



Universidad Nacional de Tucumán

Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Dinámica de las comunidades de lianas y epífitas en
bosques sucesionales de las yungas australes (Sierra
de San Javier, Tucumán, Argentina)**

Sergio Javier Ceballos

Instituto de Ecología Regional (CONICET-UNT)

Directora: Dra. Agustina Malizia

Co-directora: Dra. Natacha Paola Chacoff

2019

INDICE

Agradecimientos.....	4
Resumen.....	7
Abstract.....	9
Capítulo 1 – Introducción.....	11
Lianas y epífitas vasculares	14
Diversidad de lianas y rol ecosistémico.....	16
Diversidad de epífitas vasculares y rol ecosistémico	17
Cambios de las comunidades de plantas en el tiempo.....	18
Dinámica sucesional de lianas	19
Dinámica sucesional de epífitas vasculares.....	21
Dinámica de lianas y epífitas en bosques invadidos por exóticas.....	22
Dinámica de lianas y epífitas en un mismo hábitat	23
Objetivo general	25
Objetivos específicos	25
Esquema general de la tesis	26
Área de estudio	27
Lianas y epífitas vasculares en las yungas australes	30
Sitios de estudio	31
Capítulo 2 - La diversidad y densidad de lianas incrementan durante la sucesión forestal y disminuyen con las invasiones de árboles exóticos en las yungas de la Sierra de San Javier, Tucumán.....	39
Resumen.....	40
Introducción	41
Métodos.....	44
Muestreos	44
Análisis de datos	46
Resultados.....	48
Lianas en un gradiente sucesional.....	48
Interacción entre lianas y la estructura forestal durante la sucesión	54
Lianas en gradientes de densidad de especies de árboles exóticos	55
Discusión	57
Lianas en un gradiente sucesional.....	57
Interacción entre lianas y la estructura forestal durante la sucesión	59
Lianas en gradientes de densidad de especies de árboles exóticos	60
Conclusión	64

Capítulo 3 - Epífitas vasculares en un gradiente sucesional de bosques nativos y en bosques invadidos por especies exóticas	66
Resumen.....	67
Introducción	68
Métodos.....	73
Muestreos	73
Análisis de datos	75
Resultados.....	77
Discusión	84
Conclusión	89
Capítulo 4 - Disminución de la densidad y aumento del área basal de lianas a través de 12 años en un bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán	91
Resumen.....	92
Introducción	93
Métodos.....	95
Muestreos	95
Análisis de datos	96
Resultados.....	100
Discusión	105
Conclusión	109
Capítulo 5 - Red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles en bosques maduros de la Sierra de San Javier, Tucumán	110
Resumen.....	111
Introducción	112
Métodos.....	114
Muestreos	114
Descripción de la estructura de la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores	115
Evaluando modelos para predecir frecuencias de interacción	116
Evaluando modelos para predecir las métricas de la red	117
Resultados.....	120
Discusión	126
Conclusión	131
Capítulo 6 – Conclusiones.....	132
Principales resultados obtenidos	134
Líneas emergentes de investigación	137
Implicancias para la conservación	138

Bibliografía	143
Anexo 1	159

Agradecimientos

Les agradezco infinitamente a mis directoras Agustina Malizia y Natacha Chacoff que fueron fundamentales para llevar a cabo esta tesis. Gracias por apoyarme en cada etapa de la tesis y por todas sus correcciones y críticas, que muchas veces fueron difíciles pero siempre sirvieron para mejorar. Gracias por darme libertad para desarrollar mi propio proyecto, por las oportunidades, y por ayudarme a desarrollar capacidades y habilidades para ser un mejor profesional.

Quiero agradecer a las organizaciones que financiaron esta tesis. CONICET me otorgó una beca doctoral para el período 2014-2019 con la que lleve a cabo esta tesis. El Programa Bosques Andinos de CONDESAN (Consortio para el Desarrollo Sostenible de la Ecoregión Andina) financió el trabajo de campo y actividades de extensión que se hicieron con los resultados de esta tesis.

El trabajo de campo de esta tesis fue muy duro pero estimulante. Lo más duro fue luchar contra la pendiente de la Sierra de San Javier que te tira cuesta abajo cuando estás midiendo un árbol o una liana. También fue duro quedar encerrado en marañas de lianas de las que es difícil salir, y en muchas jornadas terminar raspado o lastimado por las espinas de *Celtis* y *Acacia*. Mirar al dosel durante toda una jornada de muestreo con binoculares tampoco fue bueno para mi cuello. Pero esas son las únicas quejas. Fue muy satisfactorio admirar la belleza de los bosques de yungas, adentrarme en bosques intactos y con árboles gigantes que pocas personas han visto, y descubrir nuevas especies para mí. Por todo esto, y especialmente por exponerlos a los momentos duros, quiero agradecer mucho a José Tisone e Iván Jerez que participaron en la mayoría de mis jornadas de campo. También agradezco por la ayuda en el campo a Carlitos Navarro, Sofia Nanni y Romina Fernandez.

Esta tesis se enriqueció con los aportes y correcciones de muchas personas. Gracias a Paula Campanello y a Silvia Lomáscolo, que junto con mis directoras integraron la Comisión de Seguimiento de la tesis y me brindaron su tiempo, conocimientos y consejos en las reuniones anuales que tuvimos durante el transcurso del doctorado. Gracias a Cecilia Blundo, Julieta Carilla y Oriana Osinaga de las Reuniones Parceleras del IER, en las cuales presenté varios capítulos de la tesis y que sirvieron para mejorar los análisis y las discusiones. Gracias a los editores y revisores

de las revistas *Acta Oecologica* y *Journal of Tropical Ecology* a las cuales envié manuscritos que surgieron de la tesis y recibí críticas y comentarios que mejoraron sustancialmente varios capítulos. Gracias al jurado de la tesis, Paula Tecco, Daniel Dos Santos, Mariano Ordano y Omar Varela, por sus valiosos aportes.

Gracias a las autoridades del Parque Sierra de San Javier por permitirme realizar los muestreos en el área. Gracias a los curadores y técnicos del Herbario de la Fundación Miguel Lillo en donde consulté material para corroborar la identificación de las especies. En la tarea de identificación de algunas especies me ayudaron Alfredo Grau, Hugo Ayarde y Silvia Gómez Romero y por ello les agradezco mucho.

Gracias a Jack Putz, investigador de la Universidad de Florida, por recibirme y ayudarme con uno de los capítulos de mi tesis durante una estancia que realicé en Gainesville en 2016. Gracias a Jack por darme un espacio en su agenda para todas mis consultas y por aportar notablemente a la discusión de esta tesis. Agradezco al grupo de trabajo de Jack de la Universidad de Florida por su calidez, su ayuda con gráficos, análisis y por su amistad durante mi estancia. Gracias Agustina Malizia por la oportunidad que significó el Proyecto de Cooperación CONICET-UF y a CONICET por financiar mi estancia en Florida, que me sirvió para crecer tanto profesional como personalmente.

En el Instituto de Ecología Regional muchos me ayudaron de distintas maneras en el transcurso de esta tesis. Gracias a todos los becarios, técnicos e investigadores del IER por hacer de las cúpulas un lugar de trabajo al cual da gusto ir cada día. Gracias por compartir sus conocimientos y por hacer de este lugar un sitio donde uno puede desarrollar pensamiento crítico, fundamental cuando se trabaja en ciencia. Gracias a muchos por su amistad y por darme apoyo cada vez que lo necesité.

Finalmente un agradecimiento muy grande para mi mamá y mi papá. Gracias por apoyarme, por creer en mí, aunque no entendieran bien en qué consistía mi trabajo. Gracias por darme la libertad de hacer lo que me gusta y por sus consejos. Sin su apoyo a mi educación nunca podría haber llegado a este punto. Eternamente agradecido y espero haberles retribuido aunque sea una pequeña parte de todo lo que me brindaron.

Esta tesis es el resultado de mucho trabajo, de un gran crecimiento tanto académico como personal, y mucho les debo a todas estas personas. Muchas Gracias!

Resumen

Lianas y epífitas vasculares son organismos intersticiales que dependen del soporte de los árboles. Cuando ocurren procesos de des-intensificación del impacto antrópico, lianas y epífitas pueden recolonizar los bosques en regiones tropicales. Sin embargo se desconoce cómo responden las lianas y epífitas a esta des-intensificación en bosques subtropicales, cómo varía esta respuesta en relación a la composición de los bosques (e.g. nativos versus exóticos) y a qué edad estas comunidades de plantas alcanzan los atributos ecológicos de bosques maduros que se encuentran en mejor estado de conservación. En esta tesis se caracterizó la dinámica de las comunidades de lianas y epífitas en bosques de yungas de la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) teniendo en cuenta estos interrogantes. Se describieron varios aspectos ecológicos de sus comunidades: cambios en un gradiente de bosques de diferente edad y en bosques invadidos por especies exóticas que ocurren en las comunidades de lianas (capítulo II) y epífitas (capítulo III), cambios de las comunidades de lianas durante un período de 12 años en un bosque maduro (capítulo IV) y se analizó la red de interacciones entre epífitas y árboles hospedadores en bosques maduros (capítulo V). Se muestrearon lianas ≥ 1 cm de diámetro, epífitas, y árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho en 64 de bosques maduros, bosques secundarios nativos e invadidos por las especies exóticas *Ligustrum lucidum* y *Morus alba*. Las comunidades de lianas y epífitas presentaron mayor riqueza, densidad y cobertura en bosques maduros que en bosques secundarios nativos. Estas comunidades de plantas mostraron capacidad para colonizar, persistir e incrementar en densidad y cobertura durante la sucesión de los bosques nativos. Sin embargo, en bosques secundarios dominados por *L. lucidum* y *M. alba*, las lianas y epífitas cambiaron en estructura y riqueza. Las comunidades de lianas y epífitas disminuyeron en riqueza, densidad y cobertura con el incremento en la densidad de *L. lucidum*. En cambio, la invasión de *M. alba* tendió a incrementar la densidad de lianas y reducir la riqueza y el porcentaje de árboles colonizados por epífitas. La estructura de la comunidad de lianas también cambió a través del tiempo en un bosque maduro, debido a que disminuyeron en densidad y aumentaron en área basal en un período de 12 años entre 2003 y 2015. En este período las especies de lianas que disminuyeron en densidad fueron demandantes de luz, mientras que las tolerantes a la sombra incrementaron, posiblemente

como consecuencia de la recuperación del bosque de disturbios pasados. Las comunidades de lianas y epífitas vasculares variaron entre los diferentes tipos de bosque dependiendo de su edad y composición (e.g. nativos vs. exóticos). En esta tesis se reportaron las características de las comunidades de lianas y epífitas en diferentes tipos de bosque y la dinámica de estas comunidades de plantas en bosques maduros. Los resultados obtenidos fueron importantes para evaluar el estado de conservación de estas comunidades en los bosques y su capacidad de recuperación natural como consecuencia de la des-intensificación del impacto antrópico.

Palabras clave: bosques invadidos, bosques maduros, bosques nativos, bosques secundarios, comunidades de plantas, epífitas vasculares, lianas, sucesión, cambio de uso del suelo.

Abstract

Lianas and vascular epiphytes are interstitial organisms because they depend on the structural support of the trees. Based on studies performed mainly in tropical regions, lianas and epiphytes can return to forests that grow after the de-intensification of the anthropic impact. It remains unknown how lianas and epiphytes respond to the de-intensification of human influence in subtropical forests, how their response change based on forest composition (e.g. native vs. exotic), and when their structure and diversity in secondary forests approaches that of mature forests. All those aspects were considered in this thesis to characterize the dynamics of liana and vascular epiphyte communities in yungas forests of Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina). Several ecological aspects of these plant communities were described, including: changes across gradients of forest succession and tree invasion in liana communities (chapter II) and epiphyte communities (chapter III), changes of a liana community over a 12-y period in a mature forest (chapter IV), and the interaction network between epiphytes and host trees in mature forests. Lianas with a diameter ≥ 1 cm, epiphytes, and trees with a diameter ≥ 10 cm at breast height were surveyed in 6.4 ha of mature forests, native secondary forests, and invaded secondary forests by the exotic tree species *Ligustrum lucidum* and *Morus alba*. Lianas and epiphytes had higher species richness, density and cover in mature forests compared to native secondary forests. Results showed that lianas and epiphyte communities had great capacity for the colonization of native secondary forests and for persistence during forest succession. However, at early or mid-successional stages, the invasion of exotic tree species such as *L. lucidum* and *M. alba* influenced the structure and species richness of lianas and epiphytes. *L. lucidum* invasion reduced the richness and density of lianas, and the richness and cover of epiphytes. *M. alba* invasion tended to increase liana density and reduced epiphyte richness, and the percentage of trees colonized by epiphytes. In a mature forest within the area, the liana community changed over a 12-y period between 2003 and 2015: they decreased in density but increased in basal area. Over this period, light-demanding liana species decreased in density whereas shade-tolerant species increased, possibly influenced by the reduction of anthropic influence that this forest experienced in recent decades. Lianas and epiphytes communities showed different ecological attributes depending on forest age and

composition (native vs. exotic). Characteristics of these communities were reported in this thesis considering different forest types (secondary and mature forests dominated by native tree species, and secondary forests invaded by exotic tree species) and ecological gradients (successional and tree invaded gradients). Results reported here were important to evaluate the conservation status of lianas and epiphyte communities in these forests, and their capacity of natural recovery after anthropic de-intensification.

Key words: invaded forests, mature forests, native forests, secondary forests, plant communities, vascular epiphytes, lianas, succession, land use change.

Capítulo 1 – Introducción

Procesos actuales de intensificación y des-intensificación del impacto antrópico están causando cambios opuestos en la extensión de los bosques y su capacidad para proteger la biodiversidad y los servicios ecosistémicos que brindan (e.g. recursos forestales, purificación del agua, polinizadores para cultivos, ecoturismo; Foley et al. 2007, Grau & Aide 2008, Brown et al. 2009, Aide et al. 2013, ter Steege et al. 2015). La intensificación del impacto antrópico a través de la deforestación y degradación ocasionaron que los bosques disminuyan en extensión, los suelos se erosionen, disminuya su capacidad para prestar servicios ecosistémicos y que muchas especies de plantas y animales se encuentren en peligro de desaparecer (Foley et al. 2007, ter Steege et al. 2015). De forma opuesta, la des-intensificación del impacto antrópico promovió la reforestación a través de la regeneración natural de bosques secundarios (Thomlinson et al. 1996, Guariguata & Ostertag 2001, Aide et al. 2013, Chazdon et al. 2016). Este incremento de la extensión de bosques secundarios ocurrió principalmente en tierras agrícolas abandonadas y fue atribuido a cambios demográficos y socio-económicos (e.g. disminución de la densidad poblacional de zonas rurales y migración a áreas urbanas; Aide et al. 2013). Estos bosques secundarios ofrecen oportunidades para la colonización de muchas especies, almacenan carbono y ayudan a reducir la pérdida neta de bosques a escala global (FAO 2010, Bongers et al. 2015, Poorter et al. 2016).

La biodiversidad no siempre logra reestablecerse en bosques secundarios debido a que con frecuencia estos están dominados por especies de árboles exóticos e invasores (Richardson et al. 2000, Lockwood et al. 2013). Las especies exóticas son aquellas cuya presencia en un área se debe a la introducción intencional o accidental como resultado de la actividad humana (Richardson et al. 2000). Estas especies se vuelven invasoras cuando producen descendencia reproductiva, usualmente en gran número, y tienen el potencial de dispersarse por un área extensa (Richardson et al. 2000). La dispersión de estas especies exóticas e invasoras se aceleró desde el siglo XX, afectando funciones ecológicas, la biodiversidad, cambiando la configuración del paisaje y ocasionando pérdidas económicas en algunos casos (Vitousek et al. 1996, Bellard et al. 2013, Lockwood et al. 2013, Montti et al. 2017). Debido a que desplazan a las especies nativas, actualmente es ampliamente aceptado que las especies exóticas invasoras son una de las principales causas de pérdida de la biodiversidad (Didham et al. 2005).

Debido al incremento de los bosques secundarios y de las invasiones de especies de árboles exóticos, es urgente evaluar sus impactos sobre las comunidades biológicas (FAO 2010, Richardson & Rejmánek 2011, Aide et al. 2013, Bongers et al. 2015). Los bosques secundarios constituyen actualmente el 60% de la masa boscosa a escala global y continuarán incrementando debido a procesos de urbanización e industrialización que llevan al abandono de actividades agrícolas (Guariguata & Ostertag 2001, Grau & Aide 2008, FAO 2010). Algunos bosques secundarios están dominados por especies de árboles exóticos, que se encuentran entre las invasoras más perjudiciales y de las que poco se sabe acerca de su impacto sobre la biodiversidad (Richardson & Rejmánek 2011). Como consecuencia de estos cambios, en muchas partes del mundo el paisaje actualmente es un mosaico en el que coexisten bosques secundarios nativos en diferentes estadios sucesionales, bosques secundarios invadidos por especies de árboles exóticos y bosques maduros o en buen estado de conservación (Bongers et al. 2015, Chazdon et al. 2016, Montti et al. 2017).

Luego de la des-intensificación del impacto antrópico, la trayectoria sucesional de los bosques cambia a través del tiempo y algunas veces de forma poco predecible (e.g. cambia su composición de especies, el tamaño y densidad de árboles; Chazdon 2014). Esta trayectoria no siempre es la misma porque depende de varios factores como el uso previo del suelo, la composición de los bosques (e.g. dominancia de especies de árboles nativos vs. exóticos e invasores), entre otros (Chazdon 2014, Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Por lo tanto, es necesario describir y analizar estas trayectorias de cambio para valorar a los bosques en su rol de reservas para la conservación de la biodiversidad (Roeder et al. 2010; Martin et al. 2013; Chazdon 2014).

El conocimiento de las trayectorias de cambio de los bosques luego de la des-intensificación del impacto antrópico proviene en su mayoría de estudios realizados sobre comunidades de árboles en regiones tropicales (Chazdon 2014, Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Desde el año 2000 se vienen realizando investigaciones sobre las trayectorias de cambio de comunidades de lianas y epífitas vasculares, aunque enfocadas también en regiones tropicales (DeWalt et al. 2000, Benavides et al. 2006, Letcher 2015). Las lianas son plantas leñosas que se apoyan y trepan otras plantas con las que compite por los recursos del suelo y del dosel, por lo cual también se las

denomina parásitos estructurales (Putz 1984, Schnitzer & Bongers 2002). Las epífitas vasculares son plantas que germinan y enraízan sobre otras plantas sin parasitarlas (Zotz 2016). Lianas y epífitas vasculares son muy importantes para la diversidad y funcionamiento de los bosques tanto en regiones tropicales y subtropicales, y en particular las lianas tienen el potencial de modificar la trayectoria sucesional de los bosques (Schnitzer & Bongers 2002, Zotz 2016, Barry et al. 2015). Sin embargo, aún falta conocer sobre las trayectorias de cambio que experimentan lianas y epífitas vasculares en bosques de regiones extra-tropicales (Benavides et al. 2006, Letcher 2015). En esta tesis se describen y analizan las trayectorias de cambio de las comunidades de lianas y epífitas vasculares en el tiempo y en bosques invadidos por especies de árboles exóticos en las yungas de la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina).

Lianas y epífitas vasculares

Lianas y epífitas vasculares son formas de vida diferentes pero tienen en común que son organismos intersticiales que dependen del soporte estructural de otras plantas (Putz & Mooney 1991, Parthasarathy 2015, Zotz 2016). Los árboles son por excelencia el hábitat de lianas y epífitas, aunque también pueden crecer sobre otros tipos de soportes o sustratos. Las lianas también pueden crecer sobre arbustos o incluso trepar otras lianas, y las epífitas pueden encontrarse también en algunos casos en el suelo, sobre rocas o incluso sobre cables (Caldiz et al. 1993, Campanello et al. 2007, Ladwig & Meiners 2010, Zotz 2016).

Las lianas se caracterizan porque invierten relativamente poco en soporte estructural y por lo tanto pueden distribuir más recursos a la reproducción, elongación de tallos y raíces y crecimiento del follaje (Putz & Mooney 1991). Típicamente tienen una alta relación entre el follaje y el tallo, lo cual resulta en una alta producción de hojas en comparación con otras plantas leñosas (Schnitzer & Bongers 2002). Son muy eficientes en explorar el espacio y alcanzar la luz del dosel debido a su hábito trepador, alta capacidad de reproducción vegetativa y ramificación basal (Peñalosa 1984, Putz 1984, Letcher & Chazdon 2009, Schnitzer & Bongers 2002). A diferencia de las epífitas, las lianas pasan enraizadas en el suelo del bosque durante todo su ciclo vital y tienen una

gran variedad de adaptaciones para apoyarse o adherirse a los árboles y trepar hacia el dosel (Hegarty 1991, Schnitzer & Bongers 2002). Según su adaptación para trepar, las lianas fueron clasificadas en diferentes categorías (Hegarty 1991). Las lianas volubles son las que utilizan sus tallos o ramas para enroscarse sobre otros soportes. Las lianas con zarcillos son las que emplean estructuras especializadas denominadas zarcillos para adherirse o trepar soportes. Las lianas apoyantes son las que se apoyan sobre las ramas de árboles y arbustos, sin adherirse y usualmente con la ayuda de ganchos o espinas para evitar el deslizamiento. Las lianas con raíces adventicias son aquellas que se adhieren a la corteza de árboles y arbustos por medio de raíces que emergen de sus tallos. Algunas lianas no tienen adaptaciones especializadas sino que trepan por medio de deformaciones de su sistema aéreo, como tallos, ramas, hojas, pecíolos o peciolulos (Caballé & Martín 2001), mientras que otras combinan varias modalidades de trepado (Hegarty 1991).

Al igual que las lianas, las epífitas vasculares constituyen un grupo muy diverso que incluye formas variadas, modos de crecimiento y tamaños (Zotz 2016). Se diferencian de las lianas en que viven toda o al menos una parte de su ciclo vital sin contacto con el suelo del bosque. En este aspecto, las epífitas vasculares se clasifican en holoepífitas, hemiepífitas, epífitas facultativas y epífitas accidentales (Benzing 1990, Benavides et al. 2006). Las holoepífitas, también denominadas verdaderas epífitas o epífitas obligadas, son aquellas que pasan toda su vida sobre otras plantas sin contacto con el suelo del bosque ni con el sistema vascular de su hospedadora. Las hemiepífitas son aquellas que habitan sobre otras plantas pero que durante una parte de su ciclo de vida producen raíces que entran en contacto con el suelo del bosque. Las epífitas facultativas son plantas que pueden crecer tanto en el suelo como en la copa de los árboles, debido a que presentan adaptaciones que les permiten un hábito epífita. Las epífitas accidentales son típicamente plantas de hábito terrestre que ocasionalmente pueden germinar y crecer sobre otras plantas, pero no tienen adaptaciones para crecer como epífitas. Las epífitas se distribuyen sobre toda la superficie de los árboles, desde la parte más baja del tronco, pasando por las ramificaciones y la copa hasta la punta de las ramas más pequeñas (Cascante-Marín et al. 2006, Zotz 2016). Están sometidas al gradiente de humedad y luminosidad a diferentes alturas de los árboles, lo que determina la estratificación vertical de las epífitas de acuerdo a sus requerimientos (Johansson

1974). La distribución de epífitas en este gradiente llevó a que algunos autores las clasifiquen en categorías dependiendo de su afinidad por microhábitats totalmente expuestos al sol, intermedios y formas tolerantes a la sombra (Benzing 1990, Brown 1990). Las especies de epífitas se diferencian entre sí en varios aspectos (por ejemplo, en su distribución vertical y horizontal en los árboles) pero todas se caracterizan por tener algún grado de resistencia a la sequía, debido a que el acceso al agua suele ser menor en la corteza de las plantas que en el suelo del bosque (Zotz 2016).

Diversidad de lianas y rol ecosistémico

Las lianas son un componente importante de la diversidad y estructura sobre todo en los bosques tropicales, donde alcanzan hasta el 20% de la diversidad de especies leñosas y hasta el 40% de la densidad de tallos (Putz 1984, Putz & Mooney 1991, Pérez-Salicrup et al. 2001, Schnitzer & Bongers 2002, 2011). Las lianas también son abundantes en bosques subtropicales y templados aunque presentan menor diversidad en comparación con los bosques tropicales (Londré & Schnitzer 2006, Malizia & Grau 2006, Campanello et al. 2007, Gianoli et al. 2010). Proveen alimento para los animales y conectan las copas de los árboles funcionando como una vía de transporte muy empleada por las especies arborícolas (Schnitzer & Bongers 2002).

Las lianas desempeñan un papel muy importante en varios aspectos de la dinámica forestal debido a que compiten con los árboles por los recursos del suelo y del dosel, pudiendo disminuir la regeneración de los árboles, incrementar su mortalidad y reducir su crecimiento (Paul & Yavitt 2011, Ingwell et al. 2010, Schnitzer & Bongers 2011, pero ver Garrido-Pérez et al. 2012). Son particularmente abundantes en los claros causados por caída de árboles, donde desempeñan un rol relevante en la regeneración y la composición de las comunidades de árboles después del disturbio (Schnitzer et al. 2000, Schnitzer & Carson 2001). A altas densidades, las lianas pueden suprimir la regeneración en los claros, los cuales pueden permanecer en un estado dominado por lianas por muchos años e incluso décadas (Schnitzer et al. 2000, Schnitzer & Carson 2010, Tymen et al. 2016).

Las lianas tienen un gran impacto a nivel ecosistémico, particularmente en procesos como la transpiración y el secuestro de carbono en los bosques (Schnitzer & Bongers 2002). Las lianas tienen una alta tasa de transpiración debido a su alta producción de hojas, a sus vasos largos y anchos y a su profundo sistema de raíces que permiten la utilización de agua a niveles profundos en el suelo (Fichtner & Schulze 1990, Restom & Nepstad 2001). Particularmente durante la estación seca, la tasa de transpiración de las lianas puede ser más alta que la de los árboles debido a que muchas especies conservan sus hojas (Schnitzer & Bongers 2002). Tienen poca biomasa pero un rol muy importante en el ecosistema cuando son muy abundantes, debido a que pueden reducir la capacidad de un bosque para almacenar carbono reduciendo el crecimiento, regeneración e incrementando la mortalidad de los árboles (van der Heijden et al. 2013, Schnitzer et al. 2014). Además, las lianas no pueden compensar por la pérdida de carbono debido a su baja densidad de madera y tallos delgados (Schnitzer & Bongers 2002). Varios estudios observacionales indicaron que la biomasa de árboles en bosques con alta abundancia de lianas es considerablemente menor que la de bosques con baja abundancia de lianas, con su capacidad de almacenar carbono reducida un 50% (ver van der Heijden et al. 2013).

Diversidad de epífitas vasculares y rol ecosistémico

Las epífitas vasculares representan el 9% del total de especies de plantas vasculares en el mundo (Zotz 2013) y son un componente muy importante de las comunidades de plantas especialmente en los trópicos (Gentry & Dodson 1987). Pueden contribuir hasta una tercera parte de la diversidad de plantas vasculares y en algunos bosques montanos pueden exceder el 50% de la flora vascular (Gentry & Dodson 1987, Kelly et al. 2004). Las epífitas vasculares desempeñan un rol importante en procesos ecosistémicos como el ciclo hidrológico y el ciclado de nutrientes (Lowman & Nadkarni 1995, Jarvis 2000, Stanton et al. 2014). Su papel en el ciclo hidrológico ocurre a través de la intercepción de niebla y lluvia, almacenamiento de agua y transpiración (Jarvis 2000, Stanton et al. 2014, Zotz 2016). En algunos sitios contribuyen notablemente al ciclado de nutrientes a través de la producción de hojarasca, la cual cae al suelo del bosque principalmente y sólo una pequeña fracción (1%) permanece en la copa de los árboles (Nadkarni

& Matelson 1991, 1992). Además representan una importante fuente de nutrientes y hábitat para muchas aves, mamíferos, anfibios, reptiles y para una gran diversidad de invertebrados y microorganismos (Brown 1986, Gradstein et al. 1996).

Cambios de las comunidades de plantas en el tiempo

La vegetación no permanece siempre en el mismo estado, con la misma estructura y composición de especies, sino que cambia a través del tiempo (Egler 1954, Oliver & Larson 1996). Con frecuencia se utiliza el término sucesión para referirse a la secuencia de cambios que experimenta la vegetación a través del tiempo (Drury & Nisbet 1973). Para las plantas terrestres la típica sucesión consiste en una secuencia de reemplazo de especies con diferentes estrategias en cada estadio sucesional (Drury & Nisbet 1973, Guariguata & Ostertag 2001). Este recambio de especies está dirigido por cambios en las condiciones ambientales (e.g. disponibilidad de luz, agua y nutrientes) en diferentes estadios sucesionales que influyen la germinación y el establecimiento de las diferentes especies (Clements 1916), por las interacciones entre las especies (por ejemplo, competencia; Huston & Smith 1987) y también por factores estocásticos como la dispersión (Gleason 1926, Hubbell 2001).

Uno de los procesos de cambio en la vegetación que ha atraído mayor atención en los ecólogos es la sucesión secundaria (Guariguata & Ostertag 2001). Esta sucesión se define como el cambio que experimenta la vegetación que se establece y crece luego de un clareo para pasturas, agricultura u otro tipo de actividad humana (Guariguata & Ostertag 2001). La vegetación se establece luego de que son abandonadas las tierras productivas y experimenta cambios estructurales y composicionales a través del tiempo (Egler 1954, Grau et al 1997, Guariguata & Ostertag 2001). La sucesión secundaria fue estudiada en diferentes tipos de bosques por más de 100 años principalmente enfocada en los árboles (Drury & Nisbet 1973). Recientemente se comenzó a estudiar cómo funciona este proceso en comunidades de lianas y epífitas (DeWalt et al. 2000; Benavides et al. 2006).

Existen diferentes métodos clásicos que pueden ser usados para estudiar los cambios que ocurren con la vegetación en el tiempo y que continúan siendo empleados en la actualidad (Mueller-

Dombois & Ellenberg 1974, Ewango 2010). Pueden emplearse cronosecuencias, fotografías aéreas tomadas a diferentes tiempos, imágenes satelitales, parcelas permanentes, entre otros (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974, Tymen et al. 2016). La mayoría de las conclusiones sobre sucesión en bosques se obtuvieron de cronosecuencias, es decir, del estudio simultáneo de comunidades de diferente edad ocurriendo en sitios geográficamente separados pero dentro de la misma área de estudio (DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Walker et al. 2010, Carilla & Grau 2011). La secuencia sucesional o cambios en el tiempo es inferida a través de estos sitios, debido a que con frecuencia es difícil seguir los cambios que ocurren en el mismo bosque por un largo período de tiempo. Sin embargo, esta sustitución de espacio por tiempo puede no proveer descripciones precisas de los cambios temporales, motivo por el cual se emplean parcelas permanentes (Ewango 2010, Ladwig & Meiners 2010). En estas parcelas las plantas (e.g. árboles, lianas) son marcadas, etiquetadas y remedidas periódicamente para evaluar cambios en el crecimiento, altura, mortalidad y reclutamiento (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974, Lieberman et al. 1985, Ewango 2010). Con este enfoque se describe la dinámica temporal de la vegetación en el mismo bosque y pueden analizarse cambios en el largo plazo.

Dinámica sucesional de lianas

Numerosos estudios investigaron la dinámica sucesional de la densidad, biomasa, riqueza de especies y composición de árboles (Finegan 1996, Chazdon 2008, Letcher & Chazdon 2009), pero pocos se han enfocado en la sucesión de lianas (Letcher 2015). En la década de 2000 fue publicado el primer trabajo sobre sucesión de lianas (DeWalt et al. 2000), mientras que el conocimiento sobre la sucesión de comunidades de árboles viene incrementando desde hace 100 años (Finegan 1996). Los pocos trabajos sobre sucesión de lianas publicados después de DeWalt et al. (2000) fueron realizados principalmente en bosques tropicales y revelaron algunos patrones comunes entre los mismos (Letcher 2015).

Las lianas colonizan rápido dentro de los cinco primeros años de regeneración de los bosques secundarios y alcanzan altas densidades en estadios sucesionales tempranos e intermedios (i.e. 5-30 años; DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Madeira et al. 2009, Barry et al. 2015).

Por ejemplo, en un estudio realizado en Panamá se observó que las lianas ≥ 1 cm de diámetro pueden exceder los 1000 tallos por hectárea dentro de los primeros 5 años de regeneración de un bosque (Barry et al. 2015). Este incremento temprano en la sucesión puede deberse a que las lianas generalmente tienen requerimientos similares a los de árboles pioneros o demandantes de luz (Schnitzer & Bongers 2002). Las lianas son muy comunes en ambientes con alta luminosidad como los claros, los bordes de los bosques y por lo tanto es esperable que presenten altas densidades en bosques que comienzan a regenerarse y en los cuales la luz no es un factor limitante (DeWalt et al. 2000, Barry et al. 2015).

Luego del pico en densidad, las lianas comienzan a disminuir en densidad y a aumentar en biomasa y área basal a medida que la sucesión avanza (DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Letcher 2015). Los numerosos tallos de lianas dan lugar a unos pocos tallos pero de mayor tamaño a medida que los bosques secundarios avanzan en la sucesión (Letcher 2015). En general estos cambios ocurren luego de que los bosques secundarios tienen más de 30 años y continúan en el tiempo (DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Yuan et al. 2009). En consecuencia, los bosques maduros o sucesionalmente tardíos se caracterizan por presentar menos lianas pero de mayor tamaño en comparación con los bosques secundarios. Por ejemplo, en un estudio sobre sucesión de lianas realizado en Costa Rica se observó que la densidad de lianas en bosques maduros fue aproximadamente la mitad que la de bosques secundarios jóvenes (Letcher & Chazdon 2009). Por su parte, la riqueza de lianas durante la sucesión puede mantenerse estable (Letcher & Chazdon 2009), disminuir (DeWalt et al. 2000) o aumentar (Yuan et al. 2009, Ferreira 2014, Shoo et al. 2016), por lo cual es un parámetro mucho menos predecible que la densidad y el área basal.

Durante la sucesión hay cambios en la composición de lianas de modo similar al recambio de especies que ocurre durante la sucesión de comunidades de árboles (Letcher 2015). En un bosque seco en México, las comunidades de lianas de bosques secundarios jóvenes de 3-8 años, bosques secundarios de 20 años y bosques maduros presentaron muy baja similitud en su composición de especies (Tovar Pérez 2007). En bosques lluviosos de Costa de Marfil, diferentes especies de lianas fueron dominantes en bosques de distintas edades (Kuzee & Bongers 2005). Estudios

realizados en bosques tropicales mostraron cambios direccionales de la composición de lianas durante la sucesión, de modo que los bosques secundarios más viejos presentaron mayor similitud con los bosques maduros (DeWalt et al. 2000, Letcher 2008, 2015). Esto implica un cierto recambio de especies de lianas tempranas a tardías durante la sucesión, aunque también ocurre que hay especies que pueden persistir en el tiempo y dominar los distintos estadios sucesionales (Barry et al. 2015). Esta persistencia se suele asociar a la capacidad que tienen las lianas de trepar árboles de diferente tamaño en búsqueda de luz y escapar del sombreado que elimina a los árboles intolerantes a la sombra durante la sucesión (Letcher & Chazdon 2009, Letcher 2015).

Dinámica sucesional de epífitas vasculares

Es poco conocido como procede la sucesión en las epífitas vasculares en comparación con lo que se sabe para los árboles y las lianas (Barthlott et al. 2001, Benavides et al. 2006, Cascante-Marín et al. 2006, Woods & DeWalt 2013, Woods 2017). La mayoría de los patrones sucesionales de epífitas fueron inferidos con cronosecuencias de parches de bosques de diferente edad, al igual que las lianas (Benzing 1990, DeWalt et al. 2000, Benavides et al. 2006, Cascante-Marín et al. 2006, Woods & DeWalt 2013, Woods 2017).

Cuando los bosques comienzan a regenerarse en la sucesión, los árboles se establecen y crecen sin epífitas. Luego, a medida que el bosque se constituye como tal y los árboles crecen, las epífitas comienzan a colonizarlos. Por lo tanto, debido a que su colonización requiere de un establecimiento previo de los hospedadores, la sucesión de epífitas suele ser más lenta que en otras plantas como las lianas y los árboles (Martin et al. 2013, Letcher 2015). Además en algunos casos las epífitas requieren del previo establecimiento de líquenes y musgos sobre la corteza de los árboles para que formen un sustrato, lo que incrementa aún más el tiempo para la colonización (Dudgeon 1923, Van Oye 1924, Benzing 1990).

A medida que los árboles envejecen y crecen en diámetro y altura durante la sucesión, las epífitas incrementan su riqueza de especies, densidad y biomasa (Benavides et al. 2006, Cascante-Marín et al. 2006, Woods & DeWalt 2013). En particular, el incremento de la riqueza de epífitas con la edad y el tamaño de los árboles es un patrón consistente reportado en varios estudios realizados

en diferentes tipos de bosques (Benzing 1990, Flores-Palacios & García-Franco 2006, Burns 2008). Las comunidades de epífitas se vuelven más complejas a medida que los bosques maduran, debido a incrementos en el tiempo para la colonización, en el área disponible o mayor superficie de corteza para el establecimiento y en la heterogeneidad de microhábitats que permite el arribo de especies con requerimientos especializados para colonizar (Woods et al. 2015, Woods 2017). La sucesión involucra un reemplazo de estadios tempranos por tardíos acompañada de al menos un recambio parcial de especies a través del tiempo (Benzing 1990, Zotz 2016). Dado que las especies de epífitas se acumulan sobre los árboles y sin reemplazo con el tiempo, el uso del término sucesión para referirse a este proceso es considerado poco apropiado según algunos autores (Zotz 2016). Sin embargo, un estudio reciente sobre la sucesión de las comunidades de epífitas en el árbol tropical *Virola koschnyi* (Myristicaceae) en Costa Rica, mostró que este proceso puede involucrar un reemplazo de especies a escala de la copa interna (Woods 2017). Las especies de epífitas que colonizan tempranamente la copa interna de este árbol son reemplazadas por especies de estadios sucesionales medios o tardíos (Woods 2017). Este estudio demuestra que las epífitas se acumulan durante la sucesión a escala del árbol, pero a una escala menor dentro del árbol se ajustan al modelo clásico de sucesión de recambio parcial de especies (Woods 2017). Los bosques maduros que presentan comunidades diversas de epífitas están disminuyendo, mientras que los bosques secundarios y disturbados están aumentando en varias regiones del mundo (Barthlott et al. 2001, FAO 2010, Martín et al. 2013, Chazdon 2014). Por este motivo, es importante describir y entender la dinámica sucesional de epífitas y en particular conocer la tasa de incremento de la riqueza de epífitas durante la sucesión para evaluar el valor de los bosques secundarios como reservorios de la diversidad de este grupo de plantas (Martín et al. 2013).

Dinámica de lianas y epífitas en bosques invadidos por exóticas

Muchas especies exóticas son leñosas (e.g. árboles y arbustos) que invadieron diferentes tipos de ecosistemas y formaron bosques secundarios (Zalba & Villamil 2002, Richardson & Rejmánek 2011). En estos bosques, algunas especies exóticas invasoras influenciaron la dinámica sucesional, ralentizando o deteniendo el recambio de especies durante la sucesión. Por ejemplo,

Morella faya es una especie exótica invasora en Hawaii que se estableció sobre suelos volcánicos debido a su capacidad para fijar nitrógeno y facilitó el arribo de otras especies exóticas (Mack et al. 2000, Lockwood et al. 2013). Por lo tanto, la presencia de *M. faya* transformó la dinámica sucesional del ecosistema en Hawaii, ajustando el proceso sucesional a una nueva trayectoria que llevó a la dominancia de nuevas especies exóticas (Lockwood et al. 2013).

Cuando los árboles exóticos invaden, pueden reducir la diversidad de lianas (Lichstein et al. 2004, Addo-Fordjour et al. 2009, Ceballos et al. 2015) y de epífitas (Medeiros et al. 1993, Mudd 2004) en comparación con los árboles hospedadores nativos. En consecuencia, las invasiones podrían detener o ralentizar la sucesión de las comunidades de lianas y epífitas. Sin embargo, el destino de las lianas y epífitas residentes cuando son hospedadas por árboles exóticos e invasores no siempre es tan obvio, debido a que las especies de árboles pueden variar en su adecuación como hospedadores. Además aún hay escasos antecedentes para realizar generalizaciones sobre la influencia de las especies exóticas invasoras en las comunidades de lianas y epífitas. Debido a que los bosques secundarios dominados por especies exóticas invasoras constituyen un nuevo elemento del paisaje, con frecuencia dominante, es relevante describir si están funcionando como un hábitat para las lianas y epífitas y conocer cómo influyen en las trayectorias sucesionales de estas plantas.

Dinámica de lianas y epífitas en un mismo hábitat

Muestreos periódicos de plantas en un mismo hábitat o sitio proveen información muy valiosa sobre la dinámica de las comunidades a través del tiempo (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974, Ewango 2010). Mediante estos muestreos se marcan y siguen los mismos individuos de forma periódica, con lo cual proveen información muy precisa de los cambios en el tiempo. Sin embargo, tienen la desventaja que se requiere mucho tiempo (i.e. años o décadas) para obtener resultados y poder observar los cambios. Con estos datos pueden describirse aspectos demográficos (e.g. tasas de mortalidad, crecimiento, reclutamiento; Putz 1990, Lombardi et al. 1999, Gerwing 2004, Condit et al. 2006) y cambios estructurales y composicionales de las comunidades a través del tiempo (e.g. cambios en la densidad y la biomasa; Ewango 2010, Laurence et al. 2014).

