

ARTÍCULOS

Tendencias sucesionales de los bosques montaños subtropicales del noroeste argentino

Successional patterns of subtropical montane forest from northwestern Argentina

Julietta Carilla ^{**}, Ricardo Grau ^a*Autor de correspondencia: ^a CONICET, Universidad Nacional de Tucumán, Instituto de Ecología Regional, cc 34 (4107) Yerba Buena, Tucumán, Argentina, julietacarilla@yahoo.com.ar

SUMMARY

Subtropical montane forests from NW Argentina are characterized by a mosaic of different forest unities originated after grazing pressure reduction in different successional stages. This study analyzed successional trajectory of four forest situations, in terms of composition, structure and demography; including three secondary forest situations dominated by *Alnus acuminata*, *Crinodendron tucumanum* and *Podocarpus parlatorei*, and one old growth forest situation dominated by Myrtaceae family species. Ten permanent plots established at 1,700 m asl in Sierra San Javier, Tucumán, were permanently monitored in 1991 and re-measured in 1996, 2001 and 2007. *Alnus acuminata* and *C. tucumanum* secondary forests presented a fast accumulation of biomass, reaching 181 t/ha in few decades. *P. parlatorei* forests reached high values of biomass (393 t/ha), similar to those reached by Myrtaceae forest (418 t/ha). However, in both situations, forest biomass decreased due to the mortality of pioneer species that accumulated great amount of basal area and to the low recruitment of old growth forest species. We conclude that despite variability in change rates, secondary forest tended to converge in composition towards more diverse Myrtaceae forest with slow replacement of old growth species and high understory treelet recruitment, as *Solanum grossum*. These long term studies are useful to understand montane forest dynamic and their ecosystems services, such as their effect in carbon sequestration, watershed protection and regional biodiversity conservation.

Key words: biomass, permanent plots, *Podocarpus parlatorei*, secondary succession, demographic rates.

RESUMEN

Los bosques montaños subtropicales del noroeste argentino forman un mosaico de diferentes unidades boscosas originadas por la reducción de la presión ganadera en distintas etapas sucesionales. Este estudio analizó la trayectoria sucesional de cuatro situaciones boscosas con diferente composición, estructura y demografía, incluyendo tres situaciones de bosques secundarios dominados por *Alnus acuminata*, *Crinodendron tucumanum* y *Podocarpus parlatorei*, y una de bosques maduros dominados por mirtáceas. Se monitorearon 10 parcelas permanentes establecidas en 1991 en la sierra de San Javier, Tucumán a 1.700 m s.n.m., y remeidas en 1996, 2001 y 2007. Los bosques secundarios de *A. acuminata* y *C. tucumanum* acumularon biomasa rápidamente, alcanzando 181 t/ha en pocas décadas. Los bosques de *P. parlatorei* alcanzaron valores elevados de biomasa (393 t/ha), similar a los bosques maduros de mirtáceas (418 t/ha). En ambas situaciones disminuyó la biomasa debido a la muerte de especies pioneras que acumularon gran cantidad de área basal y al reducido reclutamiento de especies arbóreas sucesionalmente tardías. Se concluyó que, a pesar de la variabilidad en las tasas de cambio, los bosques secundarios tendieron a converger composicionalmente hacia bosques de mirtáceas, con un lento reemplazo de especies de bosque maduro y un abundante reclutamiento de especies de sotobosque, destacándose *Solanum grossum*. Estos estudios a largo plazo son útiles para entender la dinámica de los bosques de montaña y sus servicios ecosistémicos, como su efecto sobre la fijación de carbono, protección de cuencas fluviales y conservación de la biodiversidad regional.

Palabras clave: biomasa, parcelas permanentes, *Podocarpus parlatorei*, sucesión secundaria, tasas demográficas.

INTRODUCCIÓN

En muchas regiones montañosas tropicales y subtropicales, tierras forestales marginales previamente usadas para actividades agrícolas y ganaderas están siendo abandonadas como consecuencia de diferentes procesos socioeconómicos (Aide y Grau 2004, Clark *et al.* 2009). Esto, sumado a decisiones de manejo que excluyen áreas de uso productivo para fines conservacionistas, represen-

tan una oportunidad para la recuperación de formaciones boscosas que proveen servicios ecosistémicos importantes como la protección de cuencas (Grau *et al.* 2008), producción de madera (Guariguata y Ostertag 2001), recuperación de la biodiversidad local (Grau *et al.* 2007), conectividad de fragmentos de bosque (Chazdon 2003) y, en forma creciente, captación de carbono atmosférico en forma de biomasa (Silver *et al.* 2001, Grau *et al.* 2004).

Este es el caso de los bosques subtropicales de mon-

taña del noroeste argentino o yungas, que tienen gran importancia ecológica regional principalmente por su alta biodiversidad y por su rol en la regulación de las principales cuencas hídricas (Huzinger 1997). En sincronía con la reducción regional del pastoreo, el piso montano superior de las yungas argentinas muestra procesos de expansión de bosques (Grau 1985). Entre los 1.600 y 2.000 m s.n.m. esta dinámica tiene como resultado un mosaico de pastizales, arbustales y bosques de distinta edad sucesional dominados por diferentes especies pioneras como *Podocarpus parlatorei* Pilg. y *Alnus acuminata* H.B.K. (Cabrera 1976, Arturi *et al.* 1998, Brown *et al.* 2001).

La sierra de San Javier representa uno de los sitios mejor estudiados dentro de esta ecoregión. Estudios basados en sensores remotos muestran que durante las últimas décadas, la cobertura forestal de la sierra aumentó (Grau *et al.* 2008). El mosaico de fisonomías boscosas del bosque montano superior fue bien descrito a principios de los años 90 (Arturi *et al.* 1998, Carilla *et al.* 2006) cuando se establecieron parcelas permanentes que son utilizadas en el presente análisis. El monitoreo de parcelas permanentes permite evaluar los cambios florísticos y estructurales del bosque de manera precisa, y cuantificar las tasas de recuperación durante procesos sucesionales. La mayoría de los estudios sobre dinámica de bosques neotropicales basados en parcelas permanentes se desarrollan en bosques húmedos de tierras bajas (Phillips y Gentry 1994, Phillips *et al.* 1994, Condit 1995, Condit *et al.* 1995, Finegan y Delgado 2000). Este sistema de parcelas, representativo de distintas unidades fisonómicas y con 16 años de datos de cambio, contribuye a expandir los conocimientos de dinámica en bosques de montaña, comparativamente mucho menos estudiados; y representa el estudio basado en parcelas permanentes de más longitud temporal en esta ecoregión.

La hipótesis que se puso a prueba es que las tendencias sucesionales de composición, estructura y demografía están influidas por la historia de uso del suelo y de colonización temprana por distintas especies; y que bosques secundarios de distintos orígenes y composición tienden a converger sucesionalmente hacia la composición del bosque maduro. Para esto, se plantearon los siguientes objetivos específicos: 1) analizar los patrones temporales de composición, demografía y estructura de parcelas de bosque secundarios y maduros representativos del bosque montano superior de las yungas; 2) estimar la biomasa acumulada por estos bosques y su importancia relativa en el balance de carbono; y 3) analizar, en detalle, la dinámica poblacional de la especie dominante, *Podocarpus parlatorei*, y su importancia en la dinámica del bosque.

MÉTODOS

Área de estudio. Los bosques estudiados están ubicados en el Parque Sierra San Javier (26° 47' S y 65° 22' O), área protegida desde el año 1973, perteneciente a la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina (figura 1). La

sierra está situada a 13 km del Gran San Miguel de Tucumán (cerca de un millón de habitantes) y, a pesar del elevado índice de urbanización registrado en los últimos 30 años, también se registró un incremento en el área boscosa (Grau *et al.* 2008). Antes de la creación del parque, el principal uso de la tierra era el pastoreo (ovino y vacuno) y su gradual eliminación resultó en un mosaico de pastizales, arbustales y bosques con diferentes edades de abandono (Grau 1985, Moyano y Movia 1989, Arturi *et al.* 1998, Grau *et al.* 2010). Actualmente, el manejo del bosque se limita a la exclusión del ganado y la supresión del fuego. La zona donde se establecieron las parcelas está alejada de la influencia antrópica directa y son infrecuentes disturbios de grandes escalas que afectan la vegetación.

El clima es de tipo subtropical con estación seca, las precipitaciones medias anuales para el área de estudio son 1.500 mm aproximadamente. Las precipitaciones son principalmente estivales; en invierno vientos húmedos del sur y este, condensan la humedad al chocar contra las laderas, originando precipitación horizontal, correspondiente al 20 % de las precipitaciones totales (Huzinger 1997) y ocasionalmente nieva. La temperatura promedio anual es de 14 °C, con máximas cercanas a 30 °C (diciembre – enero) y mínimas bajo 0 (julio - agosto) y con heladas frecuentes en invierno. Desde la década del 50, el noroeste argentino ha experimentado un aumento de las precipitaciones estivales del 20 % aproximadamente (Minetti y Vargas 1997, Villalba *et al.* 1998) asociado a cambios en los patrones de circulación atmosférica (Labraga 1997).

La vegetación corresponde al bosque montano superior de las yungas argentinas (Cabrera y Willink 1980). Las especies arbóreas características de estos bosques son *Alnus acuminata*, *Crinodendron tucumanum* Lillo y *Podocarpus parlatorei* en estadios tempranos – intermedios de sucesión, e *Ilex argentina* Lillo, *Prunus tucumanensis* Lillo, *Cedrela lilloi* C. DC., *Juglans australis* Griseb y especies de la familia Myrtaceae en etapas sucesionales tardías y bosques maduros (Grau *et al.* 2010). Los arbustales están dominados por *Baccharis articulata* (Lam.) Pers., *B. tucumanensis* Hook. et Arn. (Asteraceae) y *Chusquea lorantiana* Griseb. (Bambuceae) y los pastizales por *Festuca hieronymi* Hack., *Deyeuxia polygama* (Griseb.) Parodi y *Stipa eriostachya* Kunth (Poaceae) (Giusti *et al.* 1997).

