

Acumulación de biomasa en juveniles de arbustos nativos expuestos a distintos niveles de luz asociados a esquemas de manejo forestal de coníferas exóticas

M. MELISA RAGO^{1,2,✉} & M. FLORENCIA URRETAVIZCAYA^{1,2}

¹ Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP), Esquel, Chubut, Argentina. ² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

RESUMEN. Las plantaciones de *Pinus ponderosa* establecidas en la estepa patagónica ponen en riesgo funciones ecosistémicas si no se las maneja apropiadamente. La respuesta de los arbustos ante las variaciones lumínicas que provocan las forestaciones e intervenciones silvícolas puede influir en su rol ecológico. En este trabajo evaluamos la dinámica de la acumulación de biomasa total de calafate (*Berberis microphylla*) y mamuel choique (*Adesmia volckmannii*) al 20, 60 y 100% de irradiancia, y su respuesta al aumento lumínico que sucedería luego de intervenciones como el raleo y la corta final. Para cada especie evaluamos 1) la relación entre la biomasa y el diámetro en la base del tallo, 2) la dinámica de la biomasa durante dos estaciones de crecimiento en las tres condiciones de irradiancia, y 3) la respuesta temprana al incremento lumínico en plantas sometidas a irradiancias del 20 y 60%. Además, 4) comparamos los niveles de irradiancia que supondrían los esquemas de manejo forestal propuestos para la región con los aquí evaluados. Para ambas especies, la biomasa y el diámetro se relacionaron linealmente, y la acumulación de biomasa fue menor en irradiancias del 20%. El calafate tendió a acumular más biomasa al 100%, y el mamuel choique, al 60%, aunque ninguna especie presentó diferencias entre dichas irradiancias. Mientras que el calafate proveniente del 20% de irradiancia solo incrementó su biomasa al aumentar la irradiancia al 100%, mamuel choique lo hizo al aumentarla al 60%. Estos resultados sugieren que ambas especies, al menos en la fase juvenil, podrían aclimatarse a la sombra, y que el mamuel choique respondería mejor ante incrementos parciales de luz (e.g., ante un raleo). La respuesta del calafate sugiere que el manejo propuesto, cuyos niveles de irradiancia serían menores que los aquí evaluados, no sería óptimo para su desarrollo.

[Palabras clave: *Berberis microphylla*, *Adesmia volckmannii*, irradiancia, raleo, corta final, plantaciones forestales, pino ponderosa, Patagonia]

ABSTRACT. Biomass accumulation in juvenile native shrubs exposed to different light levels associated to forest management schemes of exotic conifers. *Pinus ponderosa* plantations established in the Patagonian steppe put ecosystem functions at risk if they are not properly managed. The response of shrubs to light variations caused by forest plantations and forestry interventions may influence their ecological role. In this work we evaluated the total biomass accumulation dynamics of calafate (*Berberis microphylla*) and mamuel choique (*Adesmia volckmannii*) at 20, 60 and 100% irradiance, and their response to the light increase that would occur after interventions such as thinning and harvesting. For each species we evaluated 1) the relationship between biomass and diameter at the base of the stem, 2) the biomass dynamics during two growing seasons in the three irradiance conditions, and 3) the early response to light increase in plants subjected to irradiances of 20 and 60%. In addition, 4) we compared the levels of irradiance that the proposed forest management schemes for the region would suppose with those evaluated here. For both species, biomass and diameter were linearly related and biomass accumulation was lower at 20% irradiances. Calafate showed a tendency to accumulate more biomass at 100%, and mamuel choique, at 60%, although no species showed differences between these irradiances. Whereas calafate from 20% irradiance only increased its biomass by increasing irradiance to 100%, mamuel choique did so by increasing it to 60%. These results suggest that the two species, at least in the juvenile phase, may acclimate to shade, and that mamuel choique would respond better to partial increases in light, as in the case of thinning. The response of calafate suggests that the proposed management, which irradiance levels would be lower than those evaluated here, would not be optimal for its development.

[Keywords: *Berberis microphylla*, *Adesmia volckmannii*, irradiance, thinning, harvesting, forest plantation, ponderosa pine, Patagonia]

INTRODUCCIÓN

Las plantaciones forestales con coníferas exóticas establecidas en ambientes no boscosos alteran el ecosistema original, y ponen en riesgo funciones ecosistémicas si no se las maneja de manera adecuada (Thompson et al. 2014). La vegetación presente cumple un rol directo e indirecto en la funcionalidad de los ecosistemas al regular procesos ecosistémicos (e.g., el clima [mediante la fijación de carbono], los ciclos de los nutrientes y la descomposición) y proveer hábitat y alimento a otros taxones (Loreau et al. 2001; Neill and Puettmann 2013). Por lo tanto, su persistencia bajo el dosel forestal es fundamental, tanto para favorecer la funcionalidad del ecosistema como la estabilidad de la producción forestal (Mori et al. 2013; Polasky et al. 2008; Thompson et al. 2014). A través del manejo forestal se puede regular la disponibilidad de los recursos necesarios para que se desarrolle la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo (Cheng et al. 2017; Trentini et al. 2017; Wang et al. 2019). Sin embargo, para definir pautas de manejo forestal que permitan la persistencia de la vegetación nativa en plantaciones forestales se necesita conocer las características y requerimientos de las especies vegetales, y su respuesta a las intervenciones de manejo forestal.

En la Patagonia, las plantaciones con coníferas exóticas [principalmente de pino ponderosa (*Pinus ponderosa* P. Lawson and C. Lawson)] se establecen en áreas del ecotono y de la estepa (Bava et al. 2015), donde la vegetación se compone sobre todo de arbustos bajos y gramíneas (Soriano 1956; Oyarzabal et al. 2018). Entre las especies arbustivas se destacan el neneo (*Azorella prolifera* [Cav.] G.M. Plunkett and A.N. Nicolas), el mamuel choique (*Adesmia volckmannii* Phil.) y el calafate (*Berberis microphylla* G. Forst), y entre las gramíneas dominan el coirón blanco (*Festuca pallenscens* St. Ives Parodi), el coirón duro (*F. argentina* [Speg.] Parodi), el coirón amargo (*Pappostipa speciosa* [Trin. and Rupr.] Romaschenko) y el coirón llama (*P. humilis* [Cav.] Romaschenko) (Soriano 1956). En estos ambientes donde naturalmente no existía un componente arbóreo, la radiación solar resulta muy reducida, por lo cual se convierte en el principal factor limitante de la vegetación (Bremer and Farley 2010; Fernández et al. 2002). Se encontró que la riqueza y la cobertura de la comunidad de plantas, en general, disminuyen bajo el dosel de las plantaciones con coníferas exóticas en la región, con

cambios más abruptos en plantaciones densas que en ralas (Dezzotti et al. 2019; Fernández et al. 2002, 2006; Lantschner et al. 2008; Orellana and Raffaele 2012; Paritsis and Aizen 2008; Raffaele and Schlichter 2000; Rusch et al. 2004, 2015). Además, se halló que la disminución en la riqueza y la cobertura es lineal en función de la disminución de la radiación disponible, aunque la respuesta varía entre especies (Rago et al. 2021). Esta variación entre especies podría deberse a las particularidades de cada una, que le dan mayor o menor tolerancia a la sombra (Fernández et al. 2002, 2004; Rago 2021). Asimismo, para algunas gramíneas, como el coirón blanco, se determinó que hasta ciertos niveles de cobertura, los árboles actúan como facilitadores al reducir la demanda hídrica (Fernández et al. 2006).

