



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Forestales - Programa de Magíster en Ciencias Forestales

**EVALUACIÓN DEL POTENCIAL DE RESTAURACIÓN DE BOSQUE NATIVO EN
PLANTACIONES FORESTALES DESDE UNA APROXIMACIÓN FUNCIONAL.**



Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias Forestales.

PATRICIA VICTORIA LETELIER YÁÑEZ

CONCEPCIÓN-CHILE

MAYO, 2019

Profesor Guía: Marcela Bustamante Sánchez

Dpto. de Manejo de Bosques y Medio Ambiente, Facultad de Ciencias Forestales

Universidad de Concepción

EVALUACIÓN DEL POTENCIAL DE RESTAURACIÓN DE BOSQUE NATIVO EN PLANTACIONES FORESTALES DESDE UNA APROXIMACIÓN FUNCIONAL.

Comisión Evaluadora:

Marcela Bustamante Sánchez

(Profesor Guía)

Bióloga, Dra. en Ciencias Biológicas

Cara Nelson

(Profesor Co-Guía)

B.S., Ecology Emphasis, Ph.D. Forest Ecosystem Analysis

Alfredo Saldaña

(Comisión evaluación)

Biólogo, Dr. en Ciencias Biológicas



Director de Postgrado

Darcy Ríos

Bióloga, Dra. en Ciencias Biológicas

Decano Facultad de Ciencias Forestales

Jorge Cancino

Ingeniero Forestal, Dr. en Ciencias Forestales

AGRADECIMIENTOS

A las y los docentes que han aportado con sus conocimientos y buena acogida en el desarrollo de esta tesis, en especial a Marcela Bustamante-Sánchez, por su rol como profesora tutora, a Cara Nelson y Alfredo Saldaña por su orientación durante el desarrollo de la tesis, a Alicia Marticorena por su disposición para apoyar el trabajo realizado en el Herbario de la Universidad de Concepción, a Susana Paula, José San Martín y Eduardo Peña por compartir su conocimiento de los rasgos funcionales de las especies adquiridos en campo. A Marcela Lopez por su apoyo en estadística. También a profesores y profesoras de la facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Concepción por nutrir mis conocimientos durante cursos y conversaciones. A Tamara Haun Visnepolsky, por enseñarme a contemplar nuestra flora, primer paso en este camino.

A Forestal MININCO por el financiamiento del proyecto, particularmente a Julio Becker y Alamiro Navarrete por su confianza y gestión.

A los “parceleros”, Alejandra Pérez, Huziel Salazar, Laura Pañinao, Carlos Garcés e Ítalo Agurto por su arduo trabajo y amistad en los terrenos de esta tesis.

A mis amigos, a mi familia, al monte y sus secretos.

TABLA DE CONTENIDOS

Índice de tablas	iv
Índice de figuras	v
Resumen	vii
Abstract.....	ix
Introducción general	1
CAPÍTULO I. Caracterización funcional de las especies presentes en el sotobosque de plantaciones forestales de <i>Pinus radiata</i> D.Don y remanentes de bosque nativo del tipo forestal Roble – Hualo	7
CAPÍTULO II. Ensamble comunitario del sotobosque en plantaciones forestales de <i>Pinus radiata</i> D. Don.....	50
Conclusiones generales.....	89
Referencias generales	96
Apéndice.....	102

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Rasgos funcionales de respuesta.....	17
Tabla 2. Análisis de similitud entre condiciones experimentales en relación a rasgos funcionales de respuesta.	23
Tabla 3. Análisis de similitud según tipo de dispersión.....	25
Tabla 4. Análisis de similitud en relación a la capacidad de rebrote.	28
Tabla 5. Análisis de similitud en relación al rasgo funcional tolerancia a la sombra.....	30
Tabla 6. Análisis de similitud en relación al área foliar específica.	33
Tabla 7. Análisis de similitud en relación a variabilidad en áreas foliares específicas.	34
Tabla 8. Variables ambientales	58
Tabla 9. Prueba Hotelling de comparaciones múltiples.....	64
Tabla 10. Análisis de varianza entre bosque nativo y plantaciones forestales en distintos estados de desarrollo para cada una de las variables analizadas.	65
Tabla 11. Resultados del análisis RLQ	67
Tabla 12. Puntuaciones de cada rasgo funcional para el primer eje del RLQ.....	71
Tabla 13. Puntuaciones de cada variable ambiental para el primer eje del RLQ	72
Tabla 14. Coeficientes de correlaciones y valor p entre variables ambientales y el primer eje del análisis RLQ	73
Tabla 15. Especies leñosas intolerantes a la sombra con capacidad de rebrote.....	91
Tabla 16. Especies leñosas semi-tolerantes a la sombra con capacidad de rebrote.	92
Tabla 17. Especies leñosas tolerantes a la sombra con capacidad de rebrote.	93

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Marco conceptual que representa las causas de los cambios en las propiedades funcionales del sotobosque en plantaciones forestales de distinta edad.....	6
Figura 2. Ubicación de plantaciones, bosque nativo, áreas de conservación y restauración en Predio Hualos de Loanco (Región del Maule, Chile).....	15
Figura 3. Unidad de evaluación.	16
Figura 4. Estimación de coberturas	17
Figura 5. Escalamiento multidimensional no métrico entre parcelas de cada condición experimental (CE).....	24
Figura 6. Porcentaje de contribución de cada atributo de dispersión a la similitud entre parcelas por condición experimental.	26
Figura 7. Porcentaje de contribución de la altura máxima en la similitud entre parcelas por condición experimental.....	27
Figura 8. Porcentaje de Contribución de los tipos de Clonalidad en la similitud entre parcelas por condición experimental.....	28
Figura 9. Porcentaje de Contribución de la capacidad de rebrote en la similitud entre parcelas por condición experimental.....	30
Figura 10. Porcentaje de Contribución de la tolerancia a la sombra en la similitud entre parcelas por condición experimental.....	31
Figura 11. Porcentaje de Contribución de la masa de la semilla a la similitud entre parcelas por condición experimental.....	32

Figura 12. Porcentaje de contribución del área foliar específica en la similitud entre parcelas por condición experimental.	34
Figura 13. Porcentaje de contribución de la variabilidad en el área foliar específica en la similitud entre parcelas por condición experimental.	35
Figura 14. Análisis RLQ: ordenación de parcelas y especies a partir de análisis de correspondencias de la matriz L.	69
Figura 15. Análisis RLQ: ordenación de rasgos funcionales y variables ambientales. A. Ordenación de rasgos funcionales.	70



RESUMEN

La disminución de bosques naturales versus la continua expansión de las plantaciones forestales industriales ha generado interés en la reconversión de plantaciones forestales a bosques nativos. El estudio del sotobosque que regenera naturalmente en plantaciones forestales y su comparación con bosques nativos remanentes permite evaluar el potencial de restauración del bosque en las plantaciones. Sin embargo, estudios basados en la composición de especies no permite comprender los mecanismos asociados a la regeneración natural, alternativamente, una aproximación basada en rasgos funcionales y filtros ambientales aporta al entendimiento del proceso de ensamble comunitario y facilita la selección de sitios y estrategias para la restauración ecológica. Los objetivos de este estudio fueron: 1) Determinar las diferencias en los rasgos funcionales de respuesta de las especies del sotobosque entre distintas etapas de plantación y remanentes de bosque nativo, y 2) Identificar cuáles son las variables ambientales que actúan como filtros abióticos en el ensamble comunitario del sotobosque en distintas etapas de plantación y cuáles son los rasgos funcionales de respuesta de las especies capaces de sortearlos. Para ello se muestreo cobertura de especies y variables ambientales en distintas etapas de plantación y en remanentes de bosque nativo, y se construyó una matriz de rasgos funcionales por especie. A partir de análisis multivariados de similitud ANOSIM y SIMPER, y análisis de ordenación y correlaciones que vinculan simultáneamente cobertura de especies, variables ambientales y rasgos funcionales (RLQ y análisis de la cuarta esquina) se determinó que los rasgos funcionales de respuesta de las especies del sotobosque en todas las etapas de plantación son significativamente distintos al bosque nativo. Plantaciones cosechadas y jóvenes se caracterizan por especies con dispersión anemócora o exócora, intolerantes a la sombra y de altas áreas foliares específicas; plantaciones intermedias y adultas por especies con dispersión anemócora y endozoócora, semitolerantes a la sombra y con capacidad de rebrote; el bosque nativo se diferencia por especies de dispersión barócoras y mayor abundancia de endozoócoras, tolerantes a la sombra y con bajas áreas foliares específicas. Las diferencias en los rasgos funcionales de las especies del sotobosque durante el desarrollo de las plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don estuvo mediado por la los

filtros ambientales apertura de dosel, densidad aparente del suelo, capacidad de almacenamiento de agua de suelo y conectividad a parches de bosque nativo remanente.

PALABRAS CLAVE

Restauración ecológica, regeneración natural, rasgos funcionales, ensamble comunitario, RLQ



ABSTRACT

The reduction of natural forests versus the continuous expansion of industrial forest plantations has generated interest in the conversion of forest plantations to native forests. The study of the understory that regenerates naturally in forest plantations and its comparison with remaining native forests allows to evaluate the restoration potential of the forest in the plantations. However, studies based on the composition of species does not allow us to understand the mechanisms associated with natural regeneration, alternatively, an approach based on functional traits and environmental filters contributes to the understanding of the community assembly process and facilitates the selection of sites and strategies for ecological restoration. The objectives of this study were: 1) To determine the differences in the functional traits of response of understory species between different stages of plantations and remnants of native forest, and 2) To identify which are the environmental variables that act as abiotic filters in the community assemblage of the understory in different stages of plantations and which are the functional traits of response of the species capable of avoiding them. For this, coverage of species and environmental variables in different stages of plantations and in remnants of native forest was studied, and a matrix of functional traits by species was constructed. From multivariate analysis of similarity ANOSIM and SIMPER, and analysis of order and correlations that simultaneously link species coverage, environmental variables and functional features (RLQ and analysis of the fourth corner) it was determined that the functional traits of the species' response understory in all stages of plantations are significantly different from the native forest. Harvested and young plantations are characterized by species with anemocora or exocora dispersion, intolerant to the shade and of high specific foliar areas; intermediate and adult plantations by species with anemocora and endozocora dispersion, semi-tolerant in the shade and with resprouting capacity; the native forest is differentiated by species with barocora dispersión, greater abundance of endozocoras, tolerant to shade and low specific leaf areas. The differences in the functional traits of the understory species during the development of the forest plantations of *Pinus radiata* D. Don was mediated by the environmental filters canopy opening, apparent soil density, soil water storage capacity and connectivity to patches of remaining native forest.

KEYWORDS

Ecological restoration, natural regeneration, response functional traits.



INTRODUCCIÓN GENERAL

Restauración ecológica en plantaciones forestales

A nivel mundial las plantaciones forestales están en continua expansión, alcanzando al año 2015 una superficie plantada de 278 millones de hectáreas, correspondientes al 7% del área total de bosques del mundo (Payn et al., 2015). Dada su continua expansión y la tendencia global a la disminución de los bosques naturales, existe un creciente interés en la búsqueda de métodos que permitan la restauración ecológica de bosques nativos en sitios con plantaciones forestales (Kenk & Guehne, 2001; Zerbe, 2002; Spiecker, 2003; Yamagawa et al., 2010; Saure et al., 2013).

La restauración ecológica es el proceso de asistir la recuperación de un ecosistema que ha sido degradado, dañado o destruido (SER 2004). Una característica fundamental de la restauración ecológica, que la diferencia de otras formas de reparación ecosistémica, es que la restauración ecológica busca “asistir en la recuperación” de un ecosistema natural o semi-natural, más que imponerle una nueva dirección. Es decir, las actividades de restauración ubican al ecosistema en una trayectoria de recuperación, de tal manera que éste puede persistir y sus especies puedan adaptarse y evolucionar (McDonald et al. 2016). Un principio fundamental de la restauración ecológica es la identificación de un ecosistema de referencia apropiado, el que se define como el modelo característico de un ecosistema particular a partir del que se establece las metas del proyecto de restauración (McDonald et al. 2016).

La restauración ecológica en plantaciones forestales, al igual que la de cualquier sitio degradado, puede abordarse desde dos enfoques contrapuestos en cuanto al grado de intervención aplicado en el proceso de restauración. El primero, denominado regeneración natural asistida implica eliminar o modificar los agentes de daño o amenaza que evitan la recuperación natural del sistema, tales como cortas, incendios o ganadería, entre otros, con el objetivo de permitir que los componentes y procesos ecológicos se recuperen por sí solos a través de un proceso de sucesión natural (Van Andel & Aronson, 2006). Bajo este esquema se

considera como principal factor la resiliencia del sistema o la capacidad que tienen los ecosistemas de recuperarse naturalmente (Holling 1973). En el caso que algunos componentes y procesos ecológicos no se recuperen por sí solos, incluso si las amenazas se detienen, se requiere tomar acciones artificiales que gatillen y generen el proceso de sucesión para lograr la recuperación del ecosistema, estas acciones corresponden al segundo enfoque para abordar la restauración ecológica, denominado como restauración activa (Van Andel & Aronson 2006), la que se basa en la remoción de las barreras bióticas y/o abióticas que impiden la regeneración natural de las especies (Temperton et al. 2004). Para seleccionar cuál de estos dos enfoques es adecuado utilizar se debe evaluar el potencial de restauración del ecosistema degradado, el que corresponde a su capacidad de regenerar en forma natural (Holl & Aide 2011). Para ello se requiere cuantificar las diferencias entre las condiciones actuales y las condiciones deseadas del ecosistema de referencia, de manera tal que es posible encontrar un mayor potencial de restauración en condiciones que presentan una mayor similitud con el ecosistema de referencia (White & Walker 1997).

Sotobosque de especies nativas en plantaciones forestales

En plantaciones forestales se ha considerado que la capacidad de regeneración natural está influenciada por el desarrollo de sotobosque (Onaindia & Mitxelena, 2009), factor determinante en la futura composición florística del dosel (Heinrichs & Schmidt, 2009). Ya que este sotobosque se establece durante el desarrollo de la plantación, comprendido entre la cosecha de una rotación, el establecimiento y madurez de una nueva plantación y su posterior tala, se ha sugerido la existencia de un gradiente sucesional en las comunidades de plantas que se desarrollan bajo sus doseles (Brockhoff et al., 2008; Onaindia et al., 2013). Por ello, para evaluar el potencial de restauración de bosque nativo en plantaciones forestales es recomendable el monitoreo de las especies que se regeneran naturalmente en sus sotobosques durante cada una de sus etapas de desarrollo (Nagaike et al., 2012), además de su comparación con bosques nativos remanentes, los cuales se consideran una referencia adecuada para guiar las estrategias de restauración (Scheller & Mladenoff, 2002; Burton et al., 2009; Burrascano et al., 2013).

Aproximación funcional en el ensamble comunitario

Aunque el estudio de la composición florística de las especies del sotobosque que se establecen en plantaciones forestales es importante para orientar posibles actividades de restauración ecológica de bosques nativos (Brown et al., 2015), un enfoque basado sólo en la composición de especies no permite comprender los mecanismos asociados al proceso de regeneración natural y entrega resultados sitio-específicos (Suding, 2011). Alternativamente, estudios con una aproximación funcional, basados en los rasgos funcionales de respuesta de las especies, podrían orientar de mejor manera predicciones acerca de las comunidades de plantas que se desarrollan en las plantaciones forestales destinadas a restauración ecológica (Rosenfield & Müller, 2017; Nagaike et al., 2012; Brockerhoff et al., 2008). Los rasgos funcionales de respuesta corresponden a las propiedades funcionales de las especies que determinan su respuesta a condiciones ambientales tales como la disponibilidad de recursos o disturbios (Suding *et al.*, 2008). Las condiciones bióticas y abióticas locales que imponen desafíos específicos al desempeño de las plantas pueden ser vistas como filtros del hábitat. Un primer filtro corresponde a la capacidad de las especies de llegar a un sitio y establecerse en él, la que depende de rasgos funcionales como sus estrategias de dispersión y el tamaño de sus semillas. Por ejemplo, semillas pequeñas dispersadas por el viento llegan primero y se establecen rápidamente en campos recientemente abandonados (Hammond & Brown, 1995). Otros filtros determinan qué especies sobreviven y pasan a las etapas de vida subsiguientes. Por ejemplo, después de la ocurrencia de incendios sobreviven principalmente las especies de corteza gruesa (Van Nieuwstadt & Sheil 2005), mientras que luego de eventos de sequía se ha observado un mayor éxito en la sobrevivencia de especies deciduas (Poorter & Markesteijn 2008). Otros filtros determinan si las especies alcanzan el éxito reproductivo (Keddy 1992). En esta etapa, cambios en las interacciones planta-polinizadores y la falta de polinizadores adecuados pueden causar fallas reproductivas y amenazar sobrevivencia de las especies (Sargent & Ackerly 2008). De esta manera, los rasgos funcionales de respuesta permiten a las especies superar los filtros del hábitat a partir de su capacidad de dispersarse, establecerse y persistir en determinadas condiciones ambientales (Weiher et al., 1999; Lavorel et al. 2002).

Las condiciones ambientales presentes en las plantaciones forestales actúan como filtros o limitantes al establecimiento de las especies nativas, y los rasgos funcionales de respuesta les permiten a las especies superar estos limitantes para lograr establecerse en el área a restaurar (Suding et al., 2008; Kasel et al., 2015).

Planteamiento del problema de estudio y temas abordados en la tesis

Chile cuenta con 2.95 millones de hectáreas de plantaciones forestales, siendo uno de los diez países con mayor superficie dedicada a la producción de madera (McFadden & Dirzo 2018). Acorde a la tendencia mundial, en el país existe un creciente interés en la restauración de bosque nativo en sitios forestales, debido principalmente a incentivos asociados a certificación ambiental (Cubbage et al. 2010). Actualmente, el 52% de las plantaciones forestales chilenas se encuentran certificadas por Forest Stewardship Council's (FSC) (McFadden & Dirzo 2018). Un requerimiento de la certificación forestal es que las empresas deberán restaurar todas las hectáreas de plantaciones forestales que fueron sustituidas desde el año 1994 adelante, lo que implica oportunidades para la restauración de extensas superficies en el corto plazo. Específicamente, las tres empresas forestales más grandes del país (Forestal Mininco S.A, Forestal Arauco S.A y Forestal Masisa S.A), en conjunto deberán restaurar alrededor de 30 mil hectáreas. Para abordar de forma adecuada la restauración de estas superficies, se requiere antecedentes que permitan elaborar estrategias de restauración ecológica que tengan como objetivo la reconversión de plantaciones forestales a bosque nativo. El estudio de las especies nativas presentes en el sotobosque de plantaciones forestales es un paso inicial para entender el potencial de restauración de estas áreas. La mayoría de los estudio realizados en Chile se han centrado en el rol de las plantaciones en la conservación de la biodiversidad y lo han hecho además con enfoque taxonómico, poniendo énfasis en la composición de especies, sin considerar su estado de desarrollo o enfocándose únicamente en plantaciones adultas (McFadden & Dirzo, 2018).