En 1991 se establecieron 10 parcelas permanentes en diferentes situaciones boscosas: dos dominados por *A. acuminata*, dos por *C. tucumanum*, cuatro por *P. parlatorei* y dos bosques maduros dominados por especies de la familia Myrtaceae. El tamaño de las parcelas fue de 0,12 a 0,48 ha, organizadas en cuadrantes contiguos de 400 m² (20x20 m, de 4 a 12 cuadrantes), abarcando un área total de 2,68 ha (cuadro 1). En cada parcela se identificaron todos los árboles, marcados con chapas numeradas y mapeados en sistema de coordenadas X-Y. Se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los árboles vivos \geq 10 cm. Las parcelas fueron remedidas en diciembre de 1996, 2001 y 2007 (5, 10 y 16 años desde su establecimiento).

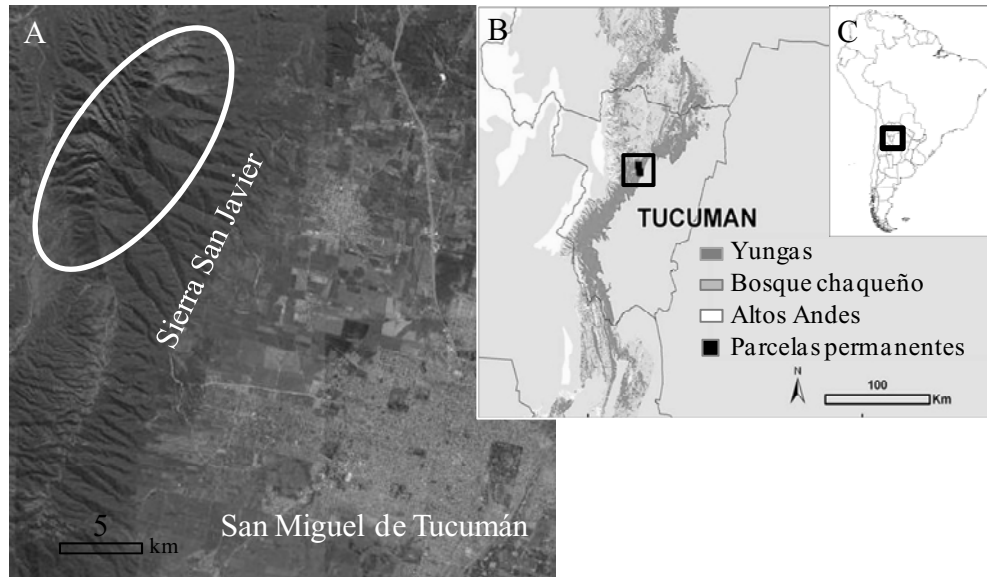


Figura 1. Área de estudio. A) Imagen Spot de la zona de San Javier, Tucumán. El oval blanco indica la ubicación de las parcelas. B) Mapa de la provincia de Tucumán (cartografía: SIGA ProYungas), el cuadrado negro indica la posición de la figura A. B) Mapa de América del Sur, el cuadrado negro indica la ubicación de la figura B.

Study area. A) Spot image of San Javier, Tucumán. The white oval delimits permanent plot localization. B) Map of Tucumán Province (Cartography SIGA ProYungas), the black square indicates figure A location. C) Map of South America, the black square indicates figure B location.

Más información sobre las parcelas permanentes se puede encontrar en Arturi *et al.* (1998) y Carilla *et al.* (2006).

Se incluye un análisis detallado de la sucesión secundaria de *P. parlatorei* a nivel poblacional, enfocado en la estructura de tamaños, biomasa aérea y crecimiento anual, dada su importancia relativa en la dinámica del bosque. *Podocarpus parlatorei* es una especie pionera que se establece en los primeros estadios de sucesión y persiste hasta etapas sucesionales intermedias – tardías, coexistiendo con especies típicas del bosque maduro. Su longevidad y tolerancia limitada a la sombra le confiere características de especie pionera-longeva. Es dispersada por aves y su establecimiento es favorecido por la presencia de arbustos y bosques abiertos de *A. acuminata* (Grau 2006).

La edad de los bosques fue estimada por Carilla *et al.* (2006) basada en técnicas dendrocronológicas para los bosques de *A. acuminata* y *P. parlatorei*, complementando con relaciones diámetro/crecimiento, también usadas para los bosques de *C. tucumanum* y mirtáceas. Las muestras fueron tomadas con barreno de incremento de los individuos más grandes de cada bosque, montadas, pulidas y contados los anillos de crecimiento. Se promedió la edad estimada de los árboles más viejos por bosque; las edades variaron desde 45 años para el bosque más joven (de *A. acuminata* joven) a más de 500 años para los bosques maduros de mirtáceas (cuadro 1).

Análisis de datos. Con el propósito de explorar las relaciones florísticas y tendencias composicionales de las especies estructuralmente dominantes, se calculó el índice

de distancia de Bray Curtis (Legendre y Legendre 1998). Posteriormente se hizo un ordenamiento de “escalamiento multidimensional no-métrico” (NMDS) para reducir la dimensionalidad de la matriz de similitud (Kruskal y Wish 1978). Las trayectorias de cambio en la composición de especies se indicaron mediante “vectores sucesionales” representados por flechas. El escalamiento multidimensional no-métrico es una de las técnicas de ordenamiento más usadas para comunidades, porque es robusto e independiente a supuestos sobre distribución de especies a lo largo de los gradientes subyacentes al ordenamiento (McCune y Grace 2002). La matriz de similitud entre parcelas en 1991, 1996, 2001 y 2007 se basó en la composición de “especies de dosel”, definidas como aquellas que en condiciones características de buen desarrollo superan los 12 m (cuadro 2). Para las corridas de escalamiento multidimensional no-métrico se usaron las coordenadas originadas de una corrida con modo autopiloto en PC-ord 5.0 (McCune y Mefford 1999), con la opción lento y completo (corridas reales = 40 e iteraciones máximas = 400). Los ejes del ordenamiento se rotaron para lograr la dirección de la mayor variación con el eje horizontal (*varimax rotation*). El porcentaje de la variación de los datos originales explicado por el ordenamiento se calculó con correlaciones Pearson *r* entre los valores de los ejes en el espacio de ordenamiento y la distancia en la matriz original (McCune y Grace 2002). El estrés final del ordenamiento para la configuración de dos dimensiones fue menor a 20, lo que indica un ajuste relativamente bueno entre la configuración del gráfico y la matriz de Bray Curtis, y fue signifi-

Cuadro 1. Características estructurales y demográficas de los bosques estudiados.
 Structural and demographic characteristics of the studied forests.

Bosque	Sup. cuad.	N° cuad. (años)	Edad (años)	Densidad		Cambio densidad	TM	TR	TC	AB		Cambio AB	Biom.		Cambio biomasa	Riqueza	
				1991	2007					1991	2007		1991	2007		1991	2007
<i>A. acuminata</i> joven	0,24	6	45	496	471	-5,04	1,69	1,37	1,53	15,7	21,2	34,7	95,1	137,5	44,6	1,8	2,5
<i>A. acuminata</i> viejo	0,24	6	85	346	613	77,11	3,14	6,48	4,81	30,2	26,3	-12,8	273,6	213,6	-21,9	4,8	4,5
<i>C. tucumana</i> joven	0,24	6	60	275	383	39,99	2,84	4,86	3,85	20,5	24,4	18,8	156,1	203,2	30,2	3,5	3,0
<i>C. tucumana</i> viejo	0,24	6	195	221	383	73,58	3,18	6,59	4,88	22,0	20,2	-8,0	195,1	168,6	-13,6	3,2	3,8
<i>P. parlatorei</i> joven	0,12	3	225	533	542	1,56	2,34	2,35	2,34	34,1	39,2	15,0	244,7	292,4	19,5	2,3	4,3
<i>P. parlatorei</i> intermedio	0,24	6	335	454	479	5,50	1,88	2,21	2,04	59,0	61,2	3,8	577,7	623,2	7,9	4,2	4,5
<i>P. parlatorei</i> viejo	0,24	6	435	279	375	34,33	2,94	4,64	3,79	30,6	30,6	0,1	289,0	288,8	-0,1	4,0	4,1
<i>P. parlatorei</i> viejo	0,24	6	440	563	571	1,48	1,93	1,96	1,95	45,6	45,7	-4,1	373,0	363,6	-2,5	2,6	4,5
Maduro miriáceas	0,48	12	>500	415	427	3,02	3,00	3,14	3,07	35,9	33,0	-2,9	377,8	341,6	-9,6	5,9	4,9
Maduro miriáceas	0,4	10	>500	473	415	-12,17	1,74	0,98	1,36	38,5	39,4	2,2	447,0	493,5	10,4	6,5	6,8

Sup. = superficie (ha); N° cuad. = número de cuadrantes de 20x20 m; Edad = edad estimada para la última medición (2007), a partir de Carilla *et al.* (2006); Densidad = densidad (individuos/ha); TM = tasa de mortalidad anual (%); TR = tasa de reclutamiento (%); TC = tasa de recambio (%); AB = área basal (m²/ha); Biom = biomasa aérea (t/ha); Riqueza = riqueza promedio (individuos >10 cm DAP/cuadrante). Cambios de densidad, AB y biomasa (%).
 Sup = area (ha); N° cuad = number of 20x20 m quadrants; Edad = age, estimated age for the last re-measurement (2007) according to Carilla *et al.* (2006); Densidad = density (individuals/ha); TM = annual mortality rate (%); TR = annual recruitment rate (%); TC = annual turnover rate (%); AB = basal area (m²/ha); Biom = aboveground biomass (t/ha); Riqueza = mean species richness (individuals ≥ 10 cm DBH/quadrant); Density, basal area and biomass changes (%).