Dado que el fin de estas plantaciones es la producción de madera aserrable, el manejo forestal propuesto en la zona maximiza el crecimiento individual en diámetro de los árboles más valiosos, con lo que se mantiene el rodal dentro de un rango de densidades que minimiza la competencia individual. Para ello, se utilizan índices de densidad relativa como el de Reineke [IDR], que emplea dos variables: el número de árboles/ha (N) y el diámetro cuadrático medio del rodal (DCM) (Reineke 1933). Además, se considera un diámetro de referencia de 25 cm para el pino ponderosa en la región (Gonda 2001).

$$\text{IDR} = N * (\text{DCM} / 25)^{1.7653} \quad \text{Ecuación 1}$$

El esquema de manejo propuesto y principalmente utilizado para pino ponderosa en la región inicia con una densidad de 1100 plantas/ha. La primera intervención se realiza cuando el diámetro medio del rodal ronda los 8-10 cm; consiste en un raleo a desecho, dejando 500-550 árboles/ha con poda hasta 2 m de altura. Luego, se realizan dos levantes de poda hasta alcanzar un fuste podado de 5.50 m, y dos raleos para regular la densidad entre 500 y 800 de IDR, del que surgen los primeros productos comerciales; por último, se realiza la cosecha utilizando un criterio financiero-tecnológico (Bava et al. 2016; Davel et al. 2015; Gonda 2001). Si bien esta propuesta solo tiene en cuenta la producción forestal, existe otra que promueve regular el IDR entre 500 y 700 para mantener algunas de las especies del sotobosque y no reducir drásticamente su abundancia (Bava et al. 2016). Sin embargo, se necesita avanzar en el conocimiento de las respuestas específicas de las distintas especies que conforman la comunidad en la que se

establecen las plantaciones para definir con mejor precisión los niveles de IDR óptimos. En este sentido, es importante considerar que si bien las intervenciones forestales (e.g., podas y raleos) favorecen el incremento de la radiación solar, las plantas deben aclimatarse a estas nuevas condiciones, y este proceso también dependerá de las particularidades de cada una (Cheng et al. 2017).

En la Patagonia, la mayoría de las plantaciones forestales actuales tienen entre 16 y 30 años y se encuentran en su primer ciclo de rotación (CIEFAP-UCAR 2017). Por lo tanto, aunque se encuentran en el período de conducción silvícola, muy pocas alcanzaron el momento de corta final y se conoce poco sobre la recuperación de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo luego de dichas intervenciones. En este trabajo nos propusimos evaluar la dinámica de la acumulación de biomasa total en la fase juvenil de dos especies arbustivas características del ambiente donde se establecen las plantaciones forestales con coníferas exóticas en la Patagonia: calafate (*Berberis microphylla*) y mamuel choique (*Adesmia volckmannii*), a distintos niveles de irradiancia, y su respuesta al aumento de la irradiancia que sucedería luego de las intervenciones forestales. Las dos especies son representativas de la vegetación en la cual se establecen las plantaciones forestales. El calafate es un arbusto siempreverde, espinoso, que puede alcanzar los 3 m de altura (Landrum 1999). Se destaca por el valor nutricional de sus bayas, con un contenido elevado de hidratos de carbono, ácidos orgánicos y compuestos fenólicos que le confieren buena capacidad antioxidante (Arena et al. 2012; Chamorro et al. 2019b). Las comunidades rurales usan mucho esta especie en alimentos, medicinas y otros usos (Chamorro et al. 2019a; Ochoa et al. 2019); también constituye un recurso alimenticio para la fauna silvestre. El mamuel choique es un arbusto caducifolio, espinoso, que puede alcanzar 1.5 m de altura (Ulibarri 1987). Es el arbusto leguminoso más conspicuo de la estepa patagónica, y se estima que cumple un rol central en la fijación de nitrógeno atmosférico (Golluscio et al. 2006, 2014). Además, estas especies son recursos leñeros clave debido a sus características combustibles (Cardoso et al. 2015). Estas y otras características de las especies seleccionadas contribuyen directa e indirectamente en diversas funciones y servicios ecosistémicos, por lo cual es fundamental que persistan en las áreas con plantaciones forestales. Para alcanzar el

objetivo general establecimos un ensayo en vivero con tres condiciones de irradiancia que simulaban condiciones del dosel forestal denso, ralo y sin dosel (20, 60 y 100% con respecto al cielo abierto, respectivamente). Para cada especie evaluamos: 1) la relación entre la biomasa y el diámetro en la base del tallo en plantas creciendo en los tres niveles de irradiancia, 2) la dinámica de la acumulación de biomasa durante dos estaciones de crecimiento en las tres condiciones de irradiancia, y 3) la respuesta temprana al incremento lumínico en plantas sometidas a irradiancias del 20 y 60%. Además, 4) comparamos los niveles de irradiancia que supondrían los esquemas de manejo forestal propuestos para la región con los aquí evaluados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar el crecimiento de las especies a distintos niveles de irradiancia instalamos un ensayo bajo condiciones semicontroladas en el espacio exterior del vivero del Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP), en Esquel, provincia de Chubut, Argentina (42°55'50.3" S - 71°21'51" O). La región en la cual ambas especies se desarrollan naturalmente y donde se establecen las plantaciones forestales, así como el vivero en donde realizamos este estudio, presenta un clima templado-mediterráneo; allí, los inviernos son fríos y lluviosos, y los veranos, secos y cálidos (Köppen and Geiger 1936). Las temperaturas medias máxima y mínima anuales son 14.3 y 2.7 °C, respectivamente, mientras que la precipitación media anual es 488 mm, según datos de la estación meteorológica del Servicio Meteorológico Nacional ubicada en el aeropuerto de Esquel, a 15 km del vivero del CIEFAP.

Diseño experimental

Para elegir el menor nivel de irradiancia (20%) se tuvo en cuenta el límite inferior de la cobertura del dosel de un rodal denso, definido en 80%, ya que coberturas superiores no son recomendables para el desarrollo del sotobosque (Rusch et al. 2015). Para elegir el siguiente nivel de irradiancia (60%) se consideró el valor intermedio entre dicho valor y una situación sin cobertura. Los niveles de irradiancia se lograron utilizando estructuras de 0.96 m² (120 cm de largo x 80 cm de ancho) y 80 cm de altura, revestidas con listones de madera y malla media sombra. La distancia entre listones permitió obtener los

niveles de irradiancia del 20% y del 60%. Para obtener el nivel de 100% de irradiancia no se revistió la estructura (Figura 1). Establecimos 6 estructuras por nivel de irradiancia. El porcentaje de irradiancia se corroboró midiendo la radiación fotosintéticamente activa con un ceptómetro (Cavadevises Ceptómetro Modelo BAR- RAD100), que integra el flujo de fotones en un metro lineal a través de 80 sensores integrados. Realizamos una medición en cada estructura una vez por mes, al mediodía, en días completamente soleados. Para la época estival se corroboraron los niveles del 20% y 60% de irradiancia; sin embargo, en los meses siguientes, los niveles obtenidos fueron menores para ambos casos, alcanzando 5% y 30%, respectivamente, en los meses de invierno. Esto se asocia a la variación en el ángulo con que llegan los rayos del sol debido a la latitud en esa época del año.

Las especies se cultivaron en macetas de 3.5 L (una planta por maceta) a partir de semillas recolectadas de plantas de poblaciones naturales en cercanías de Esquel durante el verano de 2016. El sustrato utilizado se compuso de dos partes de tierra negra, una de arena volcánica y una de turba de *Sphangum* sp. Esta mezcla es rica en nutrientes, presenta una aireación adecuada y buena retención de humedad. Mantuvimos la humedad de todas las macetas entre el 60 y 80% de su capacidad de campo reponiendo el agua necesaria, de modo tal que esta no fuese un factor limitante ni tampoco uno en exceso, ya que ambas especies son de ambientes semiáridos.