Ya que la composición funcional describe los rasgos funcionales de las especies que son más abundantes, y refleja por tanto los principales filtros de hábitat que determinan la dominancia

de las especies, se espera que ésta cambie a lo largo de gradientes ambientales (Grime 1998, Garnier et al. 2004). En este contexto, el primer capítulo de la presente investigación tiene por objetivo general identificar las diferencias en composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies nativas presentes en el sotobosque de plantaciones forestales de pino de distinta edad en comparación a los rasgos funcionales presentes en remanentes de bosque nativo (Figura 1). Esta comparación permitirá entregar antecedentes para evaluar el potencial de restauración ecológica del bosque nativo en plantaciones forestales y definir si es posible seleccionar la regeneración natural asistida como estrategia de restauración ecológica.

El segundo capítulo tiene por objetivo general identificar cuáles son las variables ambientales que actúan como filtros abióticos en el ensamble comunitario del sotobosque durante el desarrollo de plantaciones forestales y cuáles son los rasgos funcionales de respuesta de las especies capaces de sortear estos filtros (Figura 1). En el capítulo 2 se evalúan las diferentes estrategias funcionales de las especies presentes en el sotobosque de plantaciones forestales de distinta edad y qué tan similares son a las estrategias de las especies presentes en un bosque nativo de referencia. Este análisis revela cuáles son los filtro de hábitat que determinan el reemplazo de las especies a lo largo del gradiente de edad de la plantación y permitirá entregar antecedentes para el diseño de medidas de restauración activa.

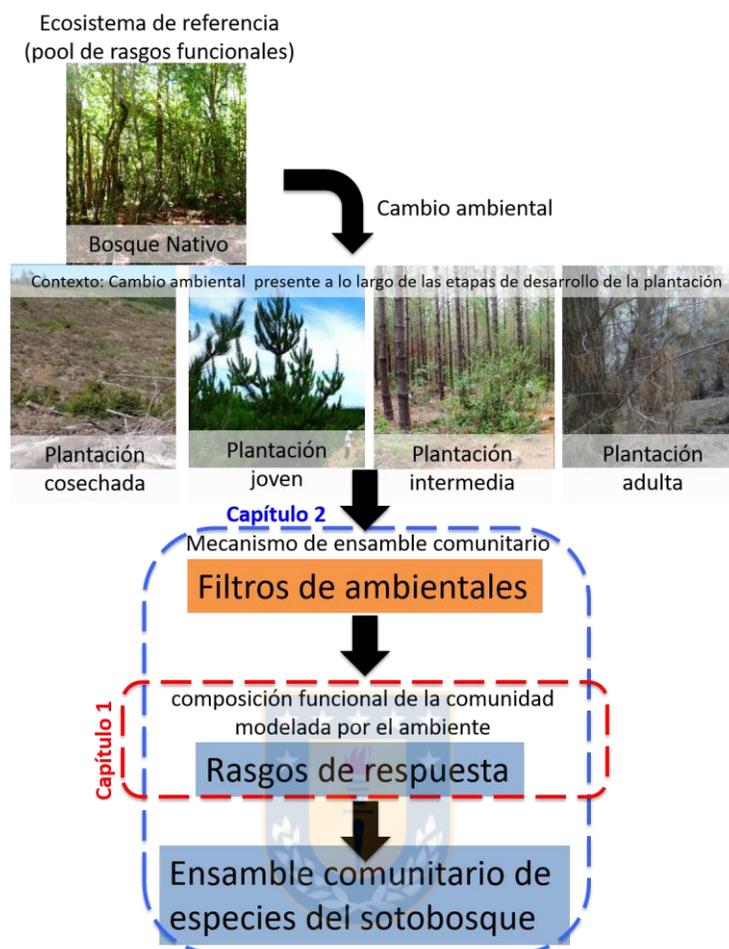


Figura 1. Marco conceptual que representa las causas de los cambios en las propiedades funcionales del sotobosque en plantaciones forestales de distinta edad. Los filtros ambientales son un mecanismo de ensamblaje comunitario que determina la composición funcional de la comunidad de especies del sotobosque presentes en plantaciones forestales de distinta edad. El capítulo 1 de esta tesis, representado en el recuadro rojo, se enfoca en el cambio en la composición de rasgos funcionales en plantaciones de distinta edad en comparación a un bosque nativo de referencia. El capítulo 2, representado por el recuadro azul, se enfoca en la identificación de los filtros abióticos que afectan el ensamblaje comunitario del sotobosque durante el desarrollo de plantaciones forestales y cuáles son los rasgos funcionales de respuesta de las especies capaces de sortear estos filtros.

CAPÍTULO I. Caracterización funcional de las especies presentes en el sotobosque de plantaciones forestales de *Pinus radiata* D.Don y remanentes de bosque nativo del tipo forestal Roble – Hualo¹

Introducción

La regeneración natural de bosques es la recuperación espontánea de especies de árboles nativos que colonizan y se establecen en sitios abandonados o luego de perturbaciones naturales. Este proceso también puede ser asistido a través de intervenciones humanas tales como control del ganado, protección contra incendios y control de malezas (Shono et al., 2007; Zahawi et al., 2014). Por el contrario, la restauración activa requiere plantación de plántulas cultivadas en viveros, siembra directa y/o manipulación de regímenes de perturbación para acelerar el proceso de recuperación en busca de reestablecer la composición y estructura de la vegetación y catalizar la sucesión ecológica, actividades que a menudo implican altos costos de implementación (Holl & Aide 2011; Chazdon, 2016). De esta forma los costos de restauración varían ampliamente según el método aplicado, variando desde bajos

¹ Los resultados de este capítulo son parte del artículo “Evaluación del potencial de restauración de bosque nativo en plantaciones forestales desde una aproximación funcional” enviado a la revista *Gayana Botánica* el día 30 de diciembre 2018. Autores: Patricia Letelier¹, Marcela Bustamante¹, Cara Nelson², Alfredo Saldaña³. Filiaciones: ¹Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción; ² W.A. Franke College of Forestry & Conservation. University of Montana.; ³Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

costos en la regeneración natural asistida a altos costos en la restauración activa (Chazdon, 2008; Birch et al. 2010). Aunque la regeneración natural asistida es la aproximación más costo-efectiva de restaurar ecosistemas (Holl & Aide 2011, Crouzeilles et al. 2017) no siempre factible llevarla a cabo, por lo que es necesario realizar evaluaciones preliminares del potencial de restauración o de la capacidad de los ecosistemas de recuperarse sin asistencia (Holl & Aide 2011), lo que permite orientar la selección de sitios para restauración en los cuales se puede obtener el óptimo ecológico y económico de las actividades a realizar. El primer paso para determinar el potencial de restauración de un ecosistema degradado es cuantificar las diferencias entre las condiciones actuales y las condiciones deseadas del ecosistema de referencia. De esta manera, si se observa una alta similitud con el ecosistema de referencia es posible esperar un mayor potencial de restauración (White & Walker 1997). Estudios tradicionales de restauración evalúan la similitud florística entre la vegetación restaurada y la referencia (ecosistema objetivo), centrándose en la composición y diversidad de las especies (Arévalo & Fernández-Palacios, 2005; Saure et al., 2013). Sin embargo, esta aproximación no permite comprender los mecanismos de ensamblaje comunitario asociados al proceso de regeneración natural (Suding, 2011). Una aproximación complementaria es centrarse en la restauración de la composición funcional (Laughlin 2014, Engst et al., 2016). La comparación de la composición funcional de la comunidad de plantas de la referencia con la de la comunidad restaurada, y el análisis de la composición de rasgos de las especies objetivo que ya se han restablecido con éxito en los sitios de restauración parecen prometedores, ya que conducen a una mejor comprensión de los factores que impiden una restauración exitosa.

Las condiciones ambientales locales, las interacciones bióticas y los rasgos funcionales de las especies determinan el proceso de ensamblaje comunitario (HilleRisLambers *et al.*, 2012). La respuesta de la comunidad a los cambios ambientales es mediada por los rasgos funcionales de respuesta de sus especies. Los rasgos funcionales de respuesta se definen como las propiedades funcionales que determinan la respuesta de las especies a condiciones ambientales tales como la disponibilidad de recursos o disturbios (Suding *et al.*, 2008). De esta manera, el

ensamble comunitario es el resultado de procesos de selección entre individuos con rasgos de respuesta apropiados para sobrevivir y reproducirse bajo ciertas condiciones ambientales, lo que determinará la composición y abundancia relativa de las especies en la comunidad (Weiher et al., 1998; Grime, 2006).

Las plantaciones forestales generan un gradiente sucesional con distintos efectos sobre las especies nativas que se establecen bajo sus doseles (Brockerhoff et al., 2008; Onaindia et al., 2013). De esta forma las diferentes condiciones ambientales presentes a lo largo de este gradiente sucesional determinarán la regeneración natural en el sotobosque. Varios estudios muestran que la sucesión natural que ocurre bajo el dosel de las plantaciones resulta positiva para el establecimiento de especies nativas y la restauración de la comunidad debido a que promueven condiciones de hábitat similares al bosque nativo a lo largo del tiempo (Lust et al. 2001, Estades et al. 2005, Onaindia et al. 2009, 2013), mientras que plantaciones jóvenes pueden ofrecer hábitats para plantas nativas adaptadas a la perturbación y a doseles más abiertos (Litton et al. 1996). Por ejemplo Gómez et al. (2009) detectaron muchas especies de plantas nativas y endémicas en una plantación de pinos de mediana edad en Chile central, lo que indica un valor potencial de conservación del sotobosque presente en las plantaciones (Gómez et al., 2009). Estos antecedentes indican que es recomendable el monitoreo de los rasgos funcionales de las especies del sotobosque de las plantaciones destinadas a restauración durante el gradiente sucesional que se genera desde la cosecha hasta su madurez, lo que aporta al entendimiento del proceso de regeneración natural en plantaciones forestales y a su aplicación en restauración ecológica.

Una lista de rasgos adecuada para estudiar la respuesta de la vegetación a distintas condiciones ambientales es la propuesta por Weiher *et al.* (1999), la que considera un conjunto de rasgos funcionales de respuesta fáciles de medir basándose en la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies. La capacidad de dispersión de las especies está determinada principalmente por sus síndromes de dispersión o su capacidad de diseminar propágulos en el paisaje (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Por ejemplo, en condiciones de

post cosecha y en estados juveniles de plantación son más abundantes las especies de semillas pequeñas y dispersión anemócora (Aubin et al., 2008; Meers et al., 2012; Kasel *et al.*, 2015), las que son reemplazadas por especies con semillas dispersadas por animales en estados más avanzados de la plantación (Eguigueren, 1995; Moles & Drake, 1999; Hérault *et al.*, 2005; Estades & Escobar, 2005). También existe variación en rasgos asociados con el éxito de establecimiento en condiciones de plantación, siendo uno de los principales rasgos asociados a este proceso la tolerancia a la sombra, la que determina en qué condiciones lumínicas es capaz de establecerse cada especie, dirigiendo con ello la dinámica de las comunidades (Valladares & Niinemets, 2008). En plantaciones forestales en estados sucesionales tempranos son más abundantes las especies demandantes de luz (Aubin et al., 2008), mientras que a mayor edad de plantación se observa un aumento en la proporción de especies tolerantes a la sombra (Eguigueren, 1999; Moles & Drake, 1999; Brockerhoff et al., 2003; Hérault *et al.*, 2005; Estades & Escobar, 2005). La masa de las semillas es otro rasgo funcional importante en el reclutamiento exitoso de especies arbóreas (Dalling & Hubbell, 2002) ya que semillas de mayor masa, con una considerable reserva de recursos facilitan la sobrevivencia de las plántulas en ambientes con recursos limitados (Cornelissen et al., 2003). En condiciones de sotobosque, donde la disponibilidad de luz es un factor limitante se ha reportado una alta mortalidad de plántulas de especies de semillas pequeñas (Metcalf et al. 1998), además, especies angiospermas tolerantes a la sombra generalmente poseen semillas más grandes que las especies intolerantes (Osunkoya et al. 1994, Poorter & Rose 2005). Antecedentes que concuerdan con una mayor abundancia de especies de semillas pequeñas en condiciones tempranas de plantación en relación a plantaciones maduras (Aubin et al., 2008; Meers et al., 2012; Kasel *et al.*, 2015).

La persistencia de las especies una vez establecidas, se ha relacionado con rasgos asociados a su capacidad competitiva, respuesta a disturbios y plasticidad fenotípica (Weiher et al., 1999). La capacidad competitiva de las especies está determinada principalmente por rasgos que les permiten aprovechar oportunidades de rápido crecimiento (Westoby, 2007). El área foliar específica se relaciona con las tasas de ganancia de carbono y crecimiento del individuo

(Salgado & Paz, 2016) por lo que se ha vinculado directamente con la tasa de crecimiento relativo, rasgo que confiere capacidad competitiva a las especies (Wilson et al., 1999). En el gradiente de sucesión de las plantaciones forestales la persistencia de las especies del sotobosque se podría ver influenciada por la competencia con las especies generalistas que se establecen en las etapas iniciales de la plantación (Hérault *et al.*, 2005) y en algunos casos con los pinos plantados (Gómez-Aparicio et al., 2009), por tanto especies con altas tasas de crecimiento relativo, reflejadas en valores más altos de área foliar específica tendrían más posibilidades de persistir. Entre los rasgos asociados a la respuesta de las especies a disturbios destaca la capacidad de rebrote, referida a la habilidad de algunas plantas de formar nuevos brotes después de la destrucción de sus tejidos (Pausas et al., 2016) permitiendo la sobrevivencia de los individuos luego de un disturbio, por lo que ha sido considerado un rasgo clave en muchos ecosistemas (Clarke et al., 2013; Pausas & Keeley, 2014). En las plantaciones forestales la cosecha elimina mecánicamente la mayoría de los individuos que pudieron establecerse en el sotobosque (Hartley, 2002), siendo por tanto el rebrote un rasgo funcional determinante de la capacidad de persistencia de las especies del sotobosque en las plantaciones forestales. Por ejemplo, se ha reportado que especies con capacidad de rebrote son más importantes en las comunidades de plantas post cosecha que aquellas regeneradas a partir de semillas (Yamagawa, 2006), siendo este un rasgo común en el sotobosque de las plantaciones forestales (Frank & Finckh, 1997; Ramírez et al., 1984; Gómez et al., 2009). Otra característica que confiere a las especies una mayor capacidad de persistencia en ambientes con fuertes filtros ambientales corresponde a la variación intraespecífica de sus rasgos funcionales (Maracahipesa et al., 2018), siendo la variabilidad en el área foliar específica uno de los rasgos que mejora el desempeño de las especies en múltiples entornos (Yan et al., 2016). Por lo que podría esperarse que especies con una mayor variabilidad en sus áreas foliares específicas tuvieran más éxito en persistir durante las distintas condiciones ambientales dadas durante las etapas de desarrollo de las plantaciones forestales.

En Chile el estudio del sotobosque en plantaciones forestales se ha enfocado principalmente en la conservación de la biodiversidad, con un fuerte sesgo taxonómico y sin considerar las

diferencias entre las distintas etapas de desarrollo durante la plantación (McFadden & Dirzo, 2018). Ya que este sesgo taxonómico, y la ausencia de evaluaciones en distintas etapas de desarrollo de las plantaciones no permiten evaluar posibles estrategias de manejo que podrían ser aplicadas en actividades de restauración (Rosenfield & Müller, 2017; McFadden & Dirzo, 2018), se plantea las siguientes preguntas de investigación: ¿Existe diferencias en la composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, persistencia y establecimiento de las especies del sotobosque entre las distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo?, y de ser así ¿Cuáles son las principales diferencias en rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia del sotobosque entre las distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo?.

Para responder esta pregunta se analizó la composición de rasgos funcionales de respuesta presentes en el sotobosque de plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don, en distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo en la comuna de Empedrado, Región del Maule, Chile.



Hipótesis

1. Debido a que las condiciones ambientales de las plantaciones adultas promueven condiciones de hábitat similares al bosque nativo a lo largo del tiempo se propone como hipótesis que la composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies del sotobosque sólo serán diferentes al bosque nativo durante la post-cosecha y estados juveniles de plantación.
2. A partir de los antecedentes expuestos se hipotetiza además que las diferencias entre las distintas etapas desarrollo de plantaciones forestales y remanentes de bosque nativo asociadas a la capacidad de dispersión, perisitencia y establecimiento de las especies estarán determinadas principalmente por sus tipos dispersión, tolerancia a la sombra y capacidad de rebrote respectivamente.

Objetivos

Objetivo general

Identificar las diferencias en la composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies presentes en el sotobosque de las distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo.

Objetivos específicos

1. Determinar si existe diferencias en la composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies presentes en el sotobosque de las distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo
2. Identificar las diferencias en la composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies presentes en el sotobosque de las distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio corresponde al predio Hualos de Loanco, propiedad de la empresa MININCO S.A., ubicado entre los 35°27' y 35°33' latitud Sur, en la comuna de Empedrado, Región del Maule, Chile (Figura 1). Se encuentra bajo la influencia de la zona bioclimática mesomediterránea subhúmeda, con una temperatura promedio anual de 13,8°C con máximos medios de 18,7°C en los meses de Enero y Febrero y una mínima media, de 5,9°C en Julio y Agosto. La precipitación, concentrada en los meses de invierno, presenta un promedio anual de 774 mm, cantidad que puede acercarse a los 1.000 mm (Luebert & Pliscoff, 2005).

La vegetación original del área corresponde al tipo forestal Roble-Hualo (Donoso, 1981) y al piso vegetacional bosque caducifolio mediterráneo costero de *Nothofagus glauca* y *Persea lingue* (Luebert & Pliscoff, 2006) y ha sido en su mayoría sustituida por plantaciones de *Pinus radiata* D. Don. El predio albergaba (hasta enero 2017) el remanente de mayor tamaño de este tipo forestal, por lo que está catalogado como un área de alto valor de conservación, encontrándose en parte destinado a restauración ecológica (Figura 1). Las comunidades vegetales que se encontraban representadas en los remanentes corresponderían mayoritariamente a “bosque de hualo costero o bosque maulino” y “Canelo- Mirtáceas y matorral higrófilo” (Luebert & Pliscoff, 2006), esta última asociada a cursos de agua y por ende considerada como zona de protección.

