., M. Leone, S. Jacobs, E. Kelemen, M. García-Llorente, F. Baró, M. Termansen, D. Barton, P. Berry, E. Stange, M. Thoonen, Á. Kalóczkai, A. Vadineanu, A. Castro, B. Czúcz, C. Röckmann, D. Wurbs, D. Odee, E. Preda, E. Gómez-Baggethun, G. Rusch, G. Martínez Pastur, I. Palomo, J. Dick, J. Casaer, J. Van Dijk, J. Priess, J. Langemeyer, J. Mustajoki, L. Kopperoinen, M. Baptist, P. Peri, R. Mukhopadhyay, R. Aszalós, S. Roy, S. Luque, and V. Rusch. 2018. When we cannot have it all: ecosystem services trade-offs in the context of spatial planning. *Ecosyst Serv* 29:566-578. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.10.011>.
- Veldman, J. W., G. E. Overbeck, D. Negreiros, G. Mahy, S. Le Stradic, G. W. Fernandes, G. Durigan, E. Buisson, F. E. Putz, and W. J. Bond. 2015. Where tree planting and forest expansion are bad for biodiversity and ecosystem services. *BioScience* 65:1011-1018. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv118>.
- Walz, U. 2011. Landscape structure, landscape metrics and biodiversity. *Living Rev Landscape Res* 5:1-35. <https://doi.org/10.12942/lrlr-2011-3>.
- Wang, L., H. Zheng, Z. Wen, L. Liu, B. E. Robinson, R. Li, C. Li, and L. Kong. 2019. Ecosystem service synergies / trade-offs informing the supply-demand match of ecosystem services: framework and application. *Ecosyst Serv* 37: 1-1. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2019.100939>.
- Weigandt, M., J. Gyenge, M. E. Fernández, S. Varela, and T. Schlichter. 2014. Afforestations and wetlands, are they a good combination? Study of water fluxes in two cases of Patagonian wetlands. *Ecohydrology* 8:416-425. <https://doi.org/10.1002/eco.1512>.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant-populations. *Trends Ecol Evol* 5:360-364. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90095-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-U).
- Weiner, J., and R. P. Freckleton. 2010. Constant final yield. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:173-92. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144642>.
- Yue, C., H. P. Kahle, K. von Wilpert, and U. Kohnle. 2016. A dynamic environment-sensitive site index model for the prediction of site productivity potential under climate change. *Ecol Modelling* 337:48-62. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.005>.