En octubre de 2017, cuando las plantas presentaban un año de edad, fueron procesadas 10 plantas por especie para caracterizar su condición previa al inicio del ensayo. Para calafate se obtuvo una biomasa total inicial promedio de 2.5 g, y para mamuel choique, de 2.9 g. En noviembre de 2017, 10 plantas por especie fueron asignadas al azar a cada una de

las seis estructuras de cada nivel de irradiancia, las que constituyeron las repeticiones del nivel de irradiancia correspondiente.

Muestras destructivos

A partir de noviembre de 2017 y durante dos estaciones de crecimiento, se sometió a las plantas a tres tratamientos: IR baja (20% de irradiancia), IR media (60% de irradiancia) e IR alta (100% de irradiancia). En distintos momentos durante las dos estaciones de crecimiento, una a dos plantas por especie y repetición fueron procesadas para obtener distintas variables de crecimiento (Rago 2021). Entre las variables obtuvimos el diámetro en la base del tallo de cada planta (medido con un calibre digital) y la biomasa total. Para calcular la biomasa total, todas las fracciones (i.e., hojas, tallo y raíz) de cada planta se secaron en estufa a 70 °C durante 48 h y luego se pesaron en una balanza de 0.0001 g de precisión. En total, procesamos 136 plantas por especie.

Muestras no destructivos

Al comienzo del ensayo, en noviembre de 2017, seleccionamos al azar 18 plantas de cada especie, una por cada repetición de los tratamientos IR baja, IR media, IR alta. A cada planta le marcamos (con marcador indeleble) el tallo en su base, a un centímetro del suelo. Cada 15 días entre noviembre de 2017 y enero de 2018, y luego mensualmente hasta marzo de 2019, en cada planta medimos el diámetro en la base del tallo; para ello usamos un calibre, tomamos dos mediciones en sentidos perpendiculares y promediamos ambos valores. En total, realizamos 17 mediciones en distintos momentos a lo largo de dos estaciones de crecimiento.

En agosto de 2018, al principio de la segunda estación de crecimiento, reubicamos 18 plantas de calafate y 12 plantas de mamuel choique



Figura 1. Estructuras para cada nivel de irradiancia.

Figure 1. Structures for each irradiance level.

entre las estructuras de irradiancia para simular distintas intervenciones de manejo como raleo y corta final. Para calafate, reubicamos 6 plantas creciendo en IR baja en IR media, y seis en IR alta, constituyendo los tratamientos Raleo (el cual simuló un raleo) y Corta final intensa (que simuló una corta final de alta intensidad), respectivamente, y reubicamos 6 plantas creciendo en IR media en IR alta, constituyendo el tratamiento Corta final suave (a modo de una corta final de baja intensidad). Para mamuel choique, reubicamos 6 plantas creciendo en IR baja en IR media, y 6 creciendo en IR media en IR alta, constituyendo los tratamientos Raleo y Corta final suave, respectivamente. En todos los casos seleccionamos al azar una planta de cada estructura del nivel de irradiancia correspondiente y ubicamos a cada una de ellas en una estructura diferente del nuevo nivel de irradiancia. De este modo, cada tratamiento contó con 6 repeticiones (Figura 2). A cada planta le marcamos con marcador indeleble el tallo en su base (a un centímetro del suelo), y una vez por mes medimos el diámetro en la base del tallo de cada planta con un calibre, tomando dos medidas en sentidos perpendiculares y luego promediando ambos valores. En total, realizamos 8 mediciones

en distintos momentos durante la segunda estación de crecimiento.

Análisis

Relación entre biomasa y diámetro. Con los datos de biomasa total y el diámetro en la base del tallo obtenidos a partir de los muestreos destructivos ($n=136$ para cada especie) realizamos un análisis de regresión para cada especie. La variable respuesta fue la biomasa total, y la variable predictora, el diámetro en la base del tallo. Para las dos especies, las variables respuesta y predictora debieron ser transformadas para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Para calafate se utilizó la raíz cuadrada, y para mamuel choique, el logaritmo natural de la variable + 1. Obtuvimos regresiones lineales (función `lm`, paquete `stats`) (R Core Team 2019) y corroboramos los supuestos de normalidad mediante la prueba Shapiro-Wilk (función `shapiro.test`, paquete `stats`) y de homocedasticidad mediante la prueba Breusch-Pagan (función `bptest`, paquete `lmtest`) (Zeileis and Hothorn 2002). Los análisis estadísticos se realizaron con el software R versión 4.1.2 (R Core Team 2021). Dado que el diámetro es una medida sencilla

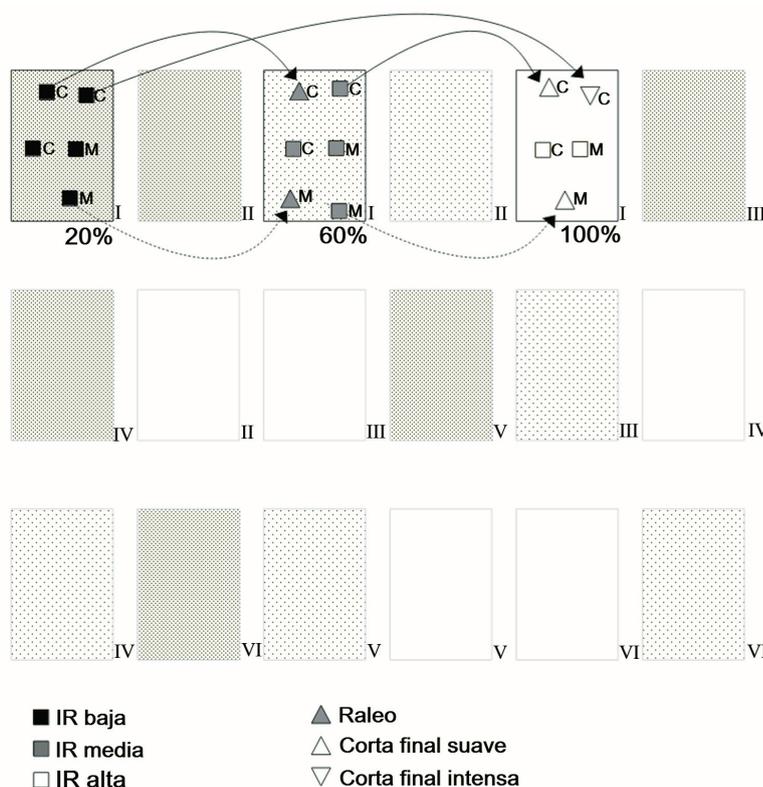


Figura 2. Esquema del diseño del ensayo con las seis estructuras para cada nivel de irradiancia. Los símbolos indican el tratamiento al cual fueron sometidas las plantas de calafate (C) y mamuel choique (M) durante las dos estaciones de crecimiento y los tratamientos a los que fueron sometidas durante la segunda estación de crecimiento luego de su reubicación (señalada con flechas). Para facilitar la interpretación, solo se representan las plantas de una repetición por tratamiento, mientras que efectivamente hubo seis repeticiones para cada tratamiento (de I a VI).