Los cambios en las comunidades de lianas a través del tiempo fueron estudiados en parcelas permanentes establecidas principalmente en bosques tropicales (Phillips et al. 2005, Ewango 2010, Schnitzer et al. 2015). El establecimiento de la mayoría de estas parcelas es reciente aunque algunas tienen más de 20 años (Phillips et al. 2005, Ewango 2010, Schnitzer et al. 2015). Los datos obtenidos de estas parcelas han mostrado que las lianas están incrementando en densidad y biomasa principalmente en bosques neotropicales, causando efectos negativos sobre el crecimiento y la supervivencia de los árboles (Ingwell et al. 2010, Schnitzer et al. 2014, 2015). Las lianas son parásitos estructurales de los árboles y cuando aumentan en densidad puede afectar la dinámica y disminuir la capacidad de los bosques para secuestrar carbono de la atmósfera (Ingwell et al. 2010, Schnitzer & Bongers 2011, Schnitzer et al. 2014, van der Heijden & Phillips 2009, van der Heijden et al. 2015). Varios factores probablemente contribuyeron sinérgicamente al incremento en la abundancia y biomasa de lianas, como el incremento en la evapotranspiración (i.e. disminución de las precipitaciones e incrementos en la temperatura y la estacionalidad), incremento de los disturbios, cambios en el uso del suelo, fragmentación y elevados niveles de CO₂ (Schnitzer & Bongers 2011). El incremento de lianas es considerado como uno de los cambios estructurales más prominentes que ocurren actualmente en los bosques tropicales, y es estudiado periódicamente para evaluar cómo influye en la estructura y dinámica del bosque a través del tiempo (Schnitzer & Bongers 2011). Sin embargo, estos incrementos fueron reportados principalmente en bosques neotropicales, mientras que estudios realizados en África revelaron disminuciones en la densidad de lianas a través del tiempo (Caballé & Martín 2001, Ewango 2010). Por lo tanto, es importante evaluar cambios en la densidad de lianas en el tiempo por medio de parcelas permanentes en regiones extra-tropicales para evaluar la generalidad de este patrón. Existe mucha menos información de muestreos periódicos de epífitas vasculares en parcelas permanentes en comparación con las lianas (Zotz 2016). Actualmente hay solo tres sistemas activos de parcelas permanentes de epífitas en el mundo establecidos en Centroamérica (Zotz 2016). Estas parcelas tienen entre 15 y 25 años y tienen la particularidad que consisten en árboles target con epífitas (i.e. determinadas especies de árboles como *Annona glabra*, *Socratea exorrhiza* y árboles aislados en pasturas) que son remuestreados periódicamente (Laube & Zotz 2006, 2007,

Einzmann & Zotz 2017). La densidad de epífitas incrementó a través del tiempo en los sistemas de parcelas permanentes sin mostrar signos de saturación, aunque vale aclarar que aun se cuenta con ventanas temporales cortas y este resultado podría cambiar en un tiempo mayor (Laube & Zotz 2007, Einzmann & Zotz 2017). En un estudio realizado en Venezuela, el número de individuos de epífitas se duplicó en un lapso de cuatro años (Schmit-Neuerburg 2002). Entre 1994 y 2002 la densidad de epífitas incrementó de 15.000 a 23.700 individuos creciendo sobre árboles de *Annona glabra* en Barro Colorado, Panamá (Laube & Zotz 2007). En árboles aislados en pasturas en Panamá, la densidad de epífitas incrementó de 20.000 a más de 60.000 individuos entre 2005 y 2012/2013 (Einzmann & Zotz 2017). Estos estudios mostraron también que no hubo cambios notables en la composición de especies de epífitas ni en las dominancias a través del tiempo (Laube & Zotz 2006, 2007, Einzmann & Zotz 2017).

Objetivo general

Analizar la estructura, composición y dinámica de las comunidades de lianas y epífitas vasculares en bosques secundarios nativos, bosques secundarios invadidos por especies exóticas invasoras y bosques maduros en las yungas de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina.

Objetivos específicos

- Caracterizar los atributos ecológicos de las comunidades de lianas (i.e. densidad, área basal, diversidad, dominancia de modalidades de trepado) en un gradiente sucesional de bosques nativos (parches de bosques secundarios de 30 y 60 años y maduros) y en bosques invadidos por las especies exóticas *Ligustrum lucidum* y *Morus alba* (capítulo II).
- Evaluar los cambios de los atributos ecológicos de las comunidades de epífitas vasculares (i.e. cobertura, composición, diversidad) en un gradiente sucesional de bosques nativos (parches de bosques secundarios de 30 y 60 años y maduros) y en bosques invadidos por las especies exóticas *L. lucidum* y *M. alba* (capítulo III).

- Describir cómo cambian la estructura (i.e. densidad y área basal) de lianas en 12 años (i.e. entre dos censos realizados en 2003 y 2015) en una parcela permanente de bosque maduro (capítulo IV).
- Caracterizar y analizar la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores en bosques maduros (capítulo V)
- Resumir los resultados más relevantes sobre la estructura, composición y dinámica de lianas y epífitas vasculares en los diferentes tipos de bosques de la Sierra de San Javier (secundarios nativos, secundarios invadidos, maduros) y evaluar la importancia de estos resultados en la conservación de estas plantas (capítulo VI).

Esquema general de la tesis

El componente más importante de la tesis fue evaluar cambios en la estructura y composición de las comunidades de lianas y epífitas vasculares en la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) a través del tiempo empleando dos enfoques. En uno de los enfoques se evaluaron cambios de las comunidades de lianas y epífitas en un tiempo inferido de una cronosecuencia (i.e. bosques de diferente edad ocurriendo en la misma área de estudio, al mismo tiempo, con los que se infiere una secuencia sucesional). El otro enfoque consistió en describir cambios de una comunidad de lianas en un tiempo real transcurrido entre dos censos que se realizaron en 2003 y 2015 en una parcela permanente de bosque maduro. No se estudiaron cambios de la comunidad de epífitas en tiempo real porque no fueron marcadas con anterioridad en las parcelas permanentes existentes. En esta tesis además se analizó las interacciones entre epífitas y árboles hospedadores en bosques maduros del área utilizando un enfoque de redes de interacciones ecológicas.

La influencia antrópica sobre las comunidades de lianas y epífitas también fue considerado también uno de los componentes más importantes de la tesis. En los capítulos II y III que tratan sobre la dinámica sucesional de lianas y epífitas, la influencia antrópica estuvo relacionada con el uso previo del suelo (i.e. principalmente para agricultura y cultivos de cítricos) que influyó sobre la composición de especies de árboles nativos y exóticos que presentan actualmente los bosques donde se realizaron los muestreos. En los capítulos IV y V se estudiaron bosques maduros

sin influencia antrópica desde que el Parque Sierra de San Javier fue creado en 1973, pero que anteriormente tuvo extracción de madera y ganadería que posiblemente tuvieron algún grado de influencia sobre la vegetación hasta la actualidad.

Área de estudio

Este estudio fue realizado en bosques de yungas del Parque Sierra de San Javier (26°45' S, 65°20' W), un área protegida de 14.000 ha ubicada en la provincia de Tucumán, Argentina. El clima en el área es estacional, con inviernos secos y fríos, y veranos húmedos y cálidos. La precipitación media anual varía entre 1200-1300 mm y la temperatura media anual es de 18° aproximadamente (Hunzinger 1997).

El área representa la parte más meridional de las yungas o selva subtropical de montaña (Cabrera & Willink 1980), las cuales se extienden en cordones montañosos discontinuos desde el sur de Bolivia (departamentos Chuquisaca y Tarija) hasta Catamarca en Argentina, pasando por las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán (Brown et al. 2001). En Argentina las yungas ocupan una superficie estimada de 5.2 millones de ha, presentan una extensión de 600 km en sentido norte-sur, menos de 100 km de ancho y un rango altitudinal entre los 400 y 3000 m s.m. (Brown et al. 2002). Debido a su amplia distribución altitudinal, las yungas se dividen en pisos: la selva pedemontana (400-700 m s.n.m.), la selva montana (700-1500 m s.n.m.), el bosque montano (1500-3000 m s.n.m.) y los pastizales de altura a altitudes mayores (Cabrera 1976, Brown et al. 2002). El gradiente se caracteriza por la dominancia de especies tolerantes a las sequías y temperaturas altas en los pisos más bajos y especies tolerantes a elevados niveles de humedad, heladas y nevadas invernales en los pisos más altos (Brown et al. 2002). En consecuencia el gradiente presenta especies de diferentes orígenes biogeográficos (e.g. andinas, tropicales, holárticas, australes) y diferencias en la fisonomía y en las especies dominantes, aunque los límites no siempre son muy distinguibles debido al ecotono entre los diferentes pisos (Cabrera 1976, Brown et al. 2002). Este estudio fue conducido en el piso de la selva montana en un rango altitudinal entre 600 y 1000 m s.n.m. en el Parque Sierra de San Javier.

El Parque fue creado en 1973 sobre un área que cubre bosques maduros y bosques secundarios establecidos sobre tierras que antes eran explotadas para la agricultura y la ganadería principalmente (Grau et al. 1997). También se realizaba extracción selectiva de madera, especialmente de especies como *Cedrela angustifolia* (Meliaceae) y *Juglans australis* (Juglandaceae; Grau & Brown 1998, Grau 2002). Los bosques secundarios en el área están dominados por especies nativas como *Tecoma stans* (Bignoniaceae), *Heliocarpus popayanensis* (Tiliaceae), *Parapiptadenia excelsa* (Fabaceae) y *Tipuana tipu* (Fabaceae; Grau et al. 1997, Grau et al. 2010). Aunque debido al abandono de tierras en diferentes años a lo largo del siglo pasado, varios de estos bosques se encuentran en diferentes estadios sucesionales y en consecuencia con diferencias en la composición de especies (Grau et al. 1997). Como consecuencia de la dinámica sucesional, la composición de especies de árboles en los bosques secundarios nativos del área está tendiendo a la de bosques maduros actualmente (Grau et al. 2010).



Foto 1.1. Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina.

Ligustrum lucidum y *Morus alba* son las especies exóticas invasoras más dominantes del área, donde forman parches monoespecíficos desde hace varias décadas e invaden recientemente

bosques secundarios nativos (Grau & Aragón 2000, Malizia et al. 2017). Los parches monoespecíficos se establecieron sobre áreas que anteriormente eran tierras agrícolas (cultivos de citrus) o ganaderas (pasturas; Grau & Aragón 2000, Grau et al. 2008). Los parches dominados por *L. lucidum* ocupan actualmente 667 ha en la Sierra de San Javier y pueden ser considerados monoespecíficos debido a la gran dominancia de la especie invasora y a que casi no se encuentran especies nativas en ellos (Montti et al. 2017). *M. alba* forma parches monoespecíficos en el área también aunque estos presentan menor densidad y extensión que los parches donde domina *L. lucidum* (observaciones personales). *L. lucidum* y *M. alba* invadieron recientemente bosques secundarios nativos en los cuales incrementaron un 4 y 8% su densidad por hectárea desde 1991 a 2011 (Malizia et al. 2017). Estas especies tienen una habilidad competitiva mayor que la de especies de árboles nativos, por lo cual su invasión puede continuar a través del tiempo.

Los bosques maduros en la Sierra están en áreas de ladera, por lo que las actividades de explotación estuvieron más limitadas que en el pedemonte (Grau 2002). Estos bosques tuvieron extracción selectiva de madera y ganadería en el pasado (Grau & Brown 1998, Grau 2002). Los bosques maduros presentan diferencias estructurales con respecto a los bosques secundarios, debido a la presencia de árboles de gran diámetro y altura, mayor número de estratos y claros causados por caída de árboles de mayor tamaño. El dosel de estos bosques está dominado por especies tolerantes a la sombra como *Blepharocalyx salicifolius* (Myrtaceae), *Ocotea porphyria* (Lauraceae), y *Pisonia zapallo* (Nyctaginaceae), y por debajo de este estrato dominan árboles como *Eugenia uniflora* (Myrtaceae), *Piper tucumanum* (Piperaceae), y *Allophylus edulis* (Sapindaceae; Grau 2002, Malizia & Grau 2006). Los bosques maduros en el área son dinámicos y experimentaron cambios estructurales y composicionales en las últimas décadas. Entre 1992 y 2007, en un bosque maduro de la Sierra, la densidad de árboles incrementó un 50% y el área basal un 6%, debido al reclutamiento de especies de árboles de hojas blandas y ricas en nutrientes que incrementaron por la exclusión de la ganadería cuando al parque fue creado y por el aumento de los niveles de CO₂ (Malizia et al. 2013).

Lianas y epífitas vasculares en las yungas australes

De las 184 especies de lianas que habitan bosques subtropicales en Argentina, alrededor de la mitad (97) se encuentran en las yungas (Malizia et al. 2015). Estas especies pertenecen a 23 familias, de las cuales las más comunes son Sapindaceae y Bignoniaceae (16% de las especies cada una), Malpighiaceae (11%), Apocynaceae (10%), Fabaceae (7%), Vitaceae (6%) y Asteraceae (6%) (Malizia et al. 2015). Después del bosque atlántico en Misiones, las yungas son la segunda ecoregión con mayor diversidad de lianas del país (Ayarde 2005, Malizia et al. 2015). En comparación con otros bosques donde se muestrearon lianas en Argentina (e.g. bosque atlántico y chaco húmedo), las yungas presentan las densidades de lianas más bajas (Malizia et al. 2015). En las yungas existe un marcado decrecimiento latitudinal de la riqueza de especies de lianas y la mayoría de ellas (98%) habita en el sector norte (i.e. Jujuy y norte de Salta; Ayarde 1995, Malizia et al. 2009). Con respecto a la distribución de lianas en pisos altitudinales, la mayoría de las especies habita en el pedemonte y en las selvas montanas (98%), mientras que sólo un 9% llega hasta los bosques montanos (Malizia et al. 2015). Al igual que en bosques tropicales, las lianas en las yungas son muy abundantes en sitios de dosel bajo y en claros causados por caída de árboles, los cuales representan microambientes muy iluminados dentro del bosque con condiciones favorables para el establecimiento y proliferación de lianas (Putz 1984, Schnitzer et al. 2000, Malizia & Grau 2008, Malizia et al. 2009).

Estudios sobre aspectos ecológicos de las lianas se llevaron a cabo principalmente en la Sierra de San Javier en Tucumán (Malizia & Grau 2006, 2008, Malizia et al. 2010). En la Sierra, estos estudios fueron realizados principalmente en 6 hectáreas contiguas de selva montana madura a 1000 m s.n.m. En las 6 ha fueron registrados 2352 individuos de lianas ≥ 2 cm de diámetro (i.e. 392 individuos por ha), pertenecientes a 12 especies, siendo las más abundantes *Cissus striata* (Vitaceae), *Chamissoa altissima* (Amaranthaceae) y *Celtis iguanaea* (Celtidaceae) (Malizia et al. 2010). El 65% de los árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap) hospedaron al menos una liana (Malizia & Grau 2006). En otros sitios en la Sierra ubicados a 900 m s.n.m., las lianas (desde < 1 cm hasta > 10 cm de diámetro) colonizaron el 38% de los árboles ≥ 10 cm de dap en una ladera no disturbada y el 67% de los árboles en una ladera disturbada (Roldán 1995).

Las yungas australes se caracterizan por su gran abundancia de epífitas vasculares, las cuales cubren la corteza principalmente de los árboles de mayor diámetro (Brown 1990). A pesar de su importancia, fueron realizados pocos estudios sobre aspectos ecológicos de las epífitas vasculares en las yungas australes (Brown 1986, 1990, Ayarde 1995, Roldán 1995, Malizia 2003). Estos estudios fueron realizados en un rango altitudinal de 400 a 1800 m s.n.m incluyendo sitios en los pisos altitudinales del pedemonte, selva montana y bosques montanos. El sitio de estudio con mayor riqueza de epífitas vasculares fue el Parque Provincial El Rey en Salta donde se registraron 47 especies en 2.29 hectáreas (Brown 1990). Aunque probablemente la diversidad de epífitas es mayor en sectores septentrionales de las yungas australes que aún no fueron muestreados, debido al decrecimiento latitudinal de especies que típicamente ocurre con las plantas en general (Morales et al. 1995, Malizia et al. 2009). Entre el 49 y el 78% de los árboles ≥ 10 cm de diámetro hospedan epífitas en las yungas (Brown 1990, Roldán 1995), los cuales representan valores similares a los reportados en otros bosques tropicales bajos y bosques montanos (Zotz 2016). La composición de epífitas está dominada por helechos de la familia Polypodiaceae, y angiospermas de las familias Bromeliaceae, Cactaceae y Piperaceae (Brown 1986, 1990, Ayarde 1995, Roldán 1995, Malizia 2003). Entre los árboles con mayor riqueza de epífitas se destacan *O. porphyria*, *B. salicifolius*, *T. tipu*, *P. excelsa*, *C. angustifolia*, entre otros, los cuales se encuentran entre los árboles que alcanzan mayor altura y diámetro en las yungas (Brown 1990, Ayarde 1995, Roldán 1995, Malizia 2003).

Sitios de estudio

Esta tesis se llevó a cabo en ocho parches de bosque secundario dominados por especies nativas, cuatro parches de bosque secundario dominados por especies exóticas y cuatro bosques maduros nativos (Figura 1.1; Tabla 1.1). Del total de parches de bosque muestreados para esta tesis, ocho corresponden al Sistema de Parcelas Permanentes pertenecientes al Instituto de Ecología Regional (IER) en las cuales se monitorean árboles de forma periódica. En Tucumán, el Sistema de Parcelas Permanentes tiene 18 hectáreas, dentro de las cuales todos los árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap) son marcados permanentemente, medidos, mapeados, identificados y

remedidos (o registrados como muertos) cada cinco años. Para esta tesis se trabajó en una cronosecuencia de parcelas de bosques secundarios y maduros de 6 ha, en una parcela de 6 ha contiguas de bosque maduro y en un sistema de parcelas de 3 ha de bosques invadidos por la especie exótica *L. lucidum* que forman parte del Sistema de Parcelas Permanentes de Tucumán. La cronosecuencia de 6 ha fue establecida en 1991 y está formada por parcelas permanentes que tienen generalmente 1 ha de bosques de diferente edad. Luego de su establecimiento, en esta cronosecuencia se realizaron cinco censos hasta 2016, por lo que cuenta con 25 años de monitoreo. La parcela de 6 ha contiguas fue establecida en 1992 en un bosque maduro y en ella se muestrearon también lianas en el año 2003. La última remediación fue realizada en 2017 y cuenta con 25 años de monitoreo. Tres ha de parcelas permanentes dominadas por *L. Lucidum* fueron establecidas en el año 2009, sumando 10 años de monitoreo. A su vez, este Sistema de Parcelas Permanentes de Tucumán forman parte de una Red Subtropical de Parcelas Permanentes más amplia que suman 73 ha a lo largo de las yungas australes de Argentina (incluyendo Jujuy y Salta, además de Tucumán).

En cada uno de los parches de bosque se muestrearon lianas ≥ 1 cm de diámetro, epífitas vasculares y árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap) en cuadrantes de 20 x 20 m. Dependiendo del tamaño del parche, en cada uno de ellos se muestrearon un número variable de cuadrantes (i.e. de 5 a 25). Se consideraron lianas a todas las trepadoras leñosas que enraizaran dentro del cuadrante y se consideraron epífitas vasculares a todas las plantas enraizadas en la corteza de los árboles ≥ 10 cm de dap y que no tuvieran contacto con el suelo.

Fueron muestreadas todas las lianas dentro del cuadrante independientemente de si se encontraban sin soporte en el sotobosque o trepando árboles o arbustos. Se contaron individuos y tallos de lianas, cuyo diámetro fue medido a 130 cm del punto de enraizamiento, se identificaron las especies y se registró si trepaban árboles o arbustos o si se encontraban sin soporte estructural en el sotobosque. Se distinguieron individuos de tallos de lianas sólo a través de la observación de las conexiones entre tallos en o sobre la superficie del suelo. Los tallos que estaban físicamente unidos a otros tallos fueron considerados parte de un mismo individuo, mientras que aquellos tallos que no estaban visiblemente conectados fueron considerados individuos separados.

Fueron muestreadas todas las epífitas vasculares, registrando tanto las epífitas verdaderas como las ocasionales. Se identificaron las especies de epífitas, se registró su cobertura total y relativa por especie en cada uno de los árboles muestreados y se relevó la zona que ocupaban en los árboles (por ejemplo, base del tronco, punto de ramificación principal, ramas externas). No pudieron identificarse individuos debido a que la mayoría de las epífitas vasculares en el área de estudio son helechos con rizomas y angiospermas con crecimiento clonal y reproducción asexual (Brown 1990). Por lo cual, el número total de zonas ocupada por cada especie de epífita fue empleado como un proxy de la abundancia. Si bien esta métrica no es abundancia, se consideró adecuada debido a que de acuerdo a las observaciones a campo las epífitas presentes en más zonas fueron las más abundantes.

Se identificó y midió el dap de todos los árboles dentro de un cuadrante a 130 cm de su base, considerando incluso aquellos que no estaban colonizados por lianas y epífitas. Detalles de la metodología utilizada se encuentran en cada uno de los capítulos de esta tesis.

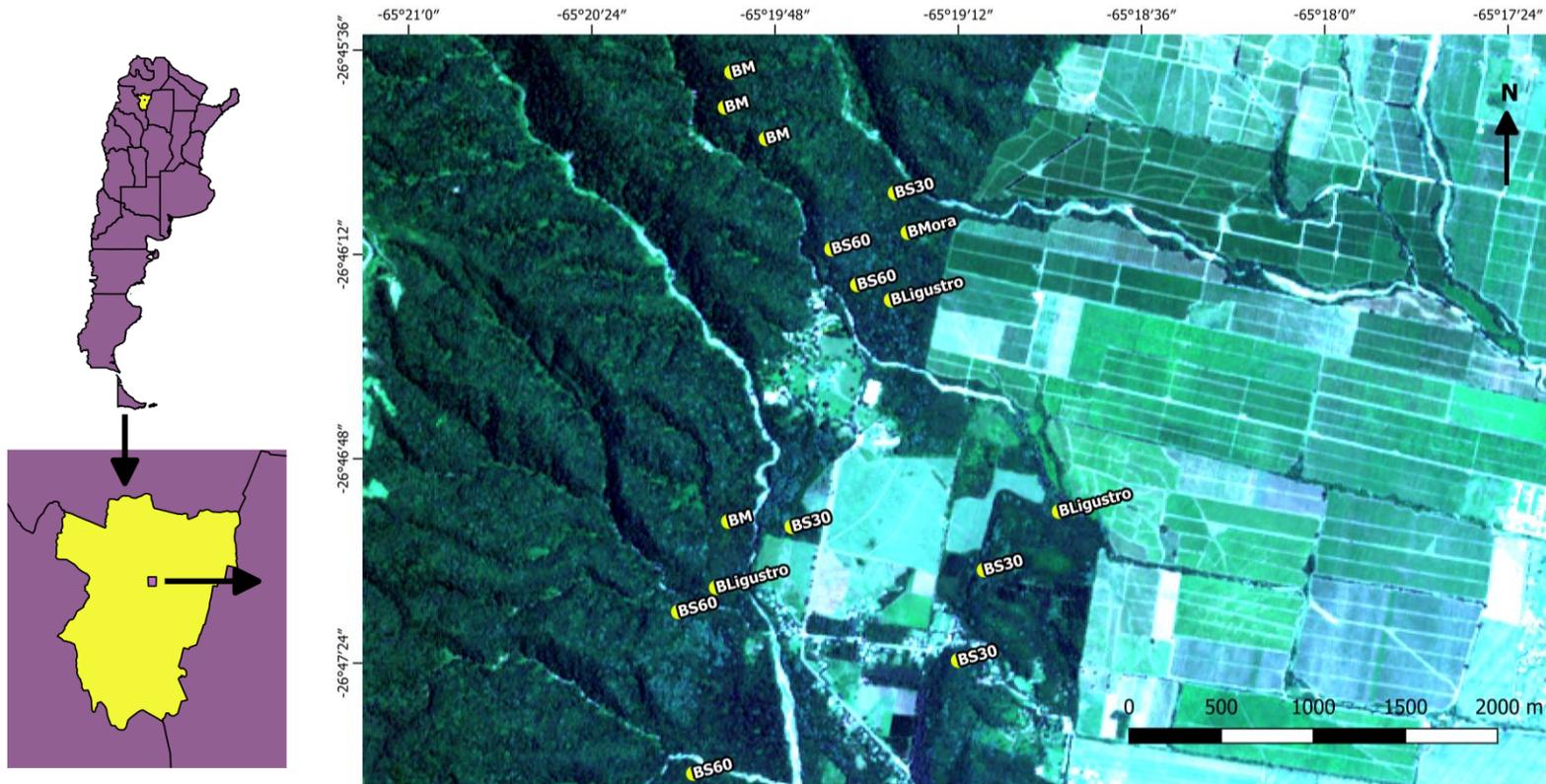


Figura 1.1. Parches de bosque muestreados en la Sierra de San Javier, Tucumán. Los sitios muestreados fueron bosques secundarios nativos de 30 (BS30) y 60 años (BS60), bosques maduros (BM), bosques invadidos por *L. lucidum* (BLigustro) y *M. alba* (BMora). En la imagen pueden observarse los bosques al oeste (verde oscuro) y campos de cultivo al este.

Tabla 1.1. Sitios de muestreo de lianas y epifitas vasculares de la Sierra de San Javier, Tucumán. Los parches de bosques con parcelas permanentes y donde se realizaron muestreos de lianas y epifitas vasculares están indicados con X.

Etiqueta en la figura 1.1	Nombre común	Altitud (m s.n.m.)	Latitud	Longitud	Tipo de bosque	Tiempo desde el abandono (años)	Uso previo	Pendiente	Parcela permanente	Última remediación	Especies de árboles dominantes	Muestreos de lianas	Muestreos de epifitas
BS30	Guarán	741	S 26° 46' 3.504"	O 65° 19' 22.558"	Secundario nativo	30	Cultivo de herbáceas	Baja	X	2016	<i>Tecoma stans</i> y <i>Ocotea porphyria</i>	X	X
BS30	Nativo	701	S 26° 47' 1.356"	O 65° 19' 46.488"	Secundario nativo	30	Cultivo de <i>Persea americana</i> y <i>Toona ciliata</i>	Baja	-	-	<i>Piper tucumanum</i> y <i>Ocotea porphyria</i>	X	X
BS30	Cebilar1	649	S 26° 47' 9.636"	O 65° 19' 8.868"	Secundario nativo	30	Pasturas	Moderada	-	-	<i>Anadenanthera colubrina</i>	X	-
BS30	Cebilar2	666	S 26° 47' 25.476"	O 65° 19' 14.267"	Secundario nativo	30	Pasturas	Moderada	-	-	<i>Anadenanthera colubrina</i>	X	-

BS60	Nogal/Cebil	810	S 26° 46' 12.576"	O 65° 19' 37.667"	Secundario nativo	60	Cultivo de herbáceas	Baja a moderada	X	2016	<i>Juglans australis</i> y <i>Parapiptadenia excelsa</i>	X	X
BS60	Cedro	741	S 26° 46' 18.948"	O 65° 19' 32.736"	Secundario nativo	60	Cultivo de herbáceas	Baja	X	2016	<i>Blepharocalyx salicifolius</i> y <i>Piper tucumanum</i>	-	X
BS60	Sismógrafo	728	S 26° 47' 16.008"	O 65° 20' 9.095"	Secundario nativo	60	Cultivo de citrus	Moderada a fuerte	-	-	<i>Piper tucumanum</i> y <i>Ocotea porphyria</i>	X	X
BS60	Frontino	669	S 26° 47' 44.556"	O 65° 20' 6.72"	Secundario nativo	60	Cultivo de herbáceas	Baja	-	-	<i>Ocotea porphyria</i> y <i>Piper tucumanum</i>	X	X
BM	Superplot1	970	S 26° 45' 47.268"	O 65° 19' 58.08"	Maduro nativo	-	-	Fuerte	X	2017	<i>Eugenia uniflora</i> y <i>Piper tucumanum</i>	X	X

BM	Superplot2	996	S 26° 45' 41.076"	O 65° 19' 56.675"	Maduro nativo	-	-	Fuerte	X	2017	<i>Eugenia uniflora</i> y <i>Piper tucumanum</i>	X	X
BM	Laderas	937	S 26° 45' 52.92"	O 65° 19' 50.16"	Maduro nativo	-	-	Fuerte	X	2016	<i>Piper tucumanum</i> y <i>Terminalia triflora</i>	X	X
BM	Cuesta Vieja	731	S 26° 47' 0.24"	O 65° 19' 58.907"	Maduro nativo	-	-	Moderada	-	-	<i>Bauhinia forficata</i> y <i>Piper tucumanum</i>	X	X
BMora	Mora	740	S 26° 46' 8.609"	O 65° 19' 23.642"	Secundario exótico	45	Cultivo de citrus	Baja	X	2016	<i>Morus alba</i>	X	X
BLigustro	Ligustral1	734	S 26° 46' 17.162"	O 65° 19' 24.103"	Secundario exótico	25-30	Cultivo de citrus	Baja	X	2014	<i>Ligustrum lucidum</i>	X	X
BLigustro	Ligustral2	646	S 26° 46' 58.814"	O 65° 18' 54.752"	Secundario exótico	25-30	Pasturas	Baja	-	-	<i>Ligustrum lucidum</i>	X	X

BLigustro	Ligustral3	701	S 26° 47' 10.954"	O 65° 20' 1.957"	Secundario exótico	25-30	Cultivo de citrus	Baja	-	-	<i>Ligustrum lucidum</i>	X	X
-----------	------------	-----	-------------------------	---------------------	-----------------------	-------	----------------------	------	---	---	------------------------------	---	---

Capítulo 2 - La diversidad y densidad de lianas incrementan durante la sucesión forestal y disminuyen con las invasiones de árboles exóticos en las yungas de la Sierra de San Javier, Tucumán

Resumen

La dinámica sucesional de lianas fue descripta principalmente en bosques jóvenes a intermedios en regiones tropicales, donde presentan su mayor abundancia y riqueza. Poco se conoce sobre la dinámica de lianas en bosques más tardíos, o en bosques invadidos por especies de árboles exóticos, sobre todo en regiones extra-tropicales. Se analizaron cambios en las comunidades de lianas en un gradiente sucesional y en gradientes de invasión de árboles exóticos en bosques de la Sierra de San Javier (Tucumán). Las lianas ≥ 1 cm de diámetro fueron muestreadas en un gradiente sucesional de bosques nativos (i.e. parches de bosque secundario de 30 y 60 años y bosques maduros continuos) y en gradientes de invasión de *Ligustrum lucidum* y *Morus alba* (i.e. parches de bosque de 0-100% y de 0-60% de invasión, respectivamente), dos de las especies de árboles exóticos más invasoras de Argentina. Las comunidades de lianas presentaron la mayor densidad, área basal y riqueza de especies en bosques maduros en comparación con los bosques secundarios de 30 y 60 años. La densidad relativa de las lianas con diferente modalidad de trepado también cambió en el gradiente sucesional: las apoyantes disminuyeron, mientras que las volubles y las lianas con espinas incrementaron con la edad del bosque. La densidad y la riqueza de especies de lianas disminuyeron al aumentar la densidad de *L. lucidum*, mientras que hubo mayor densidad de lianas con el incremento en la invasión de *M. alba*. Nuevos patrones emergieron durante la sucesión de lianas en el bosque estudiado, lo cual resalta la importancia de realizar estudios sobre dinámica de lianas en regiones extra-tropicales. En particular, los bosques secundarios nativos presentaron valores más bajos de densidad y riqueza de lianas en comparación con los bosques maduros, mientras que en los trópicos fue reportado el patrón opuesto. En estadios sucesionales tempranos e intermedios, las invasiones de ambas especies de árboles exóticos influenciaron la estructura y riqueza de las comunidades de lianas, ralentizando la sucesión del bosque.

Palabras clave: área basal, modalidades de trepado, densidad, *Ligustrum lucidum*, bosques maduros, *Morus alba*, bosques secundarios, riqueza de especies.

Introducción

La densidad y riqueza de lianas desempeñan un rol fundamental en la dinámica forestal y en la biodiversidad principalmente en regiones tropicales y subtropicales (Gentry 1991, Schnitzer & Bongers 2011). Las lianas constituyen alrededor del 25% de la densidad de tallos leñosos y de la riqueza de especies particularmente en regiones tropicales (Schnitzer & Bongers 2002). Cuando son abundantes, las lianas disminuyen el reclutamiento, crecimiento, fecundidad y supervivencia de los árboles (Putz 1984, Schnitzer et al. 2005, Campanello et al. 2007, Ingwell et al. 2010). Las lianas añaden complejidad estructural a los bosques, debido a que usualmente forman densas marañas formadas por tallos clonales con las que conectan las copas de los árboles (Putz 1984). Producen hojas, flores y frutos que representan importantes recursos para los animales, especialmente para las especies arborícolas (Arroyo-Rodríguez et al. 2015). A escala del ecosistema, las lianas reducen la captura de carbono de un bosque principalmente debido a que producen una gran cantidad de follaje con el que cubren la copa de los árboles reduciendo su crecimiento (van der Heijden et al. 2015). A pesar que se conoce relativamente bien la importancia de las lianas en la diversidad y dinámica de las regiones tropicales, poco se sabe sobre el rol de las lianas en regiones extra-tropicales y en paisajes modificados por el hombre. Hay pocos estudios particularmente en bosques en sucesión como consecuencia de cambios en el uso de la tierra y que están invadidos por especies exóticas.

La densidad y riqueza de especies de lianas tienden a ser más altas en estadios sucesionales tempranos o intermedios (i.e. 5-30 años) y luego disminuyen hacia los bosques maduros (DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Madeira et al. 2009, Yuan et al. 2009). Los bosques en estadios sucesionales tempranos a intermedios tienen mayor disponibilidad lumínica y mayor densidad de árboles de menor diámetro (i.e. mayor cantidad de soportes pequeños disponibles para trepar), condiciones que tienden a disminuir hacia estadios sucesionales tardíos (DeWalt et al. 2000, Ladwig & Meiners 2010, Barry et al. 2015). El mecanismo implicado es la fisiología adaptada a disturbios de las lianas, que les permite incrementar en densidad en áreas con alta disponibilidad de luz y con mayor densidad de árboles para trepar, como los bosques secundarios jóvenes, bosques disturbados, bordes

y claros causados por caída de árboles (Letcher & Chazdon 2009). Por lo cual los mecanismos que podría explicar los cambios que experimentan las lianas durante la sucesión son relativamente bien conocidos para estadios tempranos e intermedios (Ladwig & Meiners 2010, Letcher & Chazdon 2009, Barry et al. 2015, Letcher 2015). Sin embargo, permanece poco conocido como cambian las lianas y cuales mecanismos están involucrados en estos cambios en estadios sucesionales tardíos (i.e. > 40 años; DeWalt et al. 2000, Yuan et al. 2009).

La estructura forestal y la disponibilidad de árboles hospedadores interactúan con las modalidades de trepado de las lianas durante la sucesión (DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2012, Letcher 2015). Los bosques sucesionalmente tempranos tienen una alta densidad de árboles jóvenes y dosel bajo, las cuales son condiciones apropiadas para lianas con espinas, zarcillos y apoyantes que tienen dificultades para trepar árboles grandes con ramas altas (Putz 1984, Hegarty & Caballé 1991, DeWalt et al. 2000). Entonces, es esperable que este tipo de lianas sean dominantes en estadios sucesionales tempranos, aunque en algunos bosques han reportado que ocurre lo contrario debido a que tienden a incrementar con la sucesión (DeWalt et al 2000, Ladwig & Meiners 2010, Letcher & Chazdon 2012). Las lianas volubles incrementan en densidad hacia estadios sucesionales tardíos debido a que son capaces de trepar árboles hospedadores de gran diámetro que son más abundantes avanzada la sucesión (Putz 1984, Hegarty & Caballé 1991; en Letcher & Chazdon 2012 se reporta un patrón opuesto). La interacción entre las modalidades de trepado de las lianas y la estructura forestal puede explicar parcialmente cambios en la composición de las comunidades de lianas durante la sucesión y pueden revelar también aspectos como la distribución de las especies de lianas en los diferentes estadios (Ladwig & Meiners 2010; Letcher & Chazdon 2012; Letcher 2015).

Muchos bosques sucesionalmente tempranos están invadidos por especies de árboles exóticos que pueden influenciar la abundancia de lianas y su trayectoria sucesional (Lichstein et al. 2004, Addo-Fordjour et al. 2009, Ceballos et al. 2015). Los bosques secundarios invadidos por árboles exóticos están incrementando a escala global causando cambios dramáticos en la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas (e.g. reduciendo la biodiversidad; Mack et al. 2000; Richardson

& Rejmánek 2011) y podrían directamente influenciar a las lianas dada su dependencia en otras plantas por su hábito trepador. Fue sugerido que la densidad de lianas disminuye con la abundancia de árboles exóticos debido a que estos proveen características poco apropiadas para hospedar lianas (Lichstein et al. 2004, Addo-Fordjour et al. 2009, Ceballos et al. 2015). Por ejemplo, *Ligustrum lucidum*, un árbol invasor de bosques secundarios subtropicales en Argentina (Malizia et al. 2017, Ferrero et al. 2018), presenta un tronco recto con escasas ramificaciones a baja altura, alta tasa de crecimiento en altura y diámetro y corteza poco rugosa, las cuales representan características poco adecuadas para el trepado de lianas. Entonces, los bosques invadidos por *L. lucidum* tienen baja abundancia y riqueza de lianas (Lichstein et al. 2004, Ceballos et al. 2015, Ferrero et al. 2018). En algunos casos, los árboles exóticos tienen tasas de crecimiento más altas que las especies de árboles nativos (Easdale et al. 2007), por lo que podrían ocasionar una rápida disminución de la disponibilidad lumínica cuando invaden. Por lo tanto, la abundancia de lianas podría disminuir más rápido en un gradiente sucesional de bosques invadidos con estas características en comparación con bosques secundarios nativos. Adicionalmente, algunas especies de árboles exóticos tienen a excluir a las especies de árboles nativos que son hospedadores adecuados para las lianas y consecuentemente la abundancia de lianas tiende a disminuir en bosques invadidos (Addo-Fordjour et al. 2009, Ceballos et al. 2015). Alternativamente, la densidad y riqueza de lianas podrían beneficiarse de las invasiones porque las especies exóticas invasoras presentan diferentes caracteres y algunos de ellos pueden favorecer el trepado de lianas. Por ejemplo, un árbol invasor con características adecuadas para las lianas, como baja altura, corteza rugosa, ramificaciones bajas y bajo crecimiento, podría incrementar la abundancia de lianas. Sin embargo, hasta el momento no hay reportes de invasiones de árboles que incrementen la abundancia de lianas.

El objetivo de este capítulo fue caracterizar cambios en los atributos de las comunidades de lianas en un gradiente sucesional y en gradientes de densidad de especies de árboles exóticos e invasores en la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Para estos propósitos: 1. Se estudiaron bosques nativos de diferentes edades (i.e., bosques secundarios de 30 y 60 años y bosques maduros) para evaluar cambios

en densidad, área basal, riqueza de especies y dominancia de las modalidades de trepado de lianas durante la sucesión. 2. Se evaluaron las relaciones entre las comunidades de lianas (i.e. densidad y área basal) y cambios en la estructura del bosque (i.e. densidad y área basal de árboles y densidad de claros) durante la sucesión. 3. Se analizaron cambios de la densidad y riqueza de lianas en gradientes de invasión de *L. lucidum* y *Morus alba* (i.e. de 0-100% y de 0-60% de invasión, respectivamente), dos de las especies de árboles exóticos más invasores en Argentina y que tienden a dominar estadios sucesionales tempranos e intermedios en el área de estudio (Delucchi 1989, Grau & Aragón 2000, Giorgis & Tecco 2014). En base a los antecedentes se realizaron las siguientes predicciones: la densidad y riqueza de lianas disminuirán mientras que el área basal incrementará durante la sucesión (P1.1; DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2012, Barry et al. 2015). Disminuirá la dominancia de las lianas apoyantes, con zarcillos y espinas y las volubles incrementarán durante la sucesión (P1.2; Putz 1984, Hegarty & Caballé 1991, DeWalt et al. 2000). La densidad de lianas incrementará en bosques con mayor densidad de árboles y claros causados por caída de árboles (P2.1; DeWalt et al. 2000, Schnitzer et al. 2000) y el área basal de lianas aumentará en bosques maduros que presentan mayor área basal de árboles (P2.2; DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009). En bosques invadidos por especies exóticas la densidad y riqueza de lianas disminuirán con el incremento en la densidad de *L. lucidum* debido a que esta especie no presenta caracteres favorables para el trepado de lianas (P3.1; Lichstein et al. 2004, Ceballos et al. 2015). La densidad y riqueza de lianas aumentarán con el incremento en la densidad de *M. alba* debido a que esta especie provee caracteres adecuados para las lianas como ramas bajas, baja altura y corteza rugosa (P3.2).

Métodos

Muestreos

Para analizar cambios en las comunidades de lianas durante la sucesión (objetivo 1), se muestrearon 11 parches de bosques secundarios y maduros dominados por árboles nativos, ubicados entre 700 y 1000 m s.n.m. en el Parque Sierra de San Javier. Se muestrearon cuatro parches de bosque secundario

de 30 años (Guarán, Nativo, Cebilar1, Cebilar2), tres parches de bosque secundario de 60 años (Nogal/Cebil, Sismógrafo, Frontino) y cuatro bosques maduros (Superplot 1, Superplot2, Laderas, Cuesta Vieja) (Tabla 2.1), cuyas edades aproximadas se determinaron con imágenes aéreas de distintos años para seguir el crecimiento del bosque (1949, 1968, 1980 y 2000). También se conversó con guardaparques, personas que viven en el área y científicos que trabajaron en los mismos parches, que informaron sobre el uso previo de los mismos y colaboraron en determinar el tiempo de abandono de las actividades agrícolas. Solo se consideraron parches de bosque secundario originados de cultivos de herbáceas abandonados o de pasturas y que tuvieran límites claramente identificables. Dentro de cada parche de bosque, se muestrearon cuadrantes de 20 x 20 m, donde se identificaron y midieron las lianas ≥ 1 cm de diámetro a 130 cm de su punto de enraizamiento siguiendo la metodología propuesta por Gerwing et al. (2006). Se relevaron entre 5 y 25 cuadrantes por parche de bosque dependiendo del tamaño de cada parche (Tabla 2.1). Se tuvieron en cuenta tanto las lianas trepadoras como los individuos que no treparon ningún árbol. Los cuadrantes estuvieron separados al menos 20 m uno del otro y a una distancia > 10 m del borde del parche debido a que las lianas tienden a presentar mayores densidades en los bordes donde la disponibilidad de luz no es limitante (Londré & Schnitzer 2006).

Para evaluar la relación entre las comunidades de lianas y los cambios estructurales del bosque durante la sucesión (objetivo 2), se usaron datos de lianas, árboles y claros causados por caída de árboles. Para las lianas se utilizaron datos de su densidad y área basal de los 11 parches de bosque muestreados para el objetivo 1. Dentro de los mismos cuadrantes muestreados para lianas, también se contaron, identificaron y midieron los árboles ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap). Cinco de los 11 parches de bosque corresponden a parcelas permanentes donde se monitorean los árboles de forma periódica en el tiempo, por lo tanto para estos parches se utilizó información de la base de datos de árboles del IER. Para el objetivo de este capítulo, se usaron datos de la densidad y el dap de los árboles del último censo realizado en 2016. También se muestreó la densidad de claros

dentro de cada uno de los 11 parches de bosque mediante dos transectas de 50 x 10 m. Se consideraron claros a aquellas aberturas del bosque causadas por ramas o troncos caídos con un diámetro ≥ 50 cm. Para evaluar la influencia de *L. lucidum* y *M. alba* sobre las comunidades de lianas (objetivo 3), se usaron datos de las densidades de lianas y árboles de los parches de bosque secundario de 30 años muestreados para el objetivo 1. Se seleccionaron los parches de 30 años debido a que estas especies exóticas tienden a invadir bosques secundarios sucesionalmente tempranos a intermedios (Grau & Aragón 2000) y son poco abundantes o están ausentes en bosques de 60 años y en bosques maduros. Las densidades de *L. lucidum* y *M. alba* en los bosques secundarios fue de 4% y 8% por hectárea, respectivamente (Malizia et al. 2017). Sin embargo, a una escala menor, los cuadrantes dentro de los parches de bosque secundario nativo tuvieron un rango de densidades de 0 a 41% de *L. lucidum* y de 0 a 36% de *M. alba* (densidad de la especie de árbol invasor/ densidad de todas las especies de árboles x 100). Para completar los gradientes con densidades mayores de invasión, fueron muestreados 10 cuadrantes adicionales en tres parches de bosque dominados por *L. lucidum* y 10 cuadrantes en un parche de bosque dominado por *M. alba*. Estos parches tuvieron una densidad de invasión de *L. lucidum* o *M. alba* superior al 40% y su edad varió entre 30 y 45 años. Los muestreos en estos cuadrantes adicionales siguieron la misma metodología empleada en los parches de 30 años del objetivo 1: se identificaron, contaron y midieron el diámetro de las lianas ≥ 1 cm y árboles ≥ 10 cm de dap. Los gradientes de invasión presentaron una densidad de la especie invasora del 0-100% para *L. lucidum* y de 0-60% para *M. alba*.