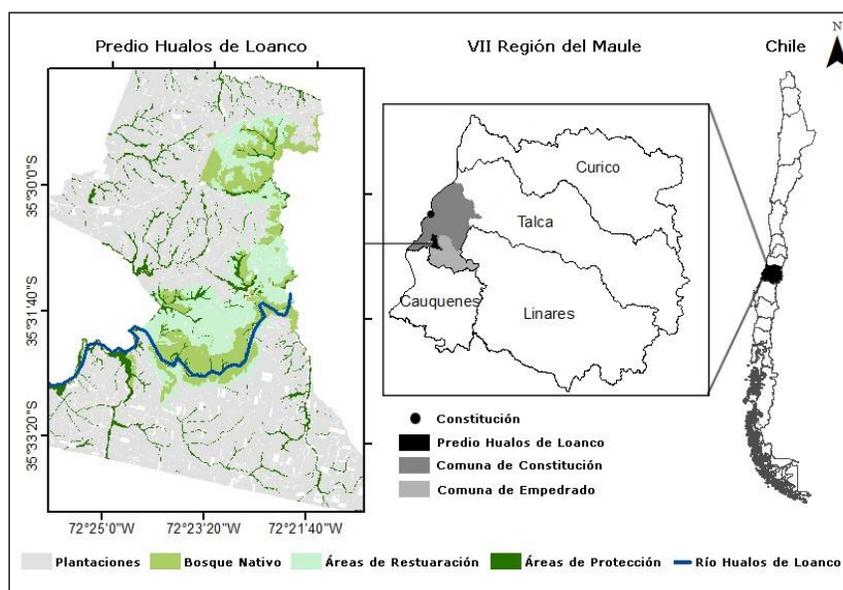


Figura 2. Ubicación de plantaciones, bosque nativo, áreas de conservación y restauración en Predio Hualos de Loanco (Región del Maule, Chile).

Sitios de muestreo

Los sitios de muestreo corresponden a parches de un tamaño igual o mayor a una hectárea con alguna de las siguientes cinco condiciones experimentales 1) Bosque Nativo (B): corresponde a los remanentes de bosque nativo de la comunidad “*bosque de hualo costero o bosque maulino*” ubicados dentro del predio Hualos de Loanco. La mayoría de estos parches de bosque remanente tienen una estructura de renoval denso y presencia marginal de renoval semi-denso, abierto y matorral. En zonas de borde hay presencia de exóticas asilvestradas (*Pinus radiata* D. Don., *Acacia dealbata* Link y *A. melanoxylon* R. Br.). 2) Plantación joven (J): rodales de entre 2 y 4 años, plantados en sitios de segunda rotación a una densidad inicial de 900 árboles por ha., los que no han sido podados ni raleados.. 3) Plantación intermedia (I): rodales de entre 5 y 15 años, plantados en sitios de segunda rotación a una densidad inicial de 900 árboles por hectárea, durante esta etapa las plantaciones son sometidas a podas y raleos, alcanzando una densidad final de entre 500 y 700 árboles por ha. 4) Plantación adulta (A): plantaciones de entre 16 y 23 años, con una densidad de plantación de 900 árboles por ha. y una densidad final de entre 500 y 700 árboles por ha. Durante esta etapa las plantaciones no

son podadas ni raleadas. 5) Plantación cosechada (C): plantaciones que fueron cosechadas durante el año 2014, luego de una primera rotación. Se seleccionaron 35 sitios en total, siete por condición experimental.

Muestreo

- *Composición y abundancia de especies*

Se realizó un total de 35 parcela, una por sitio de muestreo. Para ello se utilizó parcelas anidadas de 150 m² (10 x 15 m), con 3 sub-parcelas de 50 m² (5 x 10 m) y 12 cuadrantes de 0,25 m² (0,5 x 0,5 m), en los cuales se registró especies vasculares y su cobertura expresada en porcentaje (Figura 2). En la parcela completa se muestreó cobertura de árboles mayores a 1,3 m de altura con respecto al suelo; en las dos sub-parcelas extremas se muestreó la cobertura de arbustos, trepadoras y regeneración arbórea de entre 0,5 y 1,3 m de altura; y en los 12 cuadrantes más pequeños se muestreó la cobertura de herbáceas y regeneración arbórea de menos de 0,5 m. Las coberturas por especie se calcularon como se indica en la Figura 3.

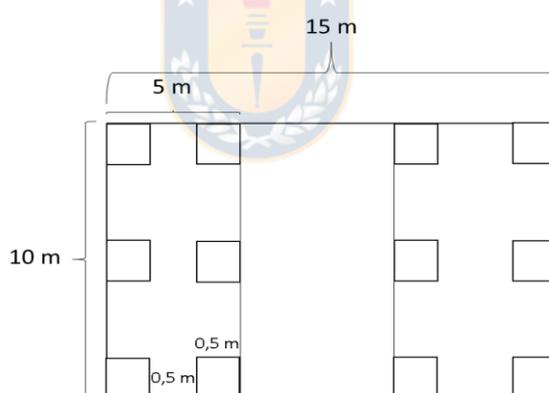


Figura 3. Unidad de evaluación.

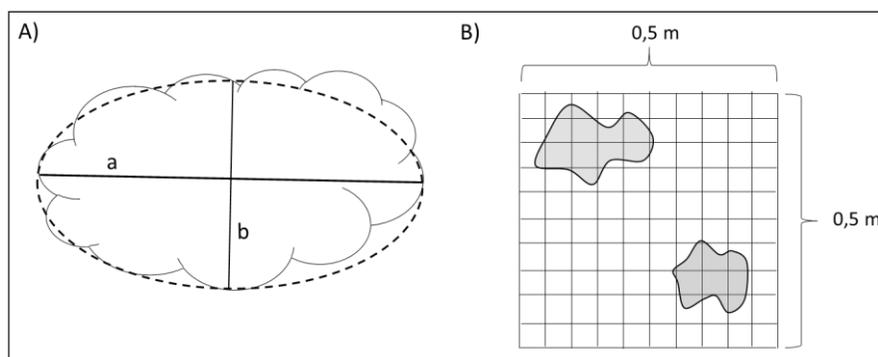


Figura 4. Estimación de coberturas. A) Estimación de cobertura de árboles, arbustos, trepadoras y regeneración arbórea (0,5 y 1,3 m). El área ocupada por el individuo corresponde al área del óvalo (línea punteada) calculado a partir del diámetro más largo (a) y el más angosto (b) observados en su follaje. B) Estimación de cobertura de especies herbáceas y regeneración arbórea (<0,5 m). El área cubierta por la especie (gris) corresponde al área del número de pixeles en que la especie se encontró presente. En ambos casos la cobertura de las especies corresponde al porcentaje del total del área muestreada que ésta ocupa.

Las identificación de las especies se realizó en terreno, cuando éstas no pudieron ser reconocidas fueron llevadas al herbario de la Universidad de Concepción para su identificación. Las herbáceas correspondientes a la familia *Poaceae* fueron clasificadas como “gramíneas” debido a la ausencia de estructuras florales que permitieran su identificación durante la temporada de muestreo.

- ***Rasgos funcionales por especie***

Para cada especie se determinó una selección de rasgos funcionales de respuesta a partir de los propuestos por Weither *et al.* (1999), Cornelissen *et al.* (2003) y Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013) (Tabla 1).

Tabla 1. Rasgos funcionales de respuesta.

Rasgo	Justificación	Unidad de	Abreviación
-------	---------------	-----------	-------------

		medida	
Forma de dispersión	El síndrome de dispersión de una especie determina su capacidad de diseminar propágulos en el paisaje (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Influyendo en algunos casos en la germinación de las semillas (Grime, 2001).	Categorico	Dispersión Endozoócora= DEn Dispersión exozoócora= DEx Dispersión barócora= DBa Dispersión Anemócora= DAn Otras formas de dispersión= DO
Masa de semillas	La masa de las semillas es uno de los factores más importantes en el reclutamiento exitoso de especies arbóreas (Dalling & Hubbell, 2002). Semillas de mayor masa, con una considerable reserva de recursos facilita la sobrevivencia de las plántulas en ambientes con recursos limitados, mientras que semillas pequeñas pueden ser producidas en grandes cantidades. Semillas pequeñas además suelen tener mayor longevidad en el banco de semillas (Cornelissen et al., 2003).	mg	MS
Tolerancia a la sombra	La tolerancia a la sombra determina en qué condiciones lumínicas es	Categorico	Tolerantes a la sombra= TT

	capaz de establecerse una especie, dirigiendo con ello la dinámica de las comunidades, siendo uno de los rasgos claves requeridos para hacer una predicción realista de la dinámica forestal (Valladares & Niinemets, 2008)		Intolerantes a la sombra= TI
			Semi-tolerantes a la sombra= TS
Área foliar específica	El SLA se relaciona con las tasas de ganancia de carbono y crecimiento del individuo. (Salgado y Paz, 2016), por lo que se ha vinculado directamente con la tasa de crecimiento relativo, rasgo que confiere principalmente capacidad competitiva a las especies (Wilson et al., 1999).	mm ² /mg	SLA
Variabilidad en área foliar específica	Una rápida aclimatación mediante cambios en la morfología de las hojas (entre otros) confiere ventajas competitivas para responder a cambios en la disponibilidad de recursos de un hábitat (Grime, 2001).	Desviación estándar (mm ² /mg)	SD
Altura máxima	La altura máxima se relaciona con la posición de la especie en un gradiente vertical de disponibilidad de luz (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Se ha comprobado que pequeñas diferencias en estatura	m	AM

	<p>tienen efecto significativo en sobrevivencia y abundancia relativa de las especies. Al igual que la tasa de crecimiento relativo este rasgo se asocia con la habilidad competitiva de las especies, principalmente en hábitats con suelos fértiles (Grime, 2001).</p>		
Clonalidad	<p>La clonalidad confiere ventajas significativas en la habilidad de explotar parches de hábitats ricos en recursos (nutrientes, agua, luz) a partir de propagación lateral, órganos de reserva y capacidad de rebrote. Confiere además mayor efectividad en migraciones de corta distancia bajo circunstancias en que existe poca disponibilidad de semillas o dificultades para el establecimiento de las plántulas (Cornelissen et al., 2003).</p>	Categorico Binario	<p>Con propagación lateral= Ppy; Sin propagación lateral= Ppn</p> <hr/> <p>Con órganos de reserva= Ooy; Sin órganos de reserva= Oon</p> <hr/> <p>Con capacidad de rebrote= Rry; Sin capacidad de rebrote= Rrn</p>

Cada especie fue caracterizada a partir de los rasgos expuestos en la Tabla 1. Para ello se revisó bibliografía y se consultó muestras de herbario. Para estimar el área foliar específica y la variabilidad en el SLA se tomaron muestras de siete individuos por especie, cada muestra correspondió a cinco hojas adultas de un mismo individuo, los que se seleccionaron en forma aleatoria dentro del área de estudio, procurando no coleccionar más de un individuo por unidad de muestreo. Para cada muestra se calculó el área foliar específica como área foliar/peso seco. El área foliar fue calculada con fotografías digitales de las hojas analizadas en Image J, el peso

seco de las muestras se tomó con una balanza de precisión de 4 decimales posterior al secado de las muestras en una estufa de aire forzado a 70°C por 72 hr. El área foliar específica de cada especie se consideró como el promedio de las siete muestras. La variabilidad del área foliar específica de cada especie se consideró como la desviación estándar entre de las siete muestras.

Análisis de datos

Para determinar e identificar las diferencias en composición y abundancia de rasgos funcionales por condición experimental fue necesario adjudicar un valor de abundancia a los atributos de cada rasgo funcional por parcela, para ello se sumaron los datos de cobertura de todas las especies que compartían un mismo atributo en cada parcela, dejando ese valor como el valor de cobertura del atributo. Los rasgos funcionales medidos con datos continuos fueron categorizados, realizando el mismo proceso a cada una de las categorías. Con estos datos se construyó una matriz de abundancia de rasgos funcionales por parcela. Para determinar si existen diferencias en la composición y abundancia de rasgos funcionales entre condiciones experimentales se realizó un análisis multivariado de similitud (ANOSIM). Este análisis busca probar la hipótesis nula de que no hay diferencias significativas entre condiciones experimentales, para ello, y basándose en una matriz de similitud de Bray Curtis entrega un R estadístico (R) y un nivel de significancia (NS) expresado en porcentaje. La hipótesis nula se rechaza con un $R > 0,45$ y un nivel de significancia de 1% (Clarke & Warwick, 2001) Si la hipótesis nula es rechazada se procede a realizar un test pareado que permite identificar posibles diferencias significativas entre pares de condiciones experimentales. Para graficar las diferencias entre condiciones experimentales se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (MDS por sus siglas en inglés) que construye, también a partir de la matriz de similitud de Bray Curtis una ordenación de las parcelas a partir de distancias euclidianas en un espacio bidimensional (Clarke & Warwick, 2001). Para identificar diferencias en la composición y abundancia de rasgos funcionales entre condiciones experimentales se realizó una ANOSIM a cada rasgo funcional por separado. Para identificar cuáles son los atributos característicos de cada condición experimental se realizó un análisis de similitud por

porcentaje (SIMPER) que permitió determinar el porcentaje de contribución de cada atributo a la similitud entre las parcelas de una misma condición para cada rasgo funcional. Ambos análisis se realizaron utilizando el software Primer (Clarke & Gorley, 2006).



Resultados

Diferencias entre distintas etapas de plantaciones forestales y remanentes de bosque nativo en relación a rasgos funcionales de respuesta.

La prueba global del análisis de similitud (ANOSIM) aplicado a bosque nativo y todas las etapas de plantación muestra que existen diferencias significativas entre las condiciones experimentales con un R de 0,47 y NS del 0,1%. Las pruebas pareadas indican que existen

diferencias significativas entre el bosque nativo y todas las etapas de plantación (Tabla 2). Entre las distintas etapas de plantación sólo fueron similares plantaciones adultas e intermedias con un R de -0,069 y un NS de 76,1, y adultas con jóvenes con un R de 0,2 y un NS de 2,2%. Al analizar los valores del estadístico R obtenidos en las comparaciones de bosque nativo con plantaciones forestales se aprecia que a medida que aumenta la edad de estas últimas disminuye su similitud con el bosque nativo. Plantaciones cosechadas, jóvenes, intermedias y adultas presentan valores de R 0,99; 0,99; 0,63; 0,49 respectivamente (Tabla 2). El MDS permite apreciar estas diferencias en un espacio bidimensional (Figura 4).

Tabla 2. Análisis de similitud entre condiciones experimentales en relación a rasgos funcionales de respuesta.

CE	R estadístico	N.S (%)	CE	R estadístico	N.S (%)
A,B	0,496	0,2	B,I	0,631	0,1
A,C	0,471	0,2	B,J	0,994	0,3
A,I	-0,069	76,1	C,I	0,268	0,3
A,J	0,47	0,1	C,J	0,466	0,2
B,C	0,997	0,1	I,J	0,209	2,2

Donde CE= condiciones experimentales comparadas (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). N.S= Nivel de significancia estadística (%).

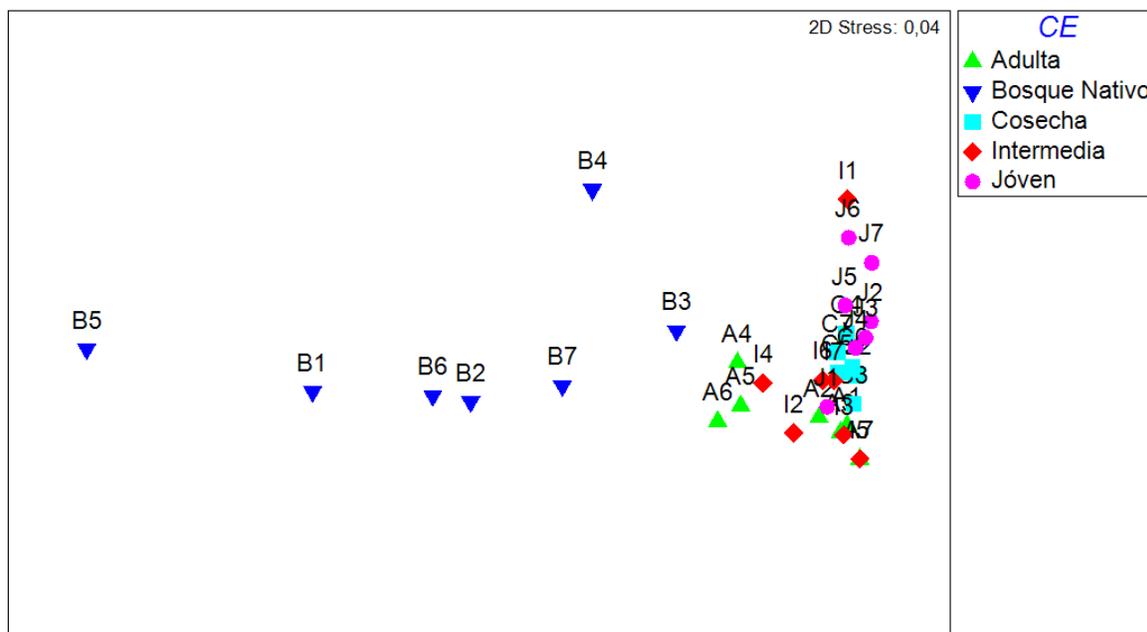


Figura 5. Escalamiento multidimensional no métrico entre parcelas de cada condición experimental (CE).

Identificación de los rasgos funcionales de respuesta que difieren entre distintas etapas de plantaciones forestales y remanentes de bosque nativo.

Dispersión

El análisis de similitud global indica que hay diferencias significativas entre grupos ($R=0,5$; $N.S=0,1\%$). El test pareado indica que la composición de los atributos de dispersión presentes en el bosque nativo es significativamente distinta a todas las condiciones de plantación. Los valores del estadístico R obtenidos entre la comparación del bosque nativo con las distintas etapas de plantación indica que en plantaciones adultas e intermedias las diferencias al bosque nativo serían menores a las observadas en plantaciones jóvenes y cosechadas ($R=1$ y $R= 0,52$ respectivamente). Respecto a las diferencias entre etapas de plantación se distingue dos grupos: plantaciones adultas e intermedias, similares entre sí, y significativamente distintas a plantaciones jóvenes y cosechadas. La condición de plantación intermedia no se diferencia significativamente del resto de las condiciones de plantación (Tabla 3).

Tabla 3. Análisis de similitud según tipo de dispersión.

CE	R estadístico	NS	CE	R estadístico	N.S
A,B	0,52	0,1	B,I	0,52	0,1
A,C	0,62	0,2	B,J	1,00	0,1
A,I	-0,07	70,4	C,I	0,35	0,3
A,J	0,59	0,2	C,J	0,28	0,7
B,C	1,00	0,1	I,J	0,22	2,6

Donde: CE= condiciones experimentales comparadas (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). N.S= Nivel de significancia estadística (%).