Figure 2. Scheme of the trial design with the six structures for each irradiance level. The symbols indicate the treatment to which the calafate (C) and mamuel choique (M) plants were subjected during the two growing seasons and the treatments to which they were subjected during the second growing season after their relocation (indicated by arrows). To facilitate interpretation, only plants with one replicate per treatment are represented, while there were actually six replicates for each treatment (from I to VI).

y no destructiva que permite realizar sucesivas mediciones en los mismos individuos, y que la biomasa implica un mayor procesamiento y la destrucción de las plantas medidas, esta relación se utilizó para los análisis de la dinámica de la acumulación de biomasa y de la respuesta al incremento lumínico.

Dinámica de acumulación de biomasa. Para cada una de las mediciones de diámetro realizadas en las plantas sometidas a los tratamientos IR baja, IR media, IR alta durante las dos estaciones de crecimiento, estimamos la biomasa total correspondiente por medio de las regresiones que obtuvimos en el objetivo específico 1. Realizamos un ANOVA independientemente para cada uno de los 17 tiempos relevados, utilizando como variable respuesta a la biomasa total y como factor tratamiento a la irradiancia con tres niveles (IR baja, IR media, IR alta) (función lm, paquete stats). Cuando el factor tratamiento mostró diferencias ($P < 0.05$), aplicamos la prueba de Bonferroni (función pairwise.t.test, paquete stats). Corroboramos los supuestos de normalidad y homocedasticidad como se indica en el apartado anterior.

Respuesta al incremento lumínico. Para cada una de las mediciones de diámetro realizadas en las plantas sometidas a los tratamientos Raleo, Corta final intensa y Corta final suave durante la segunda estación de crecimiento, estimamos la biomasa total correspondiente usando las regresiones obtenidas en el objetivo específico 1. Realizamos un ANOVA independientemente para cada uno de los 8 momentos relevados, y utilizamos como variable respuesta a la biomasa total y como factor tratamiento a la irradiancia con seis niveles (IR baja, IR media, IR alta, Raleo, Corta final intensa, y Corta final suave) en el caso de calafate, y con cinco (IR baja, IR media, IR alta, Raleo, y Corta final suave) en el caso de mamuel choique (función lm, paquete stats). Cuando el factor tratamiento mostró diferencias ($P < 0.05$), aplicamos la prueba de Dunnett (función DunnettTest, paquete DescTools) (Signorell et al. 2022), comparando contra IR alta. En el caso de mamuel choique,

realizamos una segunda prueba de Dunnett comparando contra IR media, dado que la biomasa total presentó los mayores valores en dicho tratamiento. Corroboramos los supuestos de normalidad y homocedasticidad como se indica en el apartado anterior.

Relación entre IDR e irradiancia. Para determinar los niveles de irradiancia que corresponderían a los niveles de IDR del esquema de manejo propuesto para pino ponderosa en la región, sin considerar y considerando al sotobosque (Bava et al. 2016), y para estimar los niveles de IDR que corresponderían a los niveles de irradiancia utilizados en este trabajo, utilizamos la regresión de Rago et al. (2021):

$$\text{Radiación difusa} = 97.75 - (0.12 * \text{IDR})$$

Ecuación 2

Para obtener dicha regresión se relevaron 80 parcelas en plantaciones de pino ponderosa en el noroeste de Chubut que presentaran manejo forestal y un amplio rango de estructuras. La radiación difusa se obtuvo como el porcentaje de radiación difusa anual, a partir del procesamiento de fotos hemisféricas (Rago et al. 2021). Si bien los niveles de irradiancia del presente trabajo se corroboraron con la medición de la radiación fotosintéticamente activa, existe una estrecha relación entre dicha variable y la radiación difusa (Roderick et al. 2001).

RESULTADOS

Relación entre biomasa y diámetro

Las dos especies analizadas presentaron buen ajuste de regresión lineal entre la biomasa total y el diámetro en la base de tallo para el rango de diámetro analizado. El rango osciló entre 1.73 y 10.49 mm para calafate y entre 2.32 y 8.96 mm para mamuel choique (Tabla 1).

Dinámica de acumulación de biomasa

Durante la primera estación de crecimiento (de octubre 2017 a agosto 2018) se observó la

Tabla 1. Regresiones lineales simples entre la biomasa total y el diámetro en la base del tallo para calafate (*Berberis microphylla*) y mamuel choique (*Adesmia volckmannii*).

Table 1. Simple lineal regressions between total biomass and diameter at the stem base for calafate (*Berberis microphylla*) and mamuel choique (*Adesmia volckmannii*).

Especie	Ecuación	R ²	P-valor
Calafate	$\sqrt{(\text{biomasa})} = -2.44 + 2.39 * \sqrt{(\text{diámetro})}$	0.88	<0.001
Mamuel choique	$\ln(\text{biomasa} + 1) = -1.18 + 1.88 * \ln(\text{diámetro} + 1)$	0.83	<0.001

mayor acumulación de biomasa total en ambas especies; la acumulación fue más notoria en calafate, alcanzando, en general, mayores valores de biomasa total (Figura 3). Desde enero de 2018 en calafate y desde diciembre de 2017 en mamuel choique se observó una tendencia a que la biomasa total sea menor en IR baja que en IR media e IR alta. Sin embargo, a partir de finales de enero 2018 en calafate y de febrero 2018 en mamuel choique se detectaron diferencias significativas entre tratamientos, que se mantuvieron durante el resto del ensayo. En calafate, la biomasa total en IR baja fue significativamente menor que en IR alta, y en algunos meses también fue

significativamente menor que en IR media (Figura 3a). En mamuel choique, la biomasa total en IR baja fue significativamente menor que IR media, y en algunos meses también fue significativamente menor que en IR alta (Figura 3b).

Respuesta al incremento lumínico

Las plantas sometidas al aumento de irradiancia respondieron de manera diferente según la especie y la condición inicial (Figura 4). En el caso de calafate, el tratamiento Raleo se diferenció significativamente de IR alta durante toda la segunda estación, manteniendo