Análisis de datos

Las variables de las lianas, árboles y claros se extrapolaron a hectárea para controlar por las diferencias en el área muestreada entre los parches. Para evaluar cambios en las comunidades de lianas durante la sucesión, se compararon diferentes atributos de las lianas entre las tres categorías de edad (bosques de 30 y 60 años y bosques maduros; P1.1). Se comparó la densidad de individuos, área basal y diámetro promedio de las lianas usando ANOVAs. Para analizar la riqueza de especies se

evaluó el solapamiento de las curvas de riqueza interpolada y extrapolada entre las categorías de edad usando el paquete INEXT (Hsieh et al. 2016). Se comparó también la densidad de las especies de lianas entre bosques secundarios (de 30 y 60 años) y maduros con análisis de Kruskal-Wallis. Se evaluaron cambios en la dominancia de lianas con diferentes modalidades de trepado entre las categorías de edad con Kruskal-Wallis (P1.2). Fueron considerados las siguientes modalidades de trepado de lianas: zarcillos, apoyantes, espinas y volubles (Malizia & Grau 2008). Dos especies de lianas, *Dolichandra unguis-cati* (Bignoniaceae) y *Cissus striata* (Vitaceae) presentan más de una modalidad de trepado (i.e. raíces adventicias y zarcillos; Malizia & Grau 2008) y por este motivo fueron excluidas de los análisis.

Para evaluar la relación entre las comunidades de lianas y los cambios en la estructura del bosque durante la sucesión se usó un análisis de componentes principales (ACP; P2). Para las lianas se emplearon las variables densidad y área basal y para representar los cambios estructurales del bosque se emplearon la densidad y el área basal de árboles y la densidad de claros. En la matriz primaria del ACP se incluyeron los parches de bosque en las filas y las variables en las columnas.

Para analizar cambios en la riqueza y densidad de lianas con el incremento en la dominancia de las especies de árboles exóticos, se testearon modelos lineales y exponenciales. Los modelos lineales predicen que la riqueza y densidad de lianas cambian sostenidamente con el incremento en la densidad de la especie invasora, y los modelos exponenciales predicen cambios mayores a bajos niveles de invasión. Se ajustaron modelos con máxima verosimilitud usando la función `mle2` del paquete `bbmle` y empleando el criterio de información de Akaike (AIC) para realizar las comparaciones entre modelos. Se realizó un modelo para cada variable de respuesta (i.e. densidad y riqueza de lianas) en gradientes de dominancia de *L. lucidum* (P3.1) y *M. alba* (P3.2). Se usaron GLMs con distribución de errores binomial negativa, dado que los datos fueron conteos y tenían sobredispersión (i.e. más varianza de la que puede modelarse según un modelo estándar; Bolker 2008). Todos los análisis con excepción del ACP fueron realizados en R (R Core Team 2017). Para el objetivo 2, la relación entre

las variables fue analizada con una matriz de correlación en el ACP, el cual fue realizado con el programa PC-ORD 5.0 (McCunne & Mefford 2006).

Tabla 2.1. Datos generales de los muestreos por categoría de edad del bosque en la Sierra de San Javier, Tucumán.

	30 años	60 años	Maduro
Número de parches muestreados	4	3	4
Número total de cuadrantes de 20 x 20 m muestreados	30	30	70
Area total muestreada (ha)	1.2	1.2	2.8

Resultados

Lianas en un gradiente sucesional

Los bosques nativos (parches de bosques secundarios y maduros juntos) tuvieron 1501 individuos y 1802 tallos de lianas ≥ 1 cm de diámetro en un área de 5.2 hectáreas. La densidad promedio de lianas fue de 288 individuos ha^{-1} y varió de 25 a 488 individuos ha^{-1} . Fueron registradas 16 especies, 13 géneros y 11 familias considerando toda el área muestreada (Tabla 2.2).

La densidad de individuos de lianas fue significativamente más alta en los bosques maduros, los cuales tuvieron 138.4% más individuos que los bosques secundarios de 30 y 60 años ($F = 4.54$ $P = 0.04$; Figura 2.1A). Las lianas representaron el 44.9% de la densidad de individuos leñosos en bosques maduros (i.e. incluyendo lianas ≥ 1 cm de diámetro y árboles ≥ 10 cm de dap), 24% en bosques de 60 años y 22.4% en bosques de 30 años. El diámetro promedio de lianas ($F = 5.11$ $P = 0.04$; Figura 2.1B) incrementó significativamente con la edad del bosque, y el área basal fue mayor en bosques maduros ($F = 6.01$ $P = 0.03$; Figura 2.1C). El área basal de lianas fue 321.1% más alta en bosques maduros que en los bosques secundarios de 30 y 60 años. El área basal de lianas representó el 1.5% del área basal de leñosas en bosques maduros (i.e. incluyendo lianas ≥ 1 cm de diámetro y árboles ≥ 10 cm de dap) y 0.5% en bosques de 30 y 60 años.

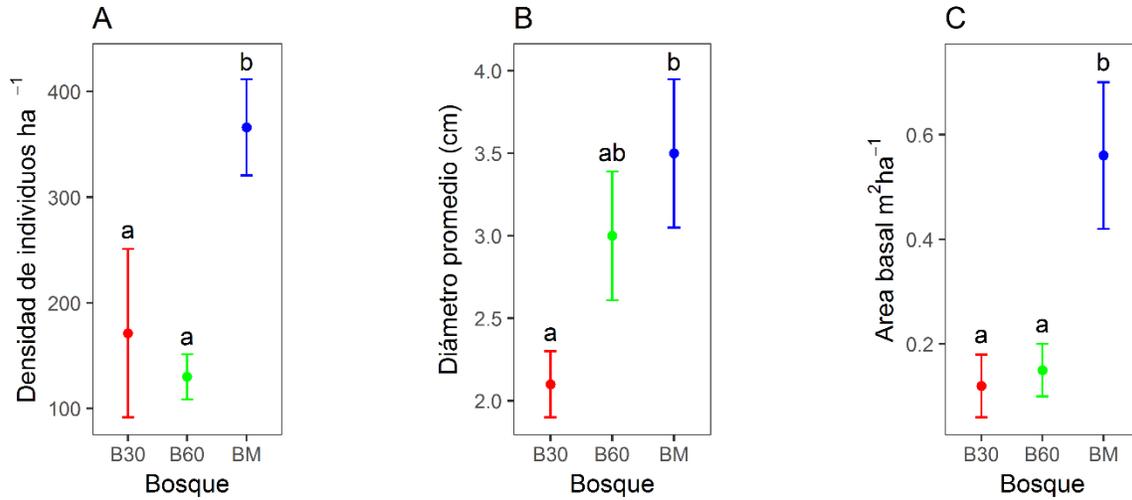


Figura 2.1. Media y error estándar de la densidad (A), diámetro promedio (B) y área basal de lianas (C) por edad del bosque. Las letras arriba de las barras indican diferencias significativas entre los bosques de diferente edad. Leyendas: B30 (bosque secundario de 30 años), B60 (bosque secundario de 60 años), BM (bosque maduro).

La riqueza de especies de lianas fue mayor en los bosques maduros que en los bosques de 30 años, lo cual indicó un incremento de la riqueza de lianas durante la sucesión (Figura 2.2). Especies como *Acacia tucumanensis*, *Celtis iguanaea*, *Heteropterys dumetorum* y *Pisoniella arborescens* tuvieron sus densidades más altas en bosques maduros (Tabla 2.2). *Cissus verticillata* y *Dolichandra cynanchoides* fueron registradas solo en bosques maduros, mientras que *Amphilophium paniculatum* y *Rubus imperialis* fueron registradas solo en bosques secundarios (Tabla 2.2). A medida que aumentó la edad del bosque, disminuyó la densidad relativa de las lianas apoyantes ($H = 7.85$ $P = 0.002$), mientras que incrementaron las lianas con espinas ($H = 6.05$ $P = 0.03$) y volubles ($H = 7.05$ $P = 0.01$; Figura 2.3). Las lianas con zarcillos tuvieron una tendencia a incrementar hacia los bosques maduros y de 60 años ($H = 4.71$ $P = 0.08$; Figura 2.3).

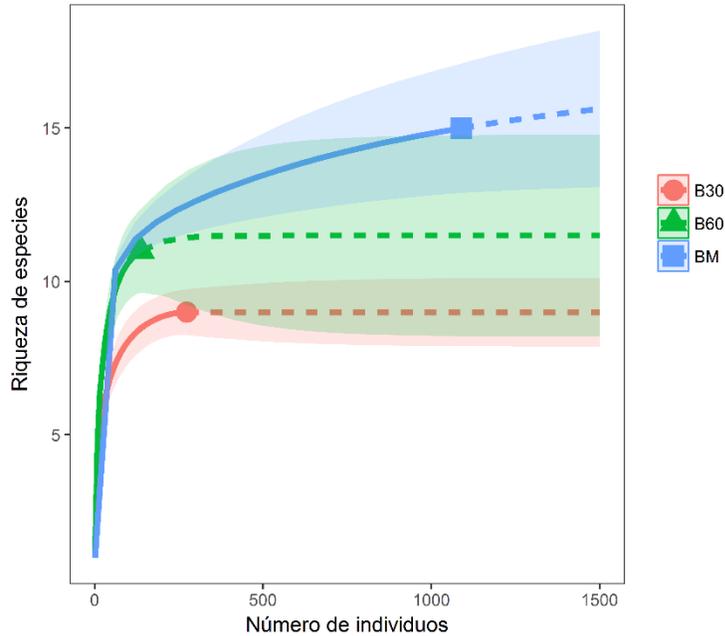


Figura 2.2. Curvas de riqueza por edad del bosque en base al número de individuos de lianas. Cada curva incluye valores de riqueza interpolados y extrapolados (curvas con guiones). Los símbolos representan el número de individuos observados por categoría de edad. Los intervalos de confianza son del 95%. Leyendas: B30 (bosque secundario de 30 años), B60 (bosque secundario de 60 años), BM (bosque maduro).

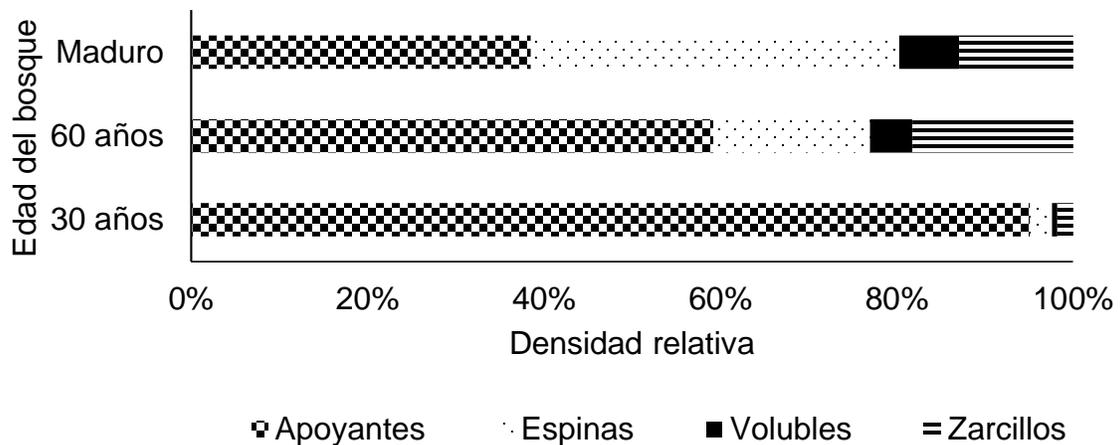


Figura 2.3. Densidad relativa de lianas con distintas modalidades de trepado por edad del bosque.



Fotos 2.1. Especies de lianas más abundantes en la Sierra de San Javier: 1. *Cissus striata*, 2. *Quechualia fulva*, 3. *Chamissoa altissima*, 4. *Dolichandra unguis-cati*, 5. *Celtis iguanaea*, 6. *Acacia tucumanensis*.

Tabla 2.2. Densidad de las especies de lianas por hectárea (media \pm error estándar) en bosques secundarios y maduros de la Sierra de San Javier, Tucumán. La categoría bosques secundarios incluye todos los parches muestreados de 30 y 60 años. Se incluye un análisis de Kruskal-Wallis de diferencias entre la densidad de bosques secundarios y maduros, que excluyó a las especies registradas en un solo parche o con menos de cinco individuos. Las letras en negrita en estos análisis indican diferencias significativas entre los bosques secundarios y maduros.

Especie	Familia	Modalidad de trepado	Bosques secundarios	Bosques maduros	Kruskal-Wallis
<i>Acacia tucumanensis</i> Griseb.	Fabaceae	Espinas	0.5 \pm 0.5	31 \pm 10.4	X² = 4.2 P = 0.04
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth.	Bignoniaceae	Zarcillos	4.8 \pm 4.8	0	
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg	Celtidaceae	Espinas	3 \pm 1.4	38.5 \pm 15.4	X² = 6.7 P = 0.01
<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth	Amaranthaceae	Apoyante	10.8 \pm 2.9	33.5 \pm 13.1	X ² = 1.1 P = 0.28
<i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav.	Vitaceae	Zarcillos/ Raíces adventicias	13.2 \pm 11.1	72.3 \pm 44.4	X ² = 3.5 P = 0.06
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	Vitaceae	Zarcillos	0	0.3 \pm 0.3	
<i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.	Bignoniaceae	Zarcillos	0	3.3 \pm 3.3	
<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	Zarcillos/ Raíces adventicias	13.5 \pm 1.7	31.5 \pm 5.8	X ² = 1.2 P = 0.28
<i>Gonolobus rostratus</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Apocynaceae	Voluble	0.3 \pm 0.2	0.75	X ² = 0 P = 1
<i>Hebanthe occidentalis</i> (R.E. Fr.) Borsch & Pedersen	Amaranthaceae	Apoyante	2.2 \pm 1	10.5 \pm 5.4	X ² = 1.2 P = 0.28
<i>Heteropterys dumetorum</i> (Griseb.) Nied.	Malpighiaceae	Voluble	0.8 \pm 0.3	14.8 \pm 7	X² = 5.7 P = 0.02
<i>Pisoniella arborescens</i> (Lag. Et Rodr.) Standl	Nyctaginaceae	Apoyante	0	4.5 \pm 3.5	X² = 5.6 P = 0.02

<i>Quechualia fulva</i> (Griseb.) H. Rob.	Asteraceae	Apoyante	16.8 ± 6.5	17.3 ± 3.8	X ² = 0 P = 1
<i>Rubus imperialis</i> Cham. & Schltl.	Rosaceae	Espinas	0.3 ± 0.3	0	
<i>Serjania marginata</i> Casar.	Sapindaceae	Zarcillos	0.2 ± 0.2	0.5 ± 0.5	X ² = 0.2 P = 0.64
<i>Serjania meridionales</i> Cambess.	Sapindaceae	Zarcillos	1.8 ± 0.7	13.8 ± 5	X ² = 3 P = 0.09
Especie no identificada	-	Voluble	0	0.3 ± 0.3	

Interacción entre lianas y la estructura forestal durante la sucesión

Los bosques maduros tuvieron una estructura forestal diferente de la de bosques secundarios de 30 y 60 años según el ACP (Figura 2.4). Los ejes 1 y 2 del ACP explicaron 56.4% y 20.7%, respectivamente, de la varianza total de los datos. El eje 1 reflejó un gradiente de densidad de lianas, área basal de lianas y densidad de claros, los cuales tendieron a presentar mayores valores en los bosques maduros y menores en los bosques secundarios (Tabla 2.3). Las categorías de edad del bosque no se diferenciaron en el eje 2, el cual representó un gradiente del área basal total del bosque (Tabla 2.3).

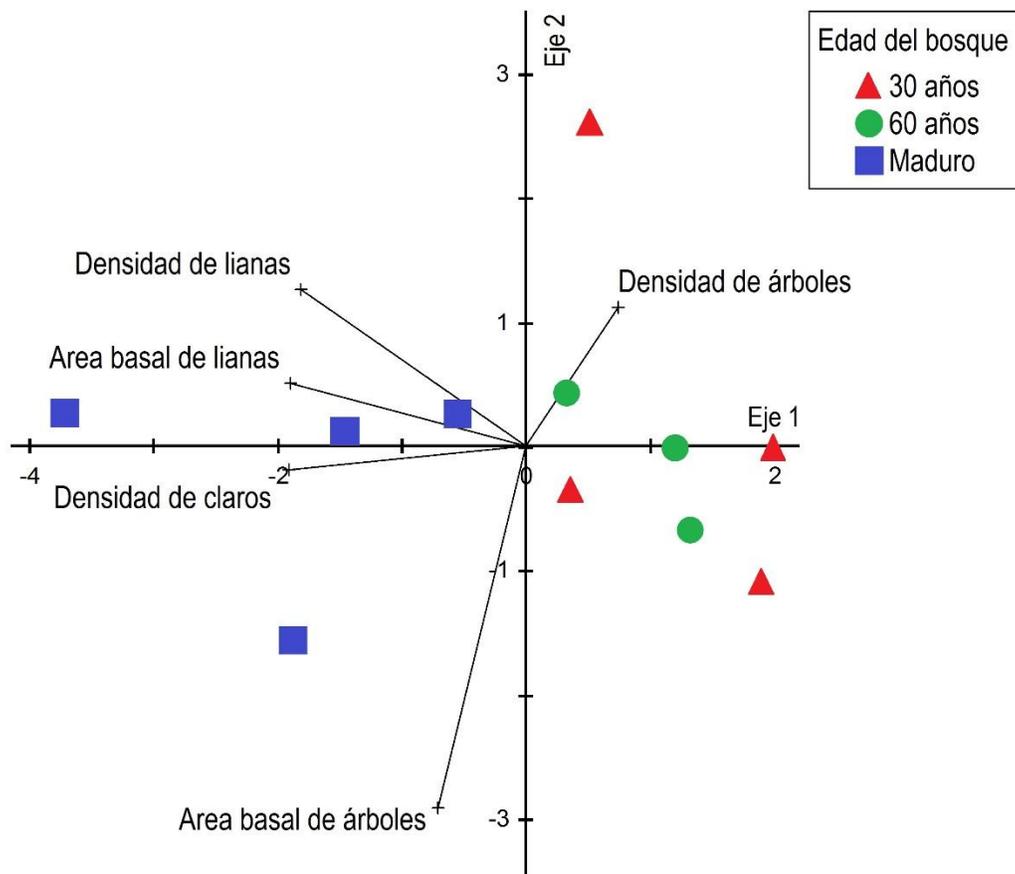


Figura 2.4. Análisis de componentes principales entre variables de las comunidades de lianas y la estructura forestal considerando los bosques de diferente edad. Las variables están representadas por líneas y etiquetas y los parches de bosque están representados por símbolos.

Tabla 2.3. Correlaciones de Pearson entre variables de las comunidades de lianas y la estructura forestal con los ejes del ACP. Los números en negrita indican correlaciones mayores a 0.8.

VARIABLES	EJE 1	EJE 2
Densidad de lianas	-0.89	0.38
Area basal de lianas	-0.94	0.15
Densidad de árboles	0.36	0.33
Area basal de árboles	-0.35	-0.87
Densidad de claros	-0.94	-0.06

Lianas en gradientes de densidad de especies de árboles exóticos

La densidad y riqueza de lianas disminuyeron exponencialmente con la densidad de *L. lucidum* (Figura 2.5A-B; Tabla 2.4). Se registraron solo tres especies (*D. unguis-cati*, *Hebanthe occidentalis*, *Quechualia fulva*) y cuatro individuos de lianas en 10 cuadrantes donde *L. lucidum* tuvo una dominancia >50%. Ningún individuo de *L. lucidum* hospedó lianas en esos cuadrantes, y los árboles hospedadores fueron especies nativas (*Allophylus edulis* y *Ocotea porphyria*) y una especie exótica (*M. alba*). La densidad de lianas incrementó sostenidamente hacia niveles más altos de invasión de *M. alba*, mientras que la riqueza de lianas permaneció sin cambios notables (Figura 2.5C-D; Tabla 2.4). Se registraron cinco especies de lianas (*Chamissoa altissima*, *C. striata*, *D. unguis-cati*, *Q. fulva* y *Serjania meridionalis*) y 170 individuos en 10 cuadrantes dominados por *M. alba*. En estos cuadrantes, *M. alba* y especies de árboles nativas fueron las principales hospedadoras de lianas.

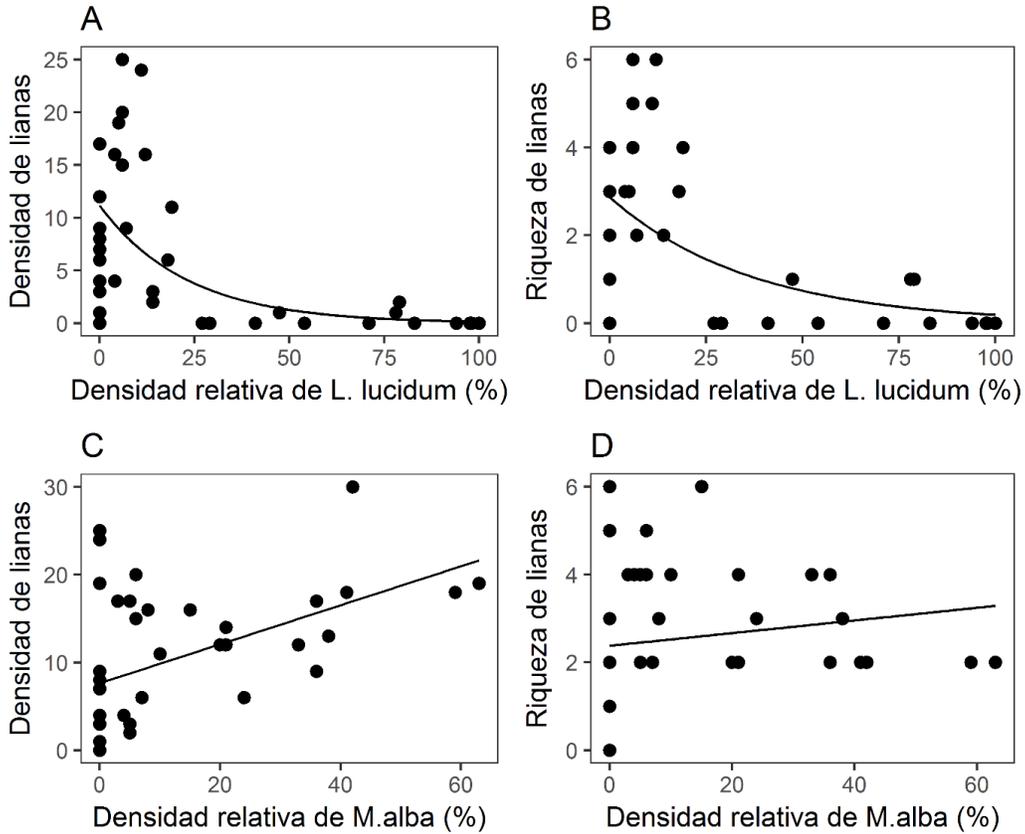


Figura 2.5. Densidad y riqueza de especies de lianas por cuadrante (400 m²) en relación a los incrementos en las densidades de invasión de *L. lucidum* (A-B) y *M. alba* (C-D). Los ejes x representan la densidad relativa de las especies de árboles exóticos sobre la densidad total de árboles dentro de cada cuadrante. Se ajustaron curvas exponenciales y lineales como modelos para explicar la relación entre las variables.

Tabla 2.4. Valores del criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos analizados para explicar la densidad y riqueza de lianas en función de las densidades de *L. lucidum* y *M. alba*. Los modelos seleccionados por su valor más bajo de AIC están en negrita.

	Densidad relativa de <i>L. lucidum</i> (%)		Densidad relativa de <i>M. alba</i> (%)	
	Modelo lineal	Modelo exponencial	Modelo lineal	Modelo exponencial
Densidad de lianas	234.81	211.55	272.94	273.26
Riqueza de especies de lianas	164.89	133.33	154.99	155.14

Discusión

Lianas en un gradiente sucesional

Los bosques maduros presentaron una densidad de lianas que fue 138.4% mayor que la de bosques secundarios, lo cual contrasta con estudios realizados en regiones tropicales y subtropicales que reportaron el patrón opuesto (i.e. mayor densidad de lianas en bosques secundarios; DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Yuan et al. 2009). Los cambios en la estructura forestal y en la disponibilidad de luz durante la sucesión, podrían explicar las diferencias reportadas entre los bosques maduros y secundarios (DeWalt et al. 2000, Yuan et al. 2009). En los parches muestreados, los bosques secundarios presentan menores niveles de luminosidad debido a su dosel relativamente homogéneo y a su menor complejidad estructural (Grau et al. 1997), que podrían haber generado un ambiente menos propicio para las lianas. Los bosques maduros presentan un dosel desigual debido a la presencia de claros causados por caída de árboles de diferente edad y tamaño (Grau 2002, Malizia & Grau 2008), que producen una alta complejidad espacial y estructural resultando en una alta densidad de lianas. Los bosques maduros en regiones tropicales también son complejos estructuralmente y se caracterizan por tener una mayor densidad de claros donde proliferan las lianas (Schnitzer et al. 2000, Guariguata & Ostertag 2001). Sin embargo, a diferencia de lo reportado en este capítulo, el cambio en la densidad de claros puede no representar un factor predominante en las diferencias de densidad de lianas entre bosques secundarios y maduros de regiones tropicales. En estas regiones, la alta densidad de lianas en bosques secundarios fue atribuida a ciertas características de los mismos como sus mayores niveles de luminosidad y mayor disponibilidad de árboles hospedadores de menor tamaño (DeWalt et al. 2000, Barry et al. 2015).

Las lianas fueron 32% menos abundantes en los bosques de 60 años que en los bosques de 30 años, lo que podría apoyar la hipótesis del declive de la densidad de lianas en bosques secundarios (DeWalt et al. 2000, Letcher 2015), aunque estas categorías de edad no presentaron diferencias significativas. Aunque no fueron muestreados bosques de edad menor a 30 años, probablemente las lianas colonizaron rápido y fueron muy abundantes al comienzo de la sucesión de bosques secundarios

nativos, al igual que fue reportado en otras regiones en el mundo (Ladwig & Meiners 2010, Barry et al. 2015). Esto es probable debido a que en el área varias especies de lianas se comportan como malezas que colonizan rápidamente (observaciones personales). Además, los bosques secundarios están cercanos a los bosques maduros que actúan como fuente de propágulos de lianas y la fauna dispersora de semillas es abundante y diversa (Grau et al. 2010, Blendinger & Giannini 2010, Ferreira 2014). Las especies que se comportan como malezas tienen a disminuir en densidad con la edad de los bosques, lo cual puede explicar la menor abundancia de los bosques secundarios de 60 años. Sin embargo, para corroborar la hipótesis del patrón de declive de lianas en bosques secundarios se requieren relevamientos en bosques sucesionalmente más jóvenes y así obtener un gradiente sucesional más completo. Sin embargo, en el área la mayoría de los bosques sucesionalmente jóvenes están invadidos por *L. lucidum*, no conforman una secuencia de sucesión con los bosques secundarios nativos muestreados aquí, y esto dificulta corroborar la hipótesis planteada.

Un alto porcentaje de especies encontradas en bosques maduros (65%) también estuvieron presentes en los bosques secundarios, lo cual indicó que varias especies de lianas colonizan temprano y persisten durante la sucesión. Adicionalmente, los bosques secundarios compartieron lianas con las mismas modalidades de trepado que los bosques maduros, aunque con diferencias en sus densidades relativas. Estos resultados apoyan la hipótesis que las lianas en los bosques secundarios tienen una alta capacidad para la colonización natural, regeneración y persistencia (Letcher 2015). Particularmente, la persistencia durante la sucesión permitió que las especies *A. tucumanensis*, *C. iguanaea*, *H. dumetorum* y *P. arborescens*, las cuales son comunes en los claros (Malizia & Grau 2008), incrementen en densidad hacia los bosques maduros. Posiblemente su alta capacidad de rebrote les permite a las especies de lianas persistir durante la sucesión sin sustitución de especies pioneras por especies tardías a través del tiempo. Por lo tanto, las comunidades de lianas en estos bosques podrían seguir el modelo de “composición florística inicial” en el cual las especies pioneras permanecen en estadios tardíos de la sucesión (Egler 1954), aunque no hay información sobre la colonización de estas especies en estadios tempranos para confirmar esta hipótesis.

Interacción entre lianas y la estructura forestal durante la sucesión

La densidad y el área basal de lianas incrementaron hacia los bosques maduros, los cuales mostraron una mayor densidad de claros en comparación con los bosques secundarios. Como los claros tienen a incrementar en tamaño y abundancia durante la sucesión (Guariguata & Ostertag 2001), las lianas pueden tomar ventaja de esta mayor apertura del dosel a medida que los bosques envejecen (Malizia & Grau 2008). En consecuencia, los bosques secundarios pueden alcanzar la densidad y área basal de lianas de bosques maduros después de la eventual senescencia de los árboles del dosel que forman los claros. Actualmente estos bosques secundarios se encuentran en transición hacia la composición de especies de árboles de los bosques maduros, debido a la senescencia de las cohortes tempranas de árboles del dosel y al establecimiento de especies sucesionalmente tardías (Grau et al. 2010). Esta transición probablemente promueva la heterogeneidad espacial y la disponibilidad de recursos para las lianas que les permitiría incrementar su densidad. Aunque este estudio es limitado en el tiempo y el espacio, se espera que estos resultados puedan replicarse más allá de los bosques estudiados. El incremento de la densidad de claros durante la sucesión y la inmediata proliferación de lianas después de la formación de un claro son dos procesos generales que ocurren en diferentes tipos de bosques (Guariguata & Ostertag 2001, Ledo & Schnitzer 2014).

Los patrones contrastantes de la densidad y riqueza de lianas en estadios sucesionales tardíos en bosques tropicales bajos (DeWalt et al. 2000, Letcher & Chazdon 2009, Letcher 2015) y en el bosque montano subtropical estudiado, podrían sugerir un escenario alternativo en la sucesión de lianas. Posiblemente ciertas condiciones relacionadas con la topografía de los bosques montanos podrían influir indirectamente durante la sucesión de lianas. Por ejemplo, es más factible que los claros causados por caída de árboles causen un efecto cascada en pendientes montañosas que en bosques tropicales bajos, incrementando la apertura del dosel y posiblemente la densidad de lianas. Adicionalmente, la iluminación lateral de las copas de los árboles debido a las pendientes provee un ambiente más iluminado que podría facilitar la proliferación de lianas en árboles del dosel. Estas condiciones podrían incrementar la densidad y riqueza de lianas durante la sucesión en bosques

montanos subtropicales de modo diferente a la sucesión de lianas en bosques tropicales bajos (Letcher 2015). La pendiente altera la dinámica y estructura forestal (e.g. luminosidad, densidad de claros) y de esta manera podría influir sobre la dinámica sucesional de las lianas.

Los resultados sobre la dinámica sucesional de las lianas de este capítulo podrían generalizarse a otros bosques de yungas del piso altitudinal de las selvas montanas, aunque esta hipótesis debe ser confirmada. En este piso altitudinal, podría haber incluso diferencias en la dinámica sucesional de lianas de los bosques secundarios dado que algunos se encuentran en zonas planas y otros en zonas de pendiente (Grau et al. 1997). Podría haber diferencias también en la densidad de lianas entre bosques maduros debido a las condiciones que generan la exposición de las laderas en las que se encuentran. En las yungas, las laderas con orientación norte son más secas e iluminadas y presentan mayor proporción de especies de árboles pioneros con respecto a las laderas de orientación sur (Grau & Brown 1995). En esta tesis no se tuvo en cuenta el efecto de la orientación de la ladera en bosques maduros, aunque aquellos ubicados en laderas de orientación norte se caracterizaron por presentar densidades más altas de lianas (observaciones personales).

Lianas en gradientes de densidad de especies de árboles exóticos

Las comunidades de lianas estuvieron fuertemente influenciadas por el incremento en la dominancia de *L. lucidum* y *M. alba*, que se encuentran entre las especies de árboles más invasoras del área (Grau & Aragón 2000). Cuando *L. lucidum* alcanzó el 25% de la densidad de árboles en el bosque, la densidad de lianas declinó significativamente. Se registraron solo tres especies de lianas dentro de este bosque y muy pocos individuos, que fueron hospedados por dos especies de árboles nativos y por *M. alba*. Estas especies de lianas se caracterizaron por estar presentes en todos los tipos de bosques (i.e. secundarios nativos e invadidos y maduros) por lo cual deben tener dispersión muy efectiva para poder colonizar los bosques de *L. lucidum*. Por otro lado, la densidad de lianas incrementó con la dominancia de *M. alba*, mientras que la riqueza de especies se mantuvo sin cambios. Sin embargo, las comunidades de lianas estuvieron fuertemente dominadas por *Quechualia*

fulva y *C. striata* a niveles altos de invasión de *M. alba* posiblemente debido a que es una hospedadora adecuada para estas especies. Las ramas bajas de *M. alba* facilitan el trepado de la liana apoyante *Q. fulva*, y su corteza rugosa es adecuada para la fijación de las raíces adventicias de *C. striata*.

La influencia de las especies exóticas se debió, al menos en parte, a sus características intrínsecas que determinan que sean hospedadoras adecuadas o no para las lianas. Las especies hospedadoras suelen presentar diferentes características que dificultan o facilitan la colonización y el trepado de lianas, tales como la altura de los árboles, su crecimiento y tipo de corteza (Campanello et al. 2007, van der Heijden et al. 2008). *L. lucidum* tiene características que dificultan el trepado de lianas, como un tronco recto con pocas ramas bajas, corteza lisa y rápido crecimiento comparado con otras especies de árboles nativos (Lichstein et al. 2004, Easdale et al. 2007). En cambio, *M. alba* presenta características que facilitan el trepado de lianas, tales como corteza rugosa y ramas bajas, lo que podría explicar la alta densidad de lianas registrada en bosques donde invade esta especie. Este estudio tiene limitaciones al considerar solo dos especies de árboles exóticos, pero permite hipotetizar que a través de las características intrínsecas de las especies exóticas invasoras se puede predecir su influencia sobre la biodiversidad de lianas. Esta hipótesis puede evaluarse considerando otras especies exóticas e invasoras en el área y en otros bosques en el mundo, y evaluando sus características y su influencia sobre las lianas. Sin embargo, también son importantes otros efectos causados por las invasiones que pueden afectar a las lianas, tales como cambios en las condiciones ambientales y en la estructura forestal (e.g. baja disponibilidad lumínica y simplicidad estructural en bosques invadidos por *L. lucidum*; Ayup et al. 2014). Por ejemplo, los bosques de *L. lucidum* tiene una altura de dosel pareja (i.e. similar a una plantación) y una alta dominancia de esta especie siempreverde, lo cual reduce los niveles de luminosidad y afecta a las lianas que son consideradas principalmente especies demandantes de luz.

L. lucidum influye sobre la estructura del bosque y la calidad del hábitat en los bosques secundarios (Ayup et al. 2014) y puede llevar a una comunidad de lianas empobrecida en estructura y composición en los bosques donde invade (Foto 2.2; Ceballos et al. 2015). Esta especie exótica puede ralentizar la

sucesión por medio de la supresión del reclutamiento y la reducción de las tasas de crecimiento de especies de árboles nativos (Lichstein et al. 2004, Malizia et al. 2017). *L. lucidum* tiene una mejor habilidad competitiva que la mayoría de las especies de árboles nativos y tiende a invadir áreas de cultivo abandonados y bosques secundarios (Grau & Aragón 2000, Malizia et al. 2017), influyendo sobre la densidad y riqueza de lianas desde etapas sucesionales tempranas. Este efecto sobre las lianas podría ser más extendido y frecuente de lo esperado dado que *L. lucidum* representa una proporción creciente de los bosques secundarios en el área. Estudios recientes han reportado que esta especie exótica se expandió en 667 hectáreas en las últimas décadas hasta 2010 (Montti et al. 2017) y su densidad incrementó un 4% por hectárea dentro de bosques secundarios nativos entre 1991 y 2011 en la Sierra de San Javier (Malizia et al. 2017). Adicionalmente, dado la baja densidad de lianas en parches de bosque dominados por *L. lucidum* de diferentes edades (15, 30 y 60 años de edad en una cronosecuencia del Instituto de Ecología Regional en el área), su influencia podría persistir por varias décadas (observaciones personales).

Los parches dominados por *M. alba* representan un camino sucesional alternativo en estos bosques, caracterizado por densas marañas de lianas formadas por pocas especies y que persisten por muchos años (Foto 2.2; Tymen et al. 2016). A altas densidades, las lianas pueden incrementar la mortalidad, reducir el crecimiento y suprimir la regeneración de árboles (Schnitzer et al. 2000, Ingwell et al. 2010). Consecuentemente, la sucesión forestal podría ser ralentizada en parches dominados por *M. alba* (Grau & Aragón 2000) debido a la infestación por lianas. Si bien *M. alba* promueve el establecimiento de densas marañas de lianas, éstas podrían afectar el reclutamiento o incrementar la mortalidad de esta especie invasora en el largo plazo. Un estudio realizado en el área mostró que la densidad de *M. alba* está disminuyendo en bosques secundarios entre 1991 y 2011 (Malizia et al. 2017), por lo cual la mortalidad de esta especie invasora podría estar causada parcialmente por estas densas marañas de lianas.

L. lucidum y *M. alba* pueden llevar a escenarios alternativos en la sucesión de lianas en comparación con los bosques nativos (Figura 2.6). Las lianas dentro de parches dominados por *L. lucidum* podrían

mantener una baja densidad y riqueza de lianas a través del tiempo. Por otro lado, las lianas podrían persistir a altas densidades y con pocas especies dominantes a través del tiempo en parches invadidos por *M. alba*. Un monitoreo periódico en estos bosques invadidos revelaría como continúa la sucesión de lianas después de estos escenarios alternativos.

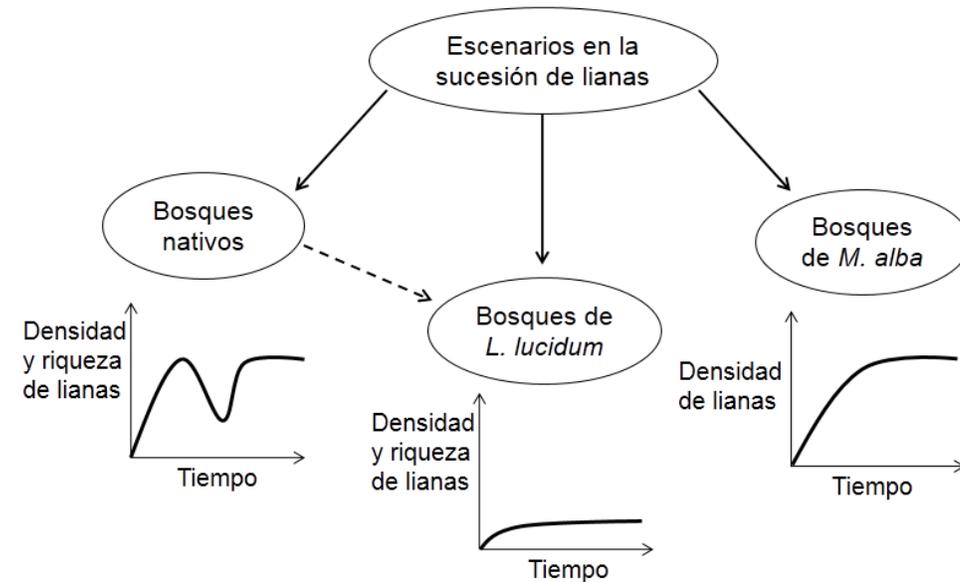


Figura 2.6. Escenarios alternativos en la sucesión de lianas en la Sierra de San Javier, Tucumán. Las lianas disminuyen en densidad y riqueza después de los 30 años de sucesión en bosques nativos y luego incrementan hacia los bosques maduros durante la etapa de formación de claros. Alternativamente las lianas pueden permanecer con baja densidad y riqueza en parches de bosque dominados por *L. lucidum*, o a altas densidades en parches dominados por *M. alba* a través del tiempo. La línea con guiones indica un cambio alternativo desde bosques nativos a bosques de *L. lucidum*, debido a que esta especie exótica está invadiendo actualmente dentro de bosques secundarios nativos.



Fotos 2.2. A la izquierda, interior de un bosque invadido por *L. lucidum* de estructura simple donde no se encuentran lianas. A la derecha, interior de un bosque invadido por *M. alba* donde se observa una densa maraña de lianas.

Conclusión

En bosques de la Sierra de San Javier las lianas siguieron caminos alternativos influenciados por la sucesión del bosque y por las invasiones de especies de árboles exóticos. La densidad, área basal y riqueza de especies de lianas fueron mayores en los bosques maduros posiblemente debido al incremento de la densidad de claros durante la sucesión, los cuales constituyen hábitats donde las lianas tienden a proliferar. Los bosques secundarios después de 30 años de iniciada la sucesión proveyeron un nuevo hábitat para las lianas en un ambiente modificado por el hombre, y eventualmente podrían alcanzar los valores de las comunidades de lianas de bosques maduros durante la sucesión. En consecuencia la densidad y riqueza de lianas durante la sucesión no sólo aumentan en bosques sucesionalmente tempranos (i.e. como fue reportado en la mayoría de los estudios realizados

sobre dinámica de lianas) sino también tardíamente cuando los bosques maduran. Estos resultados se oponen a lo reportado para la sucesión de lianas en bosques maduros en regiones tropicales, etapa sucesional en la cual las lianas son menos abundantes. Esto enfatiza la importancia de investigar la sucesión de lianas en regiones extra-tropicales debido a la posible emergencia de nuevos patrones (Yuan et al. 2009, Ladwig & Meiners 2010).

En bosques sucesionalmente tempranos o intermedios, la invasión de las especies de árboles exóticos *L. lucidum* y *M. alba* influyó sobre las lianas de modos diferentes. La invasión de *L. lucidum* se asoció a disminuciones de la densidad y riqueza de lianas, mientras que la invasión de *M. alba* promovió la formación de densas marañas formadas por pocas especies de lianas en el interior del bosque invadido. Aunque su dinámica sea diferente, ambas invasiones de exóticas pueden ralentizar la sucesión forestal por medio de la reducción de la diversidad de árboles y lianas nativas o por la infestación de altas densidades de lianas que pueden permanecer en ese mismo estadio por años o incluso décadas.