Cuadro 2. Lista de especies, familias botánicas y tipo de árbol según la altura alcanzada por el adulto.
 Species list, botanical families and tree type according to adult height.

Especie	Familia	D o S	Densidad de leño (g/cm ³)	Referencias
<i>Allophylus edulis</i> (St. Hill) Radlk	Sapindaceae	S	0,708	Easdale (2006)
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (H.B.K.) O. Berg	Myrtaceae	D	0,768	
<i>Cedrela lilloi</i> C. DC.	Meliaceae	D	0,406	
<i>Duranta serratifolia</i> (Griseb.) Kuntze	Verbenaceae	D	0,562	
<i>Juglans australis</i> Griseb	Juglandaceae	D	0,490	
<i>Piper tucumanum</i> C. DC.	Piperaceae	S	0,457	
<i>Vassovia breviflora</i> (Sendnt.) Hunz.	Solanaceae	S	0,547	
<i>Alnus acuminata</i> H.B.K.	Betulaceae	D	0,429	Easdale <i>et al.</i> (2007)
<i>Crinodendron tucumanum</i> Lillo	Elaeocarpaceae	D	0,458	
<i>Ilex argentina</i> Lillo	Aquifoliaceae	D	0,500	
<i>Myrcianthes mato</i> (Griseb.) McVaugh	Myrtaceae	D	0,695	
<i>Myrcianthes pseudomato</i> (D. Legrand) McVaugh	Myrtaceae	D	0,727	
<i>Myrcianthes callicoma</i> Mc Vaugh	Myrtaceae	D	0,711*	
<i>Podocarpus parlatoresi</i> Pilg.	Podocarpaceae	D	0,440	
<i>Prunus tucumanensis</i> Lillo	Rosaceae	D	0,609	
<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Rosaceae	D	0,609*	
<i>Sambucus nigra</i> L.	Caprifoliaceae	D	0,429*	
<i>Kaunia lasiophthalmun</i> Griseb.	Asteraceae	S	0,494*	
<i>Solanum grossum</i> C.V. Morton	Solanaceae	S	0,494	
<i>Azara salicifolia</i> Griseb.	Flacourtiaceae	S	0,640*	Chave <i>et al.</i> (2006)
<i>Dunalia lorentzii</i> (Damner) Sleumer	Solanaceae	D	0,510*	

D = dosel, altura promedio de adulto > 12 m, cálculo estimado para cada especie y no varía según la edad del bosque. S = sotobosque, densidades de leño seco y referencia bibliográfica. *No hay datos de densidad disponibles y fue calculada teniendo en cuenta los criterios descritos en el texto. Nomenclatura botánica de Zuloaga *et al.* (2008).

D = canopy species, adult mean height > 12 m, estimated for each species and does not change with forest age. S = understory species, dry wood density, references. * No density data available, calculated according to criteria mentioned in text. Botanical nomenclature from Zuloaga *et al.* (2008).

cativamente diferente al azar (Montecarlo: 250 corridas, $P = 0,004$). Para cuantificar las similitudes/disimilitudes entre los bosques, reflejadas en el ordenamiento y asociarlas con tendencias sucesionales, se compararon los índices de distancia Bray Curtis calculados para 1991 y 2007 con valores de 0 (máxima similitud) a 1 (mínima similitud).

Para describir como las especies influyeron en la segregación de los bosques en el diagrama de ordenamiento, se calcularon sus posiciones promedio a lo largo de cada eje mediante método de “pesado promedio” (McCune y Grace 2002). Para evaluar la significancia estadística de las especies en la segregación de los bosques en el ordenamiento se hicieron correlaciones de Kendall (Sokal y Rohlf 1995) entre la abundancia de especies y los valores de los bosques sobre los ejes.

Para evaluar las diferencias en la riqueza de especies, entre los bosques y entre 1991 y 2007, se usó un ANDEVA de dos vías, usando riqueza como variable respuesta y los diferentes tipos de bosques y años como variables categóricas. Se verificó que los datos cumplan con el supuesto de normalidad.

Para estudiar los patrones demográficos y estructurales, se calculó la densidad total de árboles (individuos/ha), riqueza de especies (número de especies promedio por cuadrante), tasas de mortalidad [1], reclutamiento [2], y recambio (% anual), tasa de crecimiento anual y área basal (m²/ha). Las tasas de mortalidad y reclutamiento se

calcularon a partir de la ecuación de Sheil *et al.* (1995) y Bellingham y Sparrow (2009) que tiene en cuenta el periodo entre dos mediciones.

$$M = 1 - [1 - (N_0 - N_1) / N_0]^{1/t} * 100 \quad [1]$$

$$R = 1 - (1 - N_r - N_1)^{1/t} * 100 \quad [2]$$

Donde M = tasa de mortalidad; N_0 = número de individuos en la primera medición; N_1 = número de sobrevivientes en la siguiente medición; t = período entre dos monitoreos; R = tasa de reclutamiento; N_r = número de individuos reclutados entre dos periodos.

La tasa de crecimiento anual por especie se calculó para el período entre dos monitoreos (5 - 6 años), considerando individuos vivos entre 10 y 40 cm de DAP, para que sea comparable entre especies y evitar estimaciones erróneas debido a la edad del árbol (tamaño). Para los individuos multifustales, la tasa de crecimiento anual se estimó a base del cálculo de un único diámetro virtual, transformando nuevamente el área basal (suma del área basal de todos los fustes de un árbol) a DAP (Easdale *et al.* 2007).

La biomasa aérea (t/ha) se calculó a partir de Chave *et al.* (2005) [3] para bosques húmedos, que tiene en cuenta el diámetro del árbol y la densidad del leño:

$$AGB = p \cdot \exp(-1,499 + 2,148 \ln DAP) + 0,207(\ln DAP)^2 - 0,0281 (\ln DAP)^3 \quad [3]$$

Donde AGB = biomasa aérea (t/ha); p = densidad de leño (g/cm³); DAP = diámetro a la altura del pecho (cm).

La ecuación [3] es válida para un amplio rango de tamaños de árboles (DAP: 5 a 156 cm) y para todas las angiospermas (Chave *et al.* 2005). En este estudio fue usada también para la gimnosperma *P. parlatorei* dado que a simple vista su arquitectura y porte no es el característico de una conífera, sino que presenta patrones de ramificación semejantes a los de otras especies arbóreas.

Los datos de densidad de leño se obtuvieron de fuentes bibliográficas (cuadro 2). Para las especies sin información disponible se usó el de otras especies congénéricas presentes en la Sierra San Javier: para *Prunus persica* (L.) Batsch se usó la densidad de *P. tucumanensis*, para *Kaunia lasiophtalmun* Griseb. la de *K. saltensis* (Hieron.) R. M. King *et H.* Rob. (único dato de densidad para este género). Para *Myrcianthes callicoma* Mc Vaugh se promedió la densidad de *Myrcianthes mato* (Griseb.) McVaugh y *Myrcianthes pseudomato* (D. Legrand) McVaugh. Para *Solanum grossum* se usó la densidad de *Solanum riparium* Pers. presente en bosques más bajos (a 1.000 m. s.n.m.). Para *Dunalia lorentzii* (Damner) Sleumer y *Azara salicifolia* Griseb. se aplicaron las densidades promedio de las respectivas familias Solanaceae y Flacourtiaceae (cuadro 2).

Los resultados se reportan enfocados en *P. parlatorei* en histogramas de distribución de tamaño por bosque a partir del DAP virtual. Un 15 % de individuos de *P. parlatorei* presentó dos fustes y un 5 % tres fustes.

RESULTADOS

Densidad, composición y riqueza (1991- 2007). Se registró un promedio de 456 individuos arbóreos ≥ 10 cm por hectárea en 2007 (1.222 árboles en 2,68 ha). Fueron encontradas 22 especies, de las cuales 13 corresponden al dosel arbóreo y nueve al sotobosque (cuadro 2, apéndice 1). El bosque viejo de *A. acuminata* presentó la mayor densidad (613 árboles/ha), seguido por el bosque de *P. parlatorei* viejo-2 y el joven con 571 y 542 árboles/ha, respectivamente. Los máximos incrementos en densidad se registraron en los bosques viejos de *A. acuminata* y *C. tucumanum* con un aumento del 77 y 74 % y la mayor disminución se registró en el bosque de mirtáceas-2 con un 12 % (cuadro 1).

En el ordenamiento multidimensional no-métrico, los dos primeros ejes explicaron el 79 % de la varianza (eje 1: 47 % y eje 2: 32 %). A lo largo del eje 1 se identificaron dos grandes grupos: 1) en el sector positivo, bosques de *P. parlatorei* y mirtáceas y 2) en el sector negativo, bosques de *C. tucumanum* y *A. acuminata*. Dentro del grupo 1 (sector positivo del eje 1) se pueden distinguir dos sub-grupos: 1.1) bosques de *P. parlatorei* (joven, intermedio y viejo-2) en la porción positiva del eje 2 y 1.2) bosques

maduros de mirtáceas y de *P. parlatorei* viejo-1 en la porción negativa del eje 2 (figura 2). En general, se observó que las trayectorias sucesionales (cambios en el espacio de ordenación entre 1991 y 2007), tendieron a dirigirse hacia el extremo inferior derecho del ordenamiento, donde están ubicados los bosques de mirtáceas. El bosque joven de *C. tucumanum* muestra una trayectoria relativamente diferente orientada hacia la parte positiva del eje 1. Los bosques de mirtáceas y el bosque viejo-1 de *P. parlatorei* (extremo inferior derecho), mostraron pocos cambios temporales composicionales, reflejados en la corta longitud de las flechas. El bosque joven de *A. acuminata* fue el más diferente de todas las situaciones ubicándose en la parte negativa del eje 2.

Las correlaciones de Kendall entre los valores de ambos ejes y la abundancia de las especies mostraron 20 coeficientes de correlación significativos ($P < 0,001$; cuadro 3).