El análisis SIMPER indica que la endozoocoría y anemocoría son los atributos de dispersión que aportan en mayor medida a la similitud entre las parcelas de una misma condición experimental. La endozoocoría es el atributo más característico del bosque nativo y en menor medida de las plantaciones adultas e intermedias, aportando en más de un 90% a la similitud entre parcelas de bosque nativo, porcentaje que disminuye aproximadamente a un 70 y 60 % en plantaciones adultas e intermedias respectivamente. En plantaciones jóvenes y cosechadas la endozoocoría se ve reemplazada por la anemocoría, atributo que en ambos casos aporta en aproximadamente un 90% a la similitud entre las parcelas. Cabe destacar que la barocoría es un atributo de dispersión prácticamente exclusivo del bosque nativo (Figura 5).

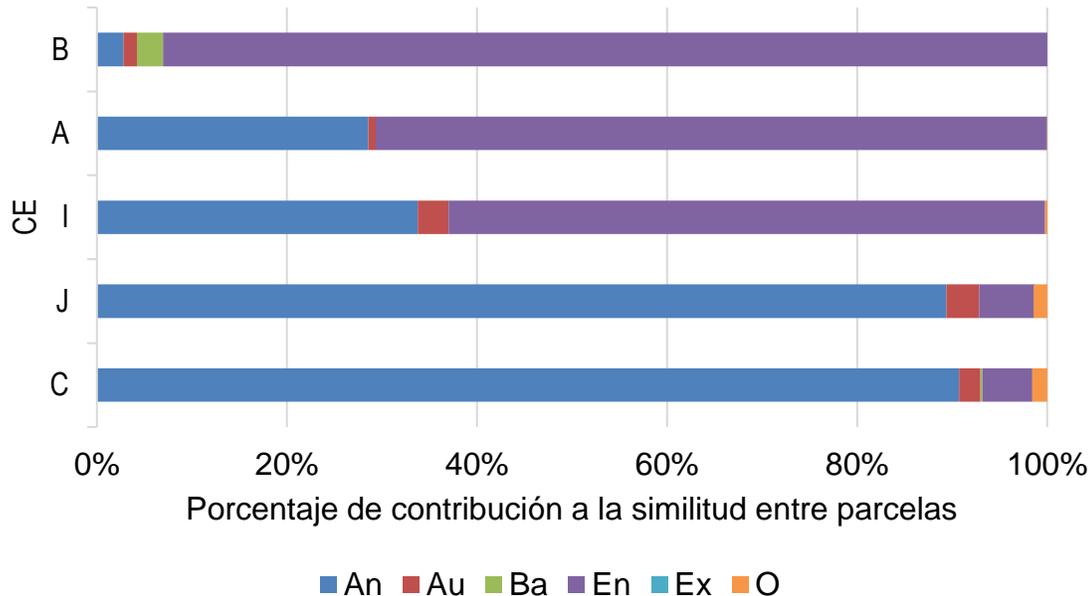


Figura 6. Porcentaje de contribución de cada atributo de dispersión a la similitud entre parcelas por condición experimental. Donde CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). An = anemocoría; Au= autocoría; Ba= barocoría; En= endozoocoría; Ex= exozoocoría; y O=otros tipos de dispersión)

Altura máxima

Con un $R=0,39$ y un N.S del 0,1% obtenidos en el test global del ANOSIM, se determinó que el bosque nativo y las distintas etapas de desarrollo de la plantación forestal no difieren en relación a las alturas máximas de las especies presentes en sus sotobosques. Sin embargo, aunque no significativas, el análisis SIMPER permite apreciar diferencias en relación al aporte de las distintas categorías de altura máxima a la similitud entre sus parcelas. Destaca el mayor aporte de especies altas en el bosque nativo (85% de contribución), el que disminuye en plantaciones adultas e intermedias (48 y 30% respectivamente). Especies de altura máxima intermedia contribuyen en mayor medida a la similitud entre las parcelas de plantaciones cosechadas (79%) y en menor medida en plantaciones jóvenes intermedias y adultas

(contribuciones entre un 47 y 62% aproximadamente) entre un 47 y 80 %. Las especies de alturas máximas bajas son más representativas de plantaciones jóvenes (aproximadamente un 39% contribución a la similitud entre parcelas) (Figura 5).

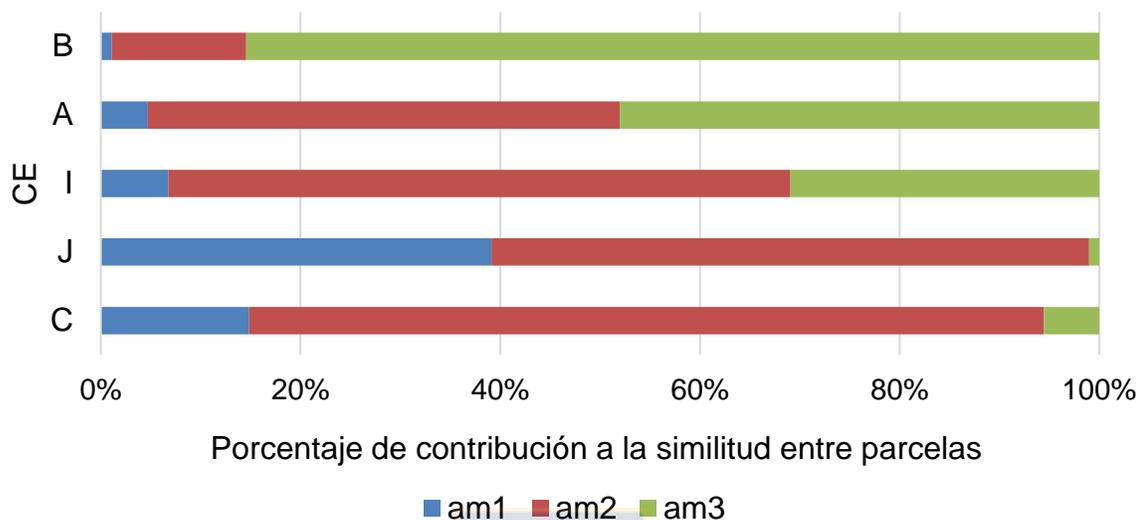


Figura 7. Porcentaje de contribución de la altura máxima en la similitud entre parcelas por condición experimental. CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). am1= altura máxima entre 0,08 y 0,5 m; am2= altura máxima entre 0,5 y 4 m; am3 altura máxima entre 4 y 30 m.

Clonalidad

A partir del test global del ANOSIM se determinó que no existe diferencias significativas en relación a los tipos de clonalidad presentes en cada una de las condiciones experimentales ($R=0,42$; $N.S=0,1\%$). Sin embargo el análisis SIMPER indica que la capacidad de rebrote es el atributo que confiere mayor similitud entre parcelas (porcentajes de contribución de entre un 53 y 84% (Figura 7).

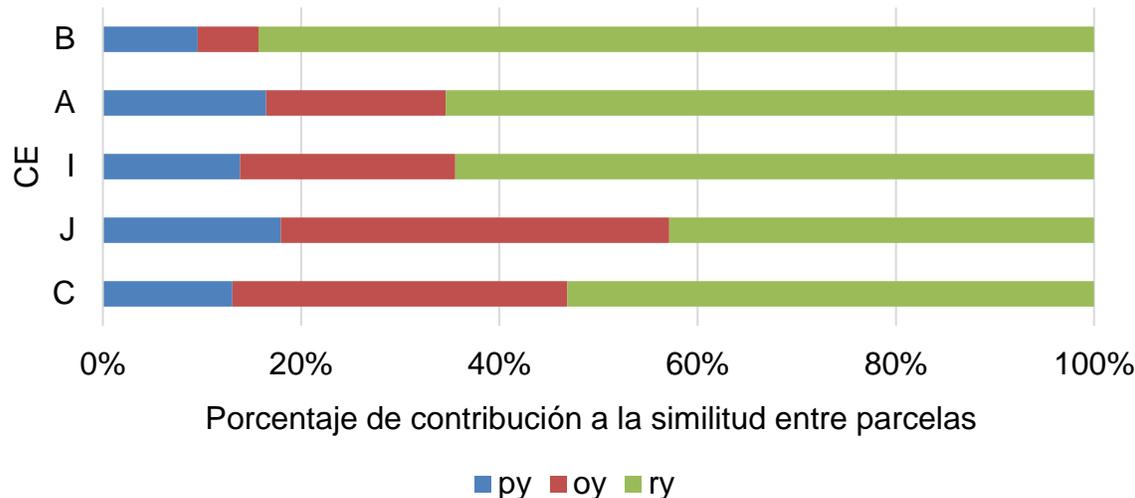


Figura 8. Porcentaje de Contribución de los tipos de Clonalidad en la similitud entre parcelas por condición experimental. CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). py= propagación lateral; oy= órganos de reserva; ry =capacidad de rebrote.

Al aplicar el ANOSIM a cada tipo de clonalidad en forma independiente se determinó que abundancia de especies con capacidad de propagación lateral y con presencia de órganos de reserva no fue significativamente distinta entre condiciones experimentales, con un $R=0,22$ y un $N.S=0,1\%$ en el test global realizado a propagación lateral y un $R=0,33$ y $N.S=0,1\%$ para órganos de reserva. La abundancia de especies con capacidad de rebrote si presentó diferencias significativas entre condiciones experimentales ($R=0,5$; $N.S=0,1\%$): el bosque nativo fue significativamente distinto a todas las condiciones de plantación, con valores del R estadístico que indican mayores diferencias entre el sotobosque nativo y plantaciones cosechadas y jóvenes. Entre plantaciones fueron significativamente distintas las plantaciones adultas e intermedias con cosechadas y jóvenes (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de similitud en relación a la capacidad de rebrote.

CE	R estadístico	N.S	CE	R estadístico	N.S
A,B	0,56	0,2	B,I	0,67	0,2
A,C	0,62	0,1	B,J	0,95	0,3
A,I	-0,08	74,7	C,I	0,45	0,1
A,J	0,28	0,5	C,J	0,40	1,1
B,C	1,00	0,2	I,J	0,03	27,6

Donde: CE= condiciones experimentales comparadas (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). N.S= Nivel de significancia estadística (%).

Respecto a la contribución a la similitud entre parcelas de la capacidad de rebrote de las especies, el bosque nativo se caracterizó por una significativamente mayor abundancia de especies con este atributo que todas las condiciones de plantación. Durante el desarrollo de las plantaciones se aprecia un aumento considerable junto con la edad de la plantación, el que va desde una contribución cercana al 20% en plantaciones cosechadas, 50% en jóvenes, 85% en intermedias, 95% en adultas (Figura 8).

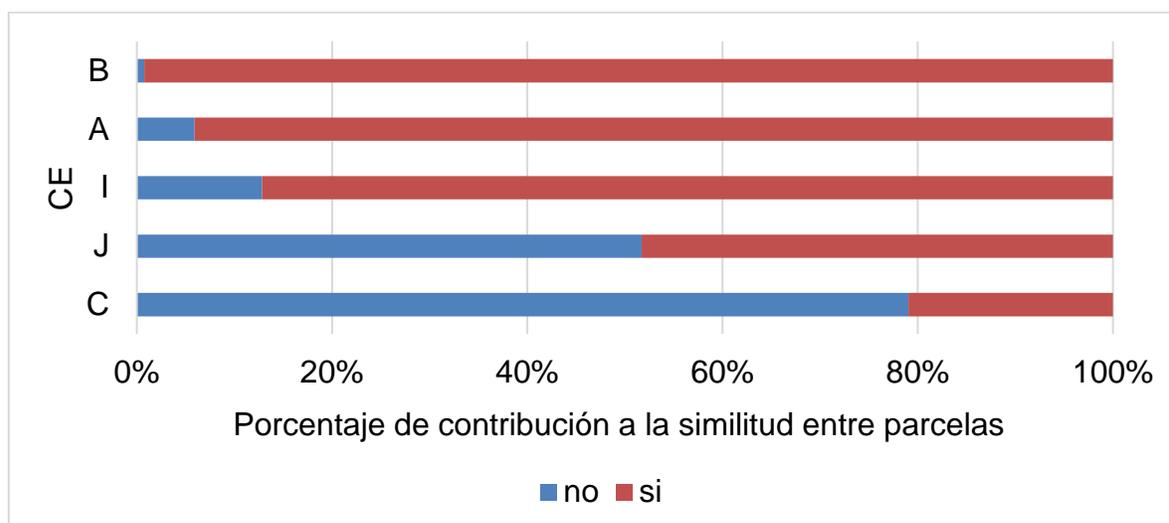


Figura 9. Porcentaje de Contribución de la capacidad de rebrote en la similitud entre parcelas por condición experimental. CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). no= especies sin capacidad de rebrote; si= especies con capacidad de rebrote.



Tolerancia a la sombra

Respecto al rasgo tolerancia a la sombra, el test global del ANOSIM arrojó diferencias significativas entre grupos ($R=0,45$; $N:S=0,1\%$). A partir del test pareado se determinó que el bosque nativo es similar a plantaciones adultas y significativamente distinto al resto de las etapas de plantación, mientras que entre estas plantaciones adultas son significativamente distintas a plantaciones cosechadas y a plantaciones jóvenes, las que son similares entre sí (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de similitud en relación al rasgo funcional tolerancia a la sombra.

Par de CE	R estadístico	N.S	Par de CE	R estadístico	N.S
A,B	0,37	0,1	B,I	0,57	0,1
A,C	0,51	0,1	B,J	0,99	0,1
A,I	-0,08	77,9	C,I	0,28	0,5

A,J	0,48	0,2	C,J	0,44	0,2
B,C	1,00	0,1	I,J	0,24	1,8

Donde: Par de CE corresponde a par de condiciones experimentales comparadas (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). N.S= Nivel de significancia (%).

A partir de los resultados del análisis SIMPER se aprecia que especies intolerantes a la sombra aportan menos de un 1% a la similitud entre las parcelas de bosque nativo, a diferencia de plantaciones cosechadas en las que la abundancia de especies con este atributo aporta en más de un 80%, porcentaje que disminuye hasta alcanzar cerca de un 20% de contribución en plantaciones adultas (Figura 9).

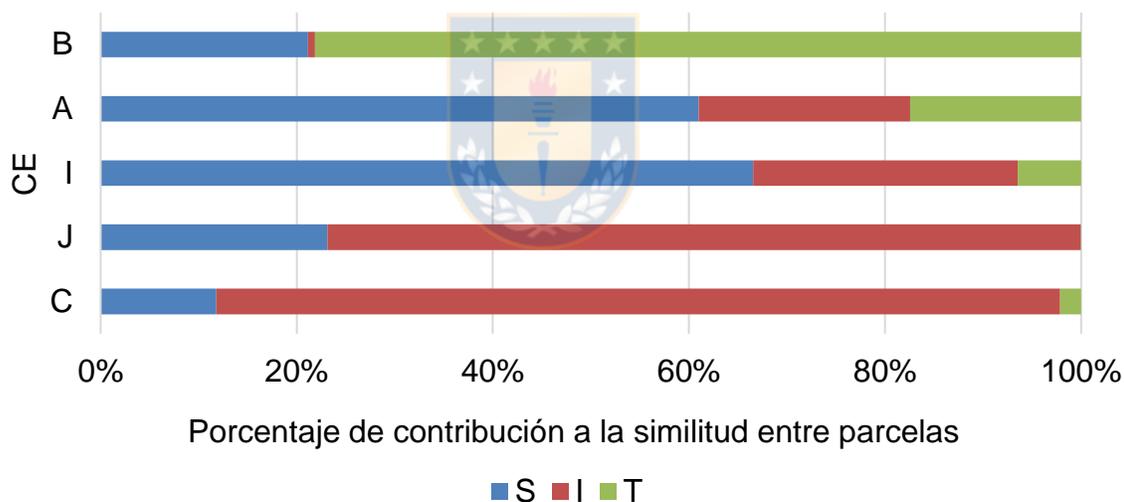


Figura 10. Porcentaje de Contribución de la tolerancia a la sombra en la similitud entre parcelas por condición experimental. CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). S= semitolerancia a la sombra; I=intolerancia a la sombra; T= tolerancia a la sombra.

Masa de la semilla

No existe diferencias significativas entre el bosque nativo y las distintas etapas de plantación ($R=0,37$; $N.S=0,1\%$). Respecto a la contribución de la masa de semillas a la similitud entre parcelas por condición experimental, en bosque nativo las semillas de mayor masa aportan en aproximadamente un 81% a la similitud entre parcelas, mientras que en las diferentes etapas de plantación, este aporte no sobrepasa el 26%, siendo la abundancia de semillas de masa intermedia las aportan en más de un 50% a la similitud entre parcelas. Respecto a la contribución de la abundancia de especies con semillas de menor masa, destacan plantaciones jóvenes, en las que estas alcanzan un 47% de contribución (Figura 10).

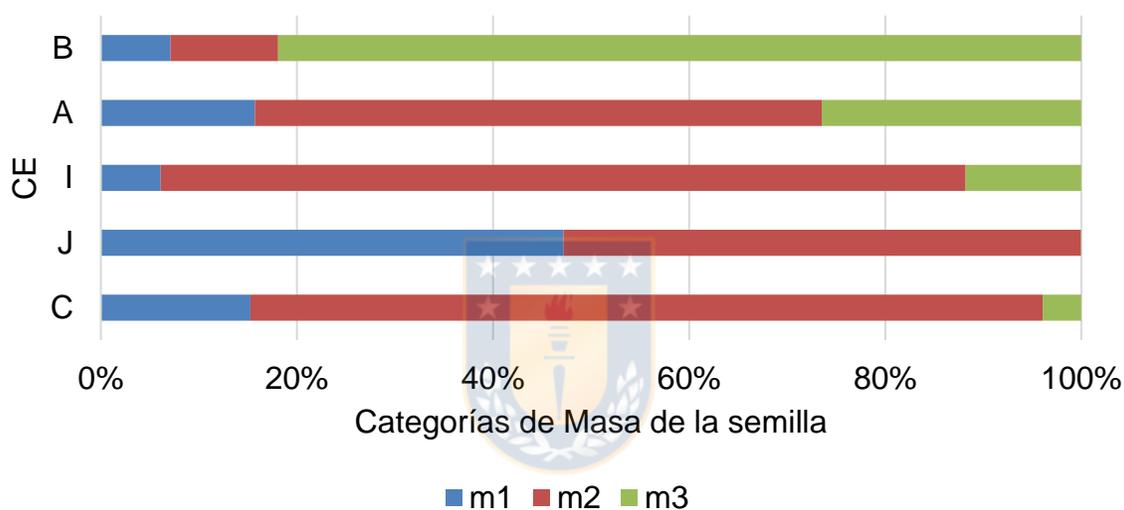


Figura 11. Porcentaje de Contribución de la masa de la semilla a la similitud entre parcelas por condición experimental. CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). m1= semillas con masa de entre 0,01 y 0,42 mg; m2= semillas con masa de entre 0,42-20 mg; m3= semillas con masa de entre 20-1340 mg.