Capítulo 3 - Epífitas vasculares en un gradiente sucesional de bosques nativos y en bosques invadidos por especies exóticas

Resumen

Las epífitas vasculares colonizan lentamente bosques secundarios debido a que dependen del establecimiento y crecimiento previos de los árboles que las hospedan. Este patrón de colonización puede ser aun más lento cuando los bosques secundarios están invadidos por especies de árboles exóticos que reducen la riqueza de epífitas. En este capítulo se evaluaron cambios en las comunidades de epífitas en un gradiente sucesional de bosques nativos y en gradientes de invasión de especies exóticas en las yungas de la Sierra de San Javier (Tucumán). Para el gradiente sucesional se muestrearon parches de bosques secundarios de 30 y 60 años y bosques maduros continuos, y para los gradientes de invasión se muestrearon bosques con diferentes densidades de *Ligustrum lucidum* y *Morus alba*, dos de las especies exóticas más invasoras de Argentina. Se relevaron epífitas que crecen sobre árboles con un diámetro ≥ 10 cm, registrando la riqueza, cobertura y distribución vertical de epífitas. No hubo diferencias en la riqueza de epífitas y en el porcentaje de árboles colonizados entre los bosques del gradiente sucesional, lo que indicó una rápida colonización de las comunidades de epífitas. La mayoría de las especies de epífitas fueron compartidas entre los diferentes bosques, aunque hubo cambios en la frecuencia de ocurrencia de varias especies. Los bosques maduros presentaron mayor cobertura de epífitas, particularmente en la base de la copa de los árboles, en comparación con los bosques secundarios. La densidad de árboles con epífitas y la riqueza de epífitas decrecieron al aumentar la densidad de *L. lucidum* y *M. alba*. Cuando los bosques secundarios están dominados por especies de árboles nativos presentan comunidades de epífitas más similares a las de bosques maduros. Cuando están invadidos por las especies exóticas *L. lucidum* y *M. alba*, la estructura del bosque se asemeja a una plantación y la colonización de epífitas es más lenta comparada con la de bosques secundarios nativos.

Palabras clave: cobertura de epífitas, estratificación vertical de epífitas, invasión de exóticas, riqueza de especies, sucesión.

Introducción

Los bosques maduros disminuyen a escala global por diferentes factores (e.g. deforestación, disturbios), mientras que los bosques secundarios están incrementando en extensión (Chazdon 2014, Chazdon et al. 2016). La pérdida de bosques maduros tuvo consecuencias como el incremento en las emisiones de carbono, disminución en la capacidad de los bosques para prestar servicios ecosistémicos, degradación de hábitats y extinción de especies (Foley et al. 2007, ter Steege et al. 2015). Sin embargo, algunas de estas pérdidas pueden ser parcialmente compensadas por los bosques secundarios, los cuales han incrementado en extensión en las últimas décadas como consecuencia de cambios demográficos y socio-económicos que llevaron al abandono de tierras productivas donde se establecieron (Aide et al. 2013). La ganancia de bosques secundarios ayuda al secuestro de carbono, a reducir la pérdida neta de masa boscosa a escala global y a mitigar parte de la disminución de la biodiversidad causada por la pérdida de bosques maduros, motivos que han llevado a que el interés por su estudio incremente notablemente en las últimas dos décadas (FAO 2010, Bongers et al. 2015, Poorter et al. 2016). Los bosques secundarios ofrecen oportunidades para el arribo de muchas especies y potencialmente pueden alcanzar la diversidad de los bosques maduros si no sufren de mayores disturbios o impactos antrópicos (Chazdon 2014). Es importante conocer cómo es el funcionamiento de los bosques secundarios, su capacidad para almacenar carbono y brindar servicios ecosistémicos, describir su biodiversidad y comparar estas características con las de bosques maduros en mejor estado de conservación. De esta manera se puede evaluar que características ecológicas se están perdiendo o alterando (e.g. menor diversidad, invasión de especies) para valorar mejor a los bosques secundarios y maduros (Martin et al. 2013, Chazdon 2014).

Los bosques secundarios, principalmente cuando son jóvenes, suelen presentar comunidades de epífitas vasculares con mucha menor riqueza, densidad y biomasa que las de bosques maduros, por lo cual pueden considerarse reservorios de menor calidad para este tipo de plantas (Martin et al. 2013, Woods & DeWalt 2013). Sin embargo, cuando los bosques secundarios superan los 100 años de edad presentan comunidades de epífitas que tienden a parecerse un poco más en riqueza, densidad, biomasa

y composición a las de bosques maduros (Benavides et al. 2006, Cascante-Marín et al. 2006, Martin et al. 2013, Woods & DeWalt 2013). La colonización e incremento de la densidad o cobertura de epífitas son procesos lentos debido su baja tasa de crecimiento y dispersión limitada (Nadkarni 2000, Cascante-Marín et al. 2009, Zotz 2016). Sin embargo, estos patrones están sesgados a los bosques tropicales y a ciertos grupos taxonómicos de epífitas muy estudiados como orquídeas y bromelias (Martin et al. 2013, Woods & DeWalt 2013, Zotz 2016) y se desconoce qué tan rápido ocurre la colonización de epífitas en otros tipos de bosques.

Las epífitas colonizan y crecen lentamente en bosques secundarios por la dependencia estructural que tienen estas plantas con el tamaño de los árboles (Burns 2008, Woods 2017). Generalmente los bosques maduros tienen árboles de mayor tamaño, ofreciendo mayor superficie y diversidad de microhábitats que facilitan la colonización, establecimiento y desarrollo de comunidades diversas de epífitas (Benavides et al. 2006). En cambio los bosques secundarios sucesionalmente tempranos son más simples estructuralmente y tienen árboles de menor tamaño, los cuales por lo general hospedan comunidades de epífitas menos densas y poco diversas (Cascante-Marín et al. 2006). Mientras más cercanos se encuentren los bosques secundarios de los bosques maduros que funcionan como fuente de propágulos, la dispersión se facilita y la colonización de las comunidades de epífitas podría ocurrir más rápido (Woods & DeWalt 2013). Por lo tanto, la dinámica sucesional de las epífitas está influenciada no sólo por la edad de los bosques sino también por aspectos espaciales como la distancia a bosques maduros.

La riqueza de epífitas tiende a incrementar con la edad de los bosques bajo un modelo de acumulación de especies, de modo que nuevas especies colonizan los árboles sin reemplazar a las preexistentes (Woods 2017). Los bosques secundarios jóvenes suelen estar colonizados por especies de epífitas resistentes a la sequía como algunas bromeliáceas y helechos de la familia Polypodiaceae, que colonizan más rápido que otras epífitas (Benavides et al. 2006, Cascante-Marín et al. 2006). En bosques maduros coexisten tanto epífitas tolerantes a la sequía como tolerantes a la sombra (i.e. especies características de ambientes sombríos, húmedos y que colonizan tardíamente; Barthlott et al.

2001, Woods & DeWalt 2013), lo que incrementa su riqueza comparada con los bosques secundarios jóvenes.

Los bosques secundarios pueden estar invadidos por especies de árboles exóticos que en algunos casos pueden afectar negativamente a las comunidades de epífitas (Zotz 2016). Por ejemplo, *Psidium cattleianum* (Myrtaceae) es un árbol invasor en Hawaii que hospeda sustancialmente menos epífitas que la especie nativa *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae), probablemente debido a su corteza lisa y exfoliante (Mudd 2004). El helecho arborescente exótico *Cyathea cooperi* está colonizado por muchas menos epífitas que los helechos arborescentes nativos de Hawaii (Medeiros et al. 1993). En el Bosque Atlántico de Brasil, plantaciones de árboles exóticos como *Pinus* y *Eucalyptus* presentan menor riqueza y abundancia de epífitas vasculares que los bosques nativos de *Araucaria* (Boelter et al. 2011). La influencia de los árboles exóticos sobre la diversidad de epífitas puede estar relacionada con su tipo de corteza u otros caracteres que dificultan la colonización y establecimiento de epífitas (Mudd 2004). La estructura uniforme de muchos bosques secundarios invadidos por exóticas, que con frecuencia se asemejan a una plantación, podrían reducir también el número de microhábitats adecuados para las epífitas (Barthlott et al. 2001, Boelter et al. 2011). Sin embargo, las especies de árboles exóticos varían en su adecuación como hospedadores de epífitas (Zotz 2016), por lo tanto la influencia no siempre tendrá un impacto negativo sobre las comunidades. Por ejemplo, la corteza de algunos árboles exóticos cultivados como el cafeto, el cacaoero y la palmera aceitera está cubierta por lo general con un sustancial número de epífitas (Johansson 1974, Mondragón et al. 2009). La palmera aceitera conserva las bases de sus hojas donde se acumula una gran cantidad de materia orgánica muerta sobre la cual crecen muchas epífitas (Johansson 1974). Hay pocos ejemplos sobre la influencia de la invasión de árboles exóticos u otro tipo de hábitats modificados por el hombre sobre las epífitas, debido a que las investigaciones sobre la ecología de epífitas, en un sentido amplio, estuvieron tradicionalmente enfocadas en ambientes prístinos (Zotz 2016). Sin embargo, los árboles invasores están incrementando a escala global afectando procesos ecosistémicos y reduciendo la biodiversidad (Mack et al. 2000, Richardson & Rejmánek 2011), por lo que su efecto sobre diferentes

comunidades de organismos requiere mayor atención, sobre todo en el caso de plantas como las epífitas debido a su completa dependencia de los árboles. La pérdida de epífitas puede ocasionar una disminución de la biodiversidad en estos bosques, dado que por lo general constituyen una de las partes mayoritarias de la diversidad de plantas vasculares de los bosques tropicales y subtropicales, y muchos otros organismos dependen de ellas (Cruz-Angón et al. 2009, Zotz 2016). Representan una fuente de nutrientes y hábitat para muchas aves, mamíferos, anfibios, reptiles y para una gran diversidad de invertebrados y microorganismos (Brown 1986, Gradstein et al. 1996). En particular, dada la importancia ecológica de algunas epífitas como las bromelias que acumulan agua y las orquídeas con sus flores especializadas, la pérdida de epífitas puede causar efectos en cascada para otras especies (Carranza-Quiceno & Estévez-Varón 2008, Cruz-Angón et al. 2009).

Poco se conoce sobre la ecología de epífitas en bosques de yungas, a pesar que esta ecoregión presenta una gran exuberancia de epífitas que frecuentemente cubren totalmente los troncos y copas de los árboles más grandes (Imagen 3.1; Brown 1990, Ayarde 1995, Roldán 1995, Malizia 2003, Ceballos et al. 2016). En particular, en bosques de yungas de la Sierra de San Javier (Tucumán), se realizaron estudios sobre ecología de epífitas en bosques nativos, maduros o con algún indicador de disturbio antrópico como presencia de tocones y cárcavas (Roldán 1995, Ceballos et al. 2016). En un estudio realizado en sitios con pendiente en la Sierra, se encontraron 13 especies de epífitas en una ladera en buen estado de conservación (0.3 ha) y 12 especies en una ladera disturbada (0.2 ha; Roldán 1995). En 1.2 hectáreas de bosque maduro en el área se encontraron 20 especies de epífitas vasculares, siendo las más abundantes *Peperomia tetraphylla*, *Pleopeltis tweediana*, *Microgramma squamulosa* y *Aechmea distichantha* (Ceballos et al. 2016).

En este capítulo se evaluaron cambios de los atributos ecológicos de las comunidades de epífitas vasculares en un gradiente sucesional de bosques nativos y en gradientes de invasión de las especies exóticas *Ligustrum lucidum* y *Morus alba* en la Sierra de San Javier, Tucumán. 1. Se evaluó como cambian la riqueza, el porcentaje de árboles colonizados, la cobertura y la composición de epífitas en un gradiente sucesional de bosques secundarios de 30 y 60 años y bosques maduros. 2. Se analizó

cómo cambian la riqueza y el porcentaje de árboles colonizados en función de la densidad de *L. lucidum* y *M. alba* (i.e. de 0-100% y de 0-60% de invasión, respectivamente), dos de las especies de árboles exóticos más invasores de Argentina y del área en particular (Delucchi 1989, Grau & Aragón 2000, Giorgis & Tecco 2014). Se predijeron aumentos de la riqueza, cobertura y porcentaje de árboles colonizados por epífitas en el gradiente sucesional, debido al incremento en el tamaño de los árboles hospedadores y al mayor tiempo disponible para la colonización (P1). Las comunidades de epífitas suelen presentar una menor riqueza en bosques invadidos por árboles exóticos debido a que estos presentan una estructura más simple, menos microhábitats y caracteres poco favorables para la colonización de epífitas. Se predijeron disminuciones de la riqueza, cobertura y el porcentaje de árboles colonizados por epífitas con el aumento de la densidad de *L. lucidum* y *M. alba* (P2).



Imagen 3.1. Bosques de laureles en Tucumán – Adolf Methfessel (1881). En este dibujo puede apreciarse la relevancia de las epífitas en el paisaje de yungas. Se distinguen epífitas de la familia Bromeliaceae sobre las ramas, y epífitas péndulas probablemente del género *Rhipsalis* (Cactaceae) o *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae).

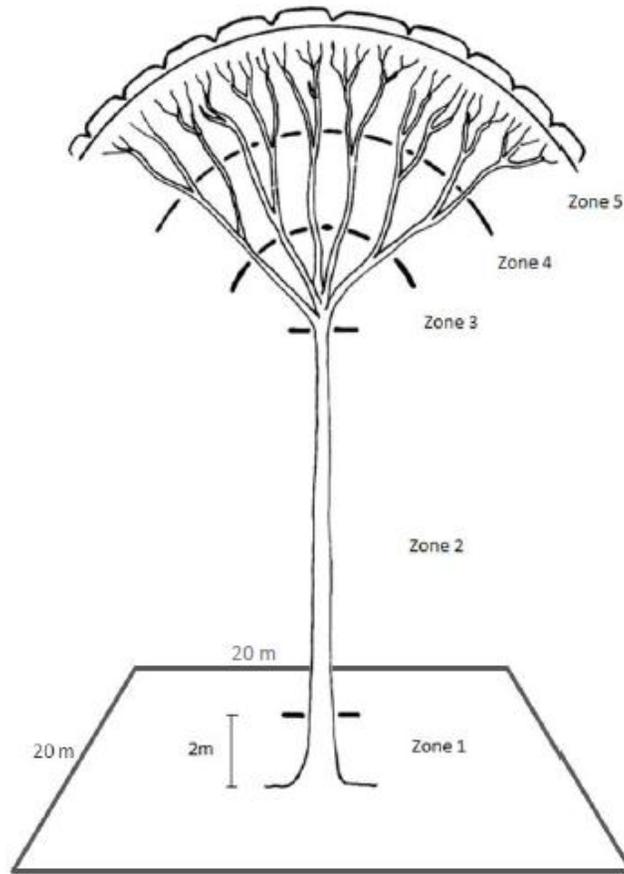
Métodos

Muestreos

Para analizar cambios en las comunidades de epífitas en el gradiente sucesional (objetivo 1) fueron muestreados 10 parches de bosques secundarios y maduros ubicados entre 700 y 1000 m s.n.m en el Parque Sierra de San Javier, Tucumán. Se relevaron dos parches de bosques secundarios de 30 años (Guarán y Nativo), cuatro parches de bosques secundarios de 60 años (Nogal/Cebil, Cedro, Sismógrafo y Frontino) y cuatro parches de bosques maduros (Superplot1, Superplot2, Laderas y Cuesta Vieja), cuyas edades fueron determinadas con imágenes aéreas de diferentes fechas (1949, 1968, 1980 y 2000). Se consideraron solamente parches de bosques secundarios originados de cultivos de herbáceas cuyos límites fueran claramente identificables. En cada parche de bosque se muestrearon 10 cuadrantes de 20 x 20 m, dentro de los cuales se identificaron y relevaron la cobertura de epífitas vasculares hospedadas por árboles con un diámetro a la altura del pecho (dap) \geq a 10 cm. Los cuadrantes estuvieron separados entre sí a una distancia de 20 m en promedio y alejados más de 10 m del borde del parche. Con binoculares se estimó visualmente la cobertura total y relativa por especie de epífita desde 4 puntos equidistantes a una distancia de 4 metros del árbol focal. Se obtuvo la cobertura utilizando la escala de Braun-Blanquet, con la que se asigna un valor de acuerdo a la proporción de la superficie del árbol cubierta por epífitas (1 = 1-5%, 2 = 6-25%, 3 = 26-50%, 4 = 51-75%, 5 = 76-100%; Acebey et al. 2010). Se registró la estratificación vertical de cada especie de epífita en cinco zonas ubicadas a diferentes alturas del árbol (Esquema 3.1), desde la base hasta la copa externa, siguiendo la metodología propuesta por Johansson (1974). Las zonas identificadas fueron: la parte basal del tronco hasta los 2 m de altura (1), el tronco desde los 2 m hasta la primera ramificación (2), la parte basal de la copa o punto de ramificación principal (3), la parte media de la copa (4) y la copa externa (5). Las zonas 3, 4 y 5 corresponden a la primera, segunda y tercera parte de la longitud de las ramas más grandes (Johansson 1974). Seis de los 10 parches de bosques muestreados contienen parcelas permanentes del Instituto de Ecología Regional, de las cuales se usaron datos de la densidad y el dap de los árboles correspondientes a las últimas mediciones

realizadas en 2016 y 2017. En los 4 parches de bosques sin parcelas permanentes, se identificaron y midieron el diámetro de todos los árboles \geq a 10 cm de dap en cuadrantes de 20 x 20 m, fueran o no hospedadores de epífitas.

Para evaluar la influencia de la abundancia de las especies de árboles exóticos *L. lucidum* y *M. alba* sobre las comunidades de epífitas (objetivo 2), se emplearon datos de la riqueza de epífitas y la densidad de árboles por cuadrante de los parches de bosques de 30 años muestreados para el objetivo 1. Se seleccionaron los parches de 30 años debido a que estas especies exóticas tienden a invadir bosques secundarios sucesionalmente tempranos a intermedios (Grau & Aragón 2000) y son poco abundantes o están ausentes en bosques de 60 años y en bosques maduros. Los cuadrantes de 30 años tuvieron un rango de densidad de *L. lucidum* del 0 al 19% y de *M. alba* del 0 al 36% (densidad de la especie invasora/densidad de todas las especies de árboles de un cuadrante x 100). Para completar esos rangos con porcentajes mayores de invasión, se muestrearon 10 cuadrantes en 3 parches dominados por *L. lucidum* (de 25-30 años de edad) y 10 cuadrantes en un parche dominado por *M. alba* (de 45 años de edad). Los parches de *L. lucidum* fueron en su mayoría monoespecíficos debido a que la dominancia de esta especie fue superior al 54%, mientras que en el parche de *M. alba* también fueron abundantes algunas especies de árboles nativos. En éstos parches adicionales, se muestrearon epífitas y árboles utilizando la misma metodología empleada para el objetivo 1. Considerando los parches de 30 años muestreados para el objetivo 1 y los parches adicionales, se obtuvieron gradientes de invasión que presentan una densidad de la especie invasora del 0-100% para *L. lucidum* y de 0-60% para *M. alba*. Los cuadrantes dominados por *L. lucidum* y *M. alba* son los mismos que fueron utilizados en el capítulo II, por lo tanto en ellos se muestrearon tanto epífitas como lianas y árboles.



Esquema 3.1. División de los árboles en zonas (Johansson, 1974), que se utilizaron para los muestreos de epífitas. Las zonas son: la parte basal del tronco hasta los 2 m de altura (1), el tronco desde los 2 m hasta la primera ramificación (2), la parte basal de la copa o punto de ramificación principal (3), la parte media de la copa (4) y la copa externa (5).

Análisis de datos

Para comparar la estructura, riqueza y composición de epífitas en los bosques del gradiente sucesional (bosques secundarios de 30 y 60 años y bosques maduros) se realizaron análisis univariados, análisis de diversidad y un método de ordenamiento (objetivo 1). Se evaluaron cambios en estructura comparando el número de ocurrencias de epífitas por categoría de cobertura y por zona, y el porcentaje de árboles colonizados por epífitas entre los tres tipos de bosques, con ANOVAs y test de Tukey a posteriori. Para los análisis se consideraron solamente las epífitas verdaderas (i.e. pasan todo

su ciclo vital sin entrar en contacto con el suelo) y se desestimaron plantas como renovales de árboles, arbustos, hierbas y lianas que ocasionalmente ocurren como epífitas en algunos árboles de mayor tamaño. Para comparar la riqueza de epífitas en el gradiente sucesional se comparó el solapamiento de las curvas de acumulación de especies de los tres tipos de bosque obtenidas mediante análisis de diversidad con rarefacción y extrapolación del paquete INEXT (Hsieh et al. 2016). Para estos análisis de diversidad se utilizó un proxy de la abundancia de las especies de epífitas, que consiste en el número total de ocurrencias de cada especie en todas las zonas de todos los árboles en los cuales fue registrada. Se decidió utilizar este proxy y no la abundancia verdadera debido a que en éstos bosques la mayoría de las especies de epífitas forman colonias por reproducción asexual (Brown 1990) y no es posible diferenciar individuos y contarlos.

Los cambios composicionales en el gradiente sucesional se analizaron con un Escalamiento Multidimensional No Métrico (más conocido por sus iniciales en inglés NMDS) basado en una matriz de similitud de Bray Curtis entre los bosques calculada con la frecuencia de ocurrencia de epífitas. Antes de realizar este análisis se eliminaron las especies presentes en un único parche de bosque o que fueron observadas sobre un único árbol, y también se transformaron las frecuencias con logaritmo (X+1) para reducir la variabilidad dentro y entre las especies. Se usó el modo autopiloto “lento y completo” en el NMDS para decidir cuál dimensión era la mejor solución (McCune & Mefford 2006). La elección de dos dimensiones se debió a que el stress final (i.e. un índice de la concordancia entre las distancias en el espacio del ordenamiento y las distancias en la matriz de Bray Curtis) fue 8.57 (< 20 es considerado aceptable para datos ecológicos) y diferente del azar ($p = 0.01$ utilizando el test de Montecarlo con 250 corridas con matrices al azar). Este análisis considera que parches de bosques que se encuentren cercanos en el espacio del ordenamiento son similares entre sí con respecto al número de ocurrencias de especies de epífitas.

Para evaluar cambios en la riqueza de epífitas vasculares y el porcentaje de árboles colonizados en función de la densidad de las especies de árboles exóticos *L. lucidum* y *M. alba* (objetivo 2), se analizó el desempeño de modelos lineales y exponenciales. Los modelos lineales predicen que la riqueza de

especies de epífitas y el porcentaje de árboles colonizados por epífitas disminuyen linealmente con el incremento de la densidad de las especies exóticas. Los modelos exponenciales predicen una rápida disminución inicial y luego una caída menor de la riqueza de especies y del porcentaje de árboles colonizados por epífitas, debido a que la pendiente cambia en función de la densidad de las invasoras. Se evaluó el ajuste de los modelos utilizando máxima verosimilitud con la función `mle2` del paquete `bbmle` y se compararon los modelos empleando el criterio de información de Akaike (AIC). Se realizaron modelos para gradientes de incremento de la densidad de *L. lucidum* y *M. alba* por separado, utilizando una distribución de errores de tipo binomial negativa debido a la sobredispersión (i.e. exceso de varianza con respecto a la función Poisson; Bolker 2008) y a que las variables son conteos. Todos los análisis fueron realizados en el programa estadístico R con excepción del NMDS (R Core Team 2017).

Resultados

Se registraron 25 especies de epífitas verdaderas y 9 especies de epífitas ocasionales (Tabla 3.1), que fueron hospedadas por el 51.4% de los árboles relevados a lo largo del gradiente sucesional. Las especies de epífitas más frecuentes fueron *Pleopeltis tweediana* (27.4% del total de ocurrencias), *P. tetraphylla* (17.5%), *M. squamulosa* (15.6%) y *A. distichantha* (13.9%). Las especies de árboles que hospedaron epífitas con mayor frecuencia fueron *Ocotea porphyria* (25.1% del total de ocurrencias de epífitas), *Piper tucumanum* (8.1%) y *Bahuinia forficata* (7.4%). Las zonas 2, 3 y 4 de los árboles fueron colonizadas con mayor frecuencia, por lo cual el número de ocurrencias por zona tuvo una distribución unimodal (Figura 3.1A). La distribución de las ocurrencias por cobertura tuvo forma de J invertida debido a que la mayoría de los árboles hospedadores (53.3%) tuvieron una cobertura tipo 1 (entre 1 y 5% de su superficie cubierta por epífitas) y su frecuencia disminuyó hacia las categorías 2, 3 y 4 (Figura 3.1B). El número de ocurrencias de epífitas incrementó en el gradiente sucesional en la zona 3 (i.e. parte basal de la copa o punto de ramificación principal; $F = 6.73$ $P = 0.02$) y en la categoría de cobertura 4 (i.e. representa árboles cubiertos entre un 51 y 75% de su superficie por

epífitas; $F = 6.70$ $P = 0.02$). No se realizaron análisis para la cobertura 5 (i.e. entre el 76% y el 100% de su superficie cubierta por epífitas) debido a que sólo se encontraron 3 árboles en esta categoría en bosques maduros.

Tabla 3.1. Número de ocurrencias de epífitas por edad del bosque en las yungas de la Sierra de San Javier, Tucumán. El número de ocurrencias fue considerado como el número de zonas ocupadas por cada especie en la totalidad de los árboles muestreados. Se indica el valor promedio y el error estándar. La columna “Tipo” corresponde a epífitas verdaderas (V) y ocasionales (O).

Especie	Familia	Tipo	Bosque secundario de 30 años	Bosque secundario de 60 años	Bosque maduro
<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	Bromeliaceae	V	39.5 ± 7.5	48 ± 11.75	66.8 ± 25.4
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Sapindaceae	O	0	0	0.3 ± 0.3
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	Aspleniaceae	V	7.5 ± 4.5	3.5 ± 2.9	4.8 ± 4.8
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	Aspleniaceae	V	0	1.8 ± 1.1	3 ± 1.5
<i>Bauhinia forficata</i> Link (Vogel) Fortunato & Wunderlin Phil.	Fabaceae	O	0	0	0.3 ± 0.3
<i>Campyloneurum aglaolepis</i> (Alston) de la Sota	Polypodiaceae	V	2.5 ± 2.5	4.8 ± 3.1	4.5 ± 2.2
<i>Juglans australis</i> Griseb.	Juglandaceae	O	0.5 ± 0.5	0	0
<i>Malaxis padillana</i> L.O. Williams	Orchidaceae	V	0	0	0.3 ± 0.3
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	Polypodiaceae	V	22.5 ± 6.5	61.4 ± 15.3	78 ± 11.7
<i>Morus alba</i> L.	Moraceae	O	0	0.5 ± 0.5	0
<i>Oncidium viperinum</i> Lindl.	Orchidaceae	V	0	0	1.8 ± 0.9
<i>Peperomia increscens</i> Miq.	Piperaceae	V	0	1 ± 0.6	0.5 ± 0.5
<i>Peperomia lorentzii</i> C. DC. ex Kuntze	Piperaceae	V	4 ± 4	4 ± 4	0
<i>Peperomia</i> sp.	Piperaceae	V	0	0	8.8 ± 8.4
<i>Peperomia tetraphylla</i> Hook. & Arn.	Piperaceae	V	5 ± 2	12.3 ± 7.4	145.5 ± 19.3
<i>Peperomia theodori</i> Trel.	Piperaceae	V	1.5 ± 1.5	67.3 ± 48.8	2.3 ± 2.3
<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) J. Sm.	Polypodiaceae	V	2 ± 1	0.5 ± 0.5	4.8 ± 2.1
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	Polypodiaceae	V	0	2.8 ± 2.8	0.3 ± 0.3
<i>Pleopeltis tweediana</i> (Hook.) A.R. Sm.	Polypodiaceae	V	105.5 ± 37.5	94.8 ± 22.3	116.3 ± 18.9

<i>Rhipsalis floccosa</i> Pfeiff.	Cactaceae	V	8 ± 7	11.5 ± 5.2	19.3 ± 3.8
<i>Rhipsalis lorentziana</i> Griseb.	Cactaceae	V	3.5 ± 3.5	2.8 ± 2.4	7.3 ± 5.7
<i>Rhipsalis lumbricoides</i> (Lem.) Lem. ex Salm-Dyck	Cactaceae	V	0	0.3 ± 0.3	0
<i>Thelypteris</i> sp.	Thelypteridaceae	O	0.5 ± 0.5	0	0
<i>Tillandsia didisticha</i> (E. Morren) Baker	Bromeliaceae	V	5.5 ± 1.5	3.5 ± 1.5	1.3 ± 0.9
<i>Tillandsia ixioides</i> Griseb.	Bromeliaceae	V	1.5 ± 0.5	1 ± 1	0
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	Bromeliaceae	V	0	0	0.3 ± 0.3
<i>Tillandsia</i> sp.	Bromeliaceae	V	0	0.3 ± 0.3	0.3 ± 0.3
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	Bromeliaceae	V	10 ± 0	2 ± 1.1	8.5 ± 2.2
<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	Bromeliaceae	V	3 ± 1	0.5 ± 0.3	0.3 ± 0.3
<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	Commelinaceae	O	4 ± 4	1.5 ± 0.9	0
<i>Tradescantia zebrina</i> Bosse	Commelinaceae	O	0	0.5 ± 0.5	0
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	Urticaceae	O	0	1.5 ± 1.2	0.3 ± 0.3
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	Urticaceae	O	0	0.3 ± 0.3	0
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	Bromeliaceae	V	7.5 ± 3.5	2.8 ± 0.9	5.3 ± 0.9



Fotos 3.1. Especies de epífitas más frecuentes en la Sierra de San Javier: 1. *Pleopeltis tweediana*, 2. *Peperomia tetraphylla*, 3. *Microgramma squamulosa*, 4. *Aechmea distichantha*.

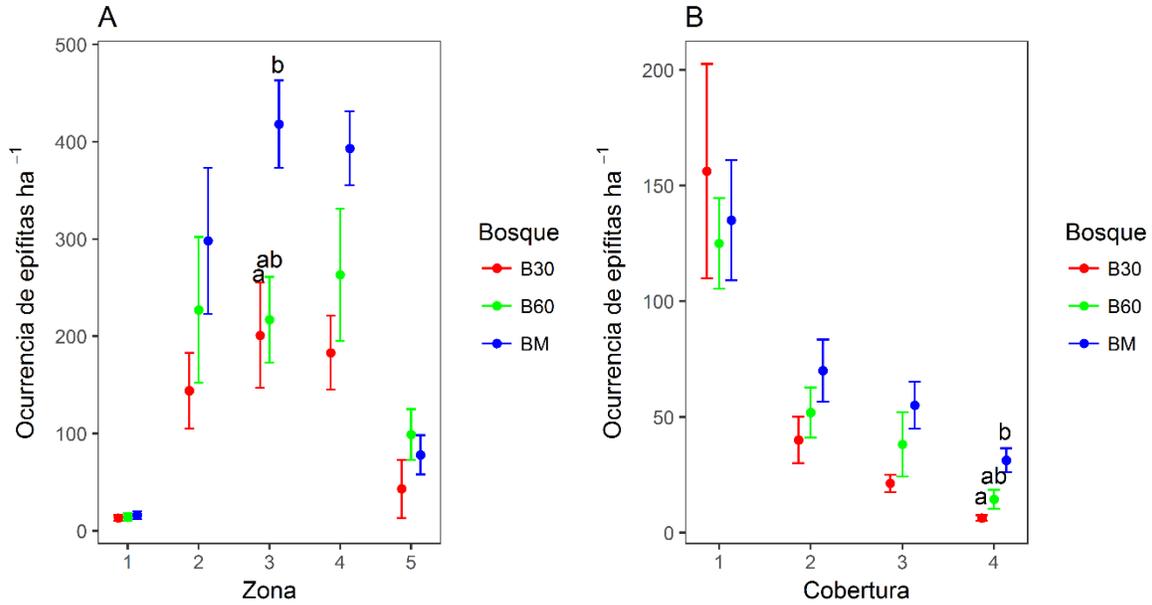


Figura 3.1. Promedio de ocurrencias de epífitas por edad del bosque en función de la zona (A) y las categorías de cobertura (B). Los puntos indican el promedio de las ocurrencias de epífitas y las barras indican el error estándar para cada tipo de bosque. Las letras en la parte superior de las barras indican diferencias significativas dentro de una misma zona o categoría de cobertura. Tipos de zona: la parte basal del tronco hasta los 2 m de altura (1), el tronco desde los 2 m hasta la primera ramificación (2), la parte basal de la copa o punto de ramificación principal (3), la parte media de la copa (4). Categorías de cobertura: 1 = 1-5%, 2 = 6-25%, 3 = 26-50%, 4 = 51-75%.

Los bosques del gradiente sucesional no difirieron en el porcentaje de árboles colonizados por epífitas ($F = 0.52$ $P = 0.61$). Los bosques secundarios de 30 y 60 años y los bosques maduros presentaron el 40.93%, 51.03% y 56.95% de la totalidad de árboles colonizados por epífitas, respectivamente. Se registró una riqueza promedio de epífitas similar ($F = 0.23$ $P = 0.80$) entre los bosques secundarios de 30 (14 especies) y 60 años (13 especies) y los bosques maduros (14 especies). Las curvas de acumulación de especies entre los tres tipos de bosques se solaparon a diferentes números de ocurrencias de epífitas tanto para la diversidad interpolada como extrapolada (Figura 3.2). Sin

embargo, en total los bosques secundarios de 30 años tuvieron menos especies de epífitas (16) que los bosques secundarios de 60 años (21) y maduros (22).

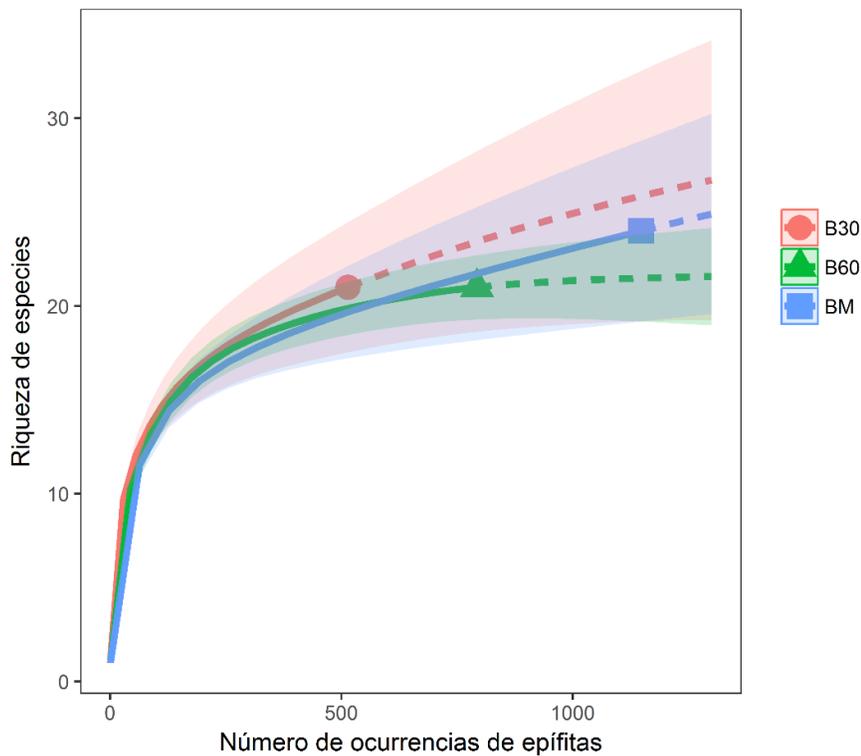


Figura 3.2. Riqueza de especies en bosques de diferente edad en función del número de ocurrencias de epífitas. Cada tipo de bosque del gradiente sucesional contiene un símbolo y una curva interpolada y extrapolada (curvas con guiones) para realizar comparaciones a diferentes tamaños de la muestra. Los símbolos representan el número de ocurrencias observado por tipo de bosque. Los intervalos fueron obtenidos para cada curva con un 95% de confianza. Leyenda: B30 (bosques secundarios de 30 años), B60 (bosques secundarios de 60 años), BM (bosques maduros).

La composición de epífitas se caracterizó por la dominancia de las especies *P. tweediana*, *A. distichantha*, *M. squamulosa*, *Rhipsalis floccosa*, *Tillandsia tenuifolia* y *Vriesea friburgensis* en todos los bosques del gradiente sucesional (las mismas se ubicaron en el centro del ordenamiento NMDS; Figura 3.3). Los bosques maduros se separaron de los bosques secundarios en el sector negativo del

eje 1 por algunas diferencias en la frecuencia de ocurrencia de algunas especies. *P. tetraphylla*, *Phlebodium areolatum*, *Campyloneurum aglaolepis*, *Asplenium praemorsum* y *Oncidium viperinum* fueron más frecuentes en los bosques maduros. En el eje 2 se separaron los bosques maduros de los bosques secundarios de 30 años, en los cuales fueron más comunes las especies del género *Tillandsia*.

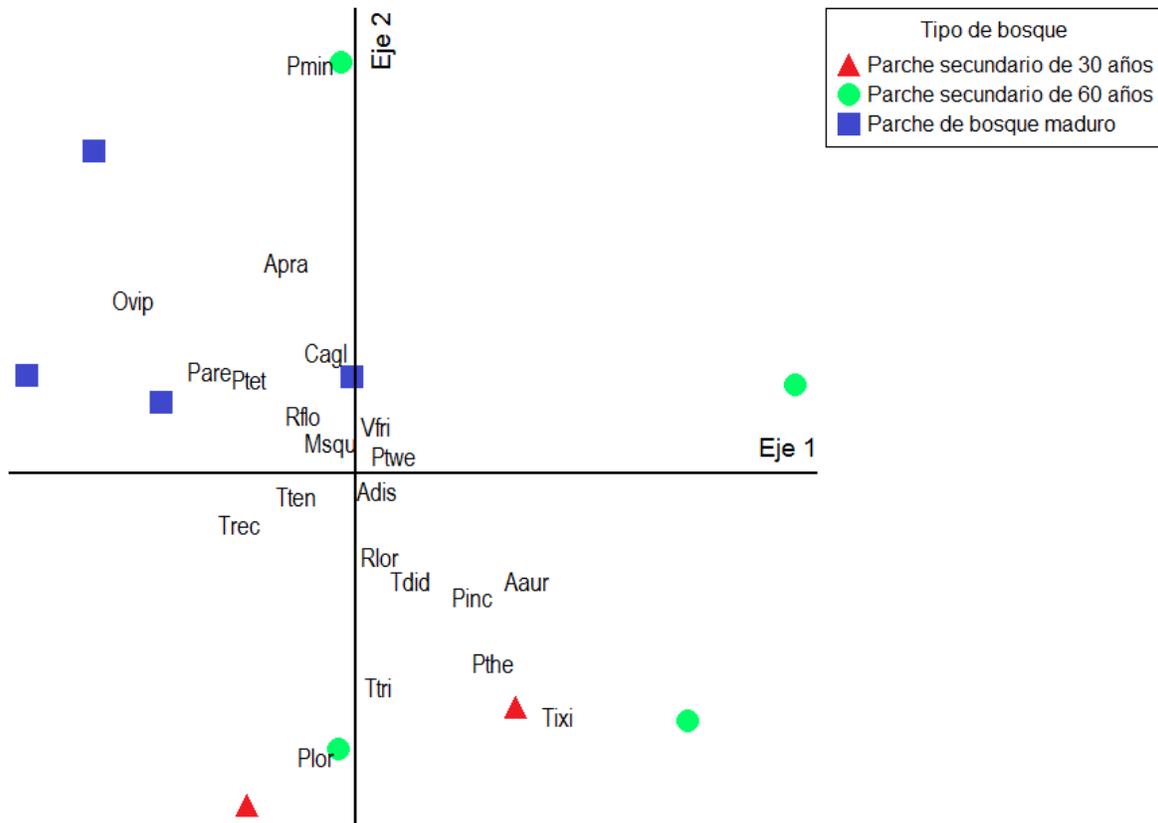


Figura 3.3. Ordenamiento NMDS de los bosques de diferente edad en función de la frecuencia de especies de epífitas. Los parches de bosque están representados por símbolos y las especies por rótulos incluyendo en mayúscula la primera letra del género y con minúsculas las tres primeras letras del epíteto específico.

Tanto el porcentaje de árboles con epífitas como la riqueza de epífitas disminuyeron linealmente con la densidad relativa de los árboles exóticos invasores *L. lucidum* y *M. alba* (Tabla 3.2; Figura 3.4). El porcentaje de árboles hospedadores y la riqueza de epífitas disminuyeron a partir del 25% de la

densidad de *L. lucidum*. Generalmente no se encontraron epífitas en bosques monoespecíficos de *L. lucidum* (100% de dominancia de esta especie invasora). En 10 cuadrantes donde *L. lucidum* tuvo una densidad $\geq 40\%$, se registraron 7 especies de epífitas, hospedadas por el 14% de los árboles y con bajos niveles de cobertura (i.e. el 97% de los árboles hospedadores tuvieron una cobertura de epífitas del 1-5%). Las especies de epífitas en estos bosques de *L. lucidum* fueron: *A. distichanta*, *C. aglaolepis*, *M. squamulosa*, *Oncidium* sp., *P. tweediana*, *T. tenuifolia* y *V. friburgensis*. En 10 cuadrantes donde *M. alba* tuvo una densidad $\geq 40\%$, se registraron 12 especies de epífitas, hospedadas por el 31.4% de los árboles y con bajos niveles de cobertura (i.e. el 89% de los árboles hospedadores tuvieron una cobertura de epífitas del 1-5%). Las especies de epífitas en estos bosques de *M. alba* fueron: *Asplenium auritum*, *A. distichanta*, *A. praemorsum*, *C. aglaolepis*, *M. squamulosa*, *P. areolatum*, *P. tetraphylla*, *P. tweediana*, *R. floccosa*, *T. tenuifolia*, *Tillandsia tricholepis* y *V. friburgensis*.

Tabla 3.2. Comparación de modelos sobre la influencia de las densidades de *Ligustrum lucidum* y *Morus alba* en las comunidades de epífitas vasculares usando el criterio de información de Akaike. Fueron seleccionados modelos con valores de AIC bajos que se muestran en negrita.