Los cambios en el índice de distancia Bray Curtis sugiere una tendencia en que los bosques secundarios tienen una trayectoria hacia bosques de mirtáceas (valores menores del índice en 2007 que en 1991). Este patrón se observó en la mayoría de los bosques, excepto en los de *P. parlatorei* intermedio y de *P. parlatorei* viejo-1, donde el índice no varió (figura 3).

La riqueza de los bosques de mirtáceas (14 especies en 1991 y 2007) y de los bosques de *P. parlatorei* (11 especies en 1991 y 15 en 2007) fue significativamente mayor que la de los bosques de *A. acuminata* - *C. tucumanum* (seis especies en 1991 y nueve en 2007) (ANDEVA: F (2, 128) = 44,7, $P < 0,001$), sin diferencias entre las fechas. Las especies nuevas registradas en los bosques de *P. parlatorei* en 2007 fueron *Azara salicifolia*, *Prunus tucumanensis* y *Solanum sp.* y en los bosques de *A. acuminata* - *C. tucumanum* fueron *P. tucumanensis* y *P. persica*.

Cuadro 3. Coeficientes de correlación Tau de Kendall entre la abundancia de especies de dosel por bosque y los valores de los bosques sobre los ejes del ordenamiento de escalamiento multidimensional no métrico ($*P < 0,05$, $**P < 0,01$).

Kendall Tau coefficient correlations between canopy species abundance by forest and forest axis scores values in non metric multidimensional scaling ordination ($*P < 0.05$, $**P < 0.01$).

Especies	Eje 1	Eje 2
<i>Alnus acuminata</i>	-0,65**	0,02
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	0,56**	-0,30**
<i>Cedrela lilloi</i>	0,44**	0,08
<i>Crinodendron tucumanum</i>	-0,36**	-0,12
<i>Dunalia lorentzii</i>	0,16	-0,55**
<i>Ilex argentina</i>	0,37**	-0,38**
<i>Juglans Australis</i>	0,35**	0,16
<i>Myrcianthes callicoma</i>	0,38**	0,24*
<i>Myrcianthes mato</i>	0,51**	-0,36**
<i>Myrcianthes pseudo-mato</i>	0,38**	-0,39**
<i>Podocarpus parlatorei</i>	0,40**	0,69**
<i>Prunus tucumanensis</i>	0,29**	-0,55**
<i>Sambucus nigra</i>	0,02	-0,25*

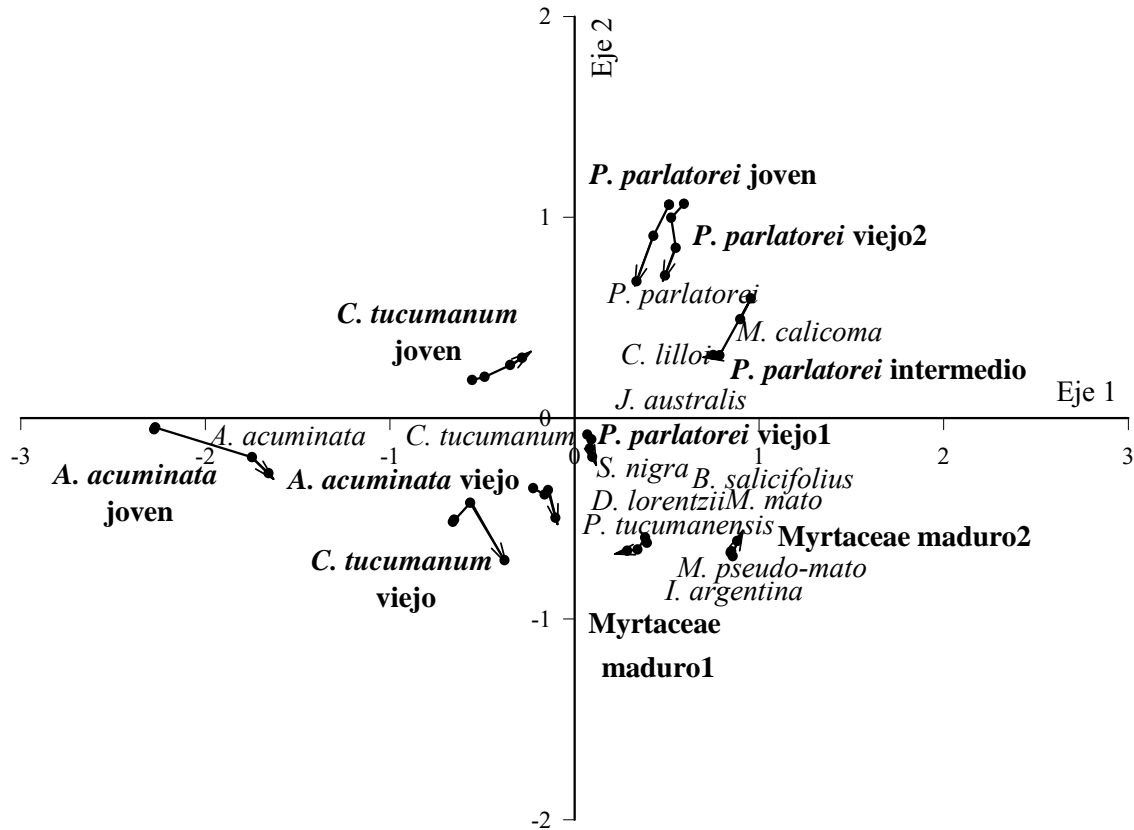


Figura 2. Diagrama de escalamiento multidimensional no métrico basado en la matriz de 13 especies de dosel en 10 parcelas por cuatro fechas 1991, 1996, 2001 y 2007. La escala de los ejes es proporcional a su contribución de la varianza explicada; el eje 1 explicó el 47 % de la varianza y el eje 2 el 32 %. Cada flecha representa el cambio en la composición de cada bosque, en las distintas fechas. La posición de las especies en el diagrama se basa en su abundancia promedio, que se ajustó a una curva de abundancia unimodal a lo largo de cada eje. Los tipos de bosques están identificados en negrita.

Non-metrical multidimensional scaling (NMDS) diagram, biplot based on a matrix of 13 forest species composition in 1991, 1996, 2001 and 2007. Axis scale is proportional to their contribution in explaining variance; axis 1 explains 47 % of the variance and axis 2 explains 32 %. Each arrow represents compositional changes (ordination diagram location) of each forest in different dates. Diagram species position is based on mean abundance that fits to a unimodal abundance curve along each axis. Forest types are identified by bold letter.

Tasas de mortalidad y reclutamiento. Los bosques viejos de *A. acuminata* y *C. tucumanum* presentaron elevadas tasas anuales de mortalidad (3,2 %) y reclutamiento (6,5 %). El bosque viejo de *A. acuminata* registró el mayor número de reclutamientos (454 árboles/ha en 16 años), dado principalmente por la especie de sotobosque *Solanum grossum* (87 % del total reclutado). El bosque joven de *C. tucumanum* presentó ambas tasas con valores intermedios (2,8 y 4,9 %, respectivamente), mientras que en el bosque joven de *A. acuminata* ambas tasas fueron relativamente bajas y similares entre sí (1,7 y 1,4 %). El bosque de *P. parlatorei* joven y el de etapa sucesional intermedia presentaron ambas tasas similares (2,3 y 2,0 % en promedio, respectivamente). Los bosques viejos de *P. parlatorei* presentaron una tasa de mortalidad intermedia (2,4 % en promedio), pero la tasa más elevada de reclutamiento (promedio 3,3 %). Los bosques maduros de mirtáceas registraron ambas tasas in-

termedias y equilibradas entre sí (cuadro 1). Resumiendo, las tasas de mortalidad fueron similares entre los distintos tipos de bosques (de 2,3 a 2,7 %), mientras que, las tasa de reclutamiento presentaron un rango de valores más amplio, de 2,1 % (bosques de mirtáceas) a 4,8 % (bosques dominados por *A. acuminata* y *C. tucumanum*). Las tasas de recambio siguieron este patrón, siendo mayores en los bosques viejos de *A. acuminata* y *C. tucumanum* (4,9 %), y menores en los demás bosques (de 2 a 2,7 %; cuadro 1).

Área basal y biomasa. Los bosques de *A. acuminata* y *C. tucumanum* presentaron los valores más bajos de área basal (entre 20,2 y 26,3 m²/ha en 2007) y también los cambios más marcados entre 1991 y 2007, aumentando en los bosques jóvenes (5,5 y 3,9 m²/ha, respectivamente) y disminuyendo en los bosques viejos (-3,9 y -1,8 m²/ha, respectivamente). Los bosques de *P. parlatorei* registraron

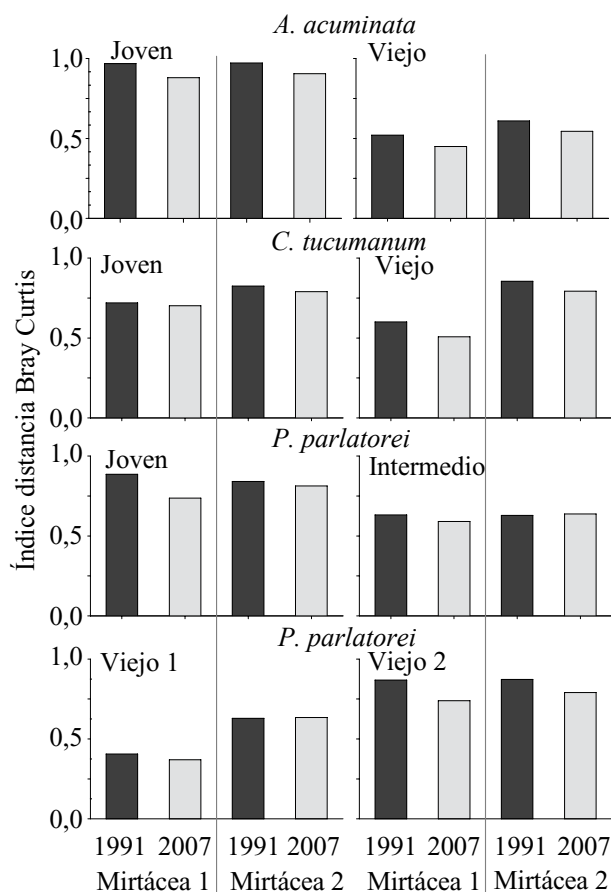


Figura 3. Índice de distancia Bray Curtis calculado entre bosques secundarios y maduros de mirtáceas 1 y 2 en 1991 y 2007, considerando las especies del dosel.