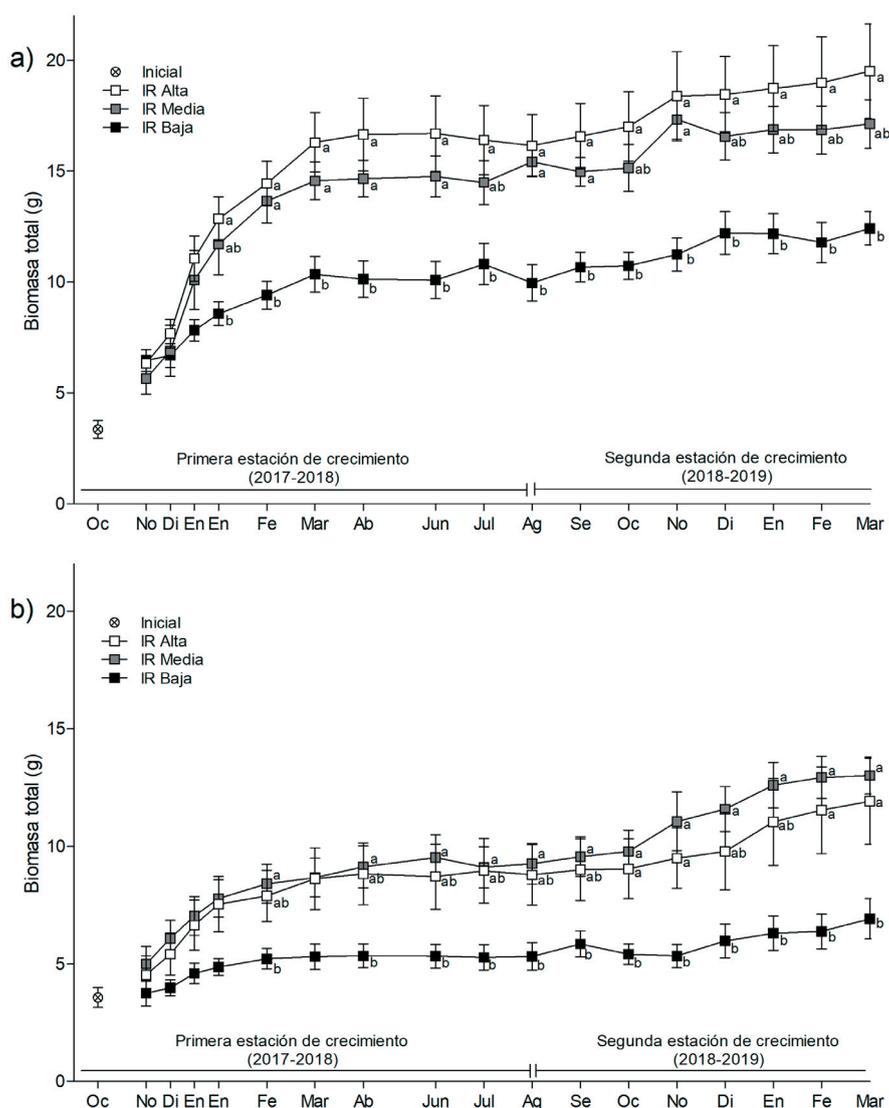


Figura 3. Biomasa total de (a) calafate (*Berberis microphylla*) y (b) mamuel choique (*Adesmia volckmannii*) para los tratamientos de irradiancia durante dos estaciones de crecimiento. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$) (prueba de Bonferroni).

Figure 3. Total biomass of (a) calafate (*Berberis microphylla*) and (b) mamuel choique (*Adesmia volckmannii*) for irradiance treatments during two growing seasons. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$) (Bonferroni test).

valores de biomasa total similares a los de IR baja, la cual también se diferenció de IR alta durante toda la estación. Al contrario, la biomasa total en el tratamiento Corta final intensa se diferenció significativamente de IR alta solo hasta noviembre de 2018, alcanzando en marzo de 2018 valores similares a los de IR media. En el tratamiento Corta final suave, la biomasa total no mostró diferencias significativas con IR alta, si bien se mantuvo siempre con valores similares a IR media

(Figura 4a). En el caso de mamuel choique, solo se detectaron diferencias significativas respecto a IR alta, para el tratamiento de Raleo en agosto y septiembre de 2018. Sin embargo, respecto a IR media, el tratamiento Raleo mostró diferencias significativas hasta noviembre de 2018, alcanzando valores cercanos a IR alta e IR media en marzo de 2019, mientras que IR baja mostró diferencias significativas durante toda la estación. Al contrario, en el tratamiento Corta final suave

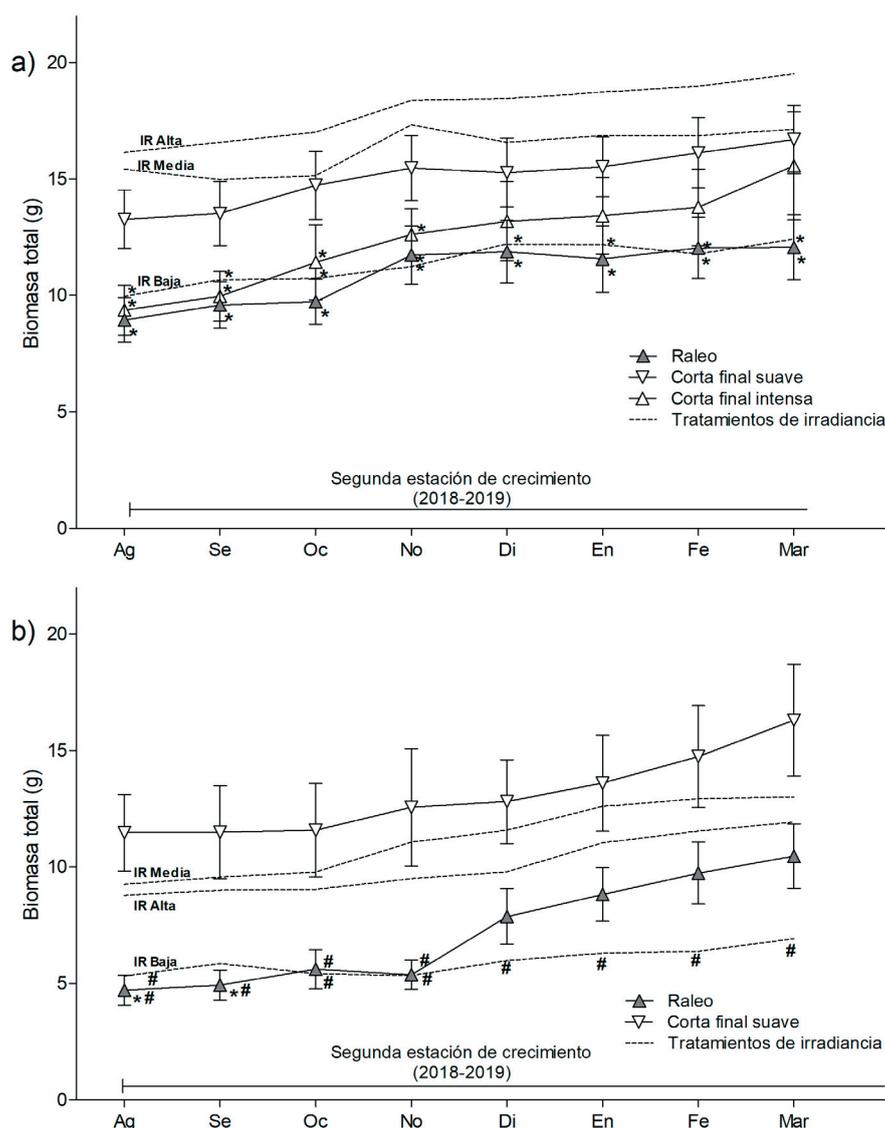


Figura 4. Biomasa total de (a) calafate (*Berberis microphylla*) y (b) mamuel choique (*Adesmia volckmannii*) para los tratamientos de irradiancia (IR baja, IR media e IR alta) y de las simulaciones de intervenciones (Raleo, Corta final suave y Corta final intensa) durante la segunda estación de crecimiento. * y # indican diferencias significativas ($P < 0.05$) respecto a IR alta e IR media, respectivamente (prueba de Dunnett).

Figure 4. Total biomass of (a) calafate (*Berberis microphylla*) and (b) mamuel choique (*Adesmia volckmannii*) for the treatments of irradiance (IR baja [low irradiance], IR media [mid irradiance] and IR alta [high irradiance]) and those of forest interventions simulations (Raleo [thinning], Corta final suave [low intense harvesting] and Corta final intensa [high intense harvesting]) during the second growing season. * and # indicate significant differences ($P < 0.05$) with IR alta and IR media, respectively (Dunnett test).

no se detectaron diferencias significativas respecto a IR media y mostró los mayores valores de biomasa total (Figura 4b).

Relación entre IDR e irradiancia

Los niveles de radiación difusa que habría bajo el esquema de manejo propuesto para pino ponderosa en la Patagonia rondarían entre el 38% y el 2%, mientras que los niveles de radiación establecidos en este ensayo se encontrarían en plantaciones con densidades del 315 al 648 IDR (Tabla 2). Si bien a partir de marzo de 2018 los niveles de radiación disminuyeron en el ensayo, obteniéndose valores de aproximadamente 30 y 5% en los tratamientos asignados a IR media e IR baja, respectivamente, a partir de agosto de 2018 comenzaron a incrementarse de nuevo.