	Densidad relativa de <i>L. lucidum</i> (%)		Densidad relativa de <i>M. alba</i> (%)	
	Modelo lineal	Modelo exponencial	Modelo lineal	Modelo exponencial
Porcentaje de árboles que hospedan epífitas	265.45	266.58	266.74	274.02
Riqueza de especies de epífitas	136.06	137.38	132.11	133.86

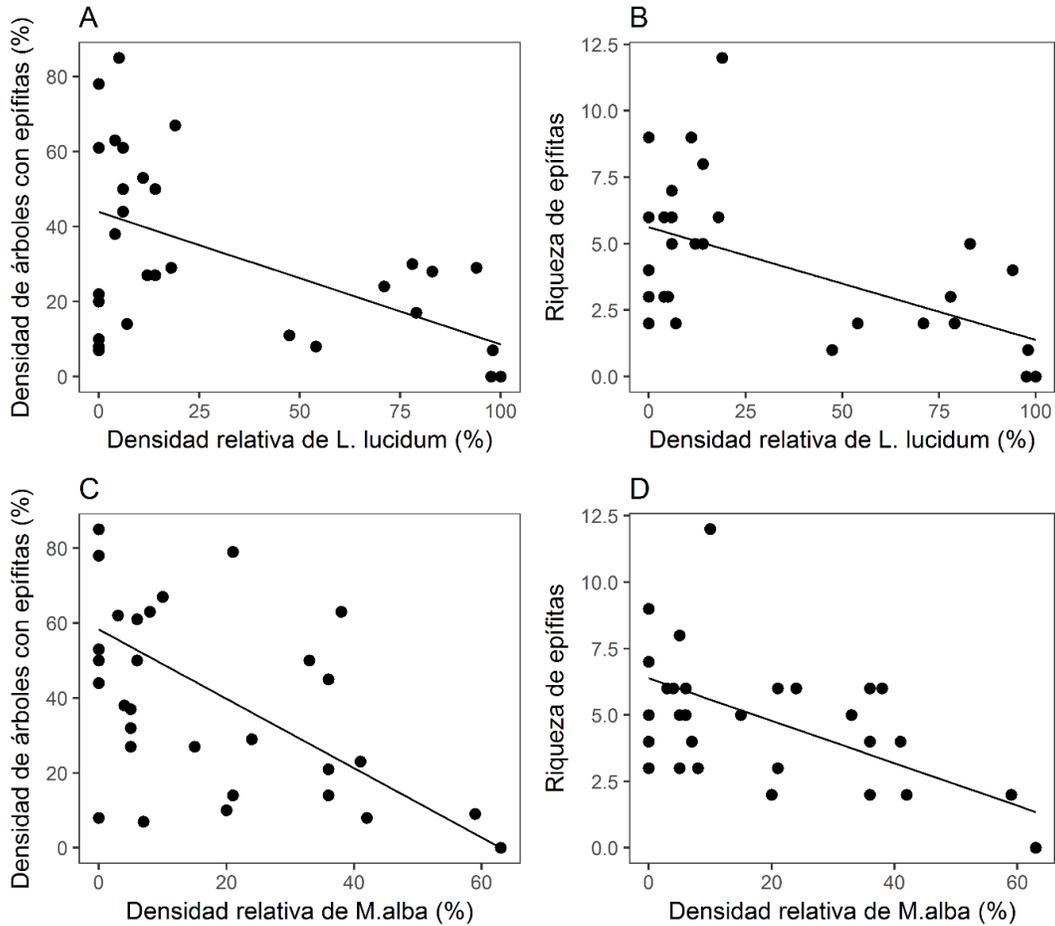


Figura 3.4. Densidad de árboles hospedadores y riqueza de epífitas en función de la densidad de *Ligustrum lucidum* (A-B) y *Morus alba* (C-D) por cuadrante (400 m²). Los modelos lineales fueron los que más se ajustaron a las relaciones entre las variables de epífitas y la invasión de las especies de exóticas (Tabla 3.2).

Discusión

Los bosques secundarios de 30 y 60 años y los bosques maduros tuvieron una riqueza promedio de epífitas vasculares y un porcentaje de árboles colonizados similar, lo que indicó una rápida colonización de epífitas durante la sucesión. Sin embargo, los bosques maduros tuvieron árboles más cubiertos por epífitas (i.e. mayor frecuencia de árboles con coberturas superiores al 51%) principalmente en la base de sus copas (i.e. mayor número de ocurrencias en la zona 3; Johansson 1974) en comparación con los bosques secundarios. Además, considerando la riqueza total de epífitas

por edad del bosque, se relevaron más especies en los bosques maduros que en los bosques secundarios. Por lo tanto, durante la sucesión forestal, los diferentes atributos de las comunidades de epífitas requieren un tiempo mayor o menor para alcanzar valores de referencia de bosques maduros o en buen estado de conservación (Woods & DeWalt 2013).

Los bosques maduros presentaron mayor cobertura de epífitas probablemente debido a la dependencia de estas plantas por el tamaño de los árboles y a la longevidad de estos bosques (Benavides et al. 2006, Woods & DeWalt 2013). Generalmente los bosques maduros presentan árboles de mayor tamaño, los cuales proveen mayor superficie y microhábitats que facilitan la colonización y desarrollo de la biomasa, densidad o cobertura de epífitas (Benavides et al. 2006, Woods et al. 2015). En particular en el área de estudio, los bosques maduros presentan menor densidad de árboles y mayor área basal en comparación con bosques secundarios de 10 a 50 años de edad (Grau et al. 1997), lo que refleja la presencia de árboles de mayor tamaño que proveen más sustrato para las epífitas. La longevidad de los bosques maduros también es importante para las epífitas debido al mayor tiempo disponible para colonizar y cubrir la superficie de los árboles (Woods & DeWalt 2013). El desarrollo de comunidades densas de epífitas en bosques secundarios puede llevar tiempo porque éstas plantas tienen limitaciones a la dispersión y suelen crecer lento, tardando en algunos casos más de 10 años en alcanzar madurez reproductiva (Gerold & Zotz 2002, Hietz et al. 2002, Cascante-Marín et al. 2009). Sin embargo, varias de las especies de epífitas de los bosques de yungas se reproduce asexualmente, pudiendo desarrollar colonias sobre la superficie de los árboles (Brown 1990) y posiblemente acelerando el incremento de la densidad o cobertura durante la sucesión.

El tamaño y la longevidad de los árboles son sólo algunas de las características de los bosques que cambian durante la sucesión, por lo que otros factores podrían también estar influyendo sobre la dinámica sucesional de epífitas. La disponibilidad de luz, el incremento en la rugosidad de la corteza con la edad de los árboles, la composición de las comunidades de árboles, son factores que cambian durante la sucesión y que pueden tener incidencia sobre el éxito de colonización de epífitas. Por ejemplo, durante la sucesión hay recambio de especies de árboles, que tienen diferencias en sus tasas

de crecimiento, tipo de corteza y patrones de ramificación que pueden incidir sobre las epífitas dado que representan el hábitat o sustrato sobre el que se establecen y crecen. Sin embargo, no hay información sobre cómo influyen estos factores sobre la colonización de epífitas durante la sucesión, a pesar de la importancia de estos estudios para evaluar la capacidad de colonización de epífitas y sus cambios con la maduración de los bosques secundarios.

El incremento de la riqueza de epífitas durante la sucesión ocurrió más rápido que en otros bosques donde se analizaron gradientes sucesionales similares. En este estudio, los bosques de 30 años tuvieron un 90% de la riqueza total de epífitas de bosques maduros, mientras que en otros sitios con la misma edad este porcentaje fue variable pero generalmente muy inferior. En el Amazonas de Colombia, la riqueza de epífitas de bosques secundarios entre 23-30 años fue del 73% de la de bosques maduros (Benavides et al. 2006), mientras que en bosques de 35-40 años de Costa Rica este porcentaje fue del 70% (Cascante-Marín et al. 2006). En bosques andinos de Venezuela, la riqueza de epífitas en bosques secundarios de 23 a 32 años y bosques disturbados fue menos de la mitad de la de bosques maduros (Barthlott et al. 2001). En Australia, la riqueza promedio por parcela (100 m²) de bosques secundarios de 30 años fue del 13% de la de bosques maduros (Shoo et al. 2015). El incremento de la riqueza de epífitas en la sucesión fue muy lenta en bosques tropicales de Panamá, en donde los bosques secundarios de 35 años presentaron un 6% de la riqueza de bosques maduros (Woods & DeWalt 2013). La recuperación de la riqueza de epífitas fue más rápida en bosques andinos de Ecuador, en donde bosques secundarios de 24 años tuvieron una riqueza promedio por parcela (400 m²) de 65.8 especies mientras que los bosques maduros tuvieron entre 79.1 y 84 especies (Köster et al. 2009). Sin embargo, algunos estudios sugieren que se requieren al menos 100 años para alcanzar un valor de riqueza de epífitas en bosques secundarios más o menos similar al de bosques maduros (Martin et al. 2013, Woods & DeWalt 2013). Por lo tanto, en esta tesis se observó que la riqueza de epífitas en bosques secundarios puede demorar mucho menos en alcanzar los niveles de bosques maduros, en comparación con reportes de estudios previos en otros bosques. Sin embargo es importante aclarar que la mayoría de las comparaciones entre bosques secundarios y maduros se

realizaron en bosques tropicales que tienen una diversidad de epífitas mucho mayor que la reportada aquí. En estos bosques tropicales además existen especies de epífitas más adaptadas a las condiciones húmedas y sombrías de los bosques maduros y que no colonizan bosques secundarios (Woods & DeWalt 2013).

Los bosques secundarios tuvieron una riqueza de epífitas mayor que la esperada posiblemente debido a que éstos se encuentran muy cercanos a los bosques maduros que actúan como fuente de propágulos y a que la fauna dispersora de semillas (i.e. aves) está bien conservada (Grau et al. 2010, Blendinger & Giannini 2010). Estas condiciones llevaron también a que muchas especies de epífitas vasculares pertenecientes a los géneros *Tillandsia*, *Rhipsalis* y a la familia Polypodiaceae colonicen con frecuencia y en ocasiones cubran por completo los árboles de centros urbanos cercanos a la sierra de San Javier (Grau & Kortsarz 2012). Además, la composición incluyó muchas especies generalistas de amplia distribución en las yungas y otros bosques neotropicales, lo que puede haber acelerado la colonización posiblemente debido a su plasticidad para sobrevivir en un amplio rango de condiciones ambientales (Borgo & Silva 2003, Kersten & Rios 2013, Dislich & Mantovani 2015, Marcusso et al. 2016). Entre estas especies se encuentran *M. squamulosa*, *A. distichantha*, *R. floccosa*, *P. tweediana*, *V. friburgensis* y algunas especies del género *Tillandsia*, las cuales fueron compartidas por los bosques secundarios y maduros.

La mayoría de las especies fueron compartidas entre los bosques del gradiente sucesional y hubo diferencias en composición principalmente por la frecuencia de ocurrencia de algunas especies de epífitas. Las especies del género *Tillandsia* fueron más comunes en los bosques de 30 años, lo cual era esperable debido a que generalmente se trata de especies pioneras que colonizan bosques jóvenes donde la intensidad lumínica es alta (Brown 1990, Cascante-Marín et al. 2006). Estas especies junto a *P. tweediana* y *M. squamulosa* son las primeras que aparecen durante la sucesión de bosques secundarios en las yungas del Noroeste Argentino (Brown 1986). En los bosques maduros incrementó el número de ocurrencias de especies como *P. areolatum*, *A. praemorsum*, *C. aglaolepis* y *P. tetraphylla* con respecto a los bosques secundarios. *P. areolatum* suele ser facilitada por otras especies

como *A. distichantha* (Brown 1990) y por lo tanto era esperable que su frecuencia incremente en etapas sucesionales tardías. *A. praemorsum* y *C. aglaolepis* son consideradas epífitas de sombra o “umbrófilas” dado que habitan en los primeros metros de los troncos, las cuales son condiciones microambientales más comunes de los bosques maduros, donde hay mayor estratificación y árboles más grandes que generan condiciones sombrías en el sotobosque (Brown 1990). *P. tetraphylla*, en cambio, suele ser una especie de muy amplia distribución y común en diferentes tipos de bosques (i.e. primarios, secundarios y disturbados; Barthlott et al. 2001, Krömer et al. 2008, Zanotti et al. 2012), aunque aquí tuvo mayor frecuencia en bosques maduros.

Una parte importante de los bosques secundarios en la Sierra de San Javier están dominados por especies de árboles exóticos como *L. lucidum* y *M. alba*, los cuales presentan diferencias en composición y estructura con respecto a los bosques dominados por nativas (Grau & Aragón 2000, Aragón & Morales 2003, Malizia et al. 2017, Montti et al. 2017). En un estudio realizado en el pedemonte de la Sierra de San Javier estas dos especies fueron observadas en más del 70% de los cuadrantes relevados en bosques secundarios (Aragón & Morales 2003). Estos bosques invadidos con frecuencia se asemejan a una plantación, debido a que se establecieron sobre cultivos de citrus abandonados que sirvieron como perchas para aves que dispersaron a las especies exóticas (Grau et al. 1997, Aragón & Morales 2003). En consecuencia, la actual distribución espacial de las exóticas en los bosques invadidos repite la disposición original de las plantas de citrus en el pasado, resultando en una estructura forestal uniforme y con un interior simplificado, sombrío y con menos microhábitats (observaciones personales). Estas características, similares a las que se encuentran en las plantaciones, pueden reducir la riqueza de epífitas, y podrían explicar en parte la influencia de *L. lucidum* y *M. alba* sobre estas plantas. Otro factor importante en el caso de *L. lucidum* pueden ser su tronco recto, corteza lisa y pocas ramificaciones (Lichstein et al. 2004), representando un hospedador poco adecuado para las epífitas. En el caso de *M. alba*, si bien tiene características que la convierten en una especie adecuada para las epífitas (e.g. corteza rugosa con grietas donde pueden establecerse), puede no ser una buena hospedadora debido a que frecuentemente los árboles de esta especie están

cubiertos por lianas. Las lianas forman densas marañas en bosques invadidos por *M. alba* que cubren el tronco y la copa de los árboles, posiblemente dificultando el establecimiento de las epífitas (observaciones personales).

Aunque hubo bajos niveles de riqueza, los bosques invadidos presentaron diferentes grupos ecológicos de epífitas que también están presentes en los bosques nativos, como especies umbrófilas y de soporte grueso, especies umbrófilas y de soporte fino, especies de luz moderada y soporte grueso a medio, y especies de elevada intensidad de luz y soporte fino (Brown 1990). Sin embargo, a diferencia de los bosques nativos, hubo baja cobertura y pocos árboles colonizados por epífitas, lo que puede indicar dificultades para la colonización y el establecimiento de comunidades de epífitas en bosques invadidos por *L. lucidum* y *M. alba*. Al igual que lo reportado para las lianas en el capítulo II, los bosques invadidos pueden llevar a una dinámica sucesional alternativa de epífitas caracterizada por una lenta colonización de los árboles. La sucesión de epífitas en bosques invadidos por *L. lucidum* puede estar ralentizada por mucho tiempo, debido a que esta especie exótica puede dominar los bosques secundarios durante décadas gracias a su capacidad de autoreemplazo y por tener una habilidad competitiva mejor que muchas especies de árboles nativos (Grau & Aragón 2000, Lichstein et al. 2004, Malizia et al. 2017). En cambio, la sucesión de epífitas puede cambiar con el tiempo en parches de bosques invadidos por *M. alba* debido a que esta especie exótica está disminuyendo por mortalidad (Malizia et al. 2017). Hasta el momento es impredecible conocer como continuará la recuperación de las comunidades de epífitas en bosques donde *M. alba* está disminuyendo, debido a que éstos podrían ser dominados por *L. lucidum*, por especies de árboles nativos o por ambos.

Conclusión

Los bosques secundarios tuvieron una riqueza promedio de epífitas y un porcentaje de árboles colonizados por epífitas mayores que lo esperado, posiblemente debido a que están cercanos a bosques maduros que actúan como fuente de propágulos. Sin embargo la cobertura de epífitas fue mayor en los bosques maduros posiblemente como consecuencia de la presencia de árboles de mayor

tamaño y del mayor tiempo disponible para la colonización y el crecimiento. La composición de especies de epífitas fue similar entre los bosques del gradiente sucesional, aunque algunas especies tuvieron mayor frecuencia de ocurrencia en los bosques maduros y otras en los bosques secundarios de 30 años. Con el tiempo los bosques secundarios pueden presentar comunidades de epífitas con atributos ecológicos (e.g. cobertura, composición) más similares a las de bosques maduros en caso que estén dominados por árboles nativos. Sin embargo la sucesión de epífitas puede ralentizarse en caso que los bosques secundarios estén dominados por especies de árboles exóticos e invasores como *L. lucidum* y *M. alba*, los cuales redujeron la riqueza de epífitas y el porcentaje de árboles colonizados. Estas especies exóticas pueden ralentizar la sucesión de epífitas en la Sierra de San Javier por años e incluso décadas debido a que representan hospedadores con características poco adecuadas para la formación de comunidades de epífitas con atributos similares a los de bosques nativos.

Capítulo 4 - Disminución de la densidad y aumento del área basal de lianas a través de 12 años en un bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán

Ceballos S.J. y Malizia A. Liana density declined and basal area increased over 12 y in a subtropical montane forest in Argentina. Este capítulo fue publicado en el *Journal of Tropical Ecology* 33(4): 241-248.

Resumen

Las lianas están incrementando notablemente en las últimas décadas en densidad, área basal y biomasa alterando la dinámica forestal principalmente en bosques tropicales y subtropicales. Se identificaron y midieron tallos de lianas ≥ 2 cm de diámetro, en dos censos conducidos en un periodo de 12 años (2003 y 2015), en una parcela permanente de 2 ha de bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Entre censos, la densidad de tallos de lianas disminuyó 13.3% mientras que el área basal incrementó 11.5%. La densidad y el área basal disminuyeron principalmente entre las lianas de 2 a 4 cm de diámetro, pero incrementaron en las lianas ≥ 4 cm de diámetro. *Quechualia fulva* (Asteraceae), *Serjania meridionalis* (Sapindaceae) y *Chamissoa altissima* (Amaranthaceae) fueron las especies que más disminuyeron en densidad de tallos y en área basal. Los diferentes cambios de la densidad y el área basal de lianas podrían ser consecuencia de la supresión de disturbios antrópicos (e.g. ramoneo del ganado) y la disminución de la frecuencia de claros causados por caída de árboles en décadas recientes. Las especies de lianas demandantes de luz disminuyeron en densidad y las tolerantes a la sombra aumentaron posiblemente en respuesta a la disminución de la disponibilidad de luz asociada a la recuperación del bosque de disturbios pasados. La proliferación y disminución de lianas están muy asociadas a los disturbios que actúan a escala local, lo que probablemente causa los cambios opuestos en densidad, área basal y biomasa de lianas reportados en diferentes bosques tropicales y subtropicales en el mundo.

Palabras clave: área basal, densidad, disturbios, lianas, especies demandantes de luz, parcela permanente, tolerancia a la sombra, yungas.

Introducción

En décadas recientes, las lianas han incrementado dramáticamente en abundancia y área basal en bosques maduros tropicales y subtropicales (Phillips et al. 2002, Wright et al. 2004, Wright & Calderon 2006, Chave et al. 2008, Foster et al. 2008, Ingwell et al. 2010, Schnitzer & Bongers 2011, Campanello et al. 2012, Schnitzer et al. 2012, Yorke et al. 2013, Laurance et al. 2014). Por ejemplo, en una parcela de 50 ha en Barro Colorado (Panamá), Schnitzer et al. (2012) describió que en un período de 30 años las lianas ≥ 1 cm y ≥ 5 cm de diámetro incrementaron en densidad un 75% y 140%, respectivamente. En La Selva (Costa Rica), la abundancia y área basal de lianas ≥ 1 cm de diámetro incrementaron un 15% y 30%, respectivamente, en un período de 8 años (Yorke et al. 2013). En el bosque atlántico de Argentina, la abundancia y área basal de lianas > 2.5 cm de diámetro incrementaron más del 50% después de 10 años (Campanello et al. 2012). Fue también reportado un patrón opuesto en bosques de África donde las lianas están disminuyendo en densidad y área basal (Caballé & Martin 2001, Ewango 2010, Bongers & Ewango 2015, Thomas et al. 2015). Por ejemplo, en una parcela de 18 ha en Camerún, las lianas ≥ 1 cm de diámetro disminuyeron un 16% en un período de 11 años (Thomas et al. 2015). De modo similar, las lianas ≥ 2 cm de diámetro disminuyeron un 33% durante 13 años en un bosque de Ituri en la República Democrática del Congo, aunque debido al declive poblacional de una única especie de liana altamente dominante (*Manniophytom fulvum*; Ewango 2010).

Las lianas compiten intensamente con los árboles por los recursos tanto del suelo como del dosel (Chen et al. 2008, Schnitzer et al. 2008), al menos parcialmente debido a que producen una gran cantidad de hojas con las que cubren la copa de sus árboles hospedadores (Schnitzer & Bongers 2011). La infestación de lianas puede afectar el reclutamiento, crecimiento, fecundidad y supervivencia de los árboles (Putz 1984, Schnitzer et al. 2005, Campanello et al. 2007, Toledo-Aceves & Swaine 2008, Ingwell et al. 2010). Por lo tanto, el incremento de lianas puede alterar la dinámica forestal y reducir la capacidad de un bosque para almacenar carbono (i.e. las lianas tienen mucha menos biomasa que

los árboles; van der Heijden & Phillips 2009, Ingwell et al. 2010, Schnitzer & Bongers 2011, Laurance et al. 2014, Schnitzer et al. 2014, van der Heijden et al. 2015).

Incrementos en las tasas de disturbios antrópicos y naturales son dos de las explicaciones propuestas para el aumento de la densidad de lianas (Schnitzer 2005, Schnitzer & Bongers 2011). Cuando los disturbios aumentan en frecuencia e intensidad en los bosques, se forman más bordes y claros donde las lianas pueden proliferar (Putz 1984, Schnitzer et al. 2000) mediante el uso de varios mecanismos como semillas, regeneración avanzada (i.e. plántulas y plantas pequeñas que estaban presentes previo a la formación de claros), crecimiento lateral e incluso mediante el crecimiento de lianas distantes al sitio de disturbio (Peñalosa 1984, Schnitzer et al. 2000). Por otra parte, las lianas pueden disminuir cuando los bosques se recuperan de disturbios pasados y con el envejecimiento de los claros causados por caída de árboles debido a que el dosel se cierra (Putz 1984, Malizia & Grau 2008).

La mayoría de las lianas son pioneras o demandantes de luz debido a su alta abundancia en ambientes disturbados y bien iluminados como claros, bosques secundarios jóvenes y bordes (Putz 1984, DeWalt et al. 2000, Londré & Schnitzer 2006). Sin embargo las lianas parecen exhibir diferentes niveles de tolerancia a la sombra de modo similar a otras especies leñosas como los árboles (Gianoli et al. 2010, Gilbert et al. 2006). Fue sugerido que las lianas demandantes de luz podrían beneficiarse con los disturbios debido a que éstos implican la apertura del dosel y mayor disponibilidad lumínica (Roeder et al. 2012), mientras que en este contexto las especies tolerantes a la sombra podrían disminuir. Adicionalmente, podría esperarse un incremento en la densidad de especies tolerantes a la sombra cuando ocurre una disminución de los disturbios y el sotobosque se vuelve más oscuro.

En un bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina, se monitorearon las lianas ≥ 2 cm de diámetro durante un período de 12 años (2003-2015), para evaluar cómo cambiaron su densidad y área basal entre los censos. En este bosque, en las últimas décadas hubo una disminución de los disturbios tanto antrópicos como naturales, que posiblemente causaron un mayor cerramiento del dosel. En particular, hubo una supresión de disturbios antrópicos desde 1973 (i.e. ganadería en el bosque) cuando el área fue incluida dentro de una reserva natural, y si bien esta supresión ocurrió

décadas atrás aún tiene efectos sobre la vegetación asociados al postdisturbio (i.e. cambios estructurales y composicionales; Grau et al. 2008, Malizia et al. 2017). Además dentro del bosque estudiado hubo una disminución en la densidad de claros causados por caída de árboles (i.e. disturbio natural), que transcurrió dentro del período de los censos de lianas realizados en la parcela. En este contexto y debido a que las lianas son más abundantes en ambientes iluminados (DeWalt et al. 2000, Ewango 2010), posiblemente disminuyeron en densidad y área basal como consecuencia de la reducción de la disponibilidad de luz asociada a la recuperación de disturbios antrópicos y naturales del pasado. También, sería predecible una mayor disminución de la densidad de especies de lianas demandantes de luz debido a la disminución en la disponibilidad lumínica asociada al cierre del dosel.

Métodos

Muestreos

En 2003, las lianas trepadoras con tallos ≥ 2 cm de diámetro fueron identificadas, medidas a 130 cm desde el punto de enraizamiento principal, pintadas con pintura no tóxica, marcadas con chapas de aluminio numeradas y mapeadas en un sistema de coordenadas xy en una parcela permanente de 6 ha contiguas de bosque maduro (Malizia & Grau 2006). El diámetro de 2 cm fue considerado como umbral debido a que las lianas de este tamaño tienen tanta biomasa foliar como un árbol de 10 cm de dap, que representa el umbral más común para considerar árboles en muestreos realizados en parcelas permanentes (Gerwing & Farias 2000). Cuando un individuo de lianas tenía varios tallos, se colocó una chapa de aluminio al tallo de mayor diámetro y clavos a los otros de menor tamaño (Malizia & Grau 2006). Las lianas fueron remedidas en 2015 siguiendo el protocolo de Gerwing et al. (2006) en 2 ha dentro de la parcela de 6 ha (Superplot1 y Superplot2), abarcando un período de 12 años desde el primer censo conducido en 2003. Las lianas reclutadas ≥ 2 cm de diámetro fueron identificadas, medidas en diámetro, pintadas en el punto de medición y marcadas con chapas de aluminio numeradas para poder monitorearlas nuevamente en el tiempo. Superplot 1 y Superplot 2 son las mismas parcelas utilizadas como réplicas de bosques maduros en los capítulos II, III y V de esta tesis.

Análisis de datos

Los datos colectados en el censo de 2015 en esta tesis fueron comparados con los datos del censo de 2003 (Malizia 2007) para describir cambios en la densidad y área basal de lianas durante un período de 12 años, a escala de parcela, especies y clases diamétricas. Estos cambios no fueron analizados con test estadísticos debido al diseño no replicado de la parcela.

Para analizar la relación entre el cambio en densidad de las especies de lianas y sus diferentes niveles de tolerancia a la sombra, se obtuvo primero un eje continuo que resume información de tolerancia a la sombra de las especies con un análisis de componentes principales (ACP). Este método de ordenamiento fue elegido para obtener un gradiente de especies de lianas con diferentes niveles de tolerancia a la sombra usando variables proxy como las tasas de crecimiento y mortalidad (Condit et al. 2006), densidad de madera y tamaño de las semillas (Tabla 4.1). La reducción del número de variables en una sola variable sintética (i.e. eje 1 del ACP) fue considerado un enfoque útil para diferenciar especies demandantes de luz de las tolerantes a la sombra. Debido a que estudios previos demostraron que las especies de lianas exhiben diferentes niveles de tolerancia a la sombra (Gilbert et al. 2006), el enfoque de este análisis fue considerar a las especies en un gradiente más que en dos grupos distintos (i.e. especies demandantes de luz vs. tolerantes a la sombra). La matriz principal para este análisis contenía las especies de lianas en las filas y las variables mencionadas arriba en las columnas. Las variables fueron analizadas a través de una matriz de correlación y fueron estandarizadas por la desviación estándar antes de correr el análisis debido a sus diferentes escalas. Los primeros dos ejes abarcaron el 87.7% de la varianza acumulada pero solo fue seleccionado el primer eje que explicó el 55% para explicar los resultados. Después, se realizó un análisis de regresión lineal entre los scores de las especies del eje de tolerancia a la sombra (i.e. eje 1 del ACP) y los cambios en densidad en el período 2003-2015 (considerados como cambios en porcentaje entre censos). La variable de cambio en densidad de las especies fue estandarizada en un rango de 0 a 1 con la función “decostand” en el paquete “vegan” para reducir la variabilidad entre las especies y cumplir con el requisito de normalidad de la regresión. Los scores de tolerancia a la sombra también

fueron estandarizados en un rango de valores positivos de 0 a 1 con la misma función para eliminar los signos negativos provenientes del ACP. Todos los análisis fueron realizados con el programa estadístico R (R Core Team 2017).

Tabla 4.1. Variables empleadas para obtener el eje de tolerancia a la sombra para las 10 especies de lianas más comunes en 2 ha de bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán. Los valores de las variables por especie se encuentran en la Tabla 4.3.

Variable	Especificaciones de la medición	Unidad	Posible link con el eje de tolerancia a la sombra
Tasa de crecimiento medio anual	Es el incremento en diámetro de los tallos de lianas entre censos (2003-2015). $G = \ln(dap_{2015}) - \ln(dap_{2003})/t$, donde dap es el diámetro del tallo y t es el período de tiempo entre los censos (Condit et al. 2006). No fueron incluidos tallos cuyos puntos de remediación tuvieron que ser relocalizados debido a la formación de tumores, daños o en casos de pérdida de chapas y decoloración de la pintura. El crecimiento negativo, causado por pérdida de la corteza en la mayoría de los casos, fue tratado como cero (Ewers et al. 1991, Allen et al. 2005).	mm y ⁻¹	Las lianas demandantes de luz usualmente tienen alta tasa de crecimiento (Gerwing 2004, Cai et al. 2007, Ewango 2010).
Tasa de mortalidad anual	Calculada con la fórmula: $M = [(\ln(N_0) - \ln(N_s))/t] * 100$ (Condit et al. 2006), donde N_0 es el número de tallos en 2003, N_s es el número de tallos que sobrevivieron en 2015 y t es el tiempo entre censos.	% y ⁻¹	Las lianas demandantes de luz usualmente tienen alta tasa de mortalidad (Gerwing 2004, Ewango 2010).
Densidad de madera	Determinada con el método de desplazamiento de agua después que la corteza fuera removida de las muestras de tallos de lianas. Se realizaron mediciones del volumen de 2-3 muestras para cada especie de liana, las cuales fueron secadas a 65-70°C por 72 h o hasta obtener un peso constante.	Expresada como peso seco por unidad de volumen (g m ⁻³).	Relación aun no explorada para las lianas. Pero para otras plantas leñosas como los árboles, las especies demandantes de luz tienden a presentar baja densidad

Tamaño de la semilla	Considerada como el largo de las semillas. Los datos fueron colectados de la bibliografía y de muestras colectadas en el campo y medidas en el laboratorio.	mm	de madera (Swaine & Whitmore 1988). Las especies sucesionalmente tempranas o demandantes de luz suelen tener semillas más pequeñas, mientras que aquellas que dominan en bosques maduros tienen semillas más grandes (Letcher & Chazdon 2012).
----------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Resultados

En 2015 se muestrearon un total de 929 tallos y 775 individuos de lianas pertenecientes a 12 especies y 9 familias en las 2 ha de bosque maduro. El tamaño de las lianas varió entre 2 y 13 cm de diámetro y su diámetro promedio fue de 4.3 cm. Las especies más abundantes en 2015 fueron *Cissus striata* (286 tallos y 242 individuos), *Celtis iguanaea* (156 tallos y 124 individuos) y *Chamissoa altissima* (119 tallos y 94 individuos). La densidad promedio de lianas ≥ 2 cm de diámetro por cuadrante (400 m²) fue de 19 tallos (rango = 2-35) y 16 individuos (rango = 2-32). La riqueza de especies fue similar entre 2003 y 2015 (11 y 12 especies, respectivamente), pero en 2015 no se encontró una de las especies del censo anterior (*Muehlenbeckia sagittifolia* – Polygonaceae) y se agregaron dos nuevas (*Cissus verticillata* – Vitaceae y *Gonolobus rostratus* - Apocynaceae).

Entre 2003 y 2015 la densidad de tallos de lianas ≥ 2 cm de diámetro disminuyó de 536 a 465 tallos ha⁻¹ (-13.3%) y la densidad de individuos de lianas decreció de forma similar, de 439 a 388 individuos ha⁻¹ (-11.7%). La densidad de lianas de 2 a 4 cm de diámetro disminuyó (-54%) pero incrementó en las clases diamétricas ≥ 4 cm de diámetro (+57%; Figura 4.1). *Quechualia fulva* y *Serjania meridionalis* presentaron las mayores reducciones en densidad de tallos, en el orden del 65% y 37%, respectivamente (Tabla 4.2). El área basal aumentó de 0.69 a 0.78 m² ha⁻¹ (+11.5%) entre los censos. Hubo diferencias en el cambio de área basal entre las clases diamétricas, decreciendo en las lianas de 2 a 4 cm (-55%) pero incrementando en las lianas ≥ 4 cm (+53%; Figura 4.2). La mayoría de las especies incrementaron en área basal, mientras que sólo disminuyeron *S. meridionalis* (-29%), *Q. fulva* (-22%) y *C. altissima* (-20%) (Tabla 4.2).

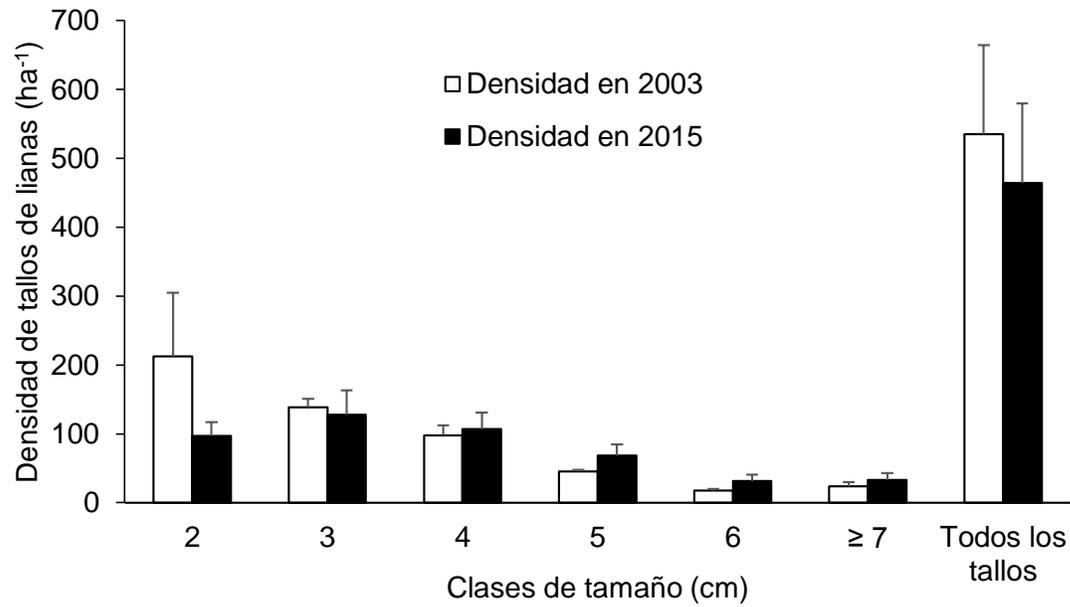


Figura 4.1. Densidad de lianas en los censos de 2003 y 2015 por clase de tamaño. Las barras blancas y negras representan la densidad por censo y las barras de error representan 1 DS.

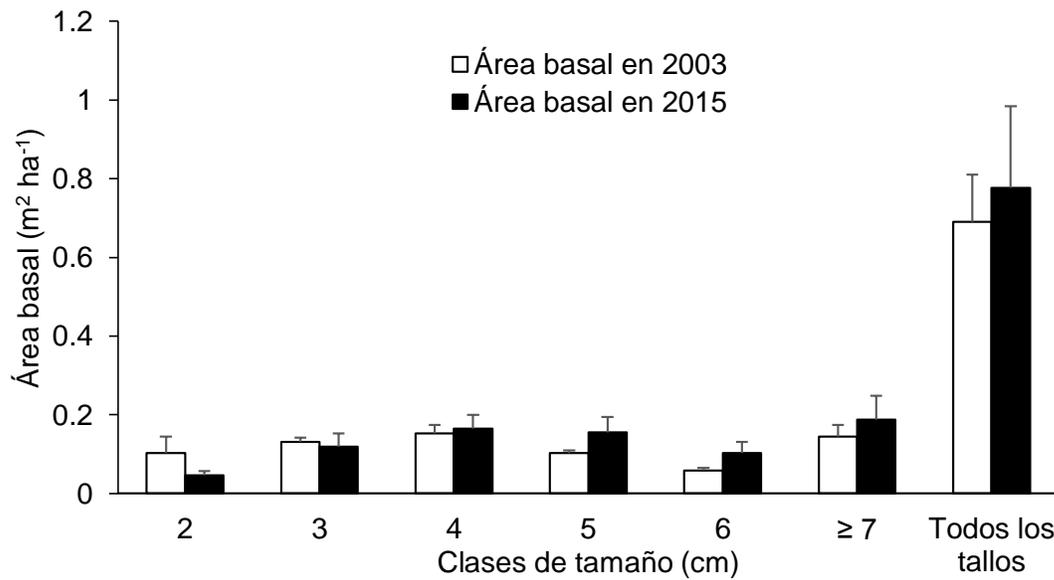


Figura 4.2. Área basal de lianas en los censos de 2003 y 2015 por clase de tamaño. Las barras blancas y negras representan el área basal por censo y las barras de error representan 1 DS.

Tabla 4.2. Cambios en densidad (tallos ha⁻¹) y área basal (m² ha⁻¹) por especie de liana entre 2003 y 2015 en 2 ha de bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán.

Especies	Familia	Densidad en 2003 (tallos ha ⁻¹)	Densidad en 2015 (tallos ha ⁻¹)	Cambio en densidad (%)	Área basal en 2003 (m ² ha ⁻¹)	Área basal en 2015 (m ² ha ⁻¹)	Cambio en área basal (%)
<i>Acacia tucumanensis</i> Griseb.	Fabaceae	39 ± 4	44.5 ± 4.5	14	0.06 ± 0.02	0.09 ± 0.00	43
<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth	Amaranthaceae	77.5 ± 5.5	61.5 ± 4.5	-21	0.10 ± 0.01	0.08 ± 0.00	-20
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	Celtidaceae	84 ± 12	79 ± 2	-6	0.16 ± 0.01	0.16 ± 0.00	13
<i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav.	Vitaceae	153.5 ± 70.5	144 ± 71	-6	0.16 ± 0.06	0.22 ± 0.10	34
<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae	24 ± 9	27 ± 12	13	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.02	20
<i>Hebanthe occidentalis</i> (R.E. Fr.) Borsch & Pedersen	Amaranthaceae	21 ± 3	20.5 ± 2.5	-2	0.04 ± 0.00	0.05 ± 0.01	11
<i>Heteropterys dumetorum</i> (Griseb.) Nied.	Malpighiaceae	22 ± 10	26.5 ± 8.5	20	0.03 ± 0.01	0.04 ± 0.00	38
<i>Pisoniella arborescens</i> (Lag. & Rodr.) Standl.	Nyctaginaceae	6.5 ± 4.5	9.5 ± 7.5	46	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01	38
<i>Quechualia fulta</i> (Griseb.) H. Rob.	Asteraceae	67 ± 29	23.5 ± 0.5	-65	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01	-22
<i>Serjania meridionalis</i> Cambess.	Sapindanceae	39.5 ± 4.5	25 ± 4	-37	0.04 ± 0.00	0.03 ± 0.01	-29
<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i> (Ortega) Meisn.	Polygonaceae	2	0	-	-	-	-
<i>Gonolobus rostratus</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Apocynaceae	0	1	-	-	-	-
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	Vitaceae	0	1	-	-	-	-

Tabla 4.3. Tasas demográficas, densidad de madera y largo de las semillas de las 10 especies de lianas más comunes en 2 ha de bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán. *N* es el número de tallos con los que se calculó la tasa de crecimiento para cada especie. Los valores máximos y mínimos de crecimiento entre 2003 y 2015 se encuentran entre paréntesis en la columna de crecimiento promedio.

Especies	<i>N</i>	Tasa de crecimiento medio (mm y ⁻¹)	Tasa de mortalidad (% y ⁻¹)	Tasa de reclutamiento (% y ⁻¹)	Densidad de madera (g cm ⁻³)	Largo de la semilla (mm)
<i>Acacia tucumanensis</i>	51	1.10 (0-3.58)	3.81	4.81	0.58	5
<i>Chamissoa altissima</i>	50	0.91 (0-2.78)	8.93	7.13	0.28	2
<i>Celtis iguanaea</i>	119	0.59 (0-3.19)	2.57	2.10	0.42	1.1
<i>Cissus striata</i>	170	0.98 (0-5.36)	4.84	4.30	0.33	0.4
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	32	0.71 (0-4.06)	3.38	4.36	0.39	2
<i>Hebanthe occidentalis</i>	30	0.66 (0-3.28)	2.33	2.33	0.38	1
<i>Heteropterys dumetorum</i>	38	0.65 (0-3.09)	1.22	2.77	0.65	8
<i>Pisoniella arborescens</i>	13	0.94 (0-3.35)	0.62	3.59	0.35	3
<i>Serjania meridionalis</i>	36	0.63 (0-3.02)	6.53	2.67	0.45	4.3
<i>Quechualia fulva</i>	37	1.38 (0-5.16)	11.67	2.15	0.32	3.3

Tabla 4.4. Correlaciones de Pearson entre las variables utilizadas para predecir la tolerancia a la sombra de las especies de lianas y los ejes del ACP de la figura 4.3. Las variables más importantes del ACP tienen un $r > 0.6$ y se encuentran en negrita.

Variables	Eje 1	Eje 2
Densidad de madera	0.91	0.34
Tamaño de la semilla	0.69	0.68
Tasa de mortalidad	-0.73	0.52
Tasa de crecimiento	-0.60	0.68

Se obtuvo un eje de tolerancia a la sombra basado en las correlaciones de la densidad de madera, crecimiento, mortalidad y tamaño de las semillas con el eje 1 del ACP (Figura 4.3; Tabla 4.4). Con el incremento de los scores en el eje de tolerancia a la sombra, las especies exhibieron mayor densidad de madera, semillas más grandes, menor crecimiento y menor mortalidad. No hubo una regresión significativa entre la tolerancia a la sombra y el cambio en densidad de lianas entre censos ($R^2 = 0.35$, $F = 4.24$, $P = 0.07$; Figura 4.4). Sin embargo, hubo una tendencia a la disminución en densidad en especies con scores más bajos (demandantes de luz) y un aumento de las especies con scores más altos (tolerantes a la sombra: Figura 4.4).

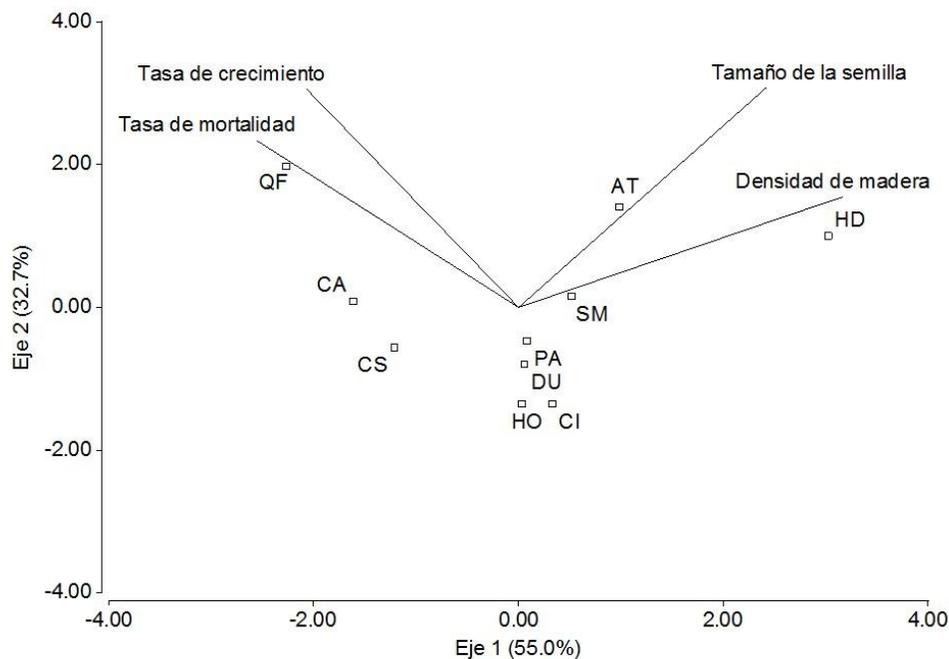


Figura 4.3. Análisis de componentes principales empleado para obtener un eje de valores de tolerancia a la sombra para cada especie de liana, definido por variables demográficas y funcionales. Las variables están representadas por vectores y las especies con sus iniciales: AT (*Acacia tucumanensis*), CA (*Chamissoa altissima*), CI (*Celtis iguanaea*), CS (*Cissus striata*), DU (*Dolichandra unguis-cati*), HO (*Hebanthe occidentalis*), HD (*Heteropterys dumetorum*), PA (*Pisoniella arborescens*), QF (*Quechualia fulva*) y SM (*Serjania meridionalis*).