Bray Curtis index calculated between secondary forest and old growth Myrtaceae forest in 1991 and 2007, only considering canopy species.

los valores más elevados de AB (promedio: 43,9 m²/ha), con cambios marcados en el bosque joven (5,1 m²/ha) y cambios menores en los bosques viejos. Los bosques de mirtáceas con un valor de AB intermedia respecto de los otros bosques (promedio: 36,2 m²/ha), presentaron cambios menores en AB en el periodo evaluado (cuadro 1).

La biomasa aérea estimada difirió entre los bosques y entre las especies y siguió patrones similares al área basal en la que está basada su estimación. El bosque de *P. parlatoarei* en etapa sucesional intermedia registró el valor más elevado en 2007 (623,2 t/ha), y el bosque joven de *A. acuminata* el más bajo (137,5 t/ha). Los mayores incrementos de biomasa en 16 años se registraron en los bosques jóvenes de *P. parlatoarei* (47,9 t/ha) y *C. tucumanum* (47,1 t/ha), en el bosque de *P. parlatoarei* intermedio (45,5 t/ha) y de mirtáceas (46,6 t/ha). En este último, el aumento estuvo influido por pocos individuos de grandes dimensiones. Los mayores aumentos en la biomasa relativa en relación a la de 1991 se registraron en los bosques jóvenes de *A. acuminata* (44,6 %), *C. tucumanum* (30,2 %) y *P. parlatoarei*

(19,5 %), como se esperaría para bosques jóvenes más dinámicos, y las mayores pérdidas en los bosques viejos de *A. acuminata* (-21,9 %) y *C. tucumanum* (-13,6 %). Los bosques viejos de *P. parlatoarei* mantuvieron relativamente constante su biomasa en el tiempo (0,2 y 9,4 t/ha, entre 2007 y 1991; cuadro 1). Las especies que más biomasa aportaron a los bosques promediando todas las fechas fueron *P. parlatoarei* (160,7 t/ha), *C. tucumanum* (75,8 t/ha), *M. mato* (52 t/ha) y *A. acuminata* (48,5 t/ha; figura 4A). Entre 1991 y 2007, 11 especies disminuyeron su biomasa, principalmente, *C. tucumanum* (-11 t/ha), *A. acuminata* (-10,5 t/ha), *P. parlatoarei* (-7 t/ha), *M. mato* (-6,3 t/ha) y *D. lorentzii* (-5,2 t/ha). Las especies que aumentaron su biomasa fueron principalmente *S. grossum* (6,7 t/ha) que duplicó su valor en este periodo (119 %), *M. pseudomato* (7,4 t/ha) y *M. calicoma* (4,26 t/ha; figura 4B).

Demografía, estructura de tamaños y crecimiento de Podocarpus parlatoarei. Esta especie presentó tasas demográficas relativamente bajas, con variaciones según el tipo de bosque. La tasa de mortalidad promedio de *P. parlatoarei* fue de 1,8 % y de reclutamiento de 0,5 %, para el periodo 1991 – 2007. El bosque joven de esta especie presentó las tasas de mortalidad (1,9 %) y de reclutamiento (0,5 %) más elevadas y los bosques viejos registraron la tasa de reclutamiento más baja (0,1 %), aún más que en los de bosques de mirtáceas (0,8 %). En los bosques de *C. tucumanum* - *A. acuminata*, las tasas de mortalidad de *P. parlatoarei* fueron bajas (0,1 %). Sin embargo, en los bosques viejos correspondientes, se registró la tasa de reclutamiento más alta (3,1 %), por el reclutamiento de pocos individuos de esta especie en el último periodo en el bosque viejo de *C. tucumanum*, donde no había individuos de *P. parlatoarei* antes de 2007.

La distribución de tamaños de *P. parlatoarei* (incluido individuos multifustales con DAP virtual), varió según la edad de los bosques y en menor medida entre ambas fechas (1991 y 2007). En 1991, el bosque joven de *P. parlatoarei* presentó una distribución de tipo j invertida, con mayor proporción de individuos pequeños, que reemplazarían a los individuos grandes en el futuro. Sin embargo, en 2007 la distribución de tamaños se revirtió, disminuyendo la proporción de individuos jóvenes, como muestran los demás bosques. En términos generales, se observó un envejecimiento de la población de *P. parlatoarei*, con pocos individuos reclutando y dominando árboles grandes, como ocurre en los bosques viejos, donde la distribución fue unimodal, con mayor porcentaje de individuos de diámetros medios (figura 5).

La tasa de crecimiento anual calculada en base al DAP virtual para *P. parlatoarei* fue relativamente baja (0,2 ± 0,2 cm) en los primeros 10 años, con un leve aumento en los últimos seis años (0,3 ± 0,2 cm). *Solanum grossum* y *P. tucumanensis* presentaron las tasas más elevadas (0,4 ± 0,3 cm), seguidas por *A. acuminata* (0,3 ± 0,3 cm). Las especies que menos crecieron fueron *M. mato* (0,12 ± 0,19 cm) y *B. salicifolia* (0,13 ± 0,28 cm).

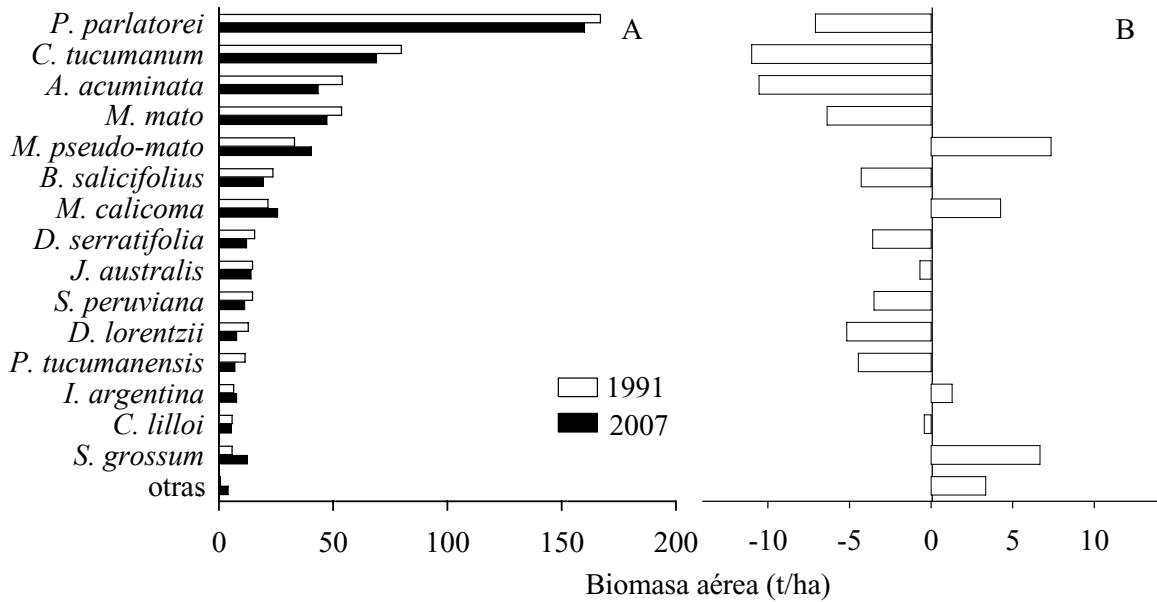


Figura 4. Biomasa aérea de las 15 especies más abundantes, A) en 1991 y 2007 y B) cambio en biomasa entre 1991 y 2007. El término otras, en el eje x está referido a las siete especies restantes cuya biomasa aérea es ≤ 1 t/ha (apéndice 1).
 Aboveground biomass of the most abundant 15 species, A) in 1991 and 2007, and B) biomass change between 1991 and 2007. “Otras” (others), in axis x is referred to seven species with biomass ≤ 1 t/ha (appendix 1).

DISCUSIÓN

El ordenamiento de los bosques montanos de la sierra de San Javier estudiados, de acuerdo a los cambios temporales de su composición, sugiere la existencia de dos tendencias sucesionales con una convergencia hacia los bosques maduros de mirtáceas. Por un lado, estarían los bosques dominados por *P. parlatorei* y, por otro, los bosques dominados por *A. acuminata* y *C. tucumanum*, comparativamente similares en cuanto a su dinámica sucesional. En este último grupo, el bosque joven de *A. acuminata* es el más diferente, posiblemente por la abundancia y pérdida de esta especie (de 96 % en 1991 a 88 % individuos en 2007), acompañada del aumento de *Sambucus nigra* (con tasas de reclutamiento de 8 %). Los bosques maduros de mirtáceas fueron los más estables reflejado en sus cortas trayectorias sucesionales, tal como se esperaría para bosques maduros (Oliver y Larson 1996).