Tabla 2. Estimaciones de la radiación difusa para los valores de IDR propuestos en el esquema de manejo de pino ponderosa en la Patagonia, y de los valores de IDR correspondientes a los niveles de irradiancia obtenidos en el ensayo, a partir de la siguiente regresión: radiación difusa=97.75-(0.12*IDR) (Rago et al. 2021).

Table 2. Diffuse radiation estimates for the RDI values proposed for the ponderosa pine management scheme in Patagonia, and estimation of the RDI values corresponding to the irradiance levels obtained in the trial, from the following regression: diffuse radiation=97.75-(0.12*RDI) (Rago et al. 2021).

Estimación	IDR	Radiación difusa (%)
A partir de esquema de manejo propuesto para la región	500	38
	700	14
	800	2
A partir de los niveles de irradiancia establecidos en el ensayo	315	60
	648	20

DISCUSIÓN

Para las dos especies analizadas, la acumulación de biomasa varió entre plantas sometidas a distintos niveles de irradiancia, con la menor acumulación de biomasa en irradiancias del 20% (IR baja). Si bien las especies no presentaron diferencias significativas entre irradiancias del 60% (IR media) y 100% (IR alta), se registró una mayor acumulación media de biomasa al 100% (IR alta) en calafate y al 60% (IR media) en mamuel choique. Esta tendencia se corresponde con la diferente respuesta al incremento en el nivel de irradiancia observada entre especies. Mientras que las plantas de calafate provenientes de una condición lumínica inicial del 20% de irradiancia solo incrementaron

significativamente su biomasa al ser reubicadas a niveles del 100% de irradiancia (Corta final intensa), las plantas de mamuel choique lo hicieron al ser reubicadas al 60% de irradiancia (Raleo). Estos resultados sugieren que si bien las dos especies podrían aclimatarse y mantener su productividad a niveles de irradiancia menores del 100% en la fase juvenil, la respuesta ante el incremento lumínico sería más eficiente para mamuel choique cuando los niveles de irradiancia no fuesen totales, como en el caso de un raleo.

El rol ecológico de muchos arbustos, al estar fuertemente asociado a su tamaño, puede verse afectado por su capacidad de respuesta ante las variaciones lumínicas que provocan las plantaciones forestales y las intervenciones silvícolas. Los arbustos proveen de refugio y alimento a los animales silvestres, y la producción de frutos es generalmente mayor en plantas grandes (Neill and Puettmann 2013; Wender et al. 2004). Además, los arbustos cumplen un rol significativo en la fijación de carbono, asociada directamente a la biomasa (Chojnacky and Milton 2008). Por lo tanto, es importante que la disponibilidad de recursos en las plantaciones de pino ponderosa sea suficiente para que los arbustos mantengan tasas de crecimiento positivas. Asimismo, la persistencia de los arbustos en los sistemas forestales es importante para contribuir a la resiliencia del sistema. Este trabajo indica que las especies analizadas tienen diferente capacidad para aclimatarse a irradiancias menores del 100% y para responder al incremento de la radiación en la fase juvenil de su desarrollo. Los resultados observados para calafate, además, coinciden con observaciones a campo, en plantaciones de pino ponderosa, en las cuales se observó una correlación positiva entre la cobertura de calafate y la radiación difusa (Rago et al. 2021). Al contrario, para mamuel choique no se detectó correlación entre su abundancia y la radiación difusa a campo (Rago et al. 2021). Si bien mamuel choique presentó menor biomasa en irradiancias del 20% (IR baja), también mostró una capacidad de recuperación rápida al incrementarse los niveles de irradiancia al 60% (Raleo), lo cual podría asociarse con que no se hayan encontrado correlaciones significativas entre su cobertura y la radiación difusa en las plantaciones evaluadas. Asimismo, esto podría estar indicando que, al menos en la fase juvenil, las irradiancias intermedias favorecen al mamuel choique. Algo similar se detectó para el coirón blanco,

para el cual el balance entre las interacciones de facilitación y competencia serían neutras a positivas hasta un umbral del 70% de cobertura en plantaciones de pino ponderosa en la Patagonia (Fernández et al. 2006). Cabe aclarar que para distintas especies se detectó que cuando la razón entre el peso total de la planta y el volumen de la maceta supera los 2 g/L, puede haber un efecto sobre el desarrollo vegetal (Poorter et al. 2012); por lo tanto, el tamaño de las macetas utilizadas puede haber influido en el desarrollo de las plantas. Sin embargo, en este trabajo controlamos la disponibilidad de agua y utilizamos un sustrato rico en nutrientes, asimismo, dado que estas especies presentan un desarrollo en profundidad de sus raíces, se priorizó la altura de las macetas que fue de 30 cm de alto; por lo tanto, de existir un efecto, es posible que haya sido mínimo (Poorter et al. 2012). Es importante considerar este aspecto en futuros ensayos con otras especies o etapas avanzadas de su desarrollo.

La respuesta de la vegetación del estrato herbáceo-arbustivo ante intervenciones forestales como el raleo es compleja y varía con las condiciones iniciales, la intensidad de la intervención y el tiempo desde su implementación (Cheng et al. 2017; Trentini et al. 2017; Wang et al. 2019). Mientras que en algunos casos se detectó una recuperación inmediata de la vegetación luego de intervenciones de raleo (Cheng et al. 2017; Trentini et al. 2017), en otros casos se verificó una reducción inicial de la vegetación y su recuperación luego de 5 a 7 años post-tratamiento (Davis and Puettmann 2009; Wang et al. 2019). Las reducciones iniciales de la vegetación suelen ser consecuencia de la maquinaria utilizada en las intervenciones y la caída de los árboles que causan daños sobre todo a los arbustos, ya que al estar en una posición elevada de la canopia son más susceptibles al daño (Davis and Puettmann 2009). Sin embargo, a nivel fisiológico, se determinó que el raleo puede modificar la capacidad fotosintética de la vegetación del sotobosque al provocar cambios en el área foliar específica y en la concentración de clorofila, lo cual promueve una mayor tasa fotosintética inmediatamente después del raleo (Cheng et al. 2017). Es posible que el aumento de la biomasa observado en las especies analizadas al incrementarse la disponibilidad lumínica se explique también por cambios a nivel morfológico y fisiológico. En este sentido, se estableció que en estas

especies, el área foliar específica y la razón de área foliar suelen incrementarse al bajar el nivel de irradiancia (Rago 2021). Posiblemente, estas condiciones iniciales influyan en la capacidad fotosintética y, por ende, en la acumulación de biomasa observada luego de su reubicación en condiciones con mayor nivel de irradiancia. Asimismo, las respuestas diferentes de cada especie analizada sugiere que tendrían estrategias adaptativas particulares, lo que contribuiría a aumentar la complejidad de la comunidad vegetal luego de las intervenciones forestales (Cheng et al. 2017).