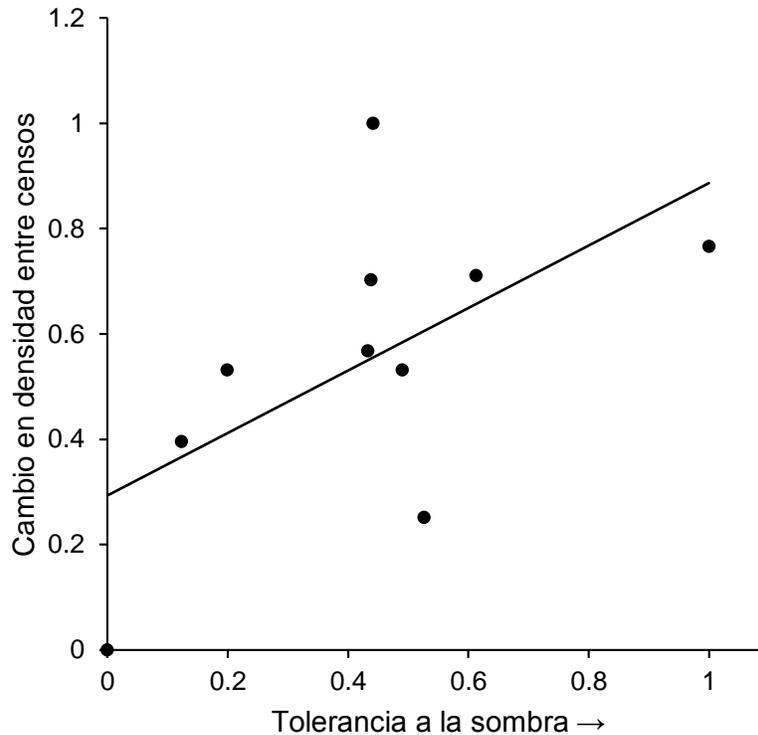


Figura 4.4. Regresión lineal entre el eje de tolerancia a la sombra y el cambio en densidad de las especies de lianas entre 2003 y 2015 en un bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán. La tolerancia a la sombra aumenta hacia valores más altos del eje x. Las variables cambio en densidad y tolerancia a la sombra fueron transformadas a rangos de 0 y 1. Cada especie está representada por un punto.

Discusión

Durante un período de 12 años, las lianas presentaron diferentes cambios entre la densidad y el área basal en 2 ha de bosque maduro de la Sierra de San Javier. Hubo una disminución de la densidad principalmente entre las lianas de 2 a 4 de diámetro, que en 2003 eran más abundantes y por lo tanto tuvieron mayor peso en el cambio de densidad general entre censos. El área basal incrementó anualmente $0.0075 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ debido al aumento en densidad de las lianas $\geq 4 \text{ cm}$ de diámetro y fue menor que los incrementos reportados en otros bosques tropicales y subtropicales (e.g. incremento medio anual de $3.72 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ en bosques amazónicos; Phillips et al. 2002).

El bosque maduro estudiado exhibió cambios estructurales y composicionales en las últimas dos décadas (Grau et al. 2010, Malizia et al. 2013). Los datos provenientes de las parcelas permanentes revelaron que el bosque tuvo incrementos del 54% de la densidad de árboles y del 6% de área basal entre 1992 y 2007, que fueron atribuidos principalmente a la recuperación de especies de árboles palatables (i.e. con hojas tiernas y ricas en nutrientes) después de la exclusión del ganado (Malizia et al. 2013). Los disturbios antrópicos (i.e. ramoneo del ganado) disminuyeron cuando el área fue incluida en una reserva natural en 1973 (Grau et al. 2008) lo cual probablemente influyó sobre la disminución en densidad de lianas en el bosque estudiado, así como fue observado con lianas en otros bosques en el mundo (Ewango 2010, Bongers & Ewango 2015, Pandian & Parthasarathy 2016). Por ejemplo, las lianas también disminuyeron en bosques que se encuentran en recuperación de disturbios pasados en la región de Ituri (República Democrática del Congo; Ewango 2010, Bongers & Ewango 2010). En sentido opuesto, en bosques tropicales de la India, el incremento de la densidad de lianas en el período 2003-2013 estuvo positivamente relacionado con incrementos de diferentes tipos de disturbios antrópicos (Pandian & Parthasarathy 2016). Estos casos apoyan la observación de Schnitzer y Bongers (2011) quienes sugieren que los cambios en la abundancia de lianas podrían deberse a factores locales más que continentales, debido a que las lianas están incrementando en algunos bosques (Phillips et al. 2002, Chave et al. 2008, Ingwell et al. 2010, Schnitzer et al. 2012, Laurence et al. 2014) mientras que en otros están disminuyendo o permanecen estables (Caballé & Martin 2001, Londré & Schnitzer 2006, Ewango 2010, Bongers & Ewango 2015, Thomas et al. 2015). La disminución en la densidad de claros dentro de la parcela podría ser otro mecanismo que explique los cambios estructurales y composicionales observados de las lianas. Los claros causados por caída de árboles ≥ 50 cm de diámetro (monitoreados cada 5 años dentro de la parcela empleando diferentes técnicas; Grau 2002) presentaron un pico en densidad en el período 1982-1992 (8-12 claros ha^{-1}) y una importante reducción en el período 2002-2012 (1-2 claros ha^{-1} ; Figura 4.5). Al censo de 2003 le antecede un período de mayor densidad de claros que posiblemente causó un mayor ingreso de luz al sotobosque. Al censo de 2015 le antecede un período en el cual hubo una menor caída de árboles y

los claros de décadas anteriores comenzaron a cerrarse por el establecimiento de especies de árboles de crecimiento rápido (Grau 2002). Se desconoce cuál es la importancia relativa de los factores que controlan la fluctuación en la densidad de claros a través del tiempo en este bosque, pero el clima podría ser un factor muy importante (e.g. aumentó el número de claros durante la década de 1980 cuando las precipitaciones aumentaron; H.R. Grau observaciones personales). Consecuentemente, la disponibilidad de luz disminuyó con la menor frecuencia y el envejecimiento de los claros, lo cual pudo haber influido a las lianas que suelen disminuir cuando el dosel se cierra (Putz 1984, Malizia & Grau 2008). Las especies de lianas demandantes de luz tuvieron el mayor decrecimiento en densidad mientras que las especies tolerantes a la sombra incrementaron, probablemente en respuesta a las condiciones más sombrías luego que el dosel se cerrara. Adicionalmente, algunas de las especies de lianas como *Q. fulva* y *C. altissima* son apoyantes (Malizia & Grau 2008), las cuales suelen ser comunes en claros y áreas de dosel bajo y tienden a disminuir cuando el dosel crece en altura asociado al cierre de los claros (Hegarty & Caballé 1991, Putz & Holbrook 1991).

Las especies de lianas se distribuyeron a lo largo de un gradiente continuo de tolerancia a la sombra, sugiriendo que solo algunas pocas especies pueden ser estrictamente clasificadas como tolerantes o intolerantes a la sombra. Esta noción es apoyada por Putz (1984) que en Barro Colorado (Panamá) observó sólo tres especies de lianas estrictamente demandantes de luz (denominadas especies de claros o sucesionalmente tempranas en este estudio) y sólo dos tolerantes a la sombra de un total de 65 especies. Al igual que los árboles, las lianas parecen presentar variaciones en la tolerancia a la sombra entre las diferentes especies (Gilbert et al. 2006). Los diferentes niveles de tolerancia a la sombra estuvieron relacionados con el trade-off entre la supervivencia y el crecimiento (Gerwing 2004, Gilbert et al. 2006, Cai et al. 2007, Ewango 2010) y representaron la alocaión de recursos a caracteres que incrementan la supervivencia como una madera más densa y resistente y semillas más grandes (Kitajima 1994).

La tolerancia a la sombra es una característica muy importante de las plantas que ha sido estudiada escasamente en las lianas, a pesar de su importancia para la respuesta de las especies a la sucesión

forestal y a los disturbios (i.e. procesos que cambian el ambiente lumínico en los bosques). Fue sugerido que la adaptación de las lianas a la luz explica su abundancia en gradientes lumínicos generados por disturbios (Gianoli et al. 2010, Mori et al. 2016). Consecuentemente se puede predecir que las especies de lianas demandantes de luz se beneficiarían de incrementos en la intensidad y frecuencia de disturbios, mientras que las tolerantes a la sombra se beneficiarían en bosques que están en recuperación de disturbios pasados. Esta predicción puede ser apoyada por la mayor disminución en densidad de especies demandantes de luz observada en este trabajo (e.g. *Q. fulva*, *S. meridionalis* y *C. altissima*) y en un estudio realizado en la República Democrática del Congo (*Manniophyton fulvum*) probablemente en respuesta a la reducción de disturbios antrópicos (Ewango 2010). Adicionalmente, en un bosque templado, la especie de liana tolerante a la sombra *Euonymus fortunei* podría incrementar su abundancia ante la actual disminución de disturbios (fuego) como fue sugerido en un estudio realizado en Japón (Mori et al. 2016). Sin embargo, se necesitan más estudios para mejorar el conocimiento de las estrategias de las especies de lianas que están cambiando en densidad en diferentes bosques del mundo y comprobar esta hipótesis.

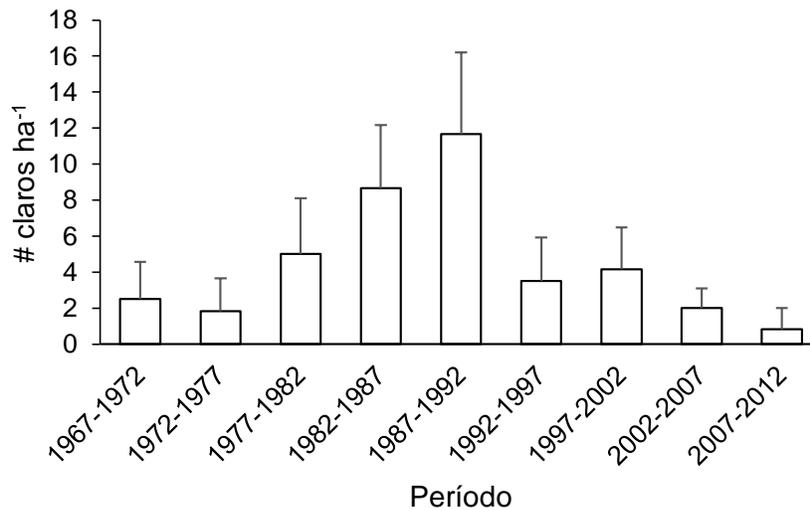


Figura 4.5. Número de gaps (claros causados por caída de árboles ≥ 50 cm de diámetro) por década en la parcela permanente de 6 ha de bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán. El

relevamiento y la determinación de la edad de los gaps se realizaron con diferentes técnicas como observación directa y dendrocronología (Grau 2002).

Conclusión

La densidad y el área basal de lianas mostraron diferentes respuestas de cambio durante 12 años en un bosque maduro de la Sierra de San Javier. A pesar que la densidad disminuyó, el área basal de las lianas incrementó pero a valores inferiores que los reportados en otros bosques tropicales y subtropicales en los cuales las lianas están volviéndose más dominantes. Las especies de lianas demandantes de luz disminuyeron mientras que las tolerantes a la sombra incrementaron en densidad. Se sugirió que estos cambios estuvieron controlados por la reducción de disturbios tanto naturales (frecuencia de claros causados por caída de árboles) y antrópicos (ramoneo del ganado) en las últimas décadas, lo cual pudo haber influenciado a las lianas debido a su conocida relación con la dinámica de disturbios de los bosques. Se recomienda dar mayor atención a los cambios estructurales que ocurren con las lianas y a su relación con sus diferencias en tolerancia a la sombra, debido a su relevancia frente a los actuales aumentos de disturbios y recuperación de bosques en varias regiones.

**Capítulo 5 - Red de interacciones entre epífitas vasculares y
árboles en bosques maduros de la Sierra de San Javier,
Tucumán**

Ceballos S.J., Chacoff N.P. y Malizia A. 2016. Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. Este capítulo fue publicado en el *Acta Oecologica* 77: 152-159.

Resumen

Las interacciones comensalistas entre epífitas vasculares y árboles hospedadores fueron recientemente analizadas con un enfoque de redes de interacción. Este enfoque es útil para describir la estructura de la red y métricas como el anidamiento, especialización y equitatividad de interacciones, las cuales presentaron patrones diferentes al comparar redes de epífitas y árboles hospedadores de distintos bosques. Además, poco se conoce sobre los posibles determinantes ecológicos y evolutivos relacionados con los patrones de estas redes. En este capítulo se estudiaron las interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores de bosques maduros de la Sierra de San Javier (Tucumán) utilizando un enfoque de redes de interacción y se analizaron los posibles determinantes de su estructura. Se calcularon métricas para caracterizar la red y se analizaron diferentes factores como la abundancia de las especies y el tamaño, corteza y densidad de madera de los árboles para predecir las frecuencias de interacción y la estructura de la red. La red de interacciones entre epífitas y árboles hospedadores exhibió una estructura anidada, una distribución equitativa de las interacciones y baja especialización, propiedades que tuvo en común con otras redes de epífitas y árboles con diferente composición. Las frecuencias de interacción fueron predichas por la abundancia de las especies, el tamaño y la corteza de los árboles. La abundancia de las especies y el tamaño de los árboles también predijeron el anidamiento. La variable abundancia indicó que las especies más abundantes interactúan con mayor frecuencia; el tamaño de los árboles fue un predictor importante debido a que los árboles de mayor diámetro hospedaron más epífitas vasculares que los de menor diámetro. Este es uno de los primeros estudios que analiza las interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores usando un enfoque de redes en un bosque subtropical y que toma en cuenta todas las especies de la comunidad de epífitas en los análisis.

Palabras clave: abundancia, anidamiento, determinantes de la red, yungas.

Introducción

Las epífitas vasculares dependen de los árboles hospedadores para su establecimiento y soporte y la interacción entre estas plantas incluye una gran variedad de posibles mecanismos (Callaway et al. 2002). Los árboles hospedadores proveen sustrato para las epífitas vasculares y el éxito de su establecimiento podría estar determinado por ciertos caracteres de los árboles hospedadores (Wagner et al. 2015). Estos caracteres son el tamaño de los árboles (i.e. los árboles más grandes proveen mayor superficie, mayor número de microhábitats y usualmente son más longevos), características de la arquitectura de los árboles (e.g. forma y patrones de ramificación), composición química y morfología de la corteza (e.g. rugosidad), los cuales determinan las condiciones del sustrato sobre el cual se establecen y crecen las epífitas (Benzing 1990, Hietz & Hietz-Seifert 1995, Laube & Zotz 2006, Hirata et al. 2009, Wagner et al. 2015, Woods et al. 2015). Todos estos caracteres varían entre los hospedadores (Callaway et al. 2002) y por lo tanto las especies de árboles ofrecen diferentes condiciones para las epífitas dependiendo de su propia combinación de caracteres.

Las interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores son comensalistas debido a que las epífitas dependen en la mayoría de los casos completamente del soporte de sus hospedadores y raramente los dañan (Blick & Burns 2009). Las redes de interacción entre estas plantas están compuestas de tres partes: las especies de epífitas, las especies de árboles hospedadores y los enlaces (interacciones) entre ellas. Como ocurre con otros tipos de interacciones (Bascompte et al. 2003, Verdú & Valiente-Banuet 2008, Thébault & Fontaine 2010), las relaciones comensalistas entre epífitas y árboles hospedadores han sido recientemente descritas y analizadas con un enfoque de redes de interacción (Burns 2007, Blick and Burns 2009, Silva et al. 2010, Piazzon et al. 2011, Sáyago et al. 2013, Zhao et al. 2015, Taylor et al. 2016). Cada red de interacción presenta una estructura que puede caracterizarse con diferentes métricas como el anidamiento, equitatividad de interacciones y especialización (Blick & Burns 2009). En algunos bosques, las redes de interacción entre epífitas y árboles hospedadores presentaron una estructura anidada (i.e. tendencia a que las especies especialistas interactúen con un subconjunto de especies que interactúan con generalistas; Piazzon et

al. 2011), alta equitatividad de interacciones (Sáyago et al. 2013, Zhao et al. 2015; i.e. ausencia de pocas interacciones dominantes) y bajos niveles de especialización (Sáyago et al. 2013, Zhao et al. 2015). Se reportaron patrones diferentes para redes de epífitas y árboles hospedadores de otros bosques (Burns 2008, Burns & Zotz 2010). Burns (2008) encontró que la red de epífitas facultativas y árboles hospedadores en bosques de coníferas de Canadá es compartimentalizada debido a cinco especies de arbustos que tienden a ocurrir conjuntamente. En un bosque lluvioso de Panamá, Burns & Zotz (2010) observaron que la red de epífitas y árboles hospedadores tuvo forma de tablero de ajedrez, debido a conjuntos de especies que se reemplazan en la comunidad (Diamond 1975). Aunque hubo excepciones, la estructura de la mayoría de las redes de interacción entre epífitas y árboles hospedadores fue altamente anidada, la cual es más robusta a las cadenas de extinciones causadas por los disturbios en comparación con redes mutualistas y antagonistas (Piazzon et al. 2011).

Los estudios sobre redes de epífitas vasculares y árboles hospedadores señalaron que las especies interactúan de acuerdo a su abundancia (Burns 2007, Sáyago et al. 2013), lo cual significa que las especies más abundantes interactúan con mayor frecuencia y con más especies que las raras (Vázquez et al. 2009). Uno de esos estudios analizó diferentes factores que influyen la red de interacciones entre epífitas y árboles hospedadores. Sáyago et al. (2013) analizaron diferentes factores que podrían explicar o predecir las frecuencias de interacción y varias métricas de una red de epífitas de la familia Bromeliaceae y árboles hospedadores en un bosque tropical seco de México. Los factores más importantes en este estudio fueron la abundancia de las especies de árboles y epífitas, el solapamiento espacial de las especies y caracteres de los hospedadores como el tamaño, la densidad de madera y la textura de la corteza (Sáyago et al. 2013). Sin embargo este estudio estuvo restringido a una única familia de epífitas (Bromeliaceae), por lo cual nuevos estudios podrían revelar nuevos patrones de la red de epífitas y hospedadores si tienen en cuenta todo el ensamblaje de especies de una comunidad. En este capítulo se plantearon las siguientes preguntas sobre la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores de bosques maduros de la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina: 1. ¿Cuáles son las características de la estructura de esta red de interacciones? 2. ¿Cuáles

de los modelos que combinan la abundancia de las especies y caracteres de los árboles hospedadores (diámetro, textura de la corteza y densidad de madera) predicen mejor las frecuencias de interacción de la red? 3. ¿Cuáles son los factores que predicen el anidamiento, la equitatividad de interacciones y la especialización de la red? Se predijo que la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores presenta una estructura anidada, como se ha reportado para la mayoría de las redes que incluyeron epífitas obligadas en los análisis. También, se predijo que la abundancia y caracteres de los hospedadores pueden predecir las frecuencias de interacción y métricas de la red de epífitas y árboles hospedadores.

Métodos

Muestreos

Se muestrearon epífitas vasculares en cuadrantes de 20 x 20 m seleccionados al azar en tres parcelas permanentes de bosque maduro de la Sierra de San Javier, Tucumán (Superplot1, Superplot2 y Laderas). Se muestrearon 30 cuadrantes en total, divididos en 10 por parcela (total de 1.2 ha). Para el objetivo de este capítulo, se usó información (identidad de las especies, dap y abundancia) correspondiente a las últimas remediciones realizadas entre 2011 y 2012 en estas parcelas.

Se realizaron muestreos observacionales de epífitas en árboles con un dap ≥ 10 cm. Los árboles de menor diámetro usualmente no hospedan epífitas vasculares (Burns 2007) y por este motivo no fueron considerados en los muestreos. Los muestreos consistieron en la observación y registro de epífitas sobre toda la corteza de los árboles, debido a que éstas crecen desde la base del tronco hasta la punta de las ramas. Las observaciones fueron realizadas con la ayuda de binoculares y desde el suelo del bosque. Este método fue seleccionado debido a su factibilidad (pueden ser muestreados un importante número de árboles en un tiempo relativamente menor), replicación (cada especie de árbol estuvo representada por varios individuos) y por la altura del dosel (relativamente accesible para la observación de epífitas desde el suelo en comparación con otros tipos de bosque; altura promedio de estos bosques = 8.85 m considerando todos los árboles ≥ 10 cm de dap). Se registró la ocurrencia de

epífitas vasculares en cinco zonas de los árboles, desde la base del tronco hasta las ramas externas, siguiendo la metodología propuesta por Johansson (1974). Se consideró como un proxy de la abundancia al número total de zonas ocupadas en todos los árboles muestreados por cada especie de epífita.

Descripción de la estructura de la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores

Para obtener métricas descriptivas de la red se trabajó con una matriz de presencia-ausencia entre especies de epífitas vasculares (en las columnas) y especies de árboles hospedadores (en las filas) y una matriz cuantitativa con el número de interacciones observadas entre las especies.

Para caracterizar los parámetros estructurales de la red de interacciones (Objetivo 1) se calcularon las siguientes métricas: conectancia, equitatividad de interacciones, índice H2, generalidad y vulnerabilidad y anidamiento. La equitatividad de interacciones, H2, generalidad y vulnerabilidad se calcularon con la matriz cuantitativa, mientras que la conectancia y el anidamiento se calcularon con la matriz de presencia-ausencia. La conectancia es el número de interacciones observadas dividido en el número de interacciones posibles (Dunne et al. 2002). La equitatividad de interacciones es la métrica empleada para detectar potenciales interacciones dominantes en una red ecológica (Dormann et al. 2009); valores más altos de esta métrica indican una abundancia relativamente similar entre las interacciones, mientras que valores más bajos indican que unas pocas interacciones son dominantes. H2 es una métrica cuantitativa de especialización (Blüthgen et al. 2006). Si prevalecen las especies especialistas o generalistas, la red será más especializada o generalizada, respectivamente (Sfair et al. 2015). Esta métrica tiene un rango de valores entre 0 para la ausencia de especialización y 1 para la especialización perfecta (Blüthgen et al. 2006). La generalidad y vulnerabilidad es el número promedio de especies de árboles por especie de epífita, y de especies de epífitas por especie de árbol, respectivamente (Bersier et al. 2002, Sáyago et al. 2013). Finalmente, el grado de anidamiento de la red se estimó con dos métricas diferentes: NODF (Almeida-Neto et al. 2008) y temperatura de

anidamiento (Atmar & Patterson 1993). Se evaluó la significancia del anidamiento con diferentes modelos nulos, repitiendo las interacciones al azar para generar valores de anidamiento que fueron comparados con el valor observado de anidamiento de la red (Bascompte et al. 2003). NODF varía entre 0 y 100 (valores menores a mayores de anidamiento), mientras que la temperatura de anidamiento varía de 0 a 100 pero con 0 implicando un máximo anidamiento.

Todas las métricas fueron calculadas en R (R Core Team 2017) usando el paquete bipartite (Dormann et al. 2009), excepto por la métrica NODF que fue calculada con el programa Aninhado 3.0 (Guimaraes & Guimaraes 2006).

Evaluando modelos para predecir frecuencias de interacción

Con el propósito de predecir cuales son los factores más relevantes que determinan las frecuencias de interacción de la red de epífitas vasculares y árboles hospedadores (Objetivo 2) se analizó la abundancia de las especies y caracteres de los árboles (tamaño, textura de la corteza y densidad de madera). Se seleccionó a la abundancia para evaluar si las especies más abundantes interactúan con más frecuencia. Se consideró la abundancia tanto de las epífitas como de los árboles en la matriz. Para el tamaño de los árboles se consideró al dap como proxy, el cual se obtuvo de la base de datos de parcelas permanentes del IER (Tabla 5.1). Esta variable fue seleccionada debido a que los árboles de mayor diámetro proveen más superficie y microhábitats que son ocupados por las epífitas (Burns 2008, Woods et al. 2015). Para la textura de la corteza se utilizó la siguiente escala de valores obtenida de observaciones de campo: 1 (corteza lisa), 2 (ligeramente rugosa o con poco relieve) y 3 (corteza rugosa con fisuras y marcado relieve) (Tabla 5.1). Los valores más altos fueron otorgados a las cortezas rugosas debido a que proveen condiciones más apropiadas para las epífitas. Por último, la densidad de madera, definida como la masa de madera por unidad de volumen, se seleccionó como un proxy de caracteres de los árboles que influyen sobre las epífitas como el crecimiento, la longevidad y la resistencia estructural (Easdale 2006, Hirata et al. 2009, Pérez-Harguindeguy et al.

2013, Sáyago et al. 2013). La densidad de madera (expresada en g/cm^3) fue obtenida de Easdale et al. 2007, Easdale 2006 y de la base de datos del INTI-CITEMA (Tabla 5.1).

La abundancia de las especies de epífitas y árboles (A), el tamaño de los árboles (T), la textura de la corteza (C) y la densidad de madera (D) representan factores que fueron combinados para construir modelos. Mediante la combinación de dos factores se obtuvieron seis modelos (AT: abundancia + tamaño de los árboles, AC: abundancia + textura de la corteza, AD: abundancia + densidad de madera, TD: tamaño de los árboles + densidad de madera, CD: textura de la corteza + densidad de madera y TC: tamaño de los árboles + textura de la corteza). Con la combinación de tres factores se obtuvieron cuatro modelos (ATC: abundancia + tamaño de los árboles + textura de la corteza, ATD: abundancia + tamaño de los árboles + densidad de madera, ACD: abundancia + textura de la corteza + densidad de madera, CTD: textura de la corteza + tamaño de los árboles + densidad de madera). Con la combinación de los cuatro factores se obtuvo un único modelo (ATCD: abundancia + tamaño de los árboles + textura de la corteza + densidad de madera). La capacidad de estos modelos para predecir las frecuencias de interacción de la matriz observada fue analizada siguiendo la metodología propuesta por Vázquez et al. (2009) y usando el criterio de información de Akaike (AIC; Bolker 2008). Los valores más bajos de AIC indican mejor ajuste de los modelos.

Evaluando modelos para predecir las métricas de la red

Para evaluar el desempeño de los modelos para predecir el anidamiento, la equitatividad de las interacciones y la conectancia se empleó la metodología propuesta por Vázquez et al. (2009). Este método utiliza el número total de interacciones observadas para crear nuevas matrices utilizando la información provista por los modelos. Para cada modelo se generaron 1000 redes y se obtuvieron métricas de red para cada una de ellas. Con estos valores fueron obtenidos intervalos de confianza del 95% para cada modelo y se evaluó su solapamiento con el valor de la métrica correspondiente a la red observada.

Tabla 5.1. Lista de las especies de árboles registradas en 1.2 ha de bosques maduros en la Sierra de San Javier, Tucumán. Textura de la corteza: 1 (lisa), 2 (ligeramente rugosa), 3 (rugosa). El dap representa el promedio de todos los árboles ≥ 10 cm registrados en las parcelas permanentes.

Especie	Familia	Código	Abundancia	Riqueza de epífitas	Densidad de madera (g/cm ³)	Textura de la corteza	Dap promedio
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Sapindaceae	Aed	52	9	0.622	2	16.24
<i>Aralia soratensis</i> Marchal	Araliaceae	Aso	2	4	0.415	3	23.96
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae	Bsa	9	4	0.685	3	18.38
<i>Cedrela angustifolia</i> DC.	Meliaceae	Cag	3	4	0.404	3	39.41
<i>Citrus aurantium</i> L.	Rutaceae	Cau	1	3	0.730	1	12.63
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	Cve	6	2	0.675	1	12.35
<i>Duranta serratifolia</i> (Griseb.) Kuntze	Verbenaceae	Dse	6	2	0.547	3	13.73
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae	Eun	96	6	0.865	1	12.99
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae	Him	2	4	0.965	3	29.14
<i>Heliocarpus popayanensis</i> Kunth	Tiliaceae	Hpo	1	2	0.275	1	29.62
<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	Myrtaceae	Mpu	49	7	0.911	1	30.91

<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav.	Myrsinaceae	Mla	11	5	0.558	2	22.48
<i>Ocotea porphyria</i> (Griseb.) van der Werff	Lauraceae	Opo	35	16	0.453	3	59.98
<i>Parapiptadenia excelsa</i> (Griseb.) Burkart	Fabaceae	Pex	16	10	0.653	2	55.34
<i>Piper tucumanum</i> C. DC.	Piperaceae	Ptu	81	5	0.457	1	13.08
<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	Nyctaginaceae	Pza	41	10	0.357	2	34.96
<i>Ruprechtia apetala</i> Wedd.	Polygonaceae	Rap	2	3	0.710	2	18.79
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae	Rla	12	8	0.653	3	23.76
<i>Solanum riparium</i> Pers.	Solanaceae	Sri	11	2	0.494	2	19.51
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	Combretaceae	Ter	45	12	0.710	2	38.36
<i>Tipuana tipu</i> (Benth.) Kuntze	Fabaceae	Tti	2	5	0.607	3	63.38
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	Urticaceae	Uba	4	2	0.165	2	12.42
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	Urticaceae	Uca	2	1	0.277	2	13.06
<i>Zanthoxylum coco</i> Gillies ex Hook. f. & Arn.	Rutaceae	Zco	2	2	0.472	2	24.12

Resultados

La red de interacciones presentó 128 enlaces entre 20 especies de epífitas vasculares (Tabla 5.2) y 24 especies de árboles (Tabla 5.1). Las especies de epífitas que interactuaron con un mayor número de especies de árboles fueron: *Pleopeltis tweediana* (con 21 especies de árboles), *Peperomia tetraphylla* (con 20 especies), *Peperomia* sp. (con 14 especies), *Aechmea distichantha* (12 especies) y *Microgramma squamulosa* (con 11 especies) (Figura 5.1). Las especies de árboles que interactuaron con un mayor número de especies de epífitas fueron: *Ocotea porphyria* (con 16 especies), *Terminalia triflora* (con 12 especies), *Parapiptadenia excelsa* y *Pisonia zapallo* (cada una con 10 especies) (Figura 5.2). Las interacciones más frecuentes fueron: *P. tetraphylla* con *T. triflora* (31 veces) y *O. porphyria* (28 veces), *M. squamulosa* con *T. triflora* (28 veces), *P. tweediana* con *T. triflora* (26 veces) y *O. porphyria* (24 veces), y *A. distichantha* con *O. porphyria* (24 veces).

Tabla 5.2. Lista de especies de epífitas vasculares registradas en 1.2 ha de bosques maduros en la Sierra de San Javier, Tucumán. La abundancia de cada especie fue registrada como el número total de zonas en las que fue registrada, considerando todos los árboles muestreados.

Especie	Familia	Código	Abundancia
<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	Bromeliaceae	Adi	127
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	Aspleniaceae	Apr	12
<i>Campyloneurum aglaolepis</i> (Alston) de la Sota	Polypodiaceae	Cag	15
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	Polypodiaceae	Msq	224
<i>Oncidium viperinum</i> Lindl.	Orchidaceae	Gvi	7
<i>Peperomia hispiduliformis</i> Trel.	Piperaceae	Phi	1
<i>Peperomia tetraphylla</i> Hook. & Arn.	Piperaceae	Pte	462
<i>Peperomia</i> sp.	Piperaceae	Psp	62

<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) J. Sm.	Polypodiaceae	Par	14
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	Polypodiaceae	Pmi	1
<i>Pleopeltis tweediana</i> (Hook.) A.R. Sm.	Polypodiaceae	Ptw	379
<i>Rhipsalis aculeata</i> F.A.C. Weber	Cactaceae	Rac	1
<i>Rhipsalis floccosa</i> Pfeiff.	Cactaceae	Rfl	61
<i>Tillandsia didisticha</i> (E. Morren) Baker	Bromeliaceae	Tdi	5
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	Bromeliaceae	Tte	32
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	Bromeliaceae	Vfr	14
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	Urticaceae	Uba	1
<i>Rhipsalis lorentziana</i> Griseb.	Cactaceae	Rlo	5
<i>Tillandsia</i> sp	Bromeliaceae	Tsp	1
<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	Bromeliaceae	Ttr	1

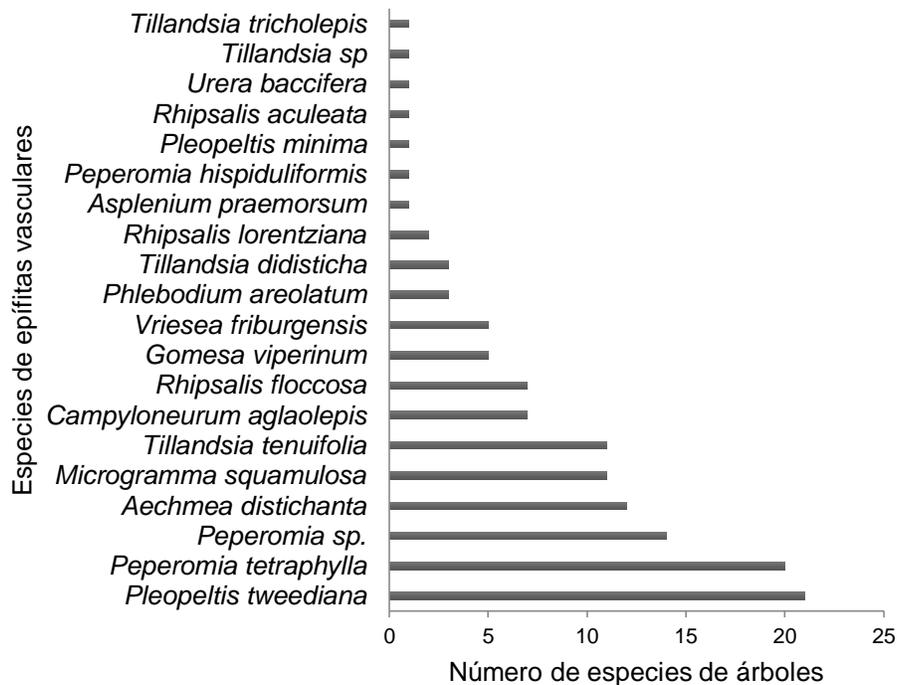


Figura 5.1. Número de especies de árboles con las que interactúa cada especie de epífita vascular.

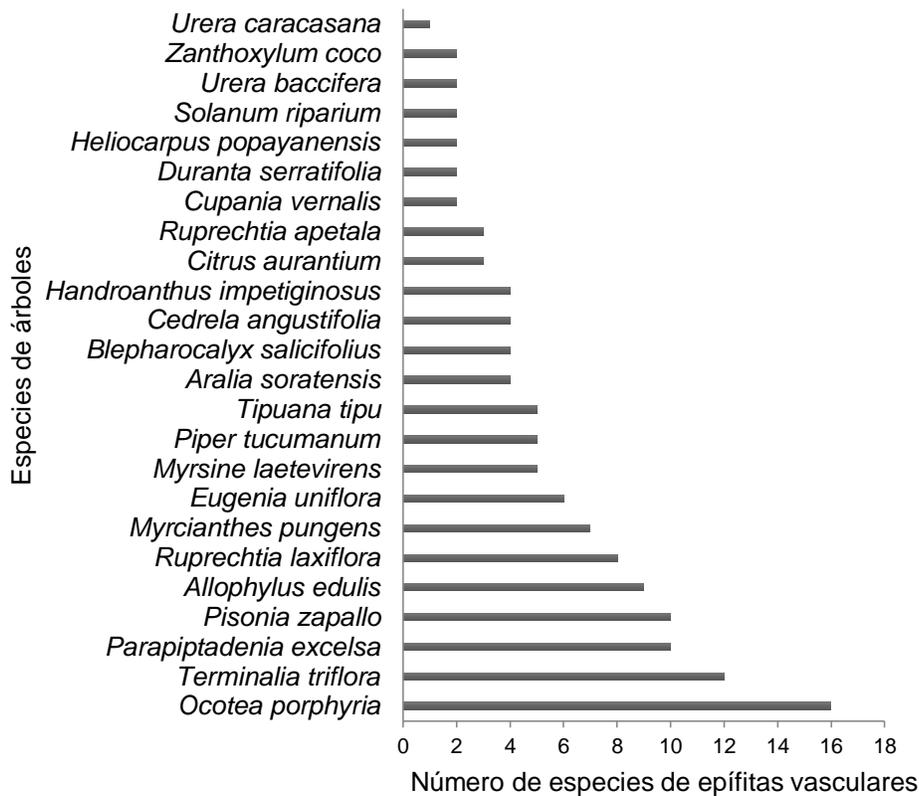


Figura 5.2. Número de especies de epífitas vasculares hospedadas por cada especie de árbol muestreado.

La red de epífitas y árboles mostró baja conectancia (0.26), equitativa distribución de las interacciones (0.64; máximo = 1) y muy bajos niveles de especialización ($H_2 = 0.084$; 0 = sin especialización, 1 = especialización perfecta). Las especies de epífitas interactuaron en promedio con 8.47 especies de árboles (generalidad) mientras que las especies de árboles interactuaron en promedio con 5.7 especies de epífitas (vulnerabilidad). La red presentó una estructura anidada independientemente de la métrica empleada (Figura 5.3). La temperatura de anidamiento fue $T = 6.9$ (mínimo = 0, máximo = 100) y fue más baja que la del modelo nulo (temperatura promedio del modelo nulo tipo 3 = 28, $p < 0.001$). La métrica $NODF_{total}$ tuvo un valor de 37.6 ($N_{filas} = 37.02$, $N_{columnas} = 38.43$) y fue significativamente

más alta que la de los modelos nulos Er ($\text{NODF}_{\text{Er}} = 14.18$, $p < 0.001$) y Ce ($\text{NODF}_{\text{Ce}} = 21.57$, $p < 0.001$).

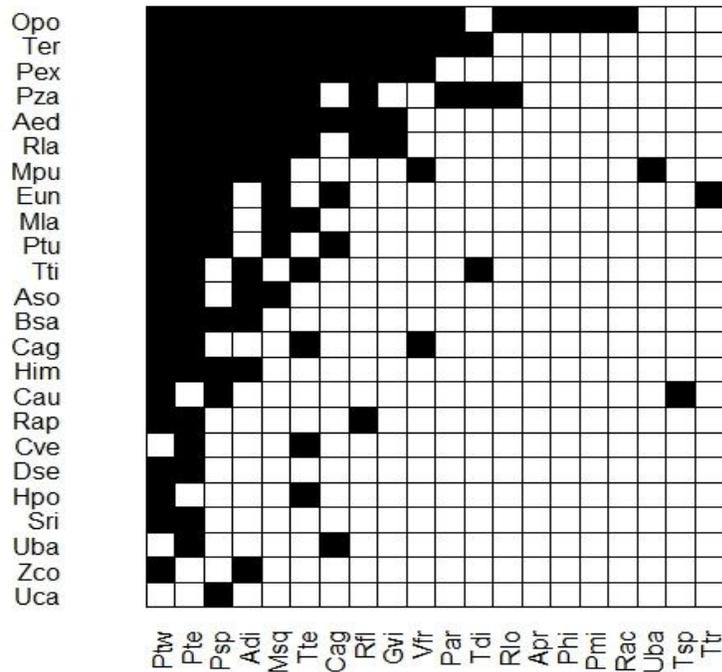


Figura 5.3. Ocurrencia de epífitas vasculares (columnas) por especie de árbol (filas). Cada cuadrado oscuro indica la presencia de una interacción. Las abreviaciones se encuentran explicadas en las Tablas 5.1 y 5.2.

Los valores de AIC mostraron que la mayoría de los modelos testeados para predecir las frecuencias observadas en la red tuvieron un mejor desempeño que el modelo nulo (Figura 5.4). La densidad de madera fue la única excepción debido a que presentó mayores valores que el modelo nulo y menor contribución para predecir los datos observados. El modelo ATC presentó el AIC más bajo, por lo que la abundancia, el tamaño de los árboles y la textura de la corteza representaron la mejor combinación para predecir las frecuencias de interacción en la red. La abundancia fue la variable que más contribuyó a explicar los patrones observados, y la abundancia sumada a otros factores tuvo mayor poder predictivo que las otras combinaciones y los factores únicos en un modelo.

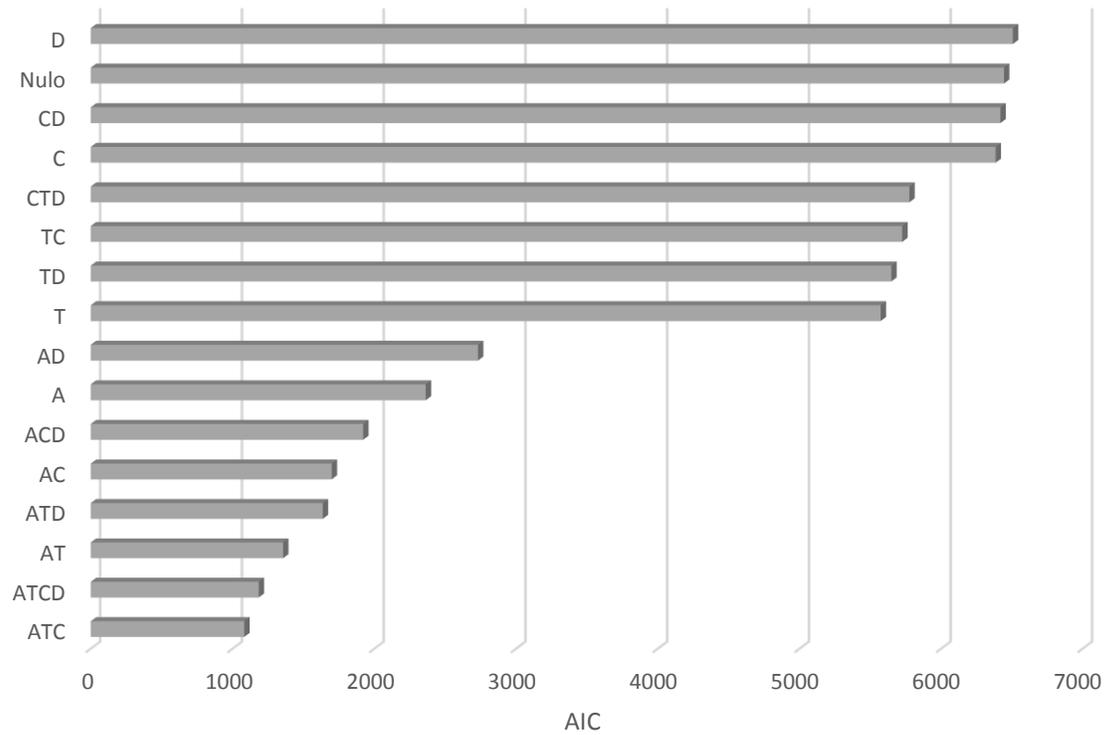


Figura 5.4. Valores de AIC de los modelos analizados para predecir la estructura de la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores. Abreviaciones: A (abundancia), T (tamaño de los árboles), C (textura de la corteza) y D (densidad de madera).