Área foliar específica

En relación al área foliar específica se determinó que existe diferencias significativas entre condiciones experimentales con un $R= 0,45$ y un N.S del 0,1%. El test pareado indica que el bosque nativo es significativamente distinto a las plantaciones forestales durante todas sus etapas de desarrollo, con un mayor R estadístico al comparar con cosechadas y jóvenes que con intermedias y adultas. Entre plantaciones forestales hay diferencias significativas entre plantaciones jóvenes con cosechadas y con adultas, el resto de las condiciones de plantación son similares entre sí (Tabla 6).

Tabla 6. Análisis de similitud en relación al área foliar específica.

CE	R estadístico	N.S	CE	R estadístico	N.S
A,B	0,50	0,1	B,I	0,61	0,2
A,C	0,41	0,3	B,J	0,95	0,2
A,I	-0,05	67,7	C,I	0,12	3,5
A,J	0,46	0,3	C,J	0,47	0,1
B,C	0,98	0,1	I,J	0,21	2,4

Donde: CE= condiciones experimentales comparadas (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). N.S= nivel de significancia estadística (%).

El análisis SIMPER muestra que bajas áreas foliares específicas aportan en más de un 90% a la similitud entre las parcelas de bosque nativo, mientras que en plantaciones adultas este aporte alcanza un 52%. En plantaciones intermedias cosechadas y jóvenes el mayor aporte a la similitud entre parcelas corresponde a especies con áreas foliares específicas intermedias, las que aportan en más de un 90% en plantaciones cosechadas y jóvenes, y en un 72% en plantaciones intermedias (Figura 11).

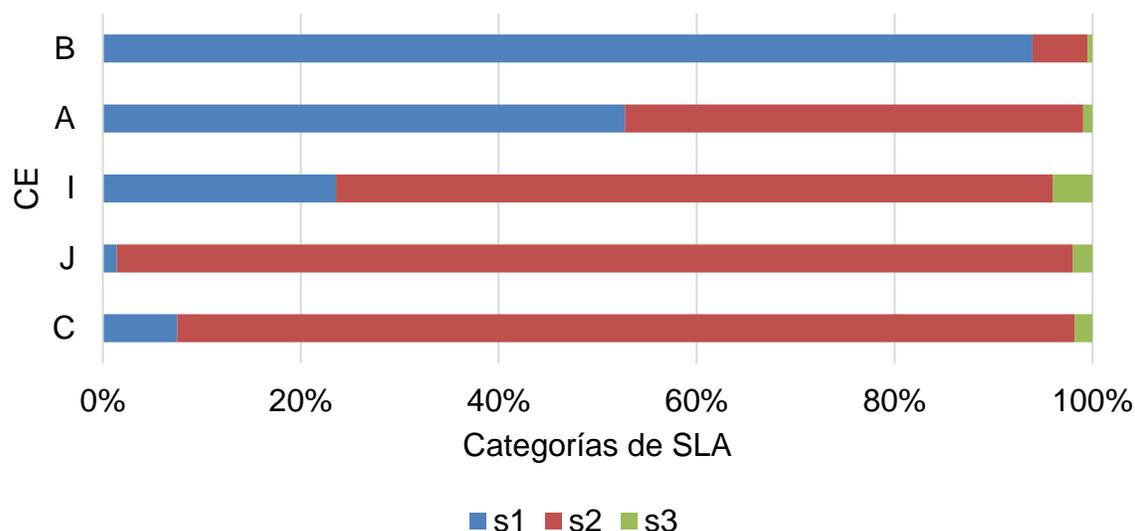


Figura 12. Porcentaje de contribución del área foliar específica en la similitud entre parcelas por condición experimental. CE= condiciones experimentales (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). SLA= área foliar específica (s1= SLA entre 4,87- 13,34 mm²/mg; s2= SLA entre 13,34-26,36 mm²/mg; s3= SLA entre 26,36-64, mm²/mg).

Variabilidad en área foliar específica

La variabilidad del área foliar específica de las especies del sotobosque fue significativamente distinta entre condiciones experimentales ($R=0,46$; $N.S=0,1\%$). El test pareado indica que el bosque nativo es significativamente distinto a todas las etapas de plantación y presenta mayores diferencias con plantaciones cosechadas y jóvenes que a intermedias y adultas. Entre condiciones de plantación sólo hay diferencias entre plantaciones adultas y jóvenes (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis de similitud en relación a variabilidad en áreas foliares específicas.

CE	R estadístico	N.S	CE	R estadístico	N.S
A,B	0,52	0,1	B,I	0,62	0,1
A,C	0,44	0,1	B,J	0,96	0,3

A,I	-0,06	75,6	C,I	0,21	0,6
A,J	0,47	0,2	C,J	0,38	0,4
B,C	0,99	0,1	I,J	0,21	2,4

Donde: CE= condiciones experimentales comparadas (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). N.S.=nivel de significancia estadística (%).

En el análisis SIMPER se aprecia que la abundancia de especies con alta variabilidad en sus áreas foliares específicas contribuyen sólo hasta un 1,5% a la similitud entre parcelas en cualquiera de las condiciones experimentales. La abundancia de especies con variabilidad intermedia aportan en más de un 90% a la similitud entre parcelas de plantaciones cosechadas y jóvenes, en un 59% en plantaciones intermedias y sólo en un 38% en plantaciones adultas (Figura 12).

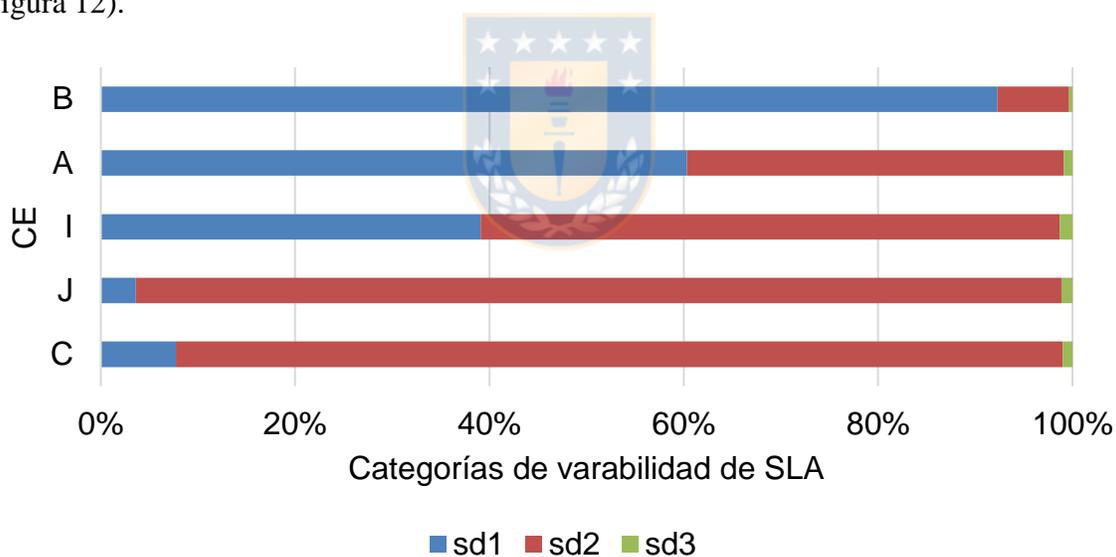


Figura 13. Porcentaje de contribución de la variabilidad en el área foliar específica en la similitud entre parcelas por condición experimental. sd1= SLA con una desviación estándar entre 0,51-2,41mm²/mg; sd2= a SLA con una desviación estándar entre 2,41-10,9 mm²/mg; sd3= SLA con una desviación estándar entre 1,51-58,75, mm²/mg.

Discusión

La composición y abundancia de rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de dispersión, establecimiento y persistencia de las especies del sotobosque de plantaciones forestales son significativamente distintas al bosque nativo durante todas las etapas de plantación, refutando la hipótesis de que sólo serían diferentes a plantaciones cosechadas y jóvenes. Respecto a los rasgos funcionales de respuesta que determinan estas diferencias, todos los rasgos analizados, excepto masa de la semilla, altura máxima, propagación lateral y órganos de reserva, presentaron diferencias significativas en relación a su composición y abundancia de atributos entre las plantaciones forestales y el bosque nativo, lo que aprueba la hipótesis de que las principales diferencias entre plantaciones y bosque nativo estarían dadas por el tipo de dispersión de las especies, la tolerancia a la sombra y la capacidad de rebrote.

Los resultados obtenidos confirman que las plantaciones forestales ejercen un efecto selectivo sobre las comunidades biológicas locales al modificar su hábitat, formando bajo sus doseles un sotobosque que correspondería a un subconjunto del sistema original (Estades & Escobar, 2005). Sin embargo, en concordancia con los resultados obtenidos por Onaindia *et al.* (2013), al comparar plantaciones forestales de pinos con bosques naturales de robles (*Quercus robur*) en la Península Ibérica, las diferencias entre el sotobosque de las plantaciones y los bosques naturales disminuyen durante el proceso de sucesión natural, presentando las plantaciones adultas mayor similitud con los bosques naturales que plantaciones jóvenes, aunque las diferencias entre ambos siguen siendo significativas. Considerando sólo una aproximación taxonómica, Briones & Jerez (2007) indican que etapas intermedias y adultas de plantaciones forestales de *Pinus radiata* en la región del Bío-Bío (Chile) serían facilitadoras para el establecimiento de vegetación nativa en el sotobosque. A partir de los resultados obtenidos para cada etapa de plantación se determinó que la regeneración natural del sotobosque en plantaciones forestales de *Pinus radiata* pasaría por dos etapas distintas en relación a los rasgos funcionales de las especies presentes en el sotobosque. En plantaciones cosechadas y jóvenes las especies dominantes presentan una baja altura máxima, dispersión principalmente anemócora, intolerancia a la sombra y altas áreas foliares específicas, rasgos que también fueron reportados por Kasel *et al.* (2015) en plantaciones de coníferas australianas jóvenes. En plantaciones intermedias y adultas se observa un recambio de los rasgos funcionales

dominantes en la primera etapa. En estas etapas se vuelven más abundantes las especies con dispersión endozoocora, tolerancia y semi tolerancia a la sombra, de mayores alturas máximas y áreas foliares específicas más bajas. Este recambio de rasgos funcionales durante el desarrollo de las plantaciones forestales coinciden con la dinámica descrita por Onaindia *et al.* (2013) en plantaciones de pinos en la Península Ibérica, quienes atribuyen el aumento en la similitud entre el bosque nativo de roble y plantaciones adultas a una disminución de las especies generalistas presentes en etapas jóvenes de plantación y a procesos de colonización de especies propias del sotobosque nativo.

Rasgos funcionales asociados al proceso de dispersión

Se ha reportado que en la dinámica sucesional generada durante el desarrollo de una plantación forestal, las especies de dispersión anemócora son más abundantes en etapas tempranas de la plantación (Meers *et al.*, 2012; Kasel *et al.*, 2015; Aubin *et al.*, 2008) y que son luego reemplazadas principalmente por especies de dispersión zoócora (Hérault *et al.*, 2005, Eguigueren, 1999; Moles & Drake, 1999; Estades & Escobar, 2005). Los resultados obtenidos en esta investigación reafirman esta dinámica ya que son la anemocoría y la endozoocoría los síndromes de dispersión más habituales en el área de estudio, siendo más abundante la anemocoría en las primeras etapas de plantación, la que es luego reemplazada por la endozoocoría. En los bosques chilenos, la endozoocoría es un rasgo funcional clave en la dispersión de semillas ya que aproximadamente un 70% de las especies de matorral mediterráneo y bosque templado lluvioso presentan frutos carnosos dispersados principalmente por aves (Armesto *et al.*, 1987). A su vez, diversos autores indican que las plantaciones forestales pueden generar hábitat para especies de aves que se alimentan de frutos carnosos (Estades & Temple, 1999), lo que podría explicar en parte el aumento de especies de dispersión zoócora durante plantaciones forestales en etapas intermedias y adultas. La presencia de especies barócoras sólo en el bosque nativo puede atribuirse a que este tipo de especies presentan una capacidad de dispersión poco eficiente (Vittoz & Engler, 2007) limitada a los alrededores de sus plantas madres.

Rasgos funcionales asociados al proceso de establecimiento

Tolerancia a la sombra

La tolerancia a la sombra, identificada como uno de los rasgos que dirige la dinámica de las comunidades a partir de la capacidad de establecimiento de las especies según sus requerimientos lumínicos (Valladares & Niinemets, 2008), varía significativamente durante el desarrollo de la plantación. En plantaciones cosechadas y jóvenes dominan las especies intolerantes a la sombra, dando luego lugar principalmente a especies semitolerantes. La abundancia de especies tolerantes a la sombra en el sotobosque de plantaciones adultas es similar a la del sotobosque nativo, antecedente que concuerda con estudios que indican que las plantaciones forestales permiten el establecimiento de un sotobosque similar a un estadio sucesional intermedio del bosque nativo, lo que se ha reportado anteriormente en plantaciones chilenas (Estades & Escobar, 2005) y europeas (Gómez-Aparicio et al., 2009). Esto podría explicarse por los cambios en cobertura de dosel asociados al crecimiento de las plantaciones forestales, lo que promovería el establecimiento de especies nativas semitolerantes y tolerantes a la sombra en comparación a rodales jóvenes con baja cobertura de dosel (Zerbe et al., 2002), sugiriendo la existencia de algún tipo de facilitación de las plantaciones de edad intermedia – adulta al establecimiento de sotobosque nativo bajo sus doseles (Gómez-Aparicio et al., 2009).

Rasgos funcionales asociados al proceso de persistencia

Área foliar específica y variabilidad en el SLA

Altas áreas foliares específicas se relacionan directamente con el crecimiento relativo de las especies (Wilson et al., 1999), el que les confiere una mayor capacidad competitiva (Weiher et al., 1999). La variación intraespecífica de rasgos funcionales se relaciona con la capacidad de persistencia de las especies en ambientes con fuertes filtros ambientales (Maracahipesa et al., 2018), siendo la variabilidad en el área foliar específica uno de los rasgos que mejora el desempeño de las especies en múltiples entornos (Yan et al., 2016). En el área de estudio, las plantaciones forestales presentan durante todo su desarrollo especies con mayores áreas foliares específicas y variabilidad en sus áreas foliares específicas que las encontradas en el

sotobosque nativo, por tanto podría inferirse que las especies capaces de establecerse allí tiene mayor capacidad competitiva que las del bosque nativo. Cabe destacar que entre distintas etapas de plantación el área foliar específica y la variabilidad en el área foliar específica son significativamente mayores en etapas jóvenes de plantación que en plantaciones recién cosechadas, lo que podría ser interpretado como un aumento en la competencia entre especies en los primeros años de crecimiento de los pinos en relación en relación a plantaciones recién cosechadas. Durante el resto del desarrollo de la plantación la abundancia de altas áreas foliares específicas y su variabilidad disminuye, a partir de ello puede inferirse que también disminuye la competencia entre especies y que incluso, tal como indica Gómez-Aparicio et al. (2009), en etapas intermedias esta competencia entre especies podría ser reemplazada por una facilitación al establecimiento de especies en el sotobosque por los pinos plantados.

Capacidad de rebrote

Estudios previos indican que la capacidad de rebrote es una característica común en las especies presentes en el sotobosque de las plantaciones forestales (Frank & Finckh, 1997; Ramírez *et al.*, 1984; Gómez *et al.*, 2009), y que en las comunidades de plantas establecidas post cosecha, las especies con capacidad de rebrote son más importantes que aquellas regeneradas a partir de semillas (Yamagawa, 2006). El presente estudio concuerda con esta afirmación, ya que las especies con capacidad de rebrote aportan entre un 20 y un 50% a la estructuración de las comunidades en la primera etapa de plantación, alcanzando más de un 80% de esta contribución en la segunda etapa. Los resultados sugieren que el aumento en su aporte a la estructuración en las comunidades con la edad de la plantación se debe al aumento en la cobertura de dosel que favorecería el desarrollo de los ejemplares que rebrotan tolerantes a la sombra luego de la cosecha, los que se encontrarían con muy baja cobertura en plantaciones recién cosechadas y jóvenes debido a la tala y a las condiciones lumínicas poco favorables para la mayoría de estas especies. Este antecedente concuerda con investigaciones realizadas en plantaciones de coníferas en la región templado cálida de Japón, en donde Yamagawa & Ito (2006) destacan la importancia del rol de los individuos que rebrotan después de la cosecha mientras que Igarashi & Kiyono (2008) indican que la mayoría de las

especies de un bosque natural sustituido por plantaciones forestales de coníferas lograron sobrevivir en el sotobosque de la plantación debido a su capacidad de rebrote.

Implicancias para la restauración ecológica en plantaciones forestales

Desde la perspectiva de la restauración ecológica, y considerando que la mayor similitud entre un ecosistema degradado y el ecosistema de referencia implica un mayor potencial de restauración o capacidad de regeneración natural (Holl & Aide 2011; White & Walker 1997), los resultados de esta investigación indican que el potencial de restauración de bosque nativos en sitios con plantaciones forestales aumenta junto con la edad de la plantación. Sin embargo, por razones productivas es de esperar que los proyectos de restauración ecológica en plantaciones forestales se realicen post-cosecha. De acuerdo a este estudio, la etapa post-cosecha es la que presenta mayores diferencias con el ecosistema de referencia. En este contexto, los rasgos funcionales de respuesta asociados a la persistencia de las especies, en particular la capacidad de rebrote puede ser un rasgo clave en la capacidad de regeneración natural y por tanto en el potencial de restauración del bosque nativo en plantaciones forestales.



Referencias bibliográficas

Arévalo J. & Fernández-Palacios J. 2005. Gradient analysis of exotic *Pinus radiata* plantations and potential restoration of natural vegetation in Tenerife, Canary Islands (Spain). *Acta Oecologica* 27 (2005) 1–8

Armesto, J., Rozzi, R., Miranda, P., Sabag, C. 1987. Interacciones planta/frugívoro en bosques templados de Sudamérica. *Revista Chilena Historia Natural* 60: 321-336, 1987

Aubin, I., Messier, C., Boucharda, A. 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests?

Birch J., Newton A., Aquino C., Cantarello E., Echeverría C., Kitzberger T., Schiappacasse I. & Garavito N. 2010. Cost-effectiveness of dryland forest restoration evaluated by spatial analysis of ecosystem services. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 21925–21930 (2010).

Briones, R., Jerez, V., 2007. Efecto de la edad de la plantación de *Pinus radiata* en la abundancia de *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae) en la Región del Biobío, Chile. *Bosque* 28(3): 207-214, 2007

Brockerhoff, E., Jactel, H., Parrotta, J., Quine C. & Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity?. *Biodivers Conserv* (2008) 17:925–951

Chazdon R. 2008., Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320, 1458–1460

Clarke, K. & Gorley, R. 2006. *PRIMER V6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, 192 p.