Dado que las intervenciones forestales provocan cambios en el ambiente lumínico y también en otras variables como la temperatura, la humedad y los nutrientes del suelo (Cheng et al. 2017; Trentini et al. 2017; Wang et al. 2019), es importante complementar a futuro este ensayo con ensayos a campo para evaluar la respuesta de los arbustos a la combinación de las variables afectadas por el manejo forestal. Para ello, la biomasa se puede cuantificar por medio de mediciones directas o a partir de modelos alométricos, que están bien desarrollados para especies arbóreas, pero tienen una alta incertidumbre en especies arbustivas, en particular en individuos con múltiples tallos (Conti et al. 2019). Sin embargo, la variable más importante para estimación la biomasa en especies arbustivas a nivel global es el diámetro en la base del tallo (Conti et al. 2019), lo que coincide con la relación estrecha encontrada entre el diámetro en la base del tallo y la biomasa total en las plantas analizadas; por lo tanto, sería una variable útil para complementar este trabajo con mediciones a campo. Además, dado que el manejo propuesto para las plantaciones de pino ponderosa en la región presentaría niveles de irradiancia inferiores a los niveles establecidos para este ensayo, sería clave profundizar en la respuesta de estas y de otras especies, a otros niveles de irradiancia y, también, en distintas etapas de su desarrollo. Esta información permitiría comprender mejor la respuesta de las especies nativas y su capacidad de aclimatación a las condiciones actuales de las plantaciones forestales, y a definir otras alternativas de manejo forestal. En este sentido, la menor acumulación de biomasa al 20% de irradiancia (IR baja) para ambas especies y la baja capacidad de respuesta del calafate al aumentar la irradiancia desde el 20% al 60% (Raleo) sugieren que el manejo propuesto a densidades entre 500 y 700 IDR no sería el óptimo para el buen desarrollo de

esta especie. En consecuencia, sería esencial considerar otros esquemas de manejo más favorables para que desarrolle la vegetación del sotobosque y, por ende, para mantener las funciones ecosistémicas sin ir en detrimento de la producción forestal. Una alternativa que ha sido evaluada para un sitio de calidad alta es mantener el rodal entre 300 y 500 IDR; en estas condiciones se observó que los árboles alcanzan mayores valores de diámetro y altura en menos tiempo que a densidades entre 500 y 700, aunque el volumen sea menor (Gonda et al. 2007). Asimismo, los sistemas silvopastoriles, que reúnen en una misma unidad de terreno la producción silvícola y la ganadera (Caballé et al. 2016; Letourneau et al. 2010), implican

menores densidades de plantación y, por lo tanto, podrían constituir alternativas factibles para mantener la producción forestal y las funciones ecosistémicas, siempre y cuando el componente ganadero del sistema se regule con estos objetivos.

AGRADECIMIENTOS. Las autoras agradecemos a Melanie Paz por su colaboración en las mediciones durante el ensayo y a Stefano Gianolini por su colaboración en la preparación del ensayo. Esta investigación se llevó a cabo en el plan de beca de Doctorado CONICET-SCTIPyC del Chubut de M. Melisa Rago y fue financiada por el Proyecto UE-CONICET 4116/16.

REFERENCIAS

- Arena, M. E., P. Postemsky, and N. R. Curvetto. 2012. Accumulation patterns of phenolic compounds during fruit growth and ripening of *Berberis buxifolia*, a native Patagonian species. *New Zealand Journal of Botany* 50:15-28. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2011.638644>.
- Bava, J. O., G. A. Loguercio, I. A. Orellana, M. F. Ríos Campano, M. M. Davel, H. Gonda, L. Heitzmann, M. Gómez, M. A. González, G. Salvador, and G. Zacconi. 2016. Evaluación ambiental estratégica Patagonia Andina. Una visión sobre dónde y cómo forestar. CIEFAP-FUNDFEAEP, Esquel, Chubut, Argentina. Bava, J. O., G. A. Loguercio, and G. Salvador. 2015. ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. *Ecología Austral* 25:101-111. <https://doi.org/10.25260/EA.16.25.2.0.155>.
- Bremer, L. L., and K. A. Farley. 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation* 19:3893-3915. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9936-4>.
- Caballé, G., M. E. Fernández, J. Gyenge, V. Lantschner, V. Rusch, F. Letourneau, and L. Borrelli. 2016. Silvopastoral Systems Based on Natural Grassland and Ponderosa Pine in Northwestern Patagonia, Argentina. Pp. 89-115 in P. Peri, F. Dube and A. Varella (eds.). *Advances in Agroforestry. Silvopastoral Systems in Southern South America*. Springer, Suiza. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8>.
- Cardoso, M. B., A. H. Ladio, S. M. Dutrus, and M. Lozada. 2015. Preference and calorific value of fuelwood species in rural populations in northwestern Patagonia. *Biomass and Bioenergy* 81:514-520. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2015.08.003>.
- Chamorro, M. F., A. Ladio, and S. Molares. 2019a. Patagonian Berries. An ethnobotanical approach to exploration of their nutraceutical potential. Pp. 50-69 in J. L. Martínez, A. Muñoz-Acevedo and M. Rai (eds.). *Ethnobotany: local knowledge and traditions*. CRC Press, Boca Raton, USA. <https://doi.org/10.1201/9780429424069-4>.
- Chamorro, M. F., G. Reiner, C. Theoduloz, A. Ladio, G. Schmeda-Hirschmann, S. Gómez-Alonso, and F. Jiménez-Aspee. 2019b. Polyphenol composition and (bio)activity of *Berberis* species and wild strawberry from the Argentinean Patagonia. *Molecules* 24:1-24. <https://doi.org/10.3390/molecules24183331>.
- Cheng, C., Y. Wang, X. Fu, M. Xu, X. Dai, and H. Wang. 2017. Thinning effect on understory community and photosynthetic characteristics in a subtropical *Pinus massoniana* plantation. *Canadian Journal of Forest Research* 47: 1104-1115. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0082>.
- Chojnacki, D. C., and M. Milton. 2008. Measuring Carbon in Shrubs. *Field Measurements for Forest Carbon Monitoring*. Pp. 45-72 in C. M. Hoover (ed.). *Field measurements for forest carbon monitoring: A landscape-scale approach*. Springer, New York, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8506-2_5.
- CIEFAP-UCAR. 2017. Inventario nacional de plantaciones forestales. Inventario de plantaciones forestales en secano. Región Patagonia. MINAGRI, Argentina.
- Conti, G., L. D. Gorné, S. R. Zeballos, M. L. Lipoma, G. Gatica, E. Kowaljow, J. I. Whitworth-Hulse, A. Cuchietti, M. Poca, S. Pestoni, and P. M. Fernandes. 2019. Developing allometric models to predict the individual aboveground biomass of shrubs worldwide. *Global Ecology and Biogeography* 28:961-975. <https://doi.org/10.1111/geb.12907>.
- Davel, M., G. Caballé, H. Gonda, L. Chauchard, and R. Sbrancia. 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*. MINAGRI, Buenos Aires, Argentina.
- Davis, L. R., and K. J. Puettmann. 2009. Initial response of understory vegetation to three alternative thinning treatments. *Journal of Sustainable Forestry* 28:904-934. <https://doi.org/10.1080/10549810903344611>.
- Dezzotti, A., A. Mortoro, A. Medina, R. Sbrancia, and H. A. Beltrán. 2019. Plant richness and life form diversity along vegetation and forest use gradients in Northwestern Patagonia of Argentina. *Cerne* 25:301-313. <https://doi.org/10.1590/01047760201925032645>.
- Fernández, M. E., J. E. Gyenge, G. Dalla Salda, and T. M. Schlichter. 2002. Silvopastoral systems in northwestern