Las métricas de la red como el anidamiento y la equitatividad de interacciones fueron predichas por modelos que incluyeron la abundancia, mientras que ningún modelo predijo la conectancia (Figura 5.5). Como fue esperado, el modelo nulo no predijo ninguna de las métricas. Los modelos que no incluyeron la abundancia tuvieron un desempeño similar al del modelo nulo.

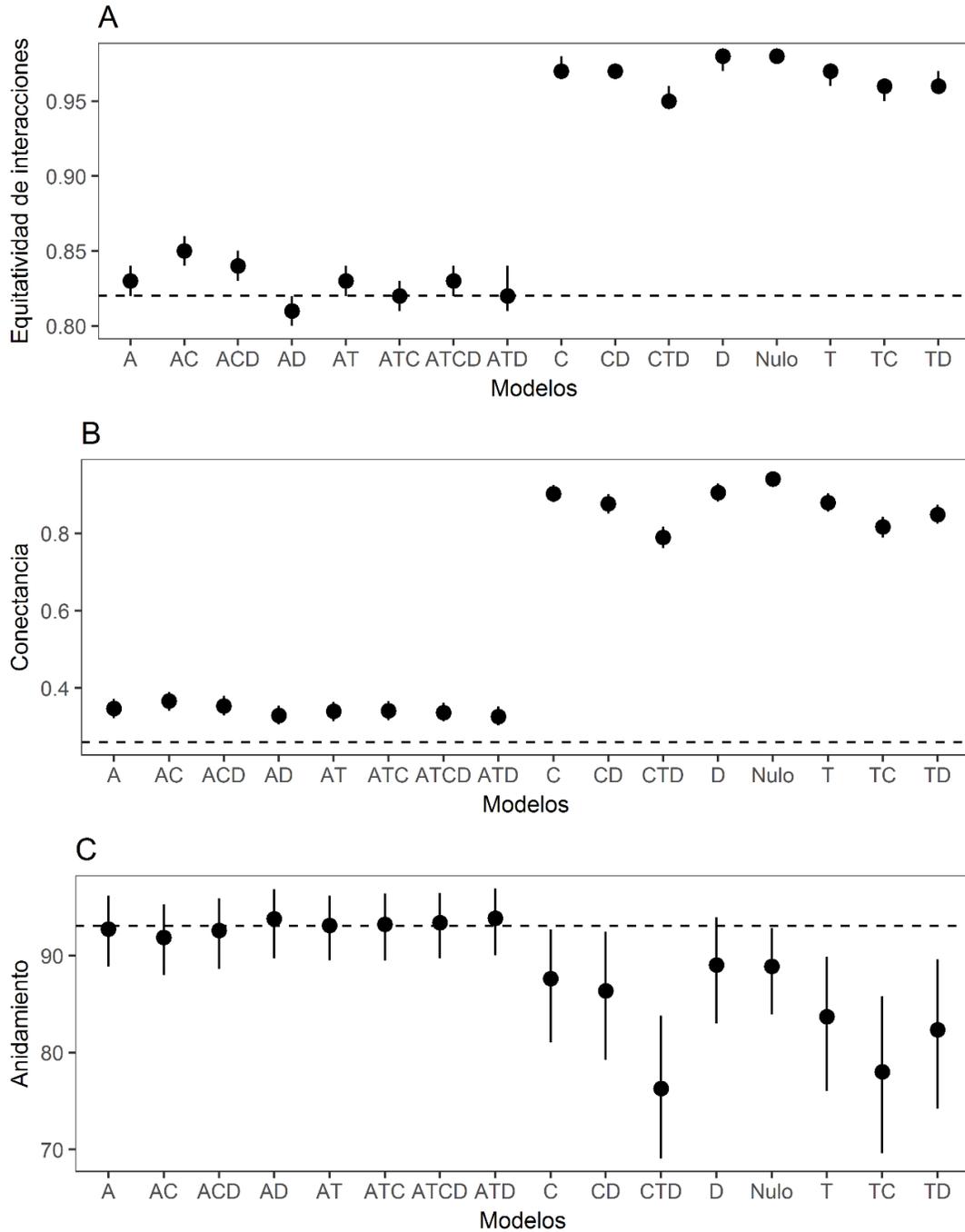


Figura 5.5. Modelos analizados como predictores de la equitatividad de interacciones (A), conectancia (B) y anidamiento (C) de la red de epífitas vasculares y árboles hospedadores observada. La línea horizontal representa el valor de la métrica de la red observada. Los puntos negros con los intervalos de confianza representan el valor de la métrica predicho por cada modelo. Abreviaciones: A (abundancia), D (densidad de madera), C (textura de la corteza) y T (tamaño de los árboles).

Discusión

Fueron registradas 20 especies de epífitas vasculares que interactuaron con 24 especies de árboles, lo que representó una riqueza y composición similar a la reportada para otros bosques de yungas de Argentina (Ayarde 1995, Roldán 1995, Malizia 2003). Debido a la menor latitud, este bosque presentó menor riqueza de epífitas que la reportada en un bosque de yungas de la provincia de Salta donde se registraron 47 especies (Brown 1990). Se registraron menos especies de epífitas vasculares en comparación con otros estudios que evaluaron las redes de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores (77 especies en Burns & Zotz 2010; 105 especies en Silva et al. 2010; 103 especies en Zhao et al. 2015). Varios de estos estudios fueron conducidos en bosques templados (Burns 2008, Piazzon et al. 2011, Taylor et al. 2016) o tropicales (Burns & Zotz 2010, Sáyago et al. 2013, Zhao et al. 2015) y algunos de ellos consideraron solo una parte de la comunidad de epífitas presente en los sitios de muestreo (Silva et al. 2010, Sáyago et al. 2013). Por lo cual, este estudio representa uno de los primeros que analiza la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores en un bosque subtropical e incluyendo todas las especies de la comunidad de epífitas en los análisis.

La red de interacciones entre epífitas y árboles hospedadores presentó una estructura anidada, baja especialización y alta equitatividad de interacciones. Estos resultados son consistentes con otros estudios que analizaron redes de interacciones entre epífitas verdaderas y árboles hospedadores (e.g. Burns 2007, Blick & Burns 2009, Silva et al. 2010, Piazzon et al. 2011, Sáyago et al. 2013, Zhao et al. 2015). El anidamiento fue mayor que lo esperado por azar, sugiriendo que las interacciones entre las epífitas y árboles están estructuradas de modo determinista y que ciertos procesos pueden estar involucrados en estructurar estas redes (Silva et al. 2010). Algunos de los procesos sugeridos son la sucesión de epífitas, la abundancia de las especies, los caracteres de los árboles hospedadores y el tamaño de la red (Burns 2007, Blick & Burns 2009, Silva et al. 2010, Taylor et al. 2016). En particular, la sucesión es uno de los procesos más discutidos en varias redes de interacción entre epífitas y árboles hospedadores (Burns 2007, Blick & Burns 2009, Silva et al. 2010, Taylor et al. 2016). Este proceso

fue sugerido por Burns (2007), que argumentó que la sucesión ocurre como resultado de un proceso de facilitación entre las especies de epífitas vasculares, llevando a una secuencia de colonización secuencial de epífitas a medida que los árboles crecen. En bosques templados de Nueva Zelanda, Taylor et al. (2016) sugirieron que las “epífitas nido” están involucradas en este proceso, acumulando agua y materia orgánica y permitiendo el establecimiento de arbustos leñosos y hemiepífitas. En los bosques de la Sierra de San Javier, *A. distichantha* parece actuar de un modo similar, permitiendo el establecimiento de epífitas ocasionales como *Urera baccifera* y de epífitas verdaderas como *Phlebodium areolatum* y *Rhopsalis floccosa* (Brown 1990). Sin embargo, este concepto es especulativo y se necesitan más investigaciones para evaluar la posible relación entre la sucesión de epífitas y el anidamiento (Blick & Burns 2009).

El anidamiento también mostró que la especialización es baja y que la mayoría de las interacciones ocurrieron entre especies de epífitas generalistas y especies de árboles generalistas (Silva et al. 2010). El valor de especialización fue más bajo que los reportados para otras redes de epífitas y árboles hospedadores (Sáyago et al. 2013, Zhao et al. 2015, Taylor et al. 2016). Estos valores eran esperados debido a que la especificidad suele ser débil en plantas estructuralmente dependientes, las cuales se establecen en los lugares donde sus diásporas son llevadas por azar (Wagner et al. 2015). Algunos autores sugieren que la baja especialización puede ser beneficiosa para las epífitas debido a que varias especies de árboles pueden servir de hospedadores y así son menos vulnerables a los disturbios (Sáyago et al. 2013) o al declive poblacional de alguna especie hospedadora en particular. Sin embargo, en los bosques de yungas hubo un declive de algunas especies de árboles como *Juglans australis* y *Cedrela angustifolia* por tala selectiva (Grau 2002), lo cual puede haber influido sobre las comunidades de epífitas. Estas se encuentran entre las especies de árboles con mayor cobertura y densidad de epífitas en las yungas, hospedando principalmente a especies de epífitas que requieren luz moderada a intensa (*Tillandsia* sp., *Oncidium* sp.; Brown 1990). Por lo cual, pudo haber ocurrido que el declive de éstas especies de árboles haya influido sobre la composición actual de epífitas en los bosques maduros.

La estructura de la red de epífitas y árboles hospedadores fue explicada por la abundancia de las especies, lo cual sugiere que las especies interactúan al azar, resultando en frecuencias de interacción que son proporcionales a las abundancias (Vázquez 2005, Vázquez et al. 2007, Canard et al. 2014). La abundancia fue citada como un factor importante que explicó la estructura de otras redes de interacción entre epífitas y árboles hospedadores (Burns 2007, Piazzon et al. 2011, Sáyago et al. 2013) y de otros tipos de redes de interacción (i.e. mutualistas; Vázquez et al. 2009, Olito & Fox 2014, Marcilio-Silva et al. 2015). Sin embargo, las redes de interacción entre epífitas y árboles no son un simple encuentro al azar de individuos ya que otros factores biológicos pueden influir el establecimiento de las interacciones (Sáyago et al. 2013). La filogenia, los caracteres de los árboles y el solapamiento espacial de las especies se encuentran entre los factores evaluados para explicar la estructura de otras redes de epífitas vasculares y árboles hospedadores (Silva et al. 2010, Sáyago et al. 2013).

Además de la abundancia, la estructura de la red de interacciones entre epífitas y árboles hospedadores fue explicada por caracteres de los árboles como el tamaño y la textura de la corteza. Los árboles hospedadores proveen diferentes caracteres o condiciones que influyen sobre las interacciones con otras plantas que los emplean como soporte (Sfair et al. 2010, Sáyago et al. 2013). La importancia del tamaño y la textura de la corteza como caracteres importantes para el establecimiento y crecimiento de epífitas vasculares fue ampliamente reportada. El tamaño de los árboles, medido aquí como diámetro a la altura del pecho, involucra varios aspectos que pueden representar mecanismos plausibles para explicar las interacciones con las epífitas. Por ejemplo, los árboles de mayor tamaño proveen más superficie y microhábitats y mayor tiempo disponible para la colonización de epífitas (Hietz & Hietz-Seifert 1995, Burns 2008, Woods et al. 2015, Zhao et al. 2015). Los árboles más grandes también tienen más superficie para la intercepción de niebla, la cual es particularmente importante para varias epífitas (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). La textura de la corteza es importante para el establecimiento y crecimiento de epífitas debido a que involucra la captura y el almacenamiento de agua, nutrientes y materia orgánica (Johansson 1974, Callaway et al. 2002). En

particular, una corteza rugosa presenta fisuras que capturan agua y nutrientes más eficientemente que una corteza lisa y por lo tanto son más colonizadas por epífitas (Johansson 1974, Callaway et al. 2002, Wyse & Burns 2011). Sin embargo, la corteza rugosa es más importante para algunos tipos de epífitas, pero no tanto para aquellas que habitan sobre las ramas más delgadas. Por lo tanto, futuros estudios deberían evaluar la influencia de este factor sobre grupos particulares de epífitas vasculares. La textura de la corteza y el tamaño de los árboles fueron también importantes para una red de interacciones entre epífitas de la familia Bromeliaceae y árboles hospedadores de un bosque tropical seco de México, aunque en esta red también fueron importantes la densidad de madera de los árboles y el solapamiento espacial entre las especies (Sáyago et al. 2013). En particular en este estudio no se consideró el solapamiento espacial entre las especies debido a que las parcelas presentaron la misma composición de especies, debido a la proximidad entre ellas y al similar estadio sucesional en que se encuentran estos bosques maduros.

Se esperaba que la densidad de madera fuera un factor importante debido a su relación con caracteres que son favorables para las epífitas, como el crecimiento, longevidad y resistencia estructural de los árboles. Los árboles con mayor densidad de madera son más longevos y crecen más lento (Easdale 2006), lo cual afecta el tiempo de exposición para la llegada de epífitas (Sáyago et al. 2013). Además, la caída de ramas que afecta a las comunidades de epífitas (Sarmiento Cabral et al. 2015) podría reducirse en árboles con mayor densidad de madera debido a su relación con la resistencia estructural y la estabilidad de las ramas. Sin embargo, la densidad de madera no fue un factor importante posiblemente debido a la influencia de ciertas especies de densidad baja como *O. porphyria* que se encuentran entre los árboles que hospedan mayor riqueza de epífitas (Cabrera 1976, Brown 1990).

Los factores analizados en este estudio también fueron importantes para explicar métricas de la red y especialmente el anidamiento. El mejor modelo que explicó el anidamiento fue la abundancia de las especies y el tamaño de los árboles. La abundancia fue relevante posiblemente porque las especies más abundantes interactúan con más frecuencia (Vázquez 2005). El tamaño de los árboles influyó en el anidamiento debido a que las comunidades de epífitas que habitan en árboles de menor diámetro

representaron subconjuntos de las comunidades que habitan en árboles de mayor diámetro (Zhao et al. 2015, Taylor et al. 2016). En un bosque en galería de Brasil, fue sugerido que el anidamiento podría deberse a la distribución del grosor de los árboles, dado que los árboles que hospedaron más especies de epífitas fueron usualmente aquellos con mayor área basal (Silva et al. 2010). En el bosque de este estudio, las especies de árboles de mayor diámetro como *O. porphyria*, *T. triflora*, *P. excelsa* y *P. zapallo* hospedaron más especies de epífitas vasculares que las especies de árboles de menor diámetro como *Urera caracasana*, *U. baccifera* y *Solanum riparium*.

El tiempo subyace a varios de los factores que estructuraron la red de interacciones entre epífitas y árboles hospedadores. El tiempo determina que algunas especies de epífitas colonicen luego de otras (i.e. facilitación), que los árboles crezcan en diámetro y su corteza se agriete a medida que envejecen. Estas características determinan que las epífitas incrementen hacia bosques más longevos donde se encuentran este tipo de árboles. Por este motivo, los bosques maduros son irremplazables para la conservación de las comunidades de epífitas en las yungas (Foto 5.1).

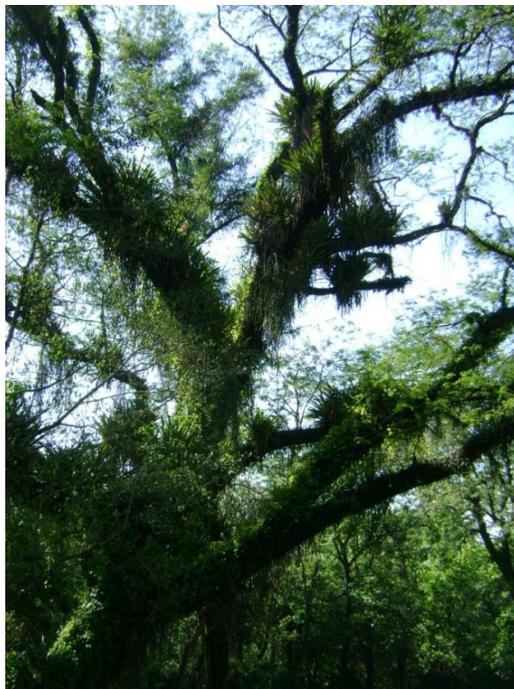


Foto 5.1. Interior de un bosque maduro de la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) donde puede observarse la riqueza de epífitas vasculares en los árboles de mayor tamaño.

Conclusión

La red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores estudiada presentó una estructura anidada, alta equitatividad de interacciones y baja especialización, similar a otras redes con epífitas obligadas. Usando la metodología de Vázquez et al. (2009) se observó que las interacciones entre epífitas y árboles fueron predichas principalmente por la abundancia de las especies, el tamaño y la textura de la corteza de los árboles. Las especies más abundantes interactuaron con mayor frecuencia y los caracteres de los hospedadores fueron importantes para predecir las interacciones. Este es uno de los primeros estudios que analiza diferentes factores para predecir la estructura de la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores en un bosque subtropical y que considera todas las especies de la comunidad muestreada.

Capítulo 6 – Conclusiones

En esta tesis se describieron y analizaron varios aspectos ecológicos de las comunidades de lianas y epífitas vasculares en las yungas de la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) que incluyen bosques secundarios nativos, bosques secundarios dominados por árboles exóticos y bosques maduros. Se estudiaron cambios en un gradiente de bosques de diferente edad y en bosques invadidos por especies exóticas que ocurren en las comunidades de lianas (capítulo II) y epífitas vasculares (capítulo III), cambios de una comunidad de lianas durante un período de 12 años en un bosque maduro (capítulo IV) y se describió la red de interacciones entre epífitas vasculares y árboles hospedadores en bosques maduros (capítulo V). En total se muestrearon 6.4 ha de bosques en las yungas de la Sierra de San Javier en las cuales se registraron 16 especies de lianas, 36 especies de epífitas vasculares (i.e. incluyendo epífitas verdaderas y ocasionales) y 45 especies de árboles (Anexo 1).

Uno de los resultados más importantes que emergió de esta tesis es que las comunidades de lianas y epífitas vasculares varían en el paisaje de la Sierra de San Javier entre los diferentes tipos de bosque dependiendo de su edad y composición (e.g. parches de bosques dominados por especies nativas vs. parches de bosques dominados por especies exóticas invasoras). Los bosques maduros presentaron comunidades de lianas y epífitas vasculares con mayor densidad, área basal y cobertura en comparación con bosques secundarios de 30 y 60 años dominados por especies de árboles nativos. Los bosques secundarios dominados por especies exóticas como *Ligustrum lucidum*, el principal árbol invasor de la Sierra, presentaron comunidades de lianas y epífitas vasculares empobrecidas en riqueza, densidad y cobertura en comparación con bosques secundarios dominados por especies nativas y de edad similar. Los bosques secundarios dominados por la especie exótica *Morus alba* tuvieron características intermedias debido a que presentaron altas densidades de lianas pero una comunidad de epífitas vasculares de baja riqueza y con escasos árboles colonizados.

La distribución de las comunidades de lianas y epífitas fue heterogénea en la topografía de la Sierra de San Javier dependiendo de la ubicación de los bosques en el paisaje. Las comunidades más representativas se encontraron en bosques maduros, los cuales cubren la mayor extensión de esta área

montañosa y se distribuyen en laderas y en los filos. En sectores de menor altitud y pendiente en la Sierra, donde se encuentran los bosques secundarios, las comunidades de lianas y epífitas fueron un subconjunto de aquellas encontradas en los bosques maduros aunque la mayoría de las especies fueron compartidas entre los bosques de diferente edad. Las epífitas fueron más comunes en el interior de los bosques secundarios que las lianas, las cuales fueron más abundantes en los bordes de los parches.

Principales resultados obtenidos

Los mayores valores de densidad, área basal y riqueza de lianas de los bosques maduros comparados con los bosques secundarios de 30 y 60 años de edad, fueron los resultados más importantes del capítulo II (Lianas en la sucesión y en bosques invadidos por exóticas). Estas características de los bosques maduros posiblemente se deben a su mayor densidad de claros causados por caída de árboles, los cuales son ambientes donde las lianas suelen proliferar. Los claros tienden a aumentar en número y tamaño a medida que los bosques maduran debido al envejecimiento, muerte y caída de árboles grandes, por lo cual las comunidades de lianas de los bosques secundarios nativos podrían asemejarse a la de bosques maduros con el tiempo. En cambio, si los bosques secundarios están dominados por especies de árboles exóticos como *L. lucidum* o *M. alba*, la sucesión de lianas podría seguir caminos alternativos caracterizados por valores extremos de densidad de lianas (muy baja en bosques dominados por *L. lucidum* y muy alta en bosques dominados por *M. alba*). A los antecedentes sobre simplificación de la estructura forestal y diversidad de árboles promovido por estas especies invasoras en parches monoespecíficos (Lichstein et al. 2004, Malizia et al. 2017), se suman su influencia sobre el empobrecimiento de la riqueza de las comunidades de lianas. En conclusión estos resultados pusieron de manifiesto la importancia de la edad del bosque y la composición de las especies arbóreas dominantes como estructuradores de las comunidades de lianas en la Sierra de San Javier.

En el capítulo III (Epífitas en la sucesión y en bosques invadidos por exóticas), las comunidades de epífitas en los bosques del gradiente sucesional (bosques secundarios nativos de 30 y 60 años y bosques maduros) no difirieron en atributos ecológicos como la riqueza de especies y el porcentaje

de árboles colonizados. Estos resultados indicaron una rápida recuperación de las comunidades de epífitas en bosques secundarios nativos, posiblemente debido a la cercanía de estos parches a los bosques maduros en el área, los cuales funcionan como fuente de propágulos. Sin embargo, los bosques maduros se caracterizaron por una mayor cobertura de epífitas, la cual es una característica de la comunidad que suele recuperarse lentamente. Las comunidades de epífitas se caracterizaron por una disminución de la riqueza, cobertura y porcentaje de árboles colonizados con el incremento en la densidad de las especies de árboles exóticos *L. lucidum* y *M. alba*. Esto reveló un escenario alternativo en la sucesión de epífitas y una recuperación más lenta en bosques secundarios invadidos por especies exóticas, posiblemente debido a condiciones de estos bosques que reducen el número de microhábitats disponibles para distintas especies de epífitas. Entre estas condiciones se encuentran la estructura forestal simplificada de los bosques invadidos que se asemejan a una plantación y la dominancia de una única especie invasora que reduce la variabilidad de árboles hospedadores. Resultó interesante que la influencia de los bosques invadidos sobre las comunidades de epífitas sea indistinta, tratándose de bosques dominados por dos especies de árboles invasoras con distintas características. En bosques de *L. lucidum* la influencia ocurrió probablemente por su tipo de corteza lisa que dificulta el anclaje de epífitas, por la ausencia de recambio de especies de árboles, rápido crecimiento y cierre temprano del dosel en bosques invadidos, generando condiciones que son poco propicias para la colonización de lianas y epífitas. En bosques de *M. alba*, los árboles suelen estar cubiertos por densas marañas de lianas en su tronco y copa, posiblemente dificultando el establecimiento de epífitas.

Los cambios estructurales y composicionales (e.g. en la densidad de especies demandantes de luz y tolerantes a la sombra) de las lianas a través del tiempo en un bosque maduro fueron los principales resultados del capítulo IV (Monitoreo de lianas en una parcela permanente). En un período de 12 años entre 2003 y 2015, las lianas disminuyeron en densidad y aumentaron en área basal en un bosque maduro. A nivel de especie, las lianas que presentaron una mayor disminución en densidad fueron aquellas demandantes de luz, que son más características de los claros y bordes, y aumentaron las lianas más tolerantes a la sombra. Estos cambios estuvieron dirigidos posiblemente por la reducción

de disturbios antrópicos (e.g. exclusión de la ganadería) desde que el Parque Sierra de San Javier fue creado y por la disminución en la densidad de claros en el bosque estudiado en las últimas décadas. Las lianas suelen presentar mayor densidad en ambientes disturbados y suelen disminuir cuando el bosque se regenera luego de disturbios pasados y de claros causados por caída de árboles. Estos resultados resaltan la importancia de los claros sobre los cambios en densidad y composición de lianas que ocurren en el tiempo en la Sierra de San Javier. La hipótesis propuesta en el capítulo II establece que las lianas aumentan en densidad hacia los bosques maduros posiblemente por el incremento de la densidad de claros durante la sucesión forestal. Sin embargo, esto no implica que las lianas alcancen un equilibrio estático en la densidad y composición en los bosques maduros ni que exista una comunidad climáxica en este estadio sucesional. Los resultados del capítulo IV demuestran todo lo contrario, dado que las lianas en bosques maduros continúan cambiando a través del tiempo en densidad y área basal.

La caracterización y el análisis de los predictores de la red de interacciones entre especies de epífitas vasculares y árboles hospedadores en bosques maduros fueron los principales resultados obtenidos en el capítulo V (Interacciones entre epífitas y árboles). Esta red presentó una estructura anidada, distribución equitativa de las interacciones y baja especialización, similar a otras redes de interacción entre epífitas y árboles que fueron caracterizadas en otros tipos de bosque. La abundancia tanto de árboles como de epífitas fue uno de los predictores más importantes de la red, debido a que las especies más abundantes fueron las que interactuaron con mayor frecuencia. El tamaño y la textura de la corteza fueron los caracteres de los árboles hospedadores más importantes que explicaron la estructura de la red. Los patrones de la red de interacciones analizada son consistentes con los resultados del capítulo III, debido a que remarcan la importancia de las condiciones de los bosques maduros para las comunidades de epífitas (i.e. árboles de mayor tamaño y corteza rugosa, mayor tiempo disponible para la colonización de epífitas). Estas condiciones de los bosques maduros determinaron la frecuencia de interacciones entre las especies de epífitas-árboles hospedadores y un mayor desarrollo de la cobertura de epífitas. En particular, especies de árboles como *Ocotea*

porphyria, *Terminalia triflora* y *Parapiptadenia excelsa*, se encontraron entre los hospedadores de mayor tamaño y corteza rugosa de los bosques maduros y se caracterizaron por estar colonizados por una mayor riqueza de epífitas. Estas especies de árboles, que podrían considerarse como los hospedadores de mayor calidad para las epífitas, tienden a incrementar en abundancia y tamaño durante la sucesión forestal (Grau et al. 1997, Grau et al. 2010), lo cual remarca la importancia de los bosques sucesionalmente tardíos o maduros para conservar la biodiversidad de epífitas.

Líneas emergentes de investigación

Una pregunta que no fue abordada en esta tesis ni en otras publicaciones sobre dinámica sucesional de lianas en el mundo es cómo estas plantas pueden influir o modificar la sucesión forestal. Las lianas son parásitos estructurales y pueden alterar la mortalidad, reclutamiento y crecimiento de los árboles, especialmente a altas densidades. Por lo tanto, es esperable una mayor influencia de las lianas en estadios sucesionales en los cuales forman densas marañas de tallos que cubren a los árboles. Barry et al. (2015) sugirieron que las lianas podrían tener una fuerte influencia sobre la trayectoria sucesional de los bosques tropicales al comienzo de la sucesión cuando los bosques se constituyen y las lianas son particularmente abundantes. Cuando abundan las lianas pueden disminuir la supervivencia de las especies de árboles tolerantes a la sombra, favoreciendo a las especies de árboles pioneros y ocasionando posiblemente cambios composicionales en los bosques (Schnitzer et al. 2000). En base a estas hipótesis, sería interesante monitorear cómo la alta densidad de lianas reportada en este estudio avanzada la sucesión (i.e. en bosques maduros) influye sobre la composición de especies de árboles tolerantes a la sombra y pioneros. También sería interesante evaluar como las densas marañas de lianas en bosques invadidos por *M. alba* afectan el recambio de especies de árboles, lo cual puede ser monitoreado a través del tiempo con parcelas permanentes. Un estudio mostró que los árboles de *M. alba* están disminuyendo su densidad por mortalidad (Malizia et al. 2017) y una de las posibles causas podrían ser las lianas que cubren sus copas reduciendo su capacidad fotosintética. De este modo, las lianas que son promovidas a colonizar *M. alba* por sus caracteres (i.e.

ramas bajas, corteza rugosa) podrían determinar el destino de la especie invasora, facilitando la llegada de nuevos colonizadores en estos bosques invadidos. Monitoreos a través del tiempo en bosques invadidos por *M. alba* mostrarán si la sucesión favorece el establecimiento de un bosque dominado por nativas, un ligustral o un bosque con una nueva cohorte de moras.

Otra línea emergente de investigación es cómo la disminución de la densidad y el aumento del área basal de lianas registrado en un período de 12 años en una parcela permanente, influyó sobre la estructura del bosque maduro. En este escenario son esperables incrementos en el crecimiento y disminución en la cantidad de árboles muertos debido a la menor carga de lianas. Al disminuir las lianas, el bosque podría estar adquiriendo características más típicas de bosque maduro con un incremento en la densidad de árboles de mayor diámetro, si esta disminución es sostenida en el tiempo. Sin embargo, para observar esa trayectoria son necesarios nuevos censos de lianas en la misma parcela al tiempo que continúa la remediación y el registro del reclutamiento y mortalidad de los árboles de forma periódica. En este sentido, uno de los principales aportes de esta tesis es la incorporación y marcado con chapas numeradas de lianas ≥ 2 cm de diámetro en una parcela permanente de 2 ha que seguirá siendo monitoreada de forma periódica. En esta parcela, donde se realizan muestreos de árboles desde 1992 y de lianas desde 2003 (Malizia 2007), futuros censos podrán revelar como las lianas pueden influir sobre la dinámica del bosque maduro en aspectos como estructura y composición, crecimiento y mortalidad de especies de árboles.

Implicancias para la conservación

Los bosques maduros presentaron la mayor diversidad de lianas y epífitas en términos de riqueza, densidad y cobertura, por lo cual tuvieron mayor valor de conservación. Estas características probablemente resultaron en una mayor participación de las lianas y epífitas en la diversidad y el funcionamiento del ecosistema de los bosques maduros en comparación con el papel que cumplen en los bosques secundarios. Además, su valor está dado también por el rol que tienen estos bosques para producir propágulos de lianas y epífitas a partir de los cuales se dispersan y colonizan distintos tipos

de hábitats secundarios (e.g. bosques en regeneración, árboles aislados). Sin embargo, estos resultados no implican que los bosques secundarios no representen un tipo de hábitat importante para las lianas y epífitas.

Si bien los bosques secundarios no pueden compensar las funciones ecológicas de los bosques maduros por la menor densidad de lianas y cobertura de epífitas, representan un hábitat prometedor para incrementar las oportunidades para este tipo de plantas. Los resultados presentados en esta tesis demostraron que cuando los bosques secundarios están dominados por especies de árboles nativos, pueden alcanzar una alta proporción de la riqueza de lianas y epífitas de los bosques maduros. Además los bosques secundarios son hábitats dinámicos que están en constante cambio y pueden adquirir ciertas características de los bosques maduros con el paso del tiempo, brindando oportunidades para epífitas y lianas a medida que los árboles crecen y forman claros, respectivamente.

Los bosques secundarios invadidos principalmente por *L. lucidum* presentaron menor valor de conservación debido a su baja biodiversidad de lianas y epífitas, que se limitó a pocas especies e individuos relevados. Esta disminución y la simplificación estructural de los bosques invadidos por *L. lucidum* contrasta con el imaginario de las yungas de una selva biodiversa con árboles cubiertos por epífitas y conectados por lianas. Además, la disminución de la biodiversidad en estos bosques altera otros componentes del ecosistema, como los insectos y anfibios que viven en el agua acumulada en las bromelias tanque, los polizadores que dependen de la gran producción de flores de lianas, las aves que se alimentan de los frutos de lianas y epífitas, entre otras. En conjunto con la disminución de la riqueza y la modificación de la estructura y composición de otros grupos de plantas y animales, puede considerarse que los bosques dominados por *L. lucidum* tienen menor valor de conservación en términos de biodiversidad (Grau & Aragón 2000, Lichstein et al. 2004, Ayup et al. 2014). Estos bosques invadidos constituyen una proporción muy baja del total de bosques de yungas en Argentina (Montti et al. 2017), por lo cual su impacto a nivel regional parecería representar una preocupación menor. Sin embargo, a escala local estos bosques invadidos incrementaron notablemente en extensión en las últimas décadas y en particular *L. lucidum* aumentó su densidad en bosques secundarios nativos

que hospedan lianas y epífitas (Malizia et al. 2017, Montti et al. 2017). Por lo tanto, al tratarse la Sierra de San Javier de un área que protege las yungas localmente, las invasiones de árboles exóticos revisten importancia por la reducción de la biodiversidad que pueden ocasionar. Con respecto a *M. alba*, los bosques donde domina también tienen un menor valor de conservación debido a su menor cobertura de epífitas y a que presentan densas marañas de lianas que dificultan la regeneración de especies de árboles y afectan la estructura forestal. Sin embargo, en algunos bosques está disminuyendo la densidad de *M. alba*, por lo cual cambiarán su composición en el futuro y de esta manera su capacidad para funcionar como hábitat para lianas y epífitas.

La Sierra de San Javier, y en particular la zona de menor altitud y pendiente, es un área en la cual la influencia antrópica reconfiguró el paisaje (e.g. la distribución de bosques y áreas productivas), lo cual posiblemente tuvo consecuencias para las lianas y epífitas. Esta reconfiguración implicó la deforestación, abandono de tierras productivas, regeneración de bosques secundarios y la invasión de exóticas a partir de centros urbanos cercanos. Debido a que las lianas y epífitas son plantas que dependen completamente de los árboles como soporte, las consecuencias de la deforestación sobre las mismas fueron obvias. Menos predecibles fueron las consecuencias de la formación de bosques secundarios, dado que éstos varían en su composición de especies arbóreas que las lianas y epífitas pueden o no colonizar. Los resultados presentados aquí mostraron que la transformación del paisaje trajo consecuencias negativas en términos de biodiversidad, debido a la pérdida de hábitat (e.g. tierras productivas) y a que en las zonas más bajas dominan bosques secundarios nativos e invadidos donde se registró una menor diversidad de lianas y epífitas.

Los resultados presentados en los diferentes capítulos de esta tesis permiten hipotetizar sobre la dinámica de las comunidades de lianas y epífitas en un contexto de des-intensificación del impacto antrópico en las selvas montañas de yungas. Hasta mediados del siglo XX, la ganadería y la explotación forestal selectiva eran más comunes en las yungas que en la actualidad (Brown et al. 2002, Brown et al. 2006), modificando la estructura del bosque y consecuentemente influyendo sobre las comunidades de lianas y epífitas. Los bosques eran más disturbados debido a que estas actividades

generaron áreas abiertas (e. caminos) que posiblemente facilitaron la proliferación de lianas demandantes de luz y perjudicaron a las epífitas por la extracción de árboles de gran tamaño. Sin embargo, la creación de áreas protegidas en las yungas que ocurrieron principalmente desde mediados del siglo XX y la disminución de estas actividades por la migración rural-urbana (Brown et al. 2002, Brown et al. 2006) llevaron a una des-intensificación del impacto antrópico influenciando nuevos cambios en las comunidades de lianas y epífitas. El bosque se recuperó de disturbios del pasado, posiblemente ocasionando la disminución de lianas demandantes de luz, el incremento de lianas tolerantes a la sombra y favoreciendo a las epífitas que tienden a aumentar en cobertura y riqueza cuando los árboles crecen y los bosques maduran. No es posible corroborar que sucedió en el pasado con las comunidades de lianas y epífitas debido a que los muestreos son relativamente recientes y la mayoría se realizó en áreas protegidas (Brown 1990, Ayarde 1995, Roldán 1995, Malizia et al. 2015). Sin embargo, en las yungas nuevas áreas se destinan a la protección, lo que permitirá testear la hipótesis de los cambios en el tiempo de la biodiversidad de lianas y epífitas como consecuencia de la des-intensificación del impacto antrópico.

Los patrones de lianas y epífitas reportados aquí podrían ocurrir en otros sitios de las yungas del noroeste argentino donde también se encuentran paisajes transformados por el impacto antrópico. Principalmente al este, las yungas limitan con los centros urbanos y las tierras productivas más importantes del noroeste argentino, lo que ha llevado a la transformación del paisaje, formación de bosques secundarios y a la invasión de especies exóticas como *L. lucidum* (Blundo & Malizia 2009, Montti et al. 2017). Sin embargo, las yungas son una ecorregión compleja debido a la existencia de gradientes ambientales (e.g. variaciones latitudinales y altitudinales en las comunidades de plantas) y diferentes impactos antrópicos (Morales et al. 1995, Brown et al. 2002, Brown et al. 2009), los cuales deben ser tenidos en cuenta para evaluar su influencia sobre las comunidades de lianas y epífitas.

En esta tesis se reportaron las características de las comunidades de lianas y epífitas en diferentes tipos de bosque y la dinámica temporal de lianas en un bosque maduro. Los resultados obtenidos fueron clave para evaluar el estado de conservación de estas comunidades en los bosques y su

capacidad de regeneración natural. Sin el empleo de técnicas de manejo para incrementar la biodiversidad y favorecer la colonización y establecimiento, los patrones observados mostraron que las comunidades de lianas y epífitas tuvieron una buena capacidad de recuperación natural en bosques dominados por especies arbóreas nativas. Sin embargo se reportaron variaciones en las comunidades de lianas y epífitas en bosques con diferente composición (e.g. nativos y exóticos), lo que mostró que en conclusión estas plantas presentan dinamismo tanto en el tiempo como en el espacio en el contexto de un paisaje transformado.

Bibliografía

- Acebey A., T. Krömer, B.L. Maass & M. Kessler. 2010. Ecoregional distribution of potentially useful species of Araceae and Bromeliaceae as non-timber forest products in Bolivia. *Biodivers. Conserv.* 19: 2553-2564.
- Addo-Fordjour P., S. Obeng, M.G. Addo & S. Akyeampong. 2009. Effects of human disturbances and plant invasion on liana community structure and relationship with trees in the Tinte Bepo forest reserve, Ghana. *Forest Ecology and Management* 258: 728-734.
- Aide T.M., M.L. Clark, H.R. Grau, D. Lopez-Carr, M.A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M.J. Andrade-Nunez & M. Muniz. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45(2): 262-271.
- Allen B.P., R.R. Sharitz & P.C. Goebel. 2005. Twelve years post-hurricane liana dynamics in an old-growth southeastern floodplain forest. *Forest Ecology and Management* 218: 259-269.
- Almeida-Neto M., P. Guimaraes, P.R. Guimaraes Jr., R.D. Loyola & W. Ulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Aragón R. & J.M. Morales. 2003. Species composition and invasion in NW Argentinian secondary forests: Effects of land use history, environment and landscape. *Journal of Vegetation Science* 14: 195-204.
- Arroyo-Rodríguez V., N. Asensio, J.C. Dunn, J. Cristóbal-Azkarate & A. Gonzalez-Zamora. 2015. Use of lianas by primates: more than a food resource. En: Schnitzer S.A., F. Bongers, R. Burnham & F.E. Putz (Eds.). *The ecology of lianas*. Pp. 407-426. Wiley-Blackwell Publishers, Oxford.
- Arroyo-Rodríguez V., F.P.L. Melo, M. Martínez-Ramos, F. Bongers, R.L. Chazdon, J.A. Meave, N. Norden, B.A. Santos, I.R. Leal & M. Tabarelli. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92: 326-340.
- Atmar W. & B.D. Patterson. 1993. The measure of order and disorder of the distribution of species in fragmented habitat. *Oecología* 96: 373-382.
- Ayarde H.R. 1995. Estructura de un sector de selva pedemontana. Reserva Fiscal Parque La Florida, Tucumán (Argentina). En: Brown A.D. & H.R. Grau (Eds.). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. Pp. 69-78. Proyecto de Desarrollo Agroforestal/L.I.E.Y.
- Ayup M.M., L. Montti, R. Aragón & H.R. Grau. 2014. Invasion of *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in the southern Yungas: Changes in habitat properties and decline in bird diversity. *Acta Oecologica* 54: 72-81.
- Barry K.E., S.A. Schnitzer, M. van Breugel & J.S. Hall. 2015. Rapid liana colonization along a secondary forest chronosequence. *Biotropica* 47(6): 672-680.
- Barthlott W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder & S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.

- Bascompte J., P. Jordano, C.J. Melián & J.M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 312: 431-433.
- Bellard C., W. Thuiller, B. Leroy, P. Genovesi, M. Bakkenes & F. Courchamp. 2013. Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology* 19: 3740-3748.
- Benavides A.M, J.H.D. Wolf & J.F. Duivenvoorden. 2006. Recovery and succession of epiphytes in upper Amazonian fallows. *Journal of Tropical Ecology* 22: 705-717.
- Benzing D.H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bersier L.F., C. Banasek-Richter & M.F. Catting. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83: 2394-2407.
- Blendinger P.G. & N.P. Giannini. 2010. Interacciones planta-animal en la sierra de San Javier. En: Grau H.R. (Ed.). Ecología de una interfase natural-urbana. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán. Pp. 93-117. EDUNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Blick R. & K.C. Burns. 2009. Network properties of arboreal plants: are epiphytes, mistletoes and lianas structured similarly? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11: 41-52.
- Blundo C. & L.R. Malizia. 2009. Impacto del aprovechamiento forestal en la estructura y diversidad de la selva pedemontana. En: Brown A.D., P.G. Blendinger, T. Lomáscolo & P. García Bes (Eds.). Selva pedemontana de las yungas. Historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Pp. 387-405. Ediciones del Subtrópico, Yerba Buena, Tucumán, Argentina.
- Blüthgen N., F. Menzel & N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 9.
- Boelter C.R., C.E. Zartman & C.R. Fonseca. 2011. Exotic tree monocultures play a limited role in the conservation of Atlantic Forest epiphytes. *Biodivers. Conserv.* 20: 1255-1272.
- Bolker B. 2008. Ecological models and data in R. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Bongers F., R. Chazdon, L. Poorter & M. Peña-Claros. 2015. The potential of secondary forests. *Science* 348: 642-643.
- Borgo M. & S. Menezes Silva. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasil. Bot.* 26(3): 391-401.
- Brown A.D. 1986. “Autoecología de bromeliáceas epífitas del NO argentino y su relación con *Cebus apella*”. Tesis doctoral., Univ. Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Brown A.D. 1990. El epifitismo en las selvas montanas del Parque Nacional “El Rey”, Argentina: Composición florística y patrón de distribución. *Revista de Biología Tropical* 38: 155-166.
- Brown A.D., H.R. Grau, L.R. Malizia & A. Grau. 2001. Argentina. En: Kapelle M. & A.D. Brown (Eds.). Bosques nublados del neotrópico. Pp. 623-659. Inbio, San José, Costa Rica.