Clarke P., Lawes M., Midgley J., Lamont B., Ojeda F., Burrows G., Enright N. & Knox K. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist* 197: 19–35

Clarke, K. & Warwick, R. 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edition. PRIMER-E:Plymouth. 176 p.

Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Días, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., ter Steege, H., Morgan, H., van der Heijden, M., Pausas, J & Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional trait worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003., 51, 335-380.

Cubbage, F., Diaz D., Yapura P. & Dube F. 2010. Impacts of forest management certification in Argentina and Chile. *For. Policy Econ.* 2010, 12, 497–504.

Dalling, J. & Hubbell, S. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 2002 90, 557 – 568

Díaz, S., Hodgson, JG., Thompson, K., Cabido M., Cornelissen, JHC., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rantomé, M., Shirvany, F., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295–304.

Eguigueren, E., 1995. Caracterización florística del sotobosque en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don de la provincia de Arauco, VIII Region. Facultad de Cs. Agrarias y Forestales U. de Chile. Tesis de grado Ingeniería Forestal.

Engst, K., Baasch, A., Erfmeier, A., Jandt, U., May, K., Schmiede, R., & Bruelheide, H. 2016. Functional community ecology meets restoration ecology: Assessing the restoration success of alluvial floodplain meadows with functional traits. *Journal of Applied Ecology* 53: 751-764.

Estades, C. & Temple, S. 1999. Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine. *Source Ecol. Appl.* 9, 573–585.

Estades, E. & Escobar, M., 2005. Los ecosistemas de las plantaciones forestales de pino de la cordillera de la costa. En: Smith-Ramirez, C., Armesto, J. & Valdovinos, C. (Eds.). *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*. Editorial universitaria.

Foster D., Swanson F., Aber J., Burke I., Brokaw N., Tilman D. & Knapp A. 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience* 2003, 53, 77–88.

Frank, D. & Finckh, M., 1997. Impactos de las plantaciones de pino oregón sobre la vegetación y el suelo en la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 191-211, 1997

Gómez-Aparicio, L., Zavala, M., Bonet, F. & Zamora, R. 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along gradients of climatic conditions, stand density and distance to seed sources. *Ecological Applications*.

Gómez, P., Hahn, S. & San Martín, J. 2009. Estructura y composición florística de un matorral bajo plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Chile Central. *Gayana Botánica* 66 (2) 256-268 2009

Grime J. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.

Hartley, M. 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 155 (2002) 81–95

Heinrichs, S., Schmidt, W., 2009. Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *For. Ecol. Manage.* 258, 667–678.

Hérault, B., Honnay, O. & Thoen, D. 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology* 2005 42, 536–54

Holl, K. & Aide, T. 2011. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecology and Management* 261 (2011) 1558–1563

Igarashi, T., Kiyono, Y., 2008. The potential of hinoki (*Chamaecyparis obtusa* [Sieb. Et Zucc.] Endlicher) plantation forests for the restoration of the original plant community in Japan. *For. Ecol. Manage.* 255, 183–192.

Kasel, S., Bell, T., Enright, N. & Meers, T. 2015. Restoration potential of native forests after removal of conifer plantation: A perspective from Australia. *Forest Ecology and Management* 338 (2015) 148–162

Laughlin, D.C. 2014. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters* 17: 771-784

Lindenmayer, D., Franklin, J. & Fischer, J. 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* 131 (2006) 433-445

Litton C. & Santelices R 1996. Comparación de las comunidades vegetales en bosques *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser en la Séptima Región de Chile. *Bosque* 1996, 17, 77–86.

Lust N., Kongs T., Nachtergale L. & De Keersmaeker L. 2001. Spontaneous ingrowth of tree species in poplar plantations in Flanders. *Ann. For. Sci.* 2001, 58, 861–868.

Maracahipesa, L., Carluccib, M., Lenzac, E., Marimonc, B., Marimon Jr. B., Guimarães,F., Cianciaruso, M. 2018. How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter- and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 34 (2018) 17–25

McFadden, T., Dirzo, R. 2018. Opening the silvicultural toolbox: A new framework for conserving biodiversity in Chilean timber plantations. *Forest Ecology and Management* 425 (2018) 75–84

Meers, T., Enright, N., Bell, T. & Kasel, S. 2012. Deforestation strongly affects soil seed banks in eucalypt forests: Generalisations in functional traits and implications for restoration. *Forest Ecology and Management* 266 (2012) 94–107

Metcalf DJ, Grubb PJ, Turner IM. 1998. The ecology of very small-seeded shade-tolerant trees and shrubs in lowland rain forest in Singapore. *Plant Ecol.* 134:131–49

Moles, A. & Drake, D. 1999. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand, *New Zealand Journal of Botany*, 37:1, 83-93

Mosandl, R., Kleintert, A., 1998. Development of oaks (*Quercus pétreea* (Matt.) Liebl) emerged from bird-dispersal seeds under old growth pine (*pinus silvestris* L.) stands. *For. Ecol. Manage.* 106, 35 - 44

Nagaike, T., Fujita, T., Dejima, S., Chino, T., Matsuzaki, S., Takanose, Y., Takahashi, K. 2012. Interactive influences of distance from seed source and management practices on tree species composition in conifer plantations. *Forest Ecology and Management* 283 (2012) 48–55

Onaindia, M., Ametzaga-Arregi, I., San Sebastian, M., Mitxelena, A., Rodriguez-Loinaz, G., Pena, L., Alday, J. 2013. Can understorey native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession?. *Forest Ecology and Management* 308 (2013) 136–144

Onaindia, M., & Mitxelena, A. 2009. Potential use of pine plantations to restore native forests in a highly fragmented river basin. *Ann. For. Sci.* 66 (2009) 305

Osunkoya OO, Ash JE, Hopkins MS, Graham AW. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. *J. Ecol.* 82:149– 63

Pausas J., Pratt R., Keeley J., Jacobsen A., Ramirez A., Vilagrosa A., Paula S., Kaneakua-Pia8 I. & Davis S. 2016. Towards understanding resprouting at the global scale. *New Phytologist* (2016) 209: 945–954

Pausas J. & Keeley J. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fireprone ecosystems. *New Phytologist* 204: 55–65.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S, Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich, D., Urcelay, C., Veneklaas, E., Reich, P., Poorter, L., Wright, I., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J., de Vos, A., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J., Thompson, K., Morgan, H., ter Steege, H., van der Heijden, M., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M., Conti, G., Staver, A., Aquino, S. & Cornelissen, J. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61, 167–234

Poorter L, Rose SA. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits:

a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142:378–87

Ramírez, C., Figueroa, H., Carrillo, R. & Contreras, D. 1984. Estudio fitosociológico de los estratos inferiores en un bosque de pino (Valdivia, Chile). *Bosque* 5(2): 65-81, 1984

Rosenfield, M. & Müller, S. 2017. Predicting restored communities based on reference ecosystems using a trait-based approach. *Forest Ecology and Management* 391 (2017) 176–183

Saure H., Vetaas O., Odland A. & Vandvik V. 2013. Restoration potential of native forests after removal of *Picea abies* plantations. *Forest Ecology and Management* 305 (2013) 77–87"

Schmidt-Shultz, A., Huss, K., 1998. Wiederbewaldung von Fichtern-Sturmwurfflächen auf vernasenden Standorten mit Hilfe von Pioniergeholzen. In: Fisher, A. (Ed), *Die*

Shono K., Cadaweng E. & Durst P. 2007. Application of assisted natural regeneration to restore degraded tropical forestlands. *Restor. Ecol.* 15, 620–626

Stuble, K.L., Fick, S.E. & Young, T.P. (2017) Every restoration is unique: testing year effects and site effects as drivers of initial restoration trajectories. *Journal of Applied Ecology*, doi:10.1111/1365-2664.12861.

Suding, K., Lavorel S., Chapin F., Cornelissen J, Díaz S. & Garnier E. et al. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob. Change Biol.*, 14, 1125–1140.

Suding, K. 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42, 465– 487.

Valladares, F. & Niinemets, U. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 39, 237-257

Van Andel, J., Aronson, J., 2006. *Restoration ecology: the new frontier*. Blackwell Publishing Malden, MA.

Vittoz, P. & Engler, R. 2007. Seed dispersal distances: a simplification for data analyses and models. *Botanica Helvetica* 117: 109-124

Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. & Eriksson O., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620, 1999

Weiher E., Clarke G., & Keddy P. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.

Westoby, M. 2007. Generalization in functional plant ecology: the species-sampling problem, plant ecology strategy schemes, and phylogeny. In *Functional Plant Ecology* (eds. Pugnaire F. & Valladares F.). CRS Press, Washington, D.C., pp. 685–703.

Wickel, A., Benebdellah, B., Kussnre, R., Rajanow, S., 1998. Walldumbau und Wiederbewaldung im Osterzgebirge. *AFZ/Der Wald* 53, 949-952

Wilson P., Thompson K. & Hodgson J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* (1999), 143, 155±162

White, P. & Walker, J. 1997. Approximating Nature's Variation: Selecting and Using Reference Information in Restoration Ecology. *Restoration Ecology* Vol. 5 No. 4, pp. 338–349

Yamagawa, H., Ito, S., 2006. The role of different sources of tree regeneration in the initial stages of natural forest recovery after logging of conifer plantations in a warm-temperate region. *J. For. Res.* 11, 455–460.

Yan, Q., Gang, Q., Zhua, J., Sun, Y. 2016. Variation in survival and growth strategies for seedlings of broadleaved tree species in response to thinning of larch plantations: Implication for converting pure larch plantations into larch-broadleaved mixed forests. *Environmental and Experimental Botany* 129 (2016) 108–117

Zahawi R., Reid J. & Holl K. 20014. Hidden costs of passive restoration. *Restor. Ecol.* 22,284–287

Zerbe, S. 2002. Restoration of natural broad-leaved Woodland in central European sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management* 167 (2002) 27-42



CAPÍTULO II. Ensamble comunitario del sotobosque en plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don ²

Introducción

La regeneración natural asistida es considerada la aproximación más eficiente en términos ecológicos y económicos para restaurar ecosistemas degradados (Chazdon, 2017, Crouzeilles et al., 2017). Sin embargo, en algunos casos éstos no logran recuperarse por sí solos incluso si las amenazas se detienen. Bajos estas circunstancias se requiere superar o remover las barreras bióticas y/o abióticas que impiden la regeneración natural de las especies mediante actividades de restauración activa (Temperton et al. 2004, Holl & Aide 2010). Para abordar este desafío, la teoría de ensamble comunitario es un marco teórico apropiado, ya que propone que la formación de comunidades locales es un proceso por el cual las especies de un pool regional colonizan e interactúan entre ellas y con las especies establecidas, para formar las comunidades locales (HilleRisLambers et al., 2012). Este proceso está regido por tres filtros ecológicos que determinan la comunidad de plantas que logran colonizar y establecerse en sitios luego de una perturbación. Estos filtros son: a) filtros de dispersión, relacionados con la disponibilidad de propágulos para colonizar un sitio, b) filtros abióticos, impuestos por las

² Artículo en preparación. Autores: Patricia Letelier¹, Marcela Bustamante¹, Marela Lopez², Cara Nelson³, Alfredo Saldaña⁴. Filiaciones: ¹Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción; ²Dirección General de Género, Universidad del Bio Bio; ³W.A. Franke College of Forestry & Conservation. University of Montana.; ⁴Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.

condiciones ambientales del sitio que limitan el establecimiento de las plántulas (e.g., disponibilidad de luz, humedad, temperatura y sustrato, entre otros), y c) filtros bióticos, que influyen en el ensamble de las especies que colonizan mediante interacciones biológicas tales como competencia, facilitación o depredación (Weiher & Keddy, 1999). De esta forma, de un conjunto total de potenciales especies colonizadoras, sólo aquellas que logren sortear estos filtros de dispersión, abióticos y bióticos serán capaces de establecerse, lo que dependerá de sus rasgos funcionales de respuesta (Mouillot, 2013). Específicamente, los rasgos funcionales de respuesta de las especies, definidos como propiedades funcionales que determinan la respuesta de los organismos a condiciones ambientales tales como disponibilidad de recursos o disturbios (Suding *et al.*, 2008), son los que determinarán que especies lograrán sortear estos filtros y formar nuevas comunidades locales.

Las plantaciones forestales generan cambios ambientales en los ecosistemas (Lindenmayer *et al.*, 2003), modificando los filtros ecológicos e influyendo por tanto en el re-ensamble de las comunidades locales. Las especies con rasgos funcionales adaptados a estas modificaciones ambientales se volverán más abundantes, mientras que las menos adaptadas disminuirán en proporción o se verán excluidas. A su vez, otras especies del pool regional capaces de sortear estos filtros podrán colonizar y establecerse en la plantación (Salgado & Paz, 2016). Las plantaciones forestales generan un gradiente sucesional a lo largo del ciclo del manejo, desde la cosecha hasta las plantaciones de mayor edad. Las diferentes condiciones ambientales presentes a lo largo de esta sucesión pueden ser vistos como filtros ambientales impuestos por las plantaciones forestales, lo que produce distintos efectos sobre las especies nativas (Brockerhoff *et al.*, 2008; Onaindia *et al.*, 2013). Por ello es recomendable el monitoreo de las especies que se regeneran naturalmente en el sotobosque de las plantaciones destinadas a restauración ecológica en cada una de sus etapas de desarrollo (Nagaike *et al.*, 2012) y su comparación con los bosques nativos remanentes.

Las prácticas de manejo de la plantación, las condiciones ambientales de sitio y las características del paisaje circundante constituyen los principales filtros ecológicos presentes a

lo largo del gradiente de sucesión de la plantación forestal (Hartley, 2002; Lindenmayer *et al.*, 2003; Lindenmayer *et al.*, 2006). En relación a las prácticas de manejo, las frecuencias e intensidades de podas y raleos que se realizan a las plantaciones determinan la cantidad de desechos presentes bajo el dosel. Estas variables, junto con la edad de la plantación, determinan además la cobertura de dosel y por ende la disponibilidad de luz existente en el sotobosque, una de las variables más significativas a lo largo del gradiente sucesional de la plantación (Cummings & Rieds, 2008; Gómez-Aparicio *et al.*, 2009; Calviño-Cancela *et al.*, 2012). Por ejemplo, en plantaciones que presentan baja cobertura de dosel es posible encontrar herbáceas introducidas y especies leñosas con capacidad de regenerar vegetativamente (Gómez & San Martín, 2009), mientras que a mayor cobertura de dosel se observa una disminución en la diversidad de especies en el sotobosque, con un aumento en la proporción de aquellas tolerantes a la sombra con frutos carnosos y dispersión zoócora (Eguigueren, 1995; Moles & Drake, 1999; Héroult *et al.*, 2005; Estades & Escobar, 2005). Sin duda, la cosecha es una de las actividades de mayor impacto en la comunidad de especies establecidas en una plantación. Esta actividad elimina mecánicamente la mayoría de los individuos que pudieron establecerse en el sotobosque durante el desarrollo de la plantación (Hartley, 2002), mientras que la drástica apertura del dosel favorece su reemplazo por especies con semillas de menor masa y tamaño, de estatura baja y área foliar específica altas, corta esperanza de vida y dispersión anemócora (Meers *et al.*, 2012; Kasel *et al.*, 2015).

Variables a escala de sitio como la altitud en la que se encuentra la plantación, exposición y variables edáficas también tienen efectos en las comunidades locales que se desarrollan en el sotobosque de las plantaciones. Gómez-Aparicio *et al.* (2009) describieron una mayor diversidad de especies nativas en plantaciones a altitudes intermedias (1700 msnm), especialmente para el caso de especies del sotobosque que presentan frutos carnosos. Mientras que Estades & Escobar (2005) relacionaron positivamente la altitud de la plantación con la presencia de especies caducifolias y negativamente con la de especies esclerófilas. En plantaciones cosechadas, sitios de exposición norte y variables edáficas como nitrógeno disponible y humedad del suelo, se relacionaron negativamente con la abundancia de especies

con área foliar específica baja y semillas pequeñas (Kasel *et al.*, 2015). En plantaciones de la conífera *Picea abies*, especies anuales, perennes zoócoras y anemócoras se relacionaron negativamente con el pH del suelo, mientras que perennes pequeñas lo hicieron en forma positiva (Héroult *et al.*, 2005).

A escala de paisaje, la fragmentación y el efecto borde entre parches influyen en múltiples procesos ecológicos, incluyendo la regeneración natural de los ecosistemas (López-Barrera *et al.*, 2007). La distancia entre sitios perturbados y parches de bosque nativo, y la conectividad y contraste entre hábitats son factores determinantes en el proceso de regeneración natural. Distancias cortas facilitan el reclutamiento de especies nativas mientras que la conectividad y el contraste entre hábitats se relacionan con el grado de movimiento de los organismos en el paisaje (Forman & Godron, 1986). En plantaciones forestales se ha comprobado que la distancia entre los remanentes de bosque nativo y las plantaciones disminuye la riqueza de especies nativas (Kasel *et al.*, 2015), particularmente la abundancia de aquellas con dispersión zoócora (Héroult *et al.*, 2005; Gómez-Aparicio *et al.*, 2009; Kasel *et al.*, 2015). La conectividad forestal se ha relacionado en forma positiva con la abundancia de especies geófitas y de dispersión zoócora, y negativamente con la de especies anemófilas (Héroult *et al.*, 2015). Las especies de sucesión temprana producen muchas semillas pequeñas y las especies de sucesión tardía pocas semillas grandes (e.g., Foster & Janson 1985), las que son más a menudo dispersadas por animales, quienes facilitan la dispersión dirigida a sitios seguros (Jansen *et al.* 2008, Reid & Armesto, 2011).

Estos antecedentes muestran un reemplazo de especies con distintos rasgos funcionales de respuesta en el sotobosque durante la sucesión en las plantaciones forestales, lo que se explica por sus adaptaciones al ambiente cambiante producido por los filtros ambientales descritos. Especies con rasgos funcionales asociados a una estrategia de rápida adquisición de recursos prosperan en ambientes con alta disponibilidad de luz y nutrientes, propia de etapas tempranas de sucesión, mientras que las especies con rasgos asociados a un crecimiento lento, conservadoras en el uso de recursos dominan en ambientes con escasa luz y pobres en

nutrientes, características propias de etapas de la sucesión tardía (Reich et al. 2003, Poorter et al. 2004).

En este contexto la presente investigación se plantea la siguiente pregunta: ¿Cuáles son los filtros abióticos y los rasgos funcionales de respuesta que mejor explican las diferencias entre los ensambles de especies del sotobosque en distintas etapas de plantaciones forestales y remanentes de bosque nativo? Para responder esta pregunta se analizaron los rasgos funcionales de las especies presentes en el sotobosque de plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don, en distintas etapas de una plantación forestal y remanentes de bosque nativo en la comuna de Empedrado, Región del Maule, Chile.