Siguiendo el modelo de Oliver y Larson (1996), Grau (2006) clasificó al patrón sucesional de los bosques dominados por *P. parlatorei* en cuatro etapas; i) fase de iniciación de rodal, donde el área abandonada (principalmente ganadera) es colonizada por arbustos y ocasionalmente por *A. acuminata*, facilitando el establecimiento inicial de *P. parlatorei*; ii) fase de autorraleo, caracterizada por una intensa competencia intraespecífica, y escaso reclutamiento de individuos arbóreos bajo un dosel cerrado; iii) fase de reiniciación, derivada de la mortalidad de especies del dosel por competencia que permite el establecimiento de especies en el sotobosque; y iv) fase de bosque maduro,

donde los claros producidos por la caída de árboles viejos resulta en el establecimiento de especies tolerantes o semitolerantes a la sombra. Siguiendo este modelo, los bosques de *P. parlatorei* observados en este estudio se encontrarían en la fase de autorraleo, en transición con fase de reiniciación, reflejada en la dinámica del sotobosque.

Aunque con tasas variables de cambio, se observa una tendencia hacia una convergencia composicional, reflejada en los índices de similitud entre bosques secundarios y de mirtáceas. Esta tendencia sucesional ya fue descrita por otros autores quienes describen a los bosques dominados por *A. acuminata* como los más simples, a los dominados por mirtáceas, más complejos y diversos, y en una posición intermedia del gradiente sucesional, los bosques de *P. parlatorei* y *C. tucumanum* (Arturi *et al.* 1998). En este estudio, *C. tucumanum* se asemeja más a un bosque simple de *A. acuminata* que a uno de *P. parlatorei*.

Los valores bajos de área basal en los bosques jóvenes de *A. acuminata* y *C. tucumanum* son similares a los de otros bosques montanos secundarios dominados por estas especies (26,9 m²/ha, Morales y Brown 1998). Las relativamente altas tasas de acumulación de biomasa registradas para estos bosques son características de bosques en estadio sucesional temprano. El bosque joven de *P. parlatorei* se encuentra en una etapa sucesional más avanzada (> 200 años) y se comporta de manera similar a los bosques jóvenes mencionados en cuanto a la acumulación de biomasa, pero presenta valores de área basal más elevados. En el bosque joven de *A. acuminata* el incremento de área basal se debería al crecimiento diametral de *Sambucus nigra*

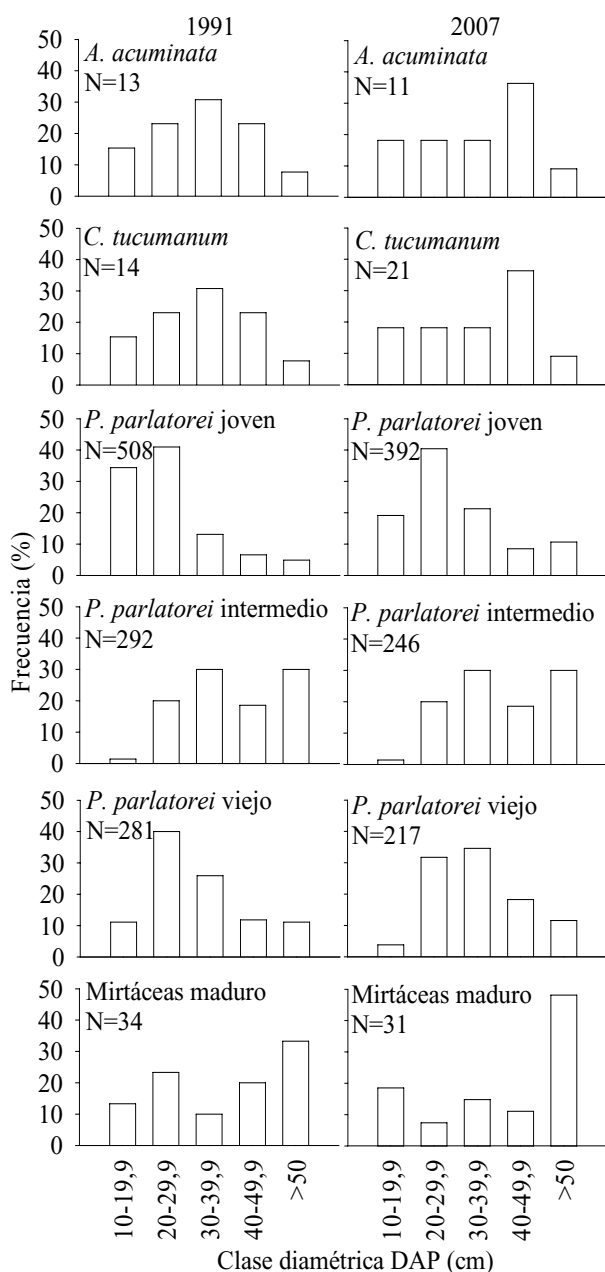


Figura 5. Distribución de clases diametrales de *P. parlatorei* en 1991 y 2007. La distribución de diámetros se expresa como frecuencia relativa de las clases diametrales cada 10 cm. Los porcentajes se calcularon a base del número total de individuos de *P. parlatorei* por bosque (N). Bosques jóvenes y viejos de *A. acuminata* y *C. tucumanum* se graficaron juntos por la poca abundancia de individuos de *P. parlatorei* presentes.

Distribution of *P. parlatorei* diametric classes in 1991 and 2007. Diametric distribution is expressed as relative frequency of 10 cm diametric classes. Percentages were calculated considering *P. parlatorei* individuals (N). Young and old *A. acuminata* and *C. tucumanum* forests were graphed together because of the few individuals of *P. parlatorei* present.

(0,4 cm/año, todos los individuos de 12 a 21 cm DAP). Por el contrario, en el bosque joven de *P. parlatorei* el aumento en área basal se debe principalmente al elevado reclutamiento de nuevos individuos (3,1 %; cuadro 1). En el bosque joven de *C. tucumanum* el aumento de área basal se explica por la combinación de ambos factores: elevada tasa de reclutamiento (6,5 %) y de crecimiento diametral de dos especies abundantes (*P. parlatorei* y *S. grossum* con 0,7 y 0,3 cm/año, respectivamente). En este bosque, la tasa de crecimiento de *P. parlatorei* fue más elevada que el promedio registrado para esta especie en los demás bosques (0,3 cm anuales), y a valores registrados para otra especie de *Podocarpus* (e.g. *P. nubigenus* 0,2 a 0,3 cm/año) en bosques de Chile (Enright y Orden 1995).

En contraste, los bosques viejos de *A. acuminata* y *C. tucumanum* registraron una reducción en área basal y en biomasa. Estos bosques acumulan biomasa rápidamente en etapas tempranas de sucesión, reflejado en el elevado porcentaje de biomasa en los bosques jóvenes. En parte, esta biomasa no se conserva debido por un lado, a la corta longevidad de las especies dominantes (principalmente *A. acuminata*) y por el otro, a que los individuos no son reemplazados por otras especies arbóreas de dosel, reflejado en la pérdida de biomasa de los bosques en etapa sucesional más avanzada, sugiriendo un quiebre estructural, donde dominarían especies de estratos arbóreos más bajos. Estos resultados son consistentes con otros bosques montanos de Argentina, donde la recuperación composicional podría tardar más tiempo que la recuperación estructural (Grau *et al.* 1997, Easdale 1999, Grau 2006), principalmente por la baja tasa de reclutamiento de especies de bosques maduros, que podría estar retardando la sucesión hacia la composición de estos bosques. En este sentido, se destaca la gran expansión poblacional de *Solanum grossum*, con elevado reclutamiento en todos los bosques (86 %), es una especie de vida corta que raramente supera los 30 cm DAP. Consecuentemente, *S. grossum*, no llegaría a reemplazar a especies longevas de dosel; aportaría poco en la regeneración del bosque (Chazdon *et al.* 2010) y en nuestro estudio no contribuyó a explicar las tendencias florísticas, pues estas están basadas en especies del dosel. En menor medida, *Sambucus nigra* y *Dunalia lorentzii*, que reclutan abundantemente pero no alcanzan gran tamaño reflejan este mismo patrón de un cambio en la estructura dominado por el aumento significativo de arbolitos del sotobosque. Estas especies sugieren la importancia relativa del sotobosque en relación a las del dosel, sin embargo, su efecto en la dinámica sucesional no es claro; podrían tener un efecto competitivo con las especies del dosel en estadios tempranos de vida, limitando la velocidad de regeneración de la composición del bosque maduro o un efecto inverso, favoreciendo la llegada de ciertas especies, al promover la recuperación del suelo, el ciclado de nutrientes y la comunidad de dispersores (Clark *et al.* 2004).

En contraposición, los bosques viejos de *P. parlatorei* con elevados valores de biomasa y área basal, estables en

Cuadro 4. Número de individuos reclutados y muertos en 16 años para los distintos tipos de bosques.
 Number of recruited and dead individuals in 16 years for each forest type.

Especies	<i>A. acuminata</i> , <i>C. tucumanum</i>			<i>P. parlatoarei</i>			Mirtáceas		
	Reclutados			Muertos					
<i>A. acuminata</i>	12	0	0	38	1	0			
<i>B. salicifolius</i>	0	0	1	0	1	5			
<i>C. lilloi</i>	0	3	0	0	0	0			
<i>C. tucumanum</i>	0	9	0	4	1	3			
<i>D. lorentzii</i>	12	4	11	6	3	16			
<i>D. serratifolia</i>	0	0	2	0	0	10			
<i>K. lasiophthalma</i>	4	0	0	2	0	0			
<i>M. mato</i>	0	0	8	0	1	26			
<i>P. parlatoarei</i>	7	4	3	2	59	7			
<i>P. tucumanensis</i>	4	1	1	0	0	2			
<i>S. grossum</i>	212	89	83	47	28	33			
<i>S. nigra</i>	15	38	9	11	8	12			
Otras	1	6	1	0	1	2			
Total	267	154	119	110	103	116			

Bosques de *A. acuminata* - *C. tucumanum* (0,96 ha), de *P. parlatoarei* (0,84 ha) y de mirtáceas (0,88 ha). Se muestran las 12 especies con más de un individuo reclutado y/o muerto en al menos uno de los bosques. "Otras" se refiere a las siete especies restantes que solo presentaron un individuo muerto o reclutado. El total está calculado para las 19 especies presentes en los bosques.