- Brown A.D., A. Grau, T. Lomáscolo & N.I. Gasparri. 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotrópicos* 15: 147-159.
- Brown A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera. 2006. La situación ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires, Argentina.
- Brown A.D., P.G. Blendinger, T. Lomáscolo & P. García Bes. 2009. Selva pedemontana de las yungas. Historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Ediciones del Subtrópico, Yerba Buena, Tucumán, Argentina.
- Burns K.C. 2007. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology* 95: 1142-1151.
- Burns K.C. 2008. Meta-community structure of vascular epiphytes in a temperate rainforest. *Botany* 86: 1252-1259.
- Burns K.C. & G. Zotz. 2010. A hierarchical framework for investigating epiphyte assemblages: networks, meta-communities, and scale. *Ecology* 91: 377-385.
- Caballé G. & A. Martin. 2001. Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest. *Plant Ecology* 152:167-173.
- Cabrera A. 1976. Regiones fitogeográficas de Argentina. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2(1): 1-85.
- Cabrera A.L. & A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Monografía N°13. OEA, Washington D.C.
- Cai Z.Q., L. Poorter, K.F. Cao & F. Bongers. 2007. Seedling growth strategies in Bauhinia species: comparing lianas and trees. *Annals of Botany* 100: 831-838.
- Callaway R.M., K.O. Reinhart, G.W. Moore, D.J. Moore & S.C. Pennings. 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecología* 132: 221-230.
- Caldiz D.O., J. Beltrano, L.V. Fernández & I. Andía. 1993. Survey of *Tillandsia recurvata* L.: preference, abundance and its significance for natural forests. *Forest Ecology and Management* 57: 161-168.
- Campanello P.I., J.F. Garibaldi, M.G. Gatti & G. Goldstein. 2007. Lianas in a subtropical Atlantic Forest: host preference and tree growth. *Forest Ecology and Management* 242: 250-259.
- Campanello P.I., M. Villagra, J.F. Garibaldi, L.J. Ritter, J.J. Araujo & G. Goldstein. 2012. Liana abundance, tree crown infestation, and tree regeneration ten years after liana cutting in a subtropical forest. *Forest Ecology and Management* 284: 213-221.
- Canard E.F., N. Mouquet, D. Mouillot, M. Stanko, D. Miklisova & D. Gravel. 2014. Empirical evaluation of neutral interactions in host-parasite networks. *The American Naturalist* 183: 468-479.
- Carilla J. & R. Grau. 2011. Tendencias sucesionales de los bosques montanos subtropicales del noroeste argentino. *Bosque* 32(2): 97-111.

Carranza-Quiceno J.A. & Estévez-Varón J.V. 2008. Ecología de la polinización de Bromeliaceae en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 12: 38-47.

Cascante-Marín A., J.H.D. Wolf, J.G.B. Oostermeijer, J.C.M. den Nijs, O. Sanahuja & A. Durán-Apuy. 2006. Epiphytic bromeliad communities in secondary and mature forest in a tropical premontane area. *Basic and Applied Ecology* 7: 520-532.

Cascante-Marín A., N. von Meijenfheldt, H.M.H. de Leeuw, J.H.D. Wolf, J.G.B. Oostermeijer & J.C.M. den Nijs. 2009. Dispersal limitation in epiphytic bromeliad communities in a Costa Rican fragmented montane landscape. *Journal of Tropical Ecology* 25: 63-73.

Ceballos S.J., A. Malizia & N.P. Chacoff. 2015. Influencia de la invasión de *Ligustrum lucidum* sobre la comunidad de lianas en la sierra de San Javier (Tucumán – Argentina). *Ecología Austral* 25: 65–74.

Ceballos S.J., N.P. Chacoff & A. Malizia. 2016. Interaction network of vascular epiphytes and trees in a subtropical forest. *Acta Oecologica* 77: 152-159.

Ceballos S.J. & A. Malizia. 2017. Liana density declined and basal area increased over 12 y in a subtropical montane forest in Argentina. *Journal of Tropical Ecology* 33(4): 241-248.

Chave J., J. Olivier, F. Bongers, P. Châtelet, P.M. Forget, P. Van der Meer, N. Norden, B. Riéra & P. Charles-Dominique. 2008. Aboveground biomass and productivity in a rain forest of eastern South America. *Journal of Tropical Ecology* 24: 355-366.

Chazdon R.L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson W. & S.A. Schnitzer (Eds.). *Tropical forest community ecology*. Pp. 348-408. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford.

Chazdon R.L. 2014. *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago: Univ. Chicago Press.

Chazdon R.L., E.N. Broadbent, D.M.A Rozendaal, F. Bongers, A.M. Almeyda Zambrano, T.M. Aide, et al. 2016. Carbon sequestration potential of second-growth forest regeneration in the Latin American tropics. *Science Advances* 2: e1501639.

Chen Y.J., F. Bongers, K.F. Cao & Z.Q. Cai. 2008. Above- and below-ground competition in high and low irradiance: tree seedling responses to a competing liana *Byttneria grandifolia*. *Journal of Tropical Ecology* 24: 517-524.

Clements F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute. Publication 242. Washington D.C.

Condit R., P. Ashton, S. Bunyavejchewin, H.S. Dattaraja, S. Davies, S. Esufali, C. Ewango, R. Foster, I.A. Gunatilleke, C.V. Gunatilleke, P. Hall, K.E. Harms, T. Hart, C. Hernandez, S. Hubbell, A. Itoh, S. Kiratiprayoon, J. Lafrankie, S.L. De Lao, J.R. Makana, M.N. Noor, A.R. Kassim, S. Russo, R. Sukumar, C. Samper, H.S. Suresh, S.Tan, S. Thomas, R. Valencia, M. Vallejo, G. Villa & T. Zillio, T. 2006. The importance of demographic niches to tree diversity. *Science* 313:98–101.

- Cruz-Angon A., M.L. Baena & R. Greenberg. 2009. The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. *Journal of Tropical Ecology* 25: 453-463.
- Delucchi G. 1989. *Morus alba* (Moraceae), ampliación de su área geográfica en Argentina y observaciones sobre su naturalización. *Darwiniana* 29: 405-406.
- Dewalt S.J., S.A. Schnitzer & J.S. Denslow. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- Diamond J.M. 1975. Assembly of species communities En: Cody M.L. & J.M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. Pp. 342-444. Harvard University Press, Cambridge.
- Didham R.K., J.M. Tylianakis, M.A. Hutchinson, R.M. Ewers & N.J. Gemmill. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20(9): 470-474.
- Dislich R. & W. Mantovani. 2015. Vascular epiphytes assemblages in a Brazilian Atlantic Forest fragment: investigating the effect of host tree features. *Plant Ecology* 217: 1-12.
- Dormann C.F., J. Fründ, N. Blüthgen & B. Gruber. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24.
- Drury W.H. & I.C.T. Nisbet. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54(3): 331-368.
- Dudgeon W. 1923. Succession of epiphytes in the *Quercus incana* forest at Landour, Western Himalayas. *Journal of the Indian Botanical Society* 3:270-272.
- Dunne J.A., R.J. Williams & N.D. Martinez. 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 12917-12922.
- Easdale T.A. 2006. Comparative morphologies and life histories amongst montane tree species in North-Western Argentina. Doctoral Thesis, University of Wales, Bangor.
- Easdale T.A., J.R. Healey, H.R. Grau & A. Malizia. 2007. Tree life histories in a montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *Journal of Ecology* 95: 1234-1249.
- Egler F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4(6): 412-417.
- Einzmann H.J.R. & G. Zotz. 2017. "No signs of saturation": long-term dynamics of vascular epiphytes communities in a human-modified landscape. *Biodiversity and Conservation* 26(6): 1393-1410.
- Ewango C.E.N. 2010. The liana assemblage of a Congolian rainforest: diversity, structure and dynamics. Ph.D. thesis, Wageningen University, The Netherlands.
- Ewers F.W., J.B. Fisher & K. Fichtner. 1991. Water flux and xylem structures in vines. En: Putz F.E. & H.A. Mooney (Eds.). *The biology of vines*. Pp. 127-160. Cambridge University Press, Cambridge.
- FAO. 2010. Global forest resources assessment 2010. Main report.

- Ferreira F.S. 2014. Estructuras de comunidades de trepadeiras ao longo de uma cronosequência de fragmentos na floresta estacional semidecídua. Ph.D. thesis. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil.
- Ferrero M.C., S.R. Zeballos, J.I. Whitworth-Hulse, M.A. Giorgis & D.E. Gurvich. 2018. Functional strategies and distribution of climbing plant communities in different vegetation patches in a subtropical dry forest, central Argentina. *Journal of Plant Ecology* 1-11.
- Finegan B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11(3): 119-124.
- Fitchner K. & E.D. Schulze. 1990. Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method. *Oecologia* 82(3): 355-361.
- Flores-Palacios A. & J.G. García-Franco. 2006. The relationship between tree size and epiphyte species richness: testing four different hypotheses. *Journal of Biogeography* 33(2): 323-330.
- Foley J.A., G.P. Asner, M. Heil Costa, M.T. Coe, R. DeFries, H.K. Gibbs, E.A. Howard, S. Olson, J. Patz, N. Ramankutty & P. Snyder. 2007. Amazonia revealed forest degradation and loss of ecosystem goods and services in the Amazon Basin. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 25-32.
- Foster J.R., P.A. Townsend & C.E. Zganjar. 2008. Spatial and temporal patterns of gap dominance by low-canopy lianas detected using EO-1 Hyperion and Landsat Thematic Mapper. *Remote Sensing of Environment* 112: 2104–2117.
- Garrido-Pérez E.I., R. Durán & G. Gerold. 2012. Las relaciones liana-árbol: repercusiones sobre las comunidades arbóreas y sobre la evolución de los árboles. *Interciencia* 37(3): 183-189.
- Gentry A.H. & C.H. Dodson. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Gentry A.H. 1991. Distribution and evolution of climbing plants. En: Putz F.E. & H.A. Mooney (Eds.). *The Biology of Vines*. Pp. 3-49. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gerold S. & Zotz G. 2002. Inherently slow growth in two Caribbean epiphytic species: A demographic approach. *Journal of Vegetation Science* 13: 527-534.
- Gerwing J.J. 2004. Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 190:57-72.
- Gerwing J.J., S.A. Schnitzer, R.J. Burnham, F. Bongers, J. Chave, S.J. Dewalt, C.E.N. Ewango, R. Foster, D. Kenfack, (...) & D.W. Thomas, D.W. 2006. A standard protocol for liana censuses. *Biotropica* 38: 256-261.
- Gianoli E., A. Saldaña, M. Jiménez-Castillo & F. Valladares. 2010. Distribution and abundance of vines along the light gradient in a southern temperate rain forest. *Journal of Vegetation Science* 21:66-73.
- Gilbert B., S.J. Wright, H.C. Muller-Landau, K. Kitajima & A. Hernandez. 2006. Life history trade-offs in tropical trees and lianas. *Ecology* 87: 1281-1288.

- Giorgis M.A. & P.A. Tecco. 2014. Árboles y arbustos invasores de la provincial de Córdoba (Argentina): una contribución a la sistematización de bases de datos globales. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49(4): 581-603.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26.
- Gradstein S.R., P. Hietz, R. Lücking, A. Lücking, H.J. Sipman, H.F.M. Vester, J. Wolf & E. Gardette. 1996. How to sample the epiphytic diversity of tropical rain forests. *Ecotropica* 2: 59-72.
- Grau A. & A.M. Kortsarz. 2012. Guía de arbolado de Tucumán. 265 pp.
- Grau H.R., M.F. Arturi, A.D. Brown & P.G. Aceñolaza. 1997. Floristic and structural patterns along a chronosequence of secondary forest succession in Argentinean subtropical montane forest. *Forest Ecology and Management* 95: 161-171.
- Grau H.R. & A.D. Brown. 1998. Structure, composition, and inferred dynamics of a subtropical montane forest of northwestern Argentina. En: Dallmaier F. & J.A. Comiskey (Eds.). *Forest biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean. Research and monitoring*. Pp. 715-726. MAB Series, Parthenon, Carnforth.
- Grau H.R. & R. Aragón. 2000. Árboles invasores de la Sierra de San Javier. En: Grau H.R. & R. Aragón (Eds.). *Árboles exóticos de las Yungas Argentinas*. Pp. 5-20. LIEY- UNT, Tucumán, Argentina.
- Grau H.R. 2002. Scale-dependent relationships between treefalls and species richness in a Neotropical montane forest. *Ecology* 83: 2591-2601.
- Grau H.R. & M. Aide. 2008. Globalization and land-use transitions in Latin America. *Ecology and Society* 13(2): 16.
- Grau H.R., M.E. Hernández, J. Gutierrez, N.I. Gasparri, M.C. Casavecchia, E.E. Flores-Ivaldi & L. Paolini. 2008. A peri-urban Neotropical forest transition and its consequences for environmental services. *Ecol. Soc.* 13(1): 35.
- Grau H.R., L. Paolini, A. Malizia & J. Carilla. 2010. Distribución, estructura y dinámica de los bosques de la sierra de San Javier (Tucumán, Argentina). En: Grau H.R. (Ed.). *Ecología de una interfase natural urbana, La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán*. Pp. 33-50. EDUNT. Tucumán, Argentina.
- Guariguata M.A. & R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Guimaraes Jr. P R. & P. Guimaraes. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21: 1512-1513.
- Hegarty E.E. 1991. Vine-host interactions. En: Putz F.E. & H.A. Mooney (Eds.). *The biology of vines*. Pp. 357-375. Cambridge University Press, New York.

Hegarty E.E. & G. Caballé. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. En: Putz F.E. & H.A. Mooney (Eds.). *The biology of vines*. Pp. 313-335. Cambridge University Press, Cambridge.

Hietz P. & U. Hietz-Seifert. 1995. Structure and ecology of epiphyte communities of a cloud forest in central Veracruz, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 6: 719-728.

Hietz P., Ausserer J. & Schindler G. 2002. Growth, maturation and survival of epiphytic bromeliads in a Mexican humid montane forest. *Journal of Tropical Ecology* 18(2): 177-191.

Hirata A., T. Kamijo & S. Saito. 2009. Host trait preferences and distribution of vascular epiphytes in a warm-temperate forest. *Plant Ecology* 201: 247-254.

Hsieh T.C., K.H. Ma & A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1451-1456.

Hubbell S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

Hunzinger H. 1997. Hydrology of montane forests in the Sierra de San Javier, Tucuman, Argentina. *Mountain Research and Development* 17(4): 299-308.

Huston M. & T. Smith. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130(2): 168-198.

Ingwell L.L., S.J. Wright, K.K. Becklund, S.P. Hubbell & S.A. Schnitzer. 2010. The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Ecology* 98: 879-887.

INTI-CITEMA. Densidad de maderas (Kg/m³) ordenadas por nombre científico (http://www.inti.gov.ar/maderaymuebles/pdf/densidad_cientifico.pdf).

Jarvis M.T. 2000. Measuring and modelling the impact of land-use change in tropical hillsides: the role of cloud interception to epiphytes. *Advances in Environmental Monitoring and Modelling* 1: 118-148.

Johansson D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59. Uppsala. 136 pp.

Kelly D.L., G. O'Donovan, J. Feehan & S. Murphy. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology* 20(6): 643-666.

Kersten R.A. & R.C. Ríos. 2013. Epífitas vasculares em áreas de ecótono entre Floresta Ombrófila Mista e Estacional Semidecidual em Misiones, Argentina. *Estud. Biol.* 35(84): 49-57.

Kitajima K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98: 419-428.

Köster N., K. Friedrich, J. Nieder & W. Barthlott. 2009. Conservation of epiphyte diversity in an Andean landscape transformed by human land use. *Conservation Biology* 23(4): 911-919.

- Krömer T., I. Jimenez & M. Kessler. 2008. Diversity and vertical distribution patterns of vascular epiphytes in the Cordillera Mosevenes, Cochabamba, Bolivia. *Rev. Bol. Ecol. y Cons. Amb.* 23: 27-38.
- Kuzee M.E. & F. Bongers. 2005. Climber abundance, diversity, and colonisation in degraded forests of different ages in Côte d'Ivoire. En: Bongers F., M.P.E. Parren & D. Traoré (Eds.). *Forest Climbing Plants of West Africa: Diversity, Ecology, and Management*. Pp. 73-91. CAB International, Wallingford.
- Ladwig L.A. & S.J. Meiners. 2010. Spatiotemporal dynamics of lianas during 50 years of succession to temperate forest. *Ecology* 91: 671-680.
- Laube S. & G. Zotz. 2006. Neither host-specific nor random: vascular epiphytes on three tree species in a Panamanian lowland forest. *Annals of Botany* 97: 1103-1114.
- Laube S. & G. Zotz. 2006. Long-term changes of the vascular epiphyte assemblage on the palm *Socratea exorrhiza* in a lowland forest in Panama. *Journal of Vegetation Science* 17: 301-314.
- Laube S. & G. Zotz. 2007. A metapopulation approach to the analysis of long-term changes in the epiphyte vegetation on the host tree *Annona glabra*. *Journal of Vegetation Science* 18: 613-624.
- Laurance W.F., A.S. Andrade, A. Magrath, J.L.C. Camargo, J.J. Valsko, M. Campbell, P.M. Fearnside, W. Edwards, T.M. Lovejoy & S.G. Laurance. 2014. Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forest. *Ecology* 95: 1604-1611.
- Ledo A. & S.A. Schnitzer. 2014. Disturbance and clonal reproduction determine liana distribution and maintain liana diversity in a tropical forest. *Ecology* 95(8): 2169-2178.
- Letcher S.G. 2008. Structural, floristic, and phylogenetic dynamics of tropical forest stands during succession. PhD thesis. University of Connecticut.
- Letcher, S.G. 2015. Patterns of liana succession in tropical forests. En: Schnitzer S.A., F. Bongers, J. Burnham & F.E. Putz (Eds.). *Ecology of Lianas*. Pp. 116-130. John Wiley & Sons.
- Letcher S.G. & R.L. Chazdon. 2009. Lianas and self-supporting plants during tropical forest succession. *Forest Ecology and Management* 257: 2150-2156.
- Letcher S.G. & R.L. Chazdon. 2012. Life history traits of lianas during tropical forest succession. *Biotropica* 44(6): 720-727.
- Lichstein J.W., G.A. Ricardo & R. Aragón. 2004. Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *Journal of Vegetation Science* 15: 721-728.
- Lieberman D., M. Lieberman, R. Peralta & G.S. Hartshorn. 1985. Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 73: 915-924.
- Lockwood J.L., M.F. Hoopes & M.P. Marchetti. 2013. *Invasion ecology*. Wiley-Blackwell Publication.

- Londré R.A. & S. Schnitzer. 2006. The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology* 87: 2973-2978.
- Lombardi J.A., L.G. Temponi & C.A. Leite. 1999. Mortality and diameter growth of lianas in a semideciduous forest fragment in southeaster Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 13(2): 159-165.
- Lowman M.D. & N.M. Nadkarni. 1995. Forest canopies. Academic Press, San Diego.
- Mack R.N., D. Simberloff, W. Mark Lonsdale, H. Evans, M. Clout & F.A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications* 10: 689-710.
- Madeira B.G., M.M. Espírito-Santo, S.D.A. Neto, Y.R.F. Nunes, G.A. Sánchez Azofeifa, G.W. Fernandes & M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201: 291-304.
- Malizia A. 2003. Host tree preference of vascular epiphytes and climbers in a subtropical montane cloud forest of Northwest Argentina. *Selbyana* 24(2): 196-205.
- Malizia A. 2007. Interacciones entre lianas y árboles en una selva montana madura de las yungas argentinas. Ph.D. thesis, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Malizia A. & H.R. Grau. 2006. Liana-host tree associations in a subtropical montane forest of north western Argentina. *Journal of Tropical Ecology* 22: 331-339.
- Malizia A. & H.R. Grau. 2008. Landscape context and microenvironment influences on liana communities within treefall gaps. *Journal of Vegetation Science* 19: 597-604.
- Malizia A., H.R. Ayarde & Y. Sasal. 2009. Ecología y diversidad de lianas en la selva pedemontana de las Yungas Australes. En: Brown A.D., P.G. Blendinger, T. Lomáscolo & P. García Bes (Eds.). *Selva Pedemontana de las Yungas, Historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro*. Pp. 75-104. Ediciones del Subtrópico, Tucumán, Argentina.
- Malizia A., H.R. Grau & J.W. Lichstein. 2010. Soil phosphorus and disturbance influence liana communities in a subtropical montane forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 551-560.
- Malizia A., T.A. Easdale & H.R. Grau. 2013. Rapid structural and compositional change in an old-growth subtropical forest: using plant traits to identify probable drivers. *Plos One* 8:e73546.
- Malizia A., P.I. Campanello, M. Villagraa & S. Ceballos. 2015. Geographical, taxonomical and ecological aspects of lianas in subtropical forests of Argentina. Chapter 3. En: Parthasarathy N. (Ed.). *Biodiversity of lianas*. Pp. 17-42. Springer International Publishing Switzerland.
- Malizia A., O. Osinaga-Acosta, P.A. Powell, & R. Aragón. 2017. Invasion of *Ligustrum lucidum* (Oleaceae) in subtropical secondary forests of NW Argentina: declining growth rates of abundant native tree species. *Journal of Vegetation Science* 28(6): 1240-1249.
- Marcilio-Silva V., P.O. Cavalin, I.G. Varassin, R.A.C Oliveira, J.M.T. de Souza, V.C. Muschner & M.C.M. Marques. 2015. Nurse abundance determines plant facilitation networks of subtropical forest-grassland ecotone. *Austral Ecology* 40(8): 898-908.

- Marcusso G.M., E.P. Dickfeldt, J.E.A. Bertoni & R. Monteiro. 2016. Epífitas vasculares do Parque Estadual de Porto Ferreira, São Paulo, Brasil. *Rev. Inst. Flor.* 28(2): 119-133.
- Martin P.A., A.C. Newton & J.M. Bullock. 2013. Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Proceedings of the Royal Society B* 280:20132236.
- Mccullagh P. & J.A. Nelder. 1989. Generalized lineal models. Chapman and Hall, London and New York.
- Mccune B. & M.J. Mefford. 2006. *PC-ORD 5.0*. Multivariate analysis of ecological data. Mjmm Software Design, Gleneden Beach, US.
- Medeiros A.C., L.L. Loope & S.J. Anderson. 1993. Differential colonization of epiphytes on native (*Cibotium* spp.) and alien (*Cyathea cooperi*) tree ferns in a Hawaiian rain forest. *Selbyana* 14: 71-74.
- Mondragón D., A. Santos-Moreno & A. Damon. 2009. Epiphyte diversity on coffee bushes: A management question? *J. Sustain. Agric.* 33: 703-715.
- Montti L., V. Piriz Carrillo, J. Gutiérrez-Angonese, N.I. Gasparri, R. Aragón & H.R. Grau. 2017. The role of bioclimatic features, landscape configuration and historical land use in the invasion of an Asian tree in subtropical Argentina. *Landscape Ecology* 32(11): 2167-2185.
- Morales J.M., M. Sirombra & A.D. Brown. 1995. Riqueza de árboles en las yungas argentinas. En: Brown A.D. & H.R. Grau (Eds.). *Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña*. Pp. 163-174. Proyecto de Desarrollo Agroforestal/L.I.E.Y.
- Mori H., T. Kamijo & T. Masaki. 2016. Liana distribution and community structure in an old-growth temperate forest: the relative importance of past disturbances, host trees, and microsite characteristics. *Plant Ecology* 217: 1171-1182.
- Mudd R.G. 2004. Significance of the epiphyte layer to stem water storage in native and invaded tropical montane cloud forests in Hawai'i. BSc thesis. University of Hawaii at Manoa, Honolulu.
- Mueller-Dombois D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York.
- Nadkarni N.H. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Biotropica* 32(2): 358-363.
- Nadkarni N.M. & T.J. Matelson. 1991. Fine litter dynamics within the tree canopy of a tropical cloud forest. *Ecology* 72: 2071-2082.
- Nadkarni N.M. & T.J. Matelson. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litterfall in a Neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 24: 24-30.
- Olito C. & J.W. Fox. 2014. Species traits and abundances predict metrics of plant-pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos* 124(4): 428-436.
- Oliver C.D. & B.C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. John Wiley and Sons, New York.

- Pandian E. & N. Parthasarathy. 2016. Decadal (2003-2013) changes in liana diversity, abundance and aboveground biomass in four inland tropical dry evergreen forest sites of peninsular India. *Journal of Forestry Research* 27: 133-146.
- Parthasarathy N. 2015. Biodiversity of lianas. Springer International Publishing Switzerland.
- Paul G.S. & J.B. Yavitt. 2011. Tropical vine growth and the effects on forest succession: a review of the ecology and management of tropical climbing plants. *The Botanical Review* 77: 11-30.
- Peñalosa J. 1984. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. *Biotropica* 16:1-9.
- Pérez-Harguindeguy N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M.S. Bret-Harte, W.K. Cornwell, J.M. Craine, D.E. Gurvich, C. Urcelay, E.J. Veneklaas, P.B. Reich, L. Poorter, I.J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J.G. Causas, A.C. de Vos, N. Bruchmann, G. Funes, F. Quétier, J.G. Hodgson, K. Thompson, H.D. Morgan, H. ter Steege, M.G.A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschod, M.V. Vaieretti, G. Conti, A.C. Staver, S. Aquino & J.H.C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- Pérez-Salicrup D.R., V.L. Sork & F.E. Putz. 2001. Lianas and trees in a liana forest of Amazonian Bolivia. *Biotropica* 33(1): 34-47.
- Phillips O.L., R. Vásquez Martínez, L. Arroyo, T.R. Baker, T. Killen, S.L. Lewis, Y. Malhi, A. Monteagudo Mendoza, D. Neill, P. Núñez Vargas, M. Alexiades, C. Cerón, A. Di Fiore, T. Erwin, A. Jardim, W. Palacios, M. Saldias & B. Vinceti. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature* 418: 770-774.
- Phillips O.L., R. Vásquez Martínez, A. Monteagudo Mendoza, T.R. Baker & P. Núñez Vargas. 2005. Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy. *Ecology* 86(5): 1250-1258.
- Piazzon M., A.R. Larrinaga & L. Santamaría. 2011. Are nested networks more robust to disturbance? A test using epiphyte-tree, comensalistic networks. *PLoS One* 6(5): e19637.
- Poorter L. et al. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530: 211-214.
- Putz F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Putz F.E. 1990. Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 22: 103-105.
- Putz F.E. & H.A. Mooney. 1991. The biology of vines. Cambridge University Press.
- Putz F.E. & N.M. Holbrook. 1991. Biomechanical studies of vines. En: Putz F.E. & H.A. Mooney (Eds.). The biology of vines. Pp. 73-97. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

- Restom T.G. & D.C. Nepstad. 2001. Contribution of vines to the evapotranspiration of a secondary forest in eastern Amazonia. *Plant Soil* 236: 155-163.
- Richardson D.M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, F.D. Panetta & C.J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* 6: 93-107.
- Richardson D.M. & M. Rejmánek. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species-a global review. *Diversity and Distributions* 17: 788-809.
- Roeder M., D. Hölscher & I.D.K. Ferraz. 2010. Liana regeneration in secondary and primary forests of central Amazonia. *Plant Ecology & Diversity* 3(2): 165-174.
- Roeder M., D. Hölscher & I.D. Kossmann-Ferraz. 2012. Traits and growth of liana regeneration in primary and secondary forests of central Amazonia. *Applied Vegetation Science* 15: 108-118.
- Roldán A. I. 1995. Estructura de sitios disturbados y no disturbados de las selvas montanas de la sierra de San Javier (Tucumán, Argentina). *Lilloa* 38(2): 133-156.
- Sarmiento Cabral J., G. Petter, G. Mendieta-Leiva, K. Wagner, G. Zotz & H. Kreft. 2015. Branchfall as a demographic filter for epiphyte communities: lessons from forest floor-based sampling. *PLoS One* 10: e0128019.
- Sáyago R., M. Lopezaraiza-Mikel, M. Quesada, M.Y. Álvarez-Añorve, A. Cascante-Marín & J.M. Bastida. 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte-phorophyte network. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20122821.
- Schmit-Neuerburg V.M. 2002. Dynamics of vascular epiphyte vegetation in the Venezuelan lowland rain forest of the Surumoni Crane Project. PhD thesis. University of Bonn, Bonn.
- Schnitzer S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166: 262-276.
- Schnitzer S.A., J.W. Dalling & W.P. Carson. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655-666.
- Schnitzer S.A. & W.P. Carson. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82(4): 913-919.
- Schnitzer S.A. & F. Bongers. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17(5): 223-230.
- Schnitzer S.A., M. Kuzee & F. Bongers. 2005. Disentangling above and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* 93: 1115-1125.
- Schnitzer S.A. & W.P. Carson. 2010. Lianas suppress tree regeneration and diversity in treefall gaps. *Ecology Letters* 13: 849-857.
- Schnitzer S.A. & F. Bongers. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.

- Schnitzer S.A., S.A. Mangan, J.W. Dalling, C.A. Baldeck, S.P. Hubbell, A. Ledo, H. Muller-Landau, M.F. Tobin, S. Aguilar, D. Brassfield, A. Hernandez, S. Lao, R. Perez, O. Valdez & S.R. Yorke. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *Plos One* 7:e52114.
- Schnitzer S.A., G. van der Heijden, J. Mascaro & W.P. Carson. 2014. Lianas in gaps reduce carbon accumulation in a tropical forest. *Ecology* 95: 3008-3017.
- Schnitzer S.A., S.A. Mangan & S.P. Hubbell. 2015. The lianas of Barro Colorado Island, Panama. En Schnitzer S.A., F. Bongers, R.J. Burnham & F.E. Putz (Eds.). *Ecology of lianas*. Pp. 76-90. Wiley Blackwell, Oxford, UK.
- Sfair J.C., A.L.C. Rochelle, A.A. Rezende, J. van Melis, V.D.L. Weiser & F.R. Martins. 2010. Nested liana-tree network in three distinct Neotropical vegetation formations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics* 12: 277-281.
- Sfair J.C., A.L.C. Rochelle, A.A. Rezende, J. van Melis, V.D.L. Weiser & F.R. Martins. 2015. Weak phylogenetic signal for specialisation in antagonistic liana-tree networks. *Plant Ecology and Diversity* 8(3): 379-386.
- Shoo L.P., K. Freebody, J. Kanowski & C.P. Catterall. 2015. Slow recovery of tropical old-field rainforest regrowth and the value and limitations of active restoration. *Conservation Biology* 30(1): 121-132.
- Silva I.A., A.W.C. Ferreira, M.I.S. Lima & J.J. Soares. 2010. Networks of epiphyte orchids and host trees in Brazilian gallery forests. *Journal of Tropical Ecology* 26: 127-137.
- Stanton D.E., J.H. Chavez, L. Villegas, F. Villasante, J.J. Armesto, L.O. Hedin & H.H. Horn. 2014. Epiphytes improve host plant water use by microenvironment modification. *Functional Ecology* 28: 1274-1283.
- Swaine M.D. & T.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Taylor A., A. Saldaña, G. Zotz, C. Kirby, I. Díaz & K. Burns. 2016. Composition patterns and network structure of epiphyte-host interactions in Chilean and New Zealand temperate forests. *New Zealand Journal of Botany* 54(2): 204-222.
- terSteege H. et al. 2015. Estimating the global conservation status of more than 15,000 Amazonian tree species. *Science Advances* 1:e1500936.
- Thébaud E. & C. Fontaine. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 854-856.
- Thomas D., R.J. Burnham, G. Chuyong, D. Kenfack & M.N. Sainge. 2015. Liana abundance and diversity in Cameroon's Korup National Park. En: Schnitzer S.A., F. Bongers, R.J. Burnham & F.E. Putz (Eds.). *Ecology of lianas*. Pp. 11-22. Wiley Blackwell, Oxford.
- Thomlinson J.R., M.L. Serrano, T. López, T.M. Aide & J.K. Zimmerman. 1996. Land-use dynamics in a post-agriculture Puerto Rican landscape (1936-1988). *Biotropica* 28: 525-536.

- Toledo-Aceves T. & M.D. Swaine. 2008. Effect of lianas on tree regeneration in gaps and forest understory in a tropical forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 19: 717-728.
- Tovar Pérez A. 2007. Patrones fenológicos y composición de especies de lianas presentada en tres estadios de sucesión vegetal en un bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Undergraduate thesis. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Tymen B., M. Réjou-Mechain, J.W. Dalling, S. Fauset, T.R. Feldpausch, N. Norden, O.L. Phillips, B.W. Turner, J. Vierns & J. Chave. 2016. Evidence for arrested succession in a liana-infested Amazonian forest. *Journal of Ecology* 104: 149-159.
- van der Heijden G.M.F., J.R. Healey & O.L. Phillips. 2008. Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru. *Journal of Vegetation Science* 19: 747-756.
- van der Heijden G.M.F. & O.L. Phillips. 2009. Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist forest. *Biogeosciences* 6: 2217-2226.
- van der Heijden G.M.F., S.A. Schnitzer, J.S. Powers & O.L. Phillips. 2013. Liana impacts on carbon cycling, storage and sequestration in tropical forests. *Biotropica* 45(6): 682-692.
- van der Heijden G.M.F., J.S. Powers & S.A. Schnitzer. 2015. Lianas reduce carbon accumulation and storage in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 13267-13271.
- Van Oye P. 1924. Sur l'écologie des épiphytes de la surface des troncs d'arbres á Java. *Revue Générale Botanique* 36: 12-30, 68-83.
- Vázquez D.P. 2005. Degree distribution in plant-animal mutualistic network: forbidden links or random interactions? *Oikos* 108: 421-426.
- Vázquez D.P., C.J. Melián, N.M. Williams, N. Blüthgen, B.R. Krasnov & R. Poulin. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127.
- Vázquez D.P., N.P. Chacoff & L. Cagnolo. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* 90: 2039-2046.
- Verdú M. & A. Valiente-Banuet. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *The American Naturalist* 172: 751-760.
- Vitousek P.M., C.M. D'Antonio, L.L. Loope & R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- Wagner K., G. Mendieta-Leiva & G. Zotz. 2015. Host specificity in vascular epiphytes: a review of methodology, empirical evidence and potential mechanisms. *AoB Plants* 7: plu092.
- Walker L.R., D.A. Wardle, R.D. Bardgett & B.D. Clarkson. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98(4): 725-736.
- Woods C.L. & S.J. DeWalt. 2013. The conservation value of secondary forests for vascular epiphytes in Central Panama. *Biotropica* 45(1): 119-127.

- Woods C.L., C.L. Cardelús & S.J. DeWalt. 2015. Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *Journal of Ecology* 103: 421-430.
- Woods C.L. 2017. Primary ecological succession in vascular epiphytes: The species accumulation model. *Biotropica* 49(4): 452-460.
- Wright S.J. & O. Calderon. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology Letters* 9: 35-44.
- Wright S.J., O. Calderon, A. Hernandez & S. Paton. 2004. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology* 85: 484-489.
- Wyse S.V. & B.R. Burns. 2011. Do host bark traits influence trunk epiphyte communities? *New Zealand Journal of Ecology* 35(3): 296-301.
- Yorke S.R., S.A. Schnitzer, J. Mascaro, S.G. Letcher & W.P. Carson. 2013. Increasing liana abundance and basal area in a tropical forest: the contribution of long-distance clonal colonization. *Biotropica* 45: 317-324.
- Yuan C.-M., W.-Y. Liu, C.Q. Tang & X.-S. Li. 2009. Species composition, diversity and abundance of lianas in different secondary and primary forests in a subtropical mountainous area, SW China. *Ecological Research* 24: 1361-1370.
- Zalba S.M., C.B. Villamil. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4: 55-72.
- Zanotti C.A., M.A. Suescún & G. Mathieu. 2012. Sinopsis y novedades taxonómicas de *Peperomia* (Piperaceae) en la Argentina. *Darwiniana* 50(1): 124-147.
- Zhao M., J. Xu, Geekiyanage, M.M. Khin, D.R. Nurdiana, E. Paudel & R.D. Harrison. 2015. Structure of the epiphyte community in a tropical montane forest in SW China. *PLoS One* 10(4): e0122210.
- Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 453-481.
- Zotz G. 2016. Plants on plants – The biology of vascular epiphytes. Springer. 282 pp.

Anexo 1

Lista de especies de lianas, epífitas vasculares (incluidas epífitas verdaderas y ocasionales) y árboles registradas en los bosques de yungas muestreados en la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina.

Especie	Familia
Lianas	
<i>Acacia tucumanensis</i> Griseb.	Fabaceae
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth.	Bignoniaceae
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg	Celtidaceae
<i>Chamissoa altissima</i> (Jacq.) Kunth	Amaranthaceae
<i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav.	Vitaceae
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis	Vitaceae
<i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.	Bignoniaceae
<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann	Bignoniaceae
<i>Gonolobus rostratus</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Apocynaceae
<i>Hebanthe occidentalis</i> (R.E. Fr.) Borsch & Pedersen	Amaranthaceae
<i>Heteropterys dumetorum</i> (Griseb.) Nied.	Malpighiaceae
<i>Pisoniella arborescens</i> (Lag. Et Rodr.) Standl	Nyctaginaceae
<i>Quechualia fulva</i> (Griseb.) H. Rob.	Asteraceae
<i>Rubus imperialis</i> Cham. & Schldtl.	Rosaceae
<i>Serjania marginata</i> Casar.	Sapindaceae
<i>Serjania meridionales</i> Cambess.	Sapindaceae
Epífitas vasculares	
<i>Aechmea distichantha</i> Lem.	Bromeliaceae
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Sapindaceae
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	Aspleniaceae
<i>Asplenium praemorsum</i> Sw.	Aspleniaceae
<i>Bauhinia forficata</i> Link (Vogel) Fortunato & Wunderlin Phil.	Fabaceae
<i>Campyloneurum aglaolepis</i> (Alston) de la Sota	Polypodiaceae

<i>Juglans australis</i> Griseb.	Juglandaceae
<i>Malaxis padillana</i> L.O. Williams	Orchidaceae
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	Polypodiaceae
<i>Morus alba</i> L.	Moraceae
<i>Oncidium viperinum</i> Lindl.	Orchidaceae
<i>Peperomia hispiduliformis</i> Trel.	Piperaceae
<i>Peperomia increscens</i> Miq.	Piperaceae
<i>Peperomia lorentzii</i> C. DC. ex Kuntze	Piperaceae
<i>Peperomia</i> sp.	Piperaceae
<i>Peperomia tetraphylla</i> Hook. & Arn.	Piperaceae
<i>Peperomia theodori</i> Trel.	Piperaceae
<i>Phlebodium areolatum</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) J. Sm.	Polypodiaceae
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J. Prado & R.Y. Hirai	Polypodiaceae
<i>Pleopeltis tweediana</i> (Hook.) A.R. Sm.	Polypodiaceae
<i>Rhipsalis aculeata</i> F.A.C. Weber	Cactaceae
<i>Rhipsalis floccosa</i> Pfeiff.	Cactaceae
<i>Rhipsalis lorentziana</i> Griseb.	Cactaceae
<i>Rhipsalis lumbricoides</i> (Lem.) Lem. ex Salm-Dyck	Cactaceae
<i>Thelypteris</i> sp.	Thelypteridaceae
<i>Tillandsia didisticha</i> (E. Morren) Baker	Bromeliaceae
<i>Tillandsia ixioides</i> Griseb.	Bromeliaceae
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	Bromeliaceae
<i>Tillandsia</i> sp.	Bromeliaceae
<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	Bromeliaceae
<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	Bromeliaceae
<i>Tradescantia fluminensis</i> Vell.	Commelinaceae
<i>Tradescantia zebrina</i> Bosse	Commelinaceae
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich.	Urticaceae

<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. ex Griseb.	Urticaceae
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	Bromeliaceae
Árboles	
<i>Acer</i> sp.	Sapindaceae
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl.	Sapindaceae
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell) Brenan	Fabaceae
<i>Aralia soratensis</i> Marchal	Araliaceae
<i>Bauhinia forficata</i> Link (Vogel) Fortunato & Wunderlin Phil.	Fabaceae
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O. Berg	Myrtaceae
<i>Boehmeria caudata</i> Sw.	Urticaceae
<i>Carica quercifolia</i> (A.St.-Hil.) Hieron.	Caricaceae
<i>Cedrela angustifolia</i> DC.	Meliaceae
<i>Ceiba chodatii</i> (Hassl.) Ravenna	Bombacaceae
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm.	Celtidaceae
<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	Sapotaceae
<i>Citrus aurantium</i> L.	Rutaceae
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae
<i>Duranta serratifolia</i> (Griseb.) Kuntze	Verbenaceae
<i>Enterolobium contortisiliquum</i> (Vell.) Morong	Fabaceae
<i>Eugenia uniflora</i> L.	Myrtaceae
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Bignoniaceae
<i>Heliocarpus popayanensis</i> Kunth	Tiliaceae
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	Bignoniaceae
<i>Juglans australis</i> Griseb	Juglandaceae
<i>Ligustrum lucidum</i> W.T. Aiton	Oleaceae
<i>Morus alba</i> L.	Moraceae
<i>Myrcianthes pungens</i> (O. Berg) D. Legrand	Myrtaceae
<i>Myrsine laetevirens</i> (Mez) Arechav	Myrsinaceae

<i>Ocotea porphyria</i> (Griseb.) van der Werff	Lauraceae
<i>Parapiptadenia excelsa</i> (Griseb.) Burkart	Fabaceae
<i>Persea americana</i> Mill.	Lauraceae
<i>Piper tucumanum</i> C. DC.	Piperaceae
<i>Pisonia zapallo</i> Griseb.	Nyctaginaceae
<i>Psidium guajava</i> L.	Myrtaceae
<i>Randia spinosa</i> (Poir.)	Rubiaceae
<i>Ruprechtia apetala</i> Wedd.	Polygonaceae
<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Polygonaceae
<i>Solanum riparium</i> Pers.	Solanaceae
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth var. <i>stans</i>	Bignoniaceae
<i>Terminalia triflora</i> (Griseb.) Lillo	Combretaceae
<i>Toona ciliata</i> M. Roem.	Meliaceae
<i>Tipuana tipu</i> (Benth.) Kuntze	Fabaceae
<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich	Urticaceae
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich ex Griseb.	Urticaceae
<i>Vassobia breviflora</i> (Jacq.) Gaudich ex Griseb.	Solanaceae
<i>Xylosma pubescens</i> Griseb.	Salicaceae
<i>Zanthoxylum coco</i> Gillies ex Hook. f. & Arn.	Rutaceae
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St. –Hil. & Tul.	Rutaceae

COMISIÓN ASESORA

Dra. Paula Inés Campanello, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Esquel.

Dra. Silvia Beatriz Lomáscolo, Instituto de Ecología Regional (CONICET-UNT), Tucumán.

Dra. Natacha Paola Chacoff, Instituto de Ecología Regional (CONICET-UNT), Tucumán.

Dra. Agustina Malizia, Instituto de Ecología Regional (CONICET-UNT), Tucumán.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:.....

Firma:

Aclaración:.....

Firma:

Aclaración:.....