Hipótesis

Los principales filtros abióticos al establecimiento de las especies en el sotobosque de plantaciones forestales estarán determinadas por los cambios en la disponibilidad de luz y nutrientes asociados su desarrollo. En etapas jóvenes de la plantación estos filtros favorecerán la regeneración de especies con rasgos funcionales de respuesta asociados a una estrategia adquisitiva en el uso de los recursos, mientras que en plantaciones adultas a especies con rasgos funcionales asociados una estrategia conservadora.

Objetivos

Objetivo general

Identificar cuáles son las variables ambientales que actúan como filtros abióticos en el ensamble comunitario del sotobosque presente en distintas etapas de plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don y cuáles son los rasgos funcionales de respuesta de las especies capaces de sortearlos.

Objetivos específicos

1. Describir las condiciones ambientales de distintas edades de plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don. y de remanentes de bosque nativo.
2. Identificar cuáles son las variables ambientales que actúan como filtros abióticos en el ensamble comunitario del sotobosque durante el desarrollo de plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don y los rasgos funcionales de respuesta de las especies capaces de sortearlos.



Materiales y Métodos

Área de estudio

El área de estudio corresponde al predio Hualos de Loanco, propiedad de la empresa MININCO S.A., ubicado entre los 35°27' y 35°33' latitud Sur, en la comuna de Empedrado, Región del Maule, Chile (Figura 1). Se encuentra bajo la influencia de la zona bioclimática mesomediterránea subhúmeda, con una temperatura promedio anual de 13,8°C con máximos medios de 18,7°C en los meses de Enero y Febrero y una mínima media, de 5,9°C en Julio y Agosto. La precipitación, concentrada en los meses de invierno, presenta un promedio anual de 774 mm, cantidad que puede acercarse a los 1.000 mm (Luebert & Pliscoff, 2005). La vegetación original del área corresponde al tipo forestal Roble-Hualo (Donoso, 1981) y al piso vegetacional bosque caducifolio mediterráneo costero de *Nothofagus glauca* y *Persea lingue* (Luebert & Pliscoff, 2006) y ha sido en su mayoría sustituida por plantaciones de *Pinus radiata* D. Don. El predio corresponde a un área de alto valor de conservación, encontrándose en parte destinado a restauración ecológica (Figura 1). Las comunidades vegetales que se encontraban representadas en los remanentes corresponderían mayoritariamente a “*bosque de hualo costero o bosque maulino*” y “*Canelo- Mirtáceas y matorral higrófilo*” (Luebert & Pliscoff, 2006), esta última asociada a cursos de agua y por ende considerada como zona de protección.

Sitios de muestreo

Los sitios de muestreo corresponden a parches de un tamaño igual o mayor a una hectárea con alguna de las siguientes cinco condiciones experimentales 1) Bosque Nativo (B): corresponde a los remanentes de bosque nativo de la comunidad “*bosque de hualo costero o bosque maulino*” ubicados dentro del predio Hualos de Loanco. La mayoría de estos parches de

bosque remanente tienen una estructura de renoval denso y presencia marginal de renoval semi-denso, abierto y matorral. En zonas de borde hay presencia de exóticas asilvestradas (*Pinus radiata* D.Don., *Acacia dealbata* Link y *A. melanoxylon* R. Br.). 2) Plantación joven (J): rodales de entre 2 y 4 años, plantados en sitios de segunda rotación a una densidad inicial de 900 árboles por ha., los que no han sido podados ni raleados.. 3) Plantación intermedia (I): rodales de entre 5 y 15 años, plantados en sitios de segunda rotación a una densidad inicial de 900 árboles por hectárea, durante esta etapa las plantaciones son sometidas a podas y raleos, alcanzando una densidad final de entre 500 y 700 árboles por ha. 4) Plantación adulta (A): plantaciones de entre 16 y 23 años, con una densidad de plantación de 900 árboles por ha. y una densidad final de entre 500 y 700 árboles por ha. Durante esta etapa las plantaciones no son podadas ni raleadas. 5) Plantación cosechada (C): plantaciones que fueron cosechadas durante el año 2014, luego de una primera rotación. Se seleccionaron 35 sitios en total, siete por condición experimental.

Muestreo

- ***Composición y abundancia de especies***

Se realizó un total de 35 parcelas, una por sitio de muestreo. Para ello se utilizaron parcelas anidadas de 150 m² (10 x 15 m), con 3 sub-parcelas de 50 m² (5 x 10 m) y 12 cuadrantes de 0,25 m² (0,5 x 0,5 m), en los cuales se registró especies vasculares y su cobertura expresada en porcentaje (Figura 2). En la parcela completa se muestreó cobertura de árboles mayores a 1,3 m de altura con respecto al suelo; en las dos sub-parcelas extremas se muestreó la cobertura de arbustos, trepadoras y regeneración arbórea de entre 0,5 y 1,3 m de altura; y en los 12 cuadrantes más pequeños se muestreó la cobertura de herbáceas y regeneración arbórea de menos de 0,5 m. Las coberturas por especie se calcularon como se indica en la Figura 3. La identificación de las especies se realizó en terreno, cuando éstas no pudieron ser reconocidas fueron llevadas al herbario de la Universidad de Concepción para su identificación. Las herbáceas correspondientes a la familia *Poaceae* fueron clasificadas como “gramíneas” debido a la ausencia de estructuras florales que permitieran su identificación durante la temporada de muestreo.

- **Rasgos funcionales por especie**

Para cada especie se determinó una selección de rasgos funcionales de respuesta a partir de los propuestos por Weither *et al.* (1999), Cornelissen *et al.* (2003) y Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013) (Tabla 1). Cada especie fue caracterizada a partir de los rasgos expuestos en la Tabla 1. Para ello se revisó bibliografía y se consultó muestras de herbario. Para estimar el área foliar específica y la variabilidad en el SLA se tomaron muestras de siete individuos por especie, cada muestra correspondió a cinco hojas adultas de un mismo individuo, los que se seleccionaron en forma aleatoria dentro del área de estudio, procurando no colectar más de un individuo por unidad de muestreo. Para cada muestra se calculó el área foliar específica como área foliar/peso seco. El área foliar fue calculada con fotografías digitales de las hojas analizadas en Image J, el peso seco de las muestras se tomó con una balanza de precisión de 4 decimales posterior al secado de las muestras en una estufa de aire forzado a 70°C por 72 hr. El área foliar específica de cada especie se consideró como el promedio de las siete muestras. La variabilidad del área foliar específica de cada especie se consideró como la desviación estándar entre de las siete muestras.

- **Variables ambientales**

Las cinco condiciones experimentales fueron caracterizadas a partir de variables ambientales de sitio, manejo forestal y paisaje (**Tabla 8**).

Tabla 8. Variables ambientales

Tipo de Variable	Variable	Abreviación	Unidad
	Nitrógeno	N	%
De sitio	Fósforo disponible	P	mg/kg
	Potasio	K	cmol+/kg

	Relación Carbono Nitrógeno	C/N	%
	Densidad Aparente del Suelo	DaS	Mg/m ³
	Capacidad de Almacenamiento de agua	CAA	%
De manejo	Apertura de dosel	AD	%
	Presencia de desechos de podas y raleos	D	cm
De paisaje	Conectividad (relación área/distancia de parches de bosque nativo aledaños)	ADB	km

La toma de muestras de variables ambientales se realizó en la misma parcela anidada destinada al muestreo de composición y abundancia de especies (Figura 2). Las variables de sitio, específicamente N, P, K y C/N se tomaron a partir de una muestra compuesta de suelo por parcela, dicha muestra correspondió a la mezcla de 3 sub-muestras extraídas en el centro de cada una de las subparcelas de 50 m². Estas sub-muestras se extrajeron con un barreno a una profundidad total de 40 cm. Para el cálculo de densidad aparente y capacidad de almacenamiento de agua se extrajo en un cilindro metálico de volumen conocido, una muestra de suelo entre los 5 y 10 cm de profundidad. Se tomó una muestra por sub-parcela de 50 m². Todas las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Suelos, Nutrición y Productividad Forestal Sustentable de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Concepción, donde fueron analizadas. Para las variables de manejo, la apertura de dosel se calculó utilizando fotografías hemisféricas tomadas con una cámara digital y un lente ojo de pez, siempre con la parte superior de la foto apuntando hacia el norte. Se tomó una foto por parcela, ubicada siempre en el centro de la misma. La apertura de dosel fue calculada con el software Gap Light Analyzer. El cálculo de los desechos de podas y raleos fue calculado como la altura sobre el suelo que alcanzó la presencia de desechos de podas y raleos (ya sea de origen antrópico o natural). Esta altura se midió en los 12 cuadrantes de cada parcela. El dato por parcela corresponde al promedio de las 12 alturas tomadas. La variable asociada a paisaje corresponde a una estimación de la conectividad entre hábitats, la que se relaciona con el grado de movimiento de los organismos en el paisaje (Forman & Godron, 1986). Esta estimación se realizó incluyendo la disponibilidad de parches de hábitat y la conexión entre

parches de hábitat en una sola medida, considerando que la disponibilidad de hábitat para una especie puede ser baja si los parches están mal conectados, pero también si el hábitat está muy conectado pero es escaso (Pascual-Hortal & Saura, 2006). Esta estimación de conectividad se calculó como una relación entre el área y la distancia a parches de bosque nativo adyacente, para ello se dividió el área total de todos los parches de bosque nativo adyacente a cada parcela dentro de un radio de análisis de 250 m por su distancia media a cada uno de estos parches. Se consideró como bosque nativo a aquellos parches cuya cobertura correspondió a “renoval de bosque nativo”, “bosque nativo mixto” y “matorral arborescente”, información que se obtuvo del “Catastro de Usos de Suelo y Recursos Vegetacionales” de la Corporación Nacional Forestal actualizado al año 2016 e información facilitada por MININCO S.A. El radio de análisis se determinó de acuerdo a los umbrales de dispersión de semillas por aves (Jordano, 2017). Los cálculos de área y distancia a parches de bosque nativo adyacente utilizados para hacer la estimación de conectividad se realizaron con el software ArcGis 10.4.1.

Análisis de datos

La información recopilada respecto a la composición y abundancia de especies, rasgos funcionales y variables ambientales por parcela se registró en tres matrices de datos, denominadas como matriz L (abundancia relativa de especies por parcela), matriz Q (rasgos funcionales por especie) y matriz R (variables ambientales por parcela). La matriz L contiene parcelas en las columnas y datos de abundancia relativa de especies, expresada en porcentaje en las filas, la matriz Q está compuesta por columnas que corresponden a rasgos funcionales y filas correspondientes a las especies de la matriz L y la matriz R está compuesta por variables ambientales en las columnas y parcelas en las filas. Cuando hubo alta variabilidad entre los datos de una variable, considerando como tal un coeficiente de variación (CV) mayor al 50% (McCune y Grace, 2001), está fue transformada logarítmicamente a partir de los siguientes criterios: cuando los datos tuvieron distribución normal (test Shapiro Wilks) y $CV < 50$ no fueron transformados; en caso de no tener distribución normal, si el menor dato dentro de una variable fue > 1 se aplicó logaritmo normal, con datos entre 0 y 1 se aplicó $\log(n+1)$ y con

presencia de datos entre 0 y 1 y con diferencias de más de un orden de magnitud se aplicó logaritmo con constante decimal (McCune y Grace, 2001).

Caracterización ambiental

Para identificar diferencias ambientales generales entre las distintas etapas de plantación y el bosque nativo se realizó un análisis multivariado de la varianza (MANOVA por sus siglas en inglés). El MANOVA contrasta la hipótesis nula de que todos los grupos analizados son similares, sin embargo, ya que las pruebas utilizadas para contrastar esta hipótesis nula son inexactas, se utiliza cuatro test para probarla (Wilks, Pillai, Lawley-Hotelling y Roy), asumiendo que si en tres de estas pruebas se rechaza la hipótesis nula se considera que existe diferencias significativas entre grupos (Johnson y Wicheren, 1998). Ya que el MANOVA es un test general que sólo indica si existen diferencias generales entre los grupos analizados, se realizó una comparación de medias para identificar cuáles son las condiciones experimentales que difieren en su composición y abundancia de rasgos funcionales, para lo que se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Hotelling. Posteriormente, y para identificar cuáles son las variables ambientales que determinan las diferencias entre condiciones experimentales se realizó análisis de varianza a cada una de las variables ambientales por separado, test LSD Fisher para variables con distribución normal y prueba de Kruskal Wallis para variables sin distribución normal. Los análisis se realizaron con el software InfoStat (Di Rienzo et al. 2008).

Relaciones entre variables ambientales y rasgos funcionales de respuesta

Para relacionar variables ambientales y rasgos funcionales se requiere identificar especies con un conjunto de rasgos funcionales que varían en respuesta a cambios o diferencias en las condiciones medioambientales de sus hábitats (Violle et al. 2007), lo que se realizó con un análisis multivariado de ordenación denominado RLQ que vincula simultáneamente la composición y abundancia de especies, rasgos funcionales y variables ambientales. Este análisis vincula los datos de las matrices R (variables ambientales por parcela) y Q (rasgos funcionales por especie) mediante la matriz L (abundancia relativa de especies por parcela). Para establecer este vínculo entre las tres matrices, se realizó en primer lugar un análisis de

correspondencias (AC) a la matriz L, el que arrojó una ordenación de parcelas y especies con sus respectivas puntuaciones para cada eje. Las puntuaciones correspondientes a la ordenación de las parcelas en el AC de la matriz L fueron utilizadas como peso de las filas de la matriz R para realizar un análisis de componentes principales (PCA) que generó una nueva ordenación de variables ambientales por parcela. A su vez, las puntuaciones correspondientes a las especies del AC de la matriz L, fueron utilizadas como peso de las filas de la matriz Q para realizar una nueva ordenación, esta vez de rasgos funcionales por parcelas. Para esta ordenación se hizo un análisis Hill-Smith (Hill & Smith 1976) que permite utilizar un mix de variables continuas y categóricas (matriz Q de rasgos funcionales por especie). De esta forma el análisis RLQ permitió vincular las matrices R (variables ambientales) y Q (rasgos funcionales) mediante la matriz L (especies por parcela) (Dray et al., 2014).

Los resultados del análisis RLQ son representados en cuatro gráficos de ordenación en un espacio bidimensional: i. Ordenación de parcelas; ii. Ordenación de especies; iii. Ordenación de rasgos funcionales; y iv. Ordenación de variables ambientales. Estos cuatro gráficos independientes pueden ser interpretados simultáneamente, lo que permite identificar agrupaciones de especies que comparten un conjunto de rasgos funcionales, asociados a variables ambientales comunes a un grupo de parcelas.

Identificación de filtros ambientales

La ordenación obtenida con el análisis RLQ permitió identificar cuáles son las variables ambientales que podrían estar actuando como filtros abióticos en el ensamble comunitario del sotobosque de las plantaciones forestales y cuáles son los rasgos funcionales de respuesta de las especies que se ven limitados por estos filtros, sin embargo, ya que el RLQ es un análisis de ordenación que sólo permite encontrar tendencias, fue necesario determinar correlaciones significativas entre las variables ambientales y los rasgos funcionales de respuesta de las especies representados en los ejes del RLQ. Para ello se aplicó a los resultados del RLQ el análisis de la cuarta esquina siguiendo la propuesta de Dray et al. (2014). Este análisis entrega como resultado una matriz de correlación entre cada eje del gráfico de ordenación de rasgos funcionales obtenido del RLQ y cada variable ambiental. El análisis trabaja bajo el supuesto de que la composición y abundancia de especies es influenciada por las

condiciones ambientales del sitio y por los rasgos funcionales de las especies. Este supuesto es puesto a prueba con un test Monte-Carlo que evalúa la significancia global de las relaciones arrojadas por el RLQ. Debido a la cantidad de variables incluidas, el análisis de la cuarta esquina se realizó con 49.999 permutaciones y los valores p tuvieron que ser corregidos usando el método false discovery rate (Benjamini & Hochberg 1995). Los análisis fueron desarrollados utilizando el software R y el paquete “ade4”.



Resultados

Caracterización ambiental

Se observaron diferencias significativas en las condiciones ambientales analizadas entre el bosque nativo y las plantaciones forestales (con valores p en test Wilks, Pillai, Lawley-

Hotelling, y Roy $< 0,0001$ aplicados en con MANOVA). La prueba Hotelling de comparaciones múltiples con nivel corregido por Bonferroni (Alfa=0,05) (Tabla 9) permitió determinar que el bosque nativo es significativamente distinto a las plantaciones en sus distintos estados de desarrollo.

Por su parte, plantaciones cosechadas y jóvenes son similares entre sí y difieren significativamente de las plantaciones adultas. Las plantaciones intermedias no se diferencian del resto de las condiciones experimentales de plantación (Tabla 9).

Tabla 9. Prueba Hotelling de comparaciones múltiples

CE	N	CN	P	K	DaS	CAA	D	CO	
A	0,05	1,72	1,12	0,06	0,93	0,68	3,4	0,99	b
I	0,08	1,57	1,25	0,07	1,02	0,71	3,95	1,49	bc
J	0,05	1,61	1,48	0,07	1,08	0,72	2,28	1,89	c
C	0,07	1,5	1,07	0,06	1,07	0,66	3,16	1,99	c
B	0,09	1,4	1,29	0,09	0,78	0,44	1,82	1,09	a

Donde CE= condición experimental (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo). Abreviación de variables ambientales en Tabla 8. Error: Matriz de covarianzas común gl: 30. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

El análisis independiente de cada una de las variable ambientales (Tabla 10) permitió determinar que todas las condiciones ambientales de plantación son similares entre ellas y significativamente distintas al bosque nativo respecto a las siguientes variables: nitrógeno (%) presente en sus suelos, con un promedio de 0,16 % versus el 0,24 del bosque nativo; capacidad de almacenamiento de agua con un promedio de 5,35% en relación al 2,92% del bosque nativo. La conectividad con el bosque nativo también fue similar entre todas las condiciones de plantación (33 km promedio) y significativamente distinta a la registrada para el bosque nativo (14.530 km). La densidad aparente del suelo del bosque nativo y las plantaciones

forestales adultas es similar y corresponde en promedio a 0,85 mg/m³, valor significativamente menor al observado en plantaciones intermedias, jóvenes y cosechadas (1,05 mg/m³).

La cantidad de desechos presente en el suelo del bosque nativo es similar a la encontrada en plantaciones jóvenes y cosechadas, los que fluctúan entre 0,63 y 1,64 cm de altura, a su vez la cantidad observada en plantaciones jóvenes y cosechadas es similar a la presente en plantaciones adultas, siendo las plantaciones intermedias las con mayor cantidad de desechos sobre el suelo, los que, aunque aún similares a la cantidad presente en plantaciones adultas, alcanzan hasta 10,5 cm.