- Patagonia I: growth and photosynthesis of *Stipa speciosa* under different levels of *Pinus ponderosa* cover. *Agroforestry Systems* 55:27-35. <https://doi.org/10.1023/A:1020238330817>.
- Fernández, M. E., J. E. Gyenge, and T. M. Schlichter. 2004. Shade acclimation in the forage grass *Festuca pallescens*: Biomass allocation and foliage orientation. *Agroforestry Systems* 60:159-166. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.000013276.68254.78>.
- Fernández, M. E., J. E. Gyenge, and T. M. Schlichter. 2006. Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, part 1: Positive balance between competition and facilitation. *Agroforestry Systems* 66:259-269. <https://doi.org/10.1007/s10457-005-0590-x>.
- Golluscio, R. A., R. Irueta, and P. A. Cipriotti. 2014. The elusive quantification of nitrogen fixation in xeric shrubs: The case of *Adesmia volckmannii*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of Arid Environments* 111:22-26. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.07.006>.
- Golluscio, R., A. Faigón, and M. Tanke. 2006. Spatial distribution of roots and nodules, and $\delta^{15}\text{N}$ evidence of nitrogen fixation in *Adesmia volckmannii*, a Patagonian leguminous shrub. *Journal of Arid Environments* 67:328-335. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.02.005>.
- Gonda, H. 2001. Manejo de Pino Ponderosa. Modelo preliminar para plantaciones en sitios de calidad media en la Patagonia andina. *Patagonia Forestal* 3:7-10.
- Gonda, H., G. Cortés, J. Bava, and G. Loguercio. 2007. Ensayo de Raleo en un rodal de pino ponderosa en Abra Ancha: Resultados a los 10 años. *Actas Ecoforestar*.
- Köppen, W., and R. Geiger 1936. *Das geographische System der Klimate*. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Landrum, L. R. 1999. Revision of *Berberis* (Berberidaceae) in Chile and Adjacent Southern Argentina. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:793-834. <https://doi.org/10.2307/2666170>.
- Lantschner, M. V., V. Rusch, and C. Peyrou. 2008. Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodiversity and Conservation* 17:969-989. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9243-x>.
- Letourneau, F., G. Caballé, E. Andenmatten, and N. De Agostini. 2010. Simulación de manejo silvícola en base a umbrales de cobertura en sistemas silvopastoriles compuestos por *Festuca pallescens* y *Pinus ponderosa*. *Primer Congreso Internacional Agroforestal Patagónico* 277:283-298. <https://doi.org/10.52904/0718-4646.2011.372>.
- Loreau, M., B. Schmid, D. Tilman, D. A. Wardle, S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, and D. Raffaelli. 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294:804-808. <https://doi.org/10.1126/science.1064088>.
- Mori, A. S., T. Furukawa, and T. Sasaki. 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88:349-364. <https://doi.org/10.1111/brv.12004>.
- Neill, A. R., and K. J. Puettmann. 2013. Managing for adaptive capacity: thinning improves food availability for wildlife and insect pollinators under climate change conditions. *Canadian Journal of Forest Research* 43:428-440. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0345>.
- Ochoa, J. J., E. L. N. Moncunill, J. G. Puntieri, B. S. Güenuleo, S. E. Stefe, M. L. Cardozo, F. Neranzi Barriga, E. E. Martínez, S. Torrego, and S. Naón. 2019. Saberes locales y frutos comestibles de plantas nativas en la Comarca Andina Del Paralelo 42° (Patagonia, Argentina). *Ethnoscientia* 4:1-9. <https://doi.org/10.22276/ethnoscientia.v4i1.247>.
- Orellana, I. A., and E. Raffaele. 2012. Effect of *Pseudotsuga menziesii* Plantations on Vascular Plants Diversity in Northwest Patagonia, Argentina. Pp. 195-208 in G. A. Lameed (ed.). *Biodiversity Enrichment in a Diverse World*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/3088>.
- Oyarzabal, M., J. Clavijo, L. Oakley, F. Biganzoli, P. Tognetti, I. Barberis, H. M. Maturo, R. Aragón, P. I. Campanello, D. Prado, M. Oesterheld, and R. J. C. León. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:040-063. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.0.399>.
- Paritsis, J., and M. A. Aizen. 2008. Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management* 255:1575-1583. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.015>.
- Polasky, S., E. Nelson, J. Camm, B. Csuti, P. Fackler, E. Lonsdorf, C. Montgomery, D. White, J. Arthur, B. Garber-Yonts, R. Haight, J. Kagan, A. Starfield, and C. Tobalske. 2008. Where to put things? Spatial land management to sustain biodiversity and economic returns. *Biological Conservation* 141:1505-1524. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.03.022>.
- Poorter, H., J. Bühler, D. Van Dusschoten, J. Climent, and J. Postma. 2012. Pot size matters: A meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology* 39:839-850. <https://doi.org/10.1071/FP12049>.
- R Core Team. 2021. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Raffaele, E., and T. Schlichter. 2000. Efectos de las plantaciones de pino ponderosa sobre la heterogeneidad de micrositios en estepas del noroeste patagónico. *Ecología Austral* 10:151-158.
- Rago, M. M. 2021. Efectos del manejo silvícola y del ambiente lumínico sobre la vegetación en plantaciones de pino ponderosa en el noroeste patagónico. Doctora en biología. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina. Pp. 203.
- Rago, M. M., M. F. Urretavizcaya, and G. E. Defossé. 2021. Relationships among forest structure, solar radiation, and plant community in ponderosa pine plantations in the Patagonian steppe. *Forest Ecology and Management* 502. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119749>.
- Reineke, H. L. 1933. Perfecting a Stand-Density Index for Even- Aged Forests. *Journal of Agricultural Research* 46:

627-638.

- Roderick, M. L., G. D. Farquhar, S. L. Berry, and I. R. Noble. 2001. On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia* 129:21-30. <https://doi.org/10.1007/s004420100760>.
- Rusch, V., M. Sarasola, J. Corley, and T. Schlichter. 2004. Sustentabilidad de las Plantaciones de Coníferas Introducidas en la región Andino Patagónica: Biodiversidad e Invasión. Reporte final PIA 01/00. Bariloche, Argentina.
- Rusch, V., A. Vila, B. Marques, and V. Lantschner. 2015. Conservación de la biodiversidad en sistemas productivos. Fundamentos y practicas aplicadas a forestaciones del noroeste de la Patagonia. MINAGRI-UCAR, Buenos Aires, Argentina.
- Signorell, A., et al. 2022. DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.45.
- Soriano, A. 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* 10:323-348.
- Thompson, I. D., K. Okabe, J. A. Parrotta, E. Brockerhoff, H. Jactel, D. I. Forrester, and H. Taki. 2014. Biodiversity and ecosystem services: lessons from nature to improve management of planted forests for REDD-plus. *Biodiversity and Conservation* 23:2613-2635. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0736-0>.
- Trentini, C. P., P. I. Campanello, M. Villagra, L. Ritter, A. Ares, and G. Goldstein. 2017. Thinning of loblolly pine plantations in subtropical Argentina: Impact on microclimate and understory vegetation. *Forest Ecology and Management* 384:236-247. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.040>.
- Ulibarri, E. A. 1987. Las especies de *Adesmia* de la serie *Microphyllae* (Leguminosae-Papilionoideae). *Darwiniana* 27: 315-388.
- Wang, D., O. A. Olatunji, and J. Xiao. 2019. Thinning increased fine root production, biomass, turnover rate and understory vegetation yield in a Chinese fir plantation. *Forest Ecology and Management* 440:92-100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.012>.
- Wender, B. W., C. A. Harrington, and J. C. Tappeiner. 2004. Flower and fruit production of understory shrubs in western Washington and Oregon. *Northwest Science* 78:124-140.
- Zeileis, A., and T. Hothorn. 2002. Diagnostic Checking in Regression Relationships. *R News* 2:7-10.