Alnus acuminata - *C. tucumanum* forest (0.96 ha), *P. parlatoarei* forest (0.84 ha) and Mirtaceae forest (0.88 ha). The 12 species with more than one recruited and/or dead individuals are indicated. "Others" (others) is referred to the seven species that presented only one recruited or dead individual. Total is calculated for the 19 species presented in forest.

el tiempo, tienen capacidad para secuestrar biomasa lentamente y consistente a largo plazo. De la misma manera, el área basal elevada muestra pequeños cambios temporales, sugiriendo que estos bosques estuvieron experimentando una intensa competencia intraespecífica (fase de autorraleo), que resulta en una tasa de sucesión lenta y con lento crecimiento de individuos dominantes, tendiendo a la predominancia de individuos viejos. Eventualmente, comenzarían a producirse claros por mortalidad de árboles grandes, liberando recursos y brindando oportunidades para nuevos individuos y mayor crecimiento de árboles (fase de reiniciación) como se observa en bosques templados (Oliver y Larson 1996, Gutierrez *et al.* 2008). Este patrón ha sido descrito por Grau (2006) donde las prolongadas fases de autorraleo y de reiniciación de sotobosque dominarían la mayoría de los bosques de *P. parlatoarei* de la región. Estos bosques, que se encuentran en estadios sucesionales más avanzados, alcanzaron elevados valores de área basal (44 m²/ha), semejantes, e incluso mayores, a los bosques maduros de mirtáceas (37 m²/ha), comparables con bosques de *P. parlatoarei* maduros de la alta cuenca del río Bermejo (41,4 m²/ha; Pinazo *et al.* 2003) y superiores a bosques secundarios de esta región (27 m²/ha; Pinazo *et al.* 2003 y 26,9 m²/ha; Morales y Brown 1998). Los bosques dominados por *P. parlatoarei* de la sierra de San Javier, presentan los valores máximos de área basal registrados para los bosques subtropicales del NO argentino hasta la fecha.

Los cambios temporales de biomasa registrados en los bosques más jóvenes, indicarían que funcionan fijando carbono. Mientras que, los bosques viejos de *P. parlatoarei* alcanzarían un equilibrio funcional manteniendo las fuen-

tes de carbono acumuladas. Particularmente, el género *Podocarpus* presenta elevados porcentajes de carbono en sus tejidos; por ejemplo, *Podocarpus nubigena* Lindl. en bosques de Chile (Gayoso y Guerra 2005). El papel de los bosques maduros de mirtáceas en el balance de carbono no es tan claro; a pesar de ser relativamente estables, presentan tendencias variables. Algunos estudios proponen que los bosques maduros podrían funcionar como reservorios de carbono, siendo más vulnerables a disturbios y a factores climáticos (Phillips *et al.* 1998), teniendo un efecto sobre la mortalidad de árboles y consecuentemente sobre la biomasa del bosque (van Mantgem y Stephenson 2007). Wardle *et al.* (2004) proponen que en ausencia de disturbios por largos periodos, los bosques primarios y secundarios, entrarían en una fase de declinación de biomasa, acompañada con cambios en las cantidades relativas de nitrógeno y fósforo a lo largo de la sucesión. Un patrón similar se observa en Nueva Zelandia, donde los bosques aumentarían su biomasa a lo largo de la sucesión hasta alcanzar un máximo y después disminuirían a un nivel intermedio (Allen *et al.* 1997).

El dinamismo de los bosques de *P. parlatoarei* está dado básicamente por las especies que más reclutan en el sotobosque: *S. grossum* y *S. nigra*, como en los otros bosques, aunque están siendo reemplazadas muy lentamente por especies de bosques maduros (por ejemplo, *C. tucumanum*, *Cedrela lilloi* y *Prunus tucumanensis*). Patrones similares se observaron en parches dominados por *P. parlatoarei* de la alta cuenca del río Bermejo, con un lento reemplazo por especies del bosque maduro (Ramadori 1998). Un patrón interesante emerge de estos datos y debe ser tenido en cuenta para los próximos estudios, y

es que una parte importante de la dinámica del bosque no ocurre en las especies del dosel, sino en las del sotobosque. Clasificar las especies en grupos funcionales puede contestar este tipo de preguntas y contribuir a entender los procesos de ensamblaje de la comunidad (Chazdon *et al.* 2010).

El clima y la dinámica de disturbios influyen en el establecimiento de las especies arbóreas. El establecimiento de *A. acuminata* es favorecido por el fuego, al disminuir la competencia con los pastos, y por las precipitaciones, que además de promover la expansión del bosque, favorece los incendios, al producir mayor biomasa vegetal combustible (Grau y Veblen 2000, Aráoz y Grau 2010). En cambio, *P. parlatorei*, tiende a estar favorecido por niveles relativamente altos de pastoreo y frecuencia baja de fuego (Carilla y Grau 2010), y una vez establecido persiste por varios siglos como especie dominante, alcanzando valores elevados de biomasa. Con el progreso de la sucesión, estos bosques tienden a envejecer y a ser reemplazados por bosques más diversos, reflejado en la distribución de tamaños, similar a bosques templados de Chile (Gutiérrez *et al.* 2008). Este comportamiento concuerda con otras coníferas del hemisferio sur, que en ausencia de grandes disturbios pueden declinar su población, dada su habilidad limitada para colonizar sitios con disturbios de pequeña escala y regenerar en el sotobosque (Enright y Orden 1995).

CONCLUSIONES

Las dos trayectorias sucesionales observadas difieren estructuralmente; una (dominada por *Alnus acuminata* y *Crinodendron tucumanum*) representa bosques con poca biomasa que aumenta rápidamente, pero no se conserva, porque la apertura del dosel dada por la mortalidad de árboles viejos es capitalizada por especies del sotobosque con limitada acumulación de biomasa, estabilizándose en una dinámica de alto reclutamiento y mortalidad. La otra (bosques dominados por *Podocarpus parlatorei*) refleja bosques secundarios en estadios sucesionales más avanzados, que han acumulado gran cantidad de biomasa en la etapa de competencia intraespecífica (exclusión fustal) y se mantiene en una etapa de reiniciación del sotobosque, pese a la muerte de árboles. Con el avance de la sucesión, la biomasa tiende a disminuir al morir grandes individuos, ofreciendo oportunidades para que se recupere el bosque maduro pero a tasas muy lentas. La composición de los bosques sucesionales tiende a converger hacia la de bosques maduros, reemplazando muy lentamente especies de sotobosque por típicas de dosel. Los resultados enfatizan la importancia de estudios a largo plazo para entender la dinámica de los bosques de montaña, y el manejo por sus servicios ecosistémicos. Principalmente la importancia de los bosques en el balance de carbono a lo largo del gradiente sucesional, sus tasas de recuperación para la conservación de la biodiversidad y protección de cuencas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (FONCYT). Sofía Olea, Ezequiel Aráoz, Sofía Marinaro, Gustavo Sánchez, Carolina Jamroz y estudiantes de la Facultad de Agronomía y Zootecnia, UNT, colaboraron con el trabajo de campo.

Cuatro revisores anónimos aportaron valiosos comentarios al manuscrito.

REFERENCIAS

- Aide TM, HR Grau. 2004. Globalization, migration and Latin American ecosystems. *Science* 305: 1915-1916.
- Allen RB, PW Clinton, MR Davis. 1997. Cation storage and availability along a *Nothofagus* forest development sequence in New Zealand. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 323-330.
- Aráoz E, HR Grau. 2010. Fire-mediated forest encroachment in response to climate and land-use change in subtropical Andean Treelines. *Ecosystems* 13: 992 - 1005.
- Arturi MF, HR Grau, PG Aceñolaza, AD Brown. 1998. Estructura y sucesión en bosques montanos del Noroeste de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 46(3): 525-532.
- Bellingham PJ, AD Sparrow. 2009. Multi-stemmed trees in montane rain forests: their frequency and demography in relation to elevation, soil nutrients and disturbance. *Journal of Ecology* 97: 472-483.
- Brown AD, HR Grau, LR Malizia, A Grau. 2001. Argentina. In Kappell M, AD Brown eds. Bosques Nublados del Neotrópico. San José, Costa Rica. INBIO. p. 622 - 659
- Cabrera, AL. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Buenos Aires, Argentina. ACME. 85 p.
- Cabrera AL, A Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Washington DC, USA. Organización de los Estados Americanos. 122 p.
- Carilla J, HR Grau, A Malizia. 2006. Successional rates in post-grazing secondary forests in NW Argentina mountains. In Sphen E, M Liberman, C Körner eds. Land use change and mountain biodiversity. Floria, USA. Taylor and Francis Group. p. 261 - 271.
- Carilla J, HR Grau. 2010. 150 years of tree establishment, land-use and climate changes in montane grasslands, NW Argentina. *Biotropica* 42(1): 49-58.
- Chave J, HC Muller-Landau, TR Baker, TA Easdale, H ter Steege, CO Webb. 2005. Regional and phylogenetic variation on wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6): 2356-2367.
- Chazdon RL. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(1-2): 51-71.
- Chazdon RL, B Finegan, RS Capers, B Salgado-Negret, F Casanoves, V Boukili1, N Norden. 2010. Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica* 42 (1): 31-40
- Clark CJ, JR Poulsen, EF Connor, VT Parker. 2004. Fruiting

- trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest. *Oecologia* 139: 66–75.
- Condit R. 1995. Research in large, long-term tropical forest plots. *Tree* 10 (1):10-22
- Condit R, SP Hubbell, RB Foster. 1995. Demography and harvest potential of Latin American timber species: data from a large permanent plot in Panama. *Journal of Tropical Forest Science* 7(4): 599-622
- Crk T, M Uriarte, F Corsi, D Flynn. 2009. Forest recovery in a tropical landscape: what is the relative importance of biophysical, socioeconomic, and landscape variables? *Landscape Ecology* 24: 629–642.
- Easdale TA. 1999. Relación de disturbios y factores ambientales con la diversidad, composición y estructura de comunidades leñosas en el Valle de Los Toldos, Yungas Argentinas. Tesis de Licenciatura. Tucumán, Argentina. Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán. 21 p.
- Easdale TA, DE Gurvich, AN Sersic, JR John. 2007. Tree morphology in seasonally dry montane forest in Argentina: Relationships with shade tolerance and nutrient shortage *Journal of Vegetable Science* 18: 313-326.
- Enright NJ, J Ogden. 1995. The Southern conifers – A synthesis. In NJ Enright and RS Hill eds. *Ecology of the southern conifers*. Melbourne, Australia. Melbourne University Press. p. 271- 287.
- Finegan B, D Delgado. 2000. Structural and floristic heterogeneity in a 30-year-old Costa Rican rain forest restored on pasture through natural secondary succession. *Restoration Ecology* 8(4): 380–393.
- Gayoso JA, J Guerra. 2005. Contenido de carbono en la biomasa aérea de bosques nativos en Chile. *Bosque* 26(2): 33-38
- Giusti L, A Slanis, PG Aceñolaza. 1997. Fitosociología de los bosques de aliso (*Alnus acuminata* H.B.K. ssp. *acuminata*) de Tucumán, Argentina. *Lilloa* 38: 93-120.
- Grau A. 1985. La expansión del aliso del cerro (*Alnus acuminata* H. B. K. subsp. *acuminata*) en el Noroeste de Argentina. *Lilloa* 36: 237-247.
- Grau HR, L Paolini, A Malizia, J Carilla. 2010. Distribución, estructura y dinámica de los bosques de la Sierra de San Javier. In Grau HR ed. *Ecología de una transición natural-urbana: El Gran San Miguel de Tucumán y la Sierra de San Javier*. San Miguel de Tucumán, Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de Tucumán. p. 33-48.
- Grau HR, MF Arturi, AD Brown, PG Aceñolaza. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forests. *Forest Ecology and Management* 95(2): 161-171.
- Grau HR, T Veblen. 2000. Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems in north-western Argentina. *Journal of Biogeography* 27: 1107-1121.
- Grau HR, TM Aide, JK Zimmerman, JR Thomlinson. 2004. Trends and scenarios of the carbon budget in post-agricultural Puerto Rico (1936–2060). *Global Change Biology* 10:1163–1179.
- Grau HR. 2006. Dinámica de Bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas. In Arturi MF, JL Frangi, JF Goya eds. *Ecología y manejo de los Bosques de Argentina*. Buenos Aires, Argentina. p. 1-30.
- Grau HR, NI Gasparri, MM Morales, A Grau, E Araoz, J Carilla y J Gutierrez. 2007. Regeneración ambiental en el Noroeste Argentino. *Ciencia Hoy* 17:42–55.
- Grau HR, ME Hernández, J Gutierrez, NI Gasparri, MC Casavecchia, EE Flores, L Paolini. 2008. A peri-urban Neotropical forest transition and its consequences for environmental services. *Ecology and Society* 13(1): 35. URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol13/iss1/art35/>
- Grau HR, L Paulini, A Malizia, J Carilla. 2010. Distribución, estructura y dinámica de los bosques de la Sierra de San Javier. In Grau HR ed. *Ecología de una transición natural-urbana: El Gran San Miguel de Tucumán y la Sierra de San Javier*. San Miguel de Tucumán, Argentina. Editorial de la Universidad Nacional de Tucumán. p. 38-48.
- Grau HR, R Villalba, R Gil Montero, E Aráoz, J Carilla, M. Menbiela. 2010. Environmental history and forest regeneration in a degraded valley in the subtropical Argentinean cloud forest life zone. In Bruijnzeel LA, FN Scatena, LS Hamilton eds. *Tropical montane cloud forest: Science for conservation and management*. Cambridge, UK. Cambridge University Press. p. 597-604.
- Guariguata MR, R Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Gutierrez AG, JC Aravena, NV Carrasco-Farías, DA Christie, M Fuentes, JJ Armesto. 2008. Gap-phase dynamics and coexistence of a long-lived pioneer and shade-tolerant tree species in the canopy of an old-growth coastal temperate rain forest of Chiloé Island, Chile. *Journal of Biogeography* 35(9): 1674-1687.
- Huzinger H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucuman, Argentina. *Mountain research and development* 17: 299-308.
- Kruskal JB, M Wish. 1978. *Multidimensional scaling*. Sage University Papers series on Quantitative Applications in the Social Sciences, 07-011. Beverly Hills, USA. Sage Publications.
- Legendre P, L Legendre. 1998. *Numerical Ecology* (2nd edition). Amsterdam, NL. Elsevier Science, 853 p.
- Labraga JC. 1997. The Climate change in South America due to doubling in the CO₂ concentration: intercomparison of general circulation model equilibrium experiments. *International Journal of Climatology* 17: 377-398.
- McCune B, MJ Mefford. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data*. MjM Software Design. Gleneden Beach, OR, USA. 237 p.
- McCune B, Grace JB. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, USA. 469 p.
- Minetti JL, WM Vargas. 1997. Trends and jumps in the annual precipitation in South America, south of the 15°S. *Atmosfera* 11(4): 205-221.
- Morales JM, AD Brown. 1998. Bosques montanos con diferente intensidad de explotación. *Bosques y Desarrollo* 17: 51-52.
- Moyano MY, CP Movia. 1989. Relevamiento fisonómico estructural de las sierras de San Javier y El Periquillo (Tucumán, Argentina) I: Área de las Yungas. *Lilloa* 37: 123-135.
- Oliver CD, BC Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. Update Edition. New York, USA. John Wiley. 540 p.
- Pinazo MA, NI Gasparri, JF Goya, MF Arturi. 2003. Caracterización estructural de un bosque de *Podocarpus*

- parlatorei* y *Juglans australis* en Salta, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 51(2): 361-368.
- Phillips O L, P Hall, AH Gentry, SA Sawyer, R Vasquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *PNAS* 91(7): 2805-2809
- Phillips OL, AH Gentry. 1994. Increasing turnover through time in tropical forest. *Science* 263: 954-958
- Phillips OL, Y Malhi, N Higuchi, WF Laurance, PV Nunez, RM Vasquez, SG Laurance, LV Ferreira, M Stern, S Brown, J Grace. 1998. Changes in the Carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science* 282: 439-442.
- Ramadori ED. 1998. Sucesión secundaria en bosques montanos del Noroeste Argentino. Tesis doctoral. La Plata Argentina. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 474 p.
- Sheil D, DFRP Burslem, D Alder. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology* 83: 331-333.
- Silver WL, R Ostertag, AE Lugo. 2001. The potential for carbon sequestration of abandoned tropical agriculture and pasture lands. *Restoration Ecology* 8(4): 396-407.
- Sokal RR, FJ Rohlf. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological sciences. 3rd edition. New York, USA. Freeman and Company. 887 p.
- Van Mantgem PJ, NL Stephenson. 2007. Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest. *Ecology Letters* 10: 909-916.
- Villalba R, HR Grau, JA Boninsegna, JC Jacoby, A Ripalta. 1998. Tree-ring evidence for long term rainfall changes in subtropical South America. *International Journal of Climatology* 18: 1463-1478.
- Wardle DA, LR Walker, RD Bardgett. 2004. Ecosystem properties and forest decline in contrasting long-term chronosequences. *Science* 305: 509-513.
- Zuloaga FO, O Morrone, M J Belgrano, C Marticorena, E Marchesi eds. 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107: 1-3486.

Recibido: 13.05.10

Aceptado: 12.01.11

Apéndice 1. Densidad de especies arbóreas por bosque (individuos/ha).
 Tree species density by forest (individuals/ha).

Species	<i>A. acuminata</i>		<i>A. acuminata</i>		<i>C. tucumanum</i>		<i>C. tucumanum</i>		<i>P. parlatorei</i>		<i>P. parlatorei</i>		<i>P. parlatorei</i>		<i>Mirtáceas 1</i>		<i>Mirtáceas 2</i>		
	joven	viejo	joven	viejo	joven	viejo	joven	viejo	joven	intermedio	viejo 1	viejo 2	1991	2007	1991	2007	1991	2007	
<i>Alnus acuminata</i>	475	58	25	25	17	33	8	8	8	-	-	4	-	-	-	-	-	-	
<i>Allophylus edulis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	5
<i>Azara salicifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	17	13	-	-	-	-	8	4	30	35	
<i>Cedrela lilloi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4	8	13	-	-	-	5	5	
<i>Crinodendron tucumanum</i>	-	13	13	104	75	92	83	25	-	4	46	25	38	46	35	3	3	3	
<i>Dundalia lorentzii</i>	-	38	54	-	-	-	-	-	-	-	17	17	-	4	38	35	73	53	
<i>Duranta serratifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	55	35	
<i>Kaunia lasiophthalma</i>	4	4	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Illex argentina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	18
<i>Juglans australis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	29	25	17	17	4	4	15	13	-	-	
<i>Myrcianthes calicoma</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	8	8	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Myrcianthes mato</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	63	46	-	-	-	-	106	71	155	135	
<i>Myrcianthes pseudo-mato</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	15	
<i>Piper tucumanum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Podocarpus parlatorei</i>	8	46	38	58	83	-	4	500	383	296	246	67	50	500	379	23	19	50	45
<i>Prunus persica</i>	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Prunus tucumanensis</i>	-	-	-	-	-	-	17	-	-	-	-	-	-	-	13	8	20	23	
Solanaceae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Solanum grossum</i>	8	17	108	421	88	196	46	221	58	13	21	79	188	8	100	110	192	3	23
<i>Sambucus nigra</i>	4	33	79	58	8	50	50	8	58	29	96	50	54	4	29	56	50	40	30
<i>Yassovia breviflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3