Finalmente, la apertura de dosel del bosque nativo, plantaciones adultas e intermedias son similares (12,9; 15,1 y 32,5 % respectivamente); las plantaciones jóvenes y cosechadas son las con mayores % de apertura de dosel (77,3 y 98,5 % respectivamente) (Tabla 11).

Tabla 10. Análisis de varianza entre bosque nativo y plantaciones forestales en distintos estados de desarrollo para cada una de las variables analizadas.

CE	N	C:N	P	K	DaS	CAA	D	CO	ADB
A	0,13 ^b	68,4 ^a	3,1 ^a	0,15 ^a	0,93 ^{ab}	5,07 ^a	4,1 ^{bc}	15,16 ^a	52,26 ^a
I	0,22 ^b	90,39 ^a	5,87 ^a	0,18 ^a	1,02 ^a	5,49 ^a	10,51 ^c	32,53 ^{ab}	25,58 ^a
J	0,13 ^b	39,95 ^a	4,88 ^a	0,17 ^a	1,08 ^a	5,69 ^a	1,03 ^{ab}	77,35 ^{bc}	13,3 ^a
C	0,17 ^b	33,83 ^a	2,89 ^a	0,15 ^a	1,07 ^a	4,97 ^a	1,74 ^{ab}	98,59 ^c	41,11 ^a
B	0,24 ^a	25,5 ^a	1,93 ^a	0,24 ^a	0,78 ^b	2,92 ^b	0,63 ^a	12,97 ^a	14.530 ^b
□	0,18	51,61	3,73	0,18	0,98	4,83	3,61	47,32	2932,85

Donde CE= condición experimental (A= plantación adulta; I= plantación intermedia; J= plantación joven; C= plantación cosechada; B= bosque nativo); □= valores promedio para cada variable entre todas las CE. Abreviación de variables ambientales en Tabla 8. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Análisis RLQ: relaciones entre variables ambientales y rasgos funcionales de respuesta

Los primeros dos ejes del análisis RLQ representan el 93,8 y 3,1% de la varianza total entre las matrices de rasgos funcionales y variables ambientales. Por tanto sólo se consideró el primer eje para la interpretación de los resultados por representar la mayor co-estructuración entre las tres matrices de datos. Para rasgos funcionales (matriz Q) y variables ambientales (matriz R) el primer eje del RLQ representa el 96% y 89 % de la varianza obtenida por los análisis de componentes principales realizados para analizar estas matrices en forma independiente, mientras que para la abundancia de especies (matriz L) el primer eje del RLQ sólo representa en un 62% la varianza obtenida en el análisis de correspondencias realizado a la matriz L (Tabla 12). Esta menor representación de la varianza de la matriz de especies que la de rasgos funcionales y variables ambientales obtenidas por el análisis RLQ, se debe a que este análisis busca maximizar la covarianza entre las matrices de rasgos funcionales y variables ambientales. En la tabla 12 se presenta los resultados generales del RLQ donde se indica la varianza representada por los dos primeros ejes en la ordenación de variables ambientales y de rasgos funcionales del análisis RLQ y la covarianza y correlación de ambas tablas mediante las puntuaciones del análisis de correspondencias realizado a matriz de especies (Panel A); la varianza representada por los dos primeros ejes de cada uno de los análisis realizados a las matrices de variables ambientales, especies y rasgos funcionales en forma independiente (Panel B); y la varianza explicada por los dos primeros ejes del análisis RLQ junto con el porcentaje en que estos representan la varianza obtenida en los análisis realizados a cada una de las matrices en forma independiente (Panel C).

Tabla 11. Resultados del análisis RLQ

A) Analisis RLQ							
Análisis	Varianza		Covarianza		Correlación		
	Eje 1 RLQ	Eje 2 RLQ	Eje 1 RLQ	Eje 2 RLQ	Eje 1 RLQ	Eje 2 RLQ	
R/RLQ	1,68	1,16	1,54	0,28	0,45	0,22	
Q/RLQ	2,02	1,08					

B) Análisis matrices por separado		
Análisis	Varianza	
	Eje 1	Eje 2
R/PCA	3,16	1,49
L/CA	0,72	0,55
Q/PCA (Hill-Smith)	4,27	2,1

C) Resumen Análisis RLQ		
Análisis	Varianza explicada (%)	
	Eje 1 RLQ	Eje 2 RLQ
RLQ	93,8	3,1
R/RLQ	89	91
L/RLQ	62	40
Q/RLQ	96	56

Donde: RLQ= análisis RLQ; R/RLQ = ordenación de variables ambientales obtenida con análisis RLQ; Q/RLQ= ordenación de rasgos funcionales obtenida con el análisis RLQ; L/RLQ= ordenación de especies obtenida con el análisis RLQ; R/PCA= análisis de componentes principales de la matriz de variables ambientales; L/CA= análisis de correspondencias de la matriz de especies; Q/PCA (Hill Smith)= análisis de Hill Smith de componentes principales de la matriz de rasgos funcionales.

En la ordenación obtenida con el análisis RLQ se observa una clara segregación entre las parcelas de bosque nativo y plantaciones adultas con las parcelas de plantaciones cosechadas y jóvenes. Plantaciones intermedias no presentan una segregación clara (Figura 13A).

El eje uno del RLQ se correlaciona positivamente con mayor relación entre área y distancia a otros parches de bosque nativo adyacentes y mayores concentraciones de nitrógeno y potasio

(Figura 14B; Tabla 14) y con los rasgos funcionales de dispersión barócora, tolerancia a la sombra y semillas de mayor masa (Figura 14A; Tabla 13), propios de especies como *Gevuina avellana*, *Citronella mucronata*, *Aextoxicom punctatum*, *Cryptocaria alba*, *Lageria rosea*, *Lardizabala biternata*, y *Sohora macrocara* (Figura 13B), más abundantes en bosque nativo, y con especies la dispersión endozoócora y capacidad de rebrote (Figura 14A; Tabla 7) propios de especies como *Gaultheria insana*, *Persea lingue*, *Peumus boldus*, *Luma apiculata*, *Lithraea caustica*, *Schinus montanus*, *Lomatia hirsuta*, *Ugni molinae*, *Herreria stellata*, *Baccharis obovata*, *Mutisia brachyantha* y *Escallonia pulverulenta* más abundantes en condiciones de plantaciones adultas (Figura 13B).

Las variables ambientales relacionadas negativamente con el eje uno del RLQ son mayor capacidad de almacenamiento de agua, altura de desechos de podas y raleos, relación carbono – nitrógeno, densidad aparentes de suelo y aperturas de dosel (Figura 14B;- Tabla 14), mientras que los rasgos funcionales relacionados con estas variables son dispersión anemócora, exócora o indefinida, especies sin capacidad de rebrote, intolerantes a la sombra, con altas áreas foliares específicas y alta variabilidad en sus áreas foliares específicas (Figura 14A;-Tabla 13), características propias de especies como la *Euhorbia pelus*, *Centaurium cachanlahuen*, *Hypericum caespitosum*, *Oxalis clandestina*, *Erodium cicutarium*, *Geranium core core*, *Gamochaeta chamissonis*, *Lobelia tupa*, *Leontodon saxatilis*, *Senecio sylbaticus*, *Linum bienne*, *Lotus subpinnatus*, *Sisyrinchium chilense* y gramíneas (Figura 13B) las que son más abundantes en plantaciones jóvenes y cosechadas (Figura 13A)

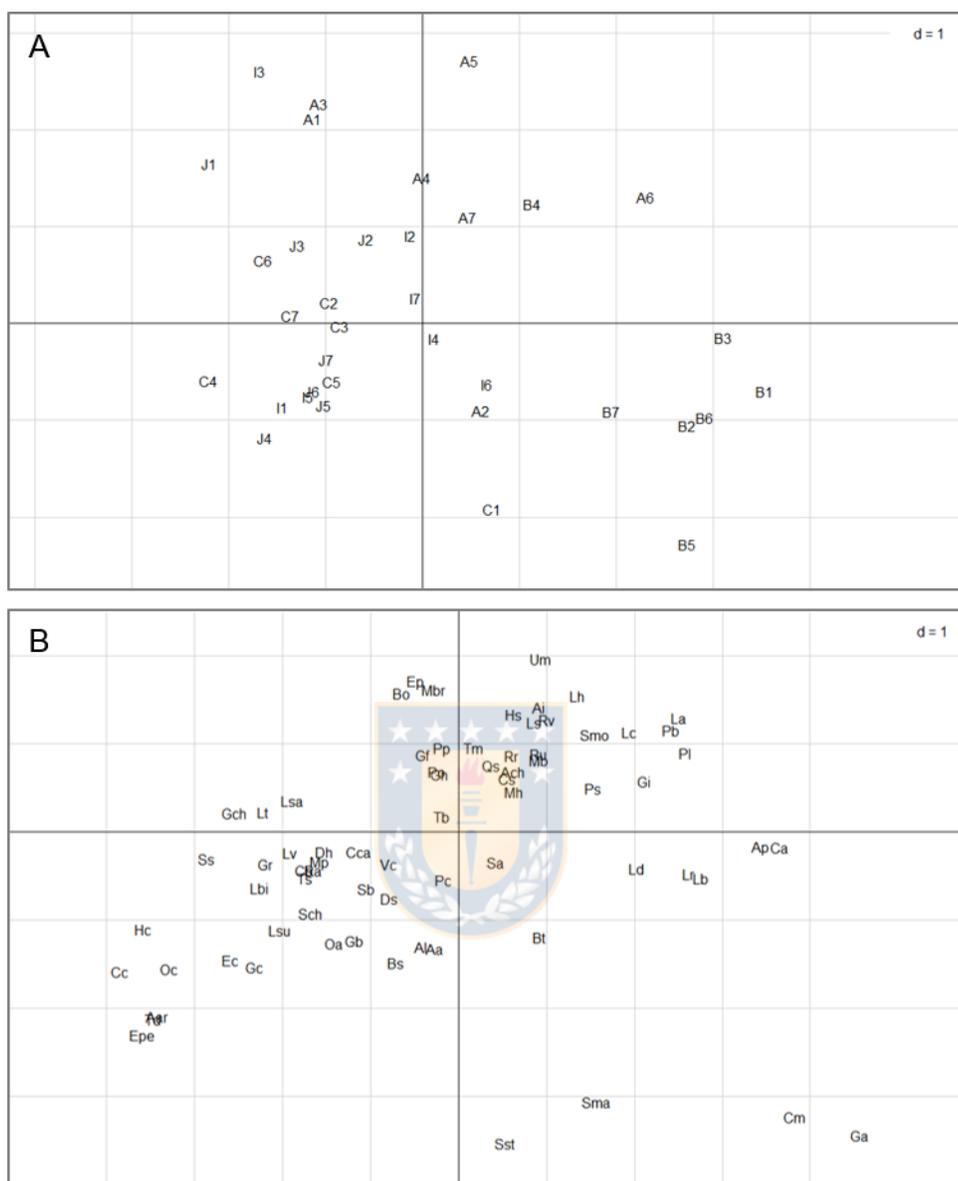


Figura 14. Análisis RLQ: ordenación de parcelas y especies a partir de análisis de correspondencias de la matriz L. A. Ordenación de parcelas (B1 a B7= parcelas en bosque nativo; A1 a A7 parcelas en plantaciones adultas, I1 a I7 en plantaciones intermedias, J1 a J7 en plantaciones jóvenes y C1 a C7 en plantaciones cosechadas). B. Ordenación de especies (abreviación de las especies en Anexo. Listado florístico y funcional)

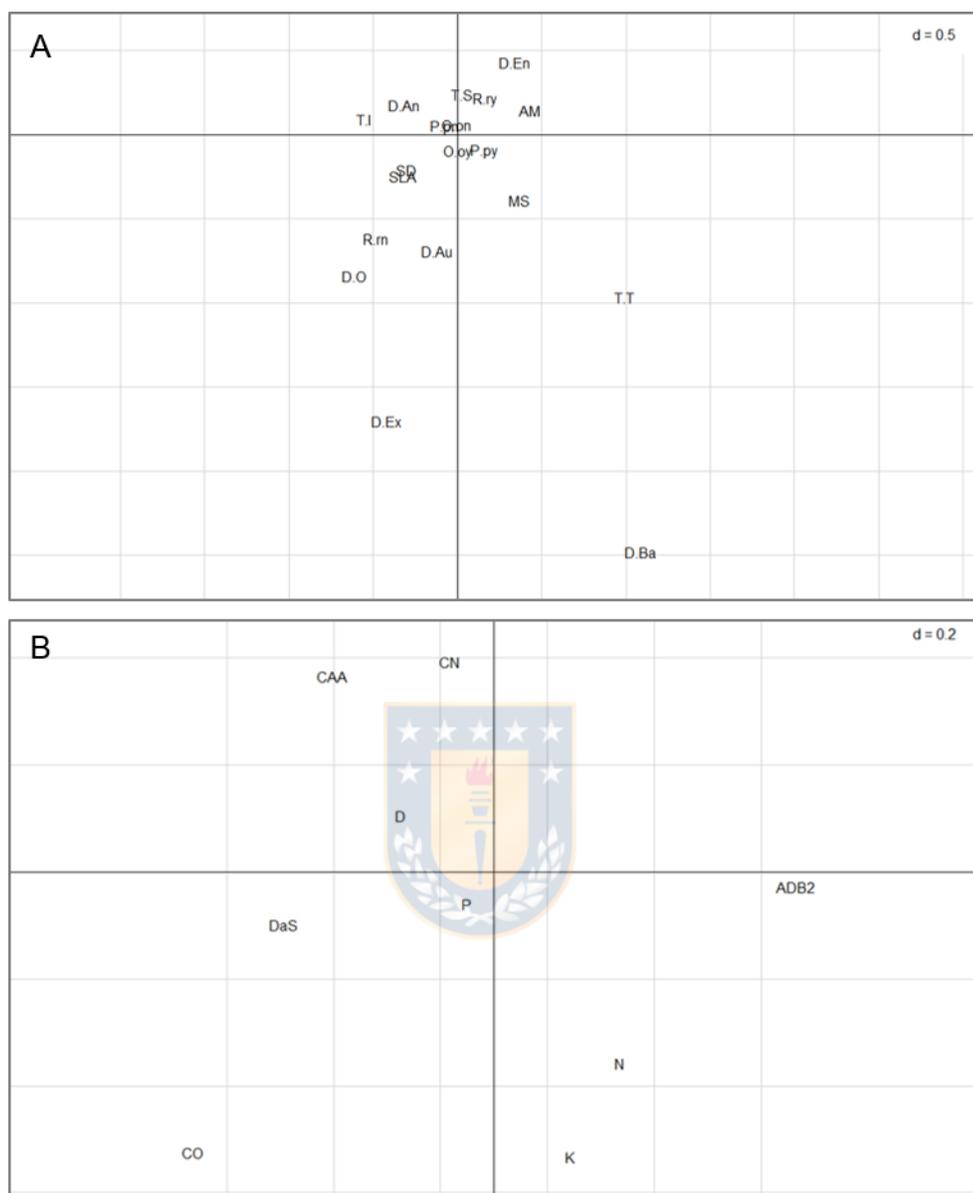


Figura 15. Análisis RLQ: ordenación de rasgos funcionales y variables ambientales. A. Ordenación de rasgos funcionales (Abreviación de rasgos funcionales en Tabla 1). B. Ordenación de variables ambientales (Abreviación de variables ambientales en Tabla 8).

Tabla 12. Puntuaciones de cada rasgo funcional para el primer eje del RLQ.

Rasgo Funcional	Eje 1 del RLQ
Dispersión barócora	1,086
Tolerancia a la sombra	0,993
Altura máxima	0,427
Masa de la semilla	0,365
Dispersión endozoócora	0,339
Capacidad de rebrote	0,1677
Propagación lateral	0,160
Tolerancia a la sombra	0,0271
Órganos de reserva	0,003
Sin órganos de reserva	-0,002
Sin propagación lateral	-0,079
Dispersión autócora	-0,119
Variabilidad en área foliar específica	-0,298
Dispersión anemócora	-0,317
Área foliar específica	-0,320
Dispersión exozoócora	-0,423
Sin capacidad de rebrote	-0,487
Intolerantes a la sombra	-0,556
Otros tipos de dispersión	-0,612

Observación: los rasgos funcionales se encuentran ordenados de mayores a menores puntuaciones obtenidas para el primer eje del RLQ.

Tabla 13. Puntuaciones de cada variable ambiental para el primer eje del RLQ

Variable ambiental	Eje 1 del RLQ
Conectividad	0,565
Nitrógeno	0,235
Potasio	0,144
Fósforo	-0,050
Relación carbono nitrógeno	-0,081
Desechos de podas y raleos	-0,174
Capacidad de almacenamiento de agua	-0,302
Densidad aparente de suelo	-0,393
Apertura de dosel	-0,563

Observación: las variables ambientales se encuentran ordenados de mayores a menores puntuaciones obtenidas para el primer eje del RLQ.

Análisis de la cuarta esquina: relaciones significativas entre variables ambientales y rasgos funcionales de respuesta de las especies del sotobosque

La matriz de correlación entre el primer eje del RLQ y cada variable ambiental arrojada por el análisis de la cuarta esquina, indica que sólo las variables ambientales densidad aparente del suelo, capacidad de almacenamiento de agua, apertura del dosel y conectividad se relacionan significativamente con este eje (Tabla 15). Lo que quiere decir que de todas las variables ambientales analizadas, solo estas explican la agrupación de rasgos funcionales de respuesta de las especies que se presenta en el análisis RLQ (Figura 14A).

Tabla 14. Coeficientes de correlaciones y valor p entre variables ambientales y el primer eje del análisis RLQ

Variables ambientales	Primer eje del RLQ	
	r	p
Nitrógeno	0,17	0,11
Fósforo	-0,03	0,76
Potasio	0,1	0,35
Relación carbono nitrógeno	-0.06	0,68
Densidad aparente de suelo	-0,29	0,001**
Capacidad de almacenamiento de agua	-0,23	0,03*
Desechos de podas y raleos	-0,13	0,22
Apertura del dosel	-0,42	0,0001**
Conectividad	0,43	0,0001**

Donde: r = coeficiente de correlación; p = valor de significancia. * p <0,05; ** p <0,01

Esto indica que especies caracterizadas por los rasgos funcionales de respuesta dispersión barócora o endozoócora, capacidad de rebrote, mayores alturas máximas y tolerancia a la sombra (rasgos funcionales con puntuaciones positivas para el primer eje del RLQ) se relacionan positiva y significativamente con la conectividad a parches de bosque nativo remanente. Mientras que especies caracterizadas por presentar dispersión exozoócora y/o otros tipos de dispersión, intolerancia a la sombra, altas áreas foliares específica y variabilidad en sus áreas foliares específicas (rasgos funcionales con puntuaciones negativas para el primer eje del RLQ) tienen una relación significativamente positiva con densidad aparente del suelo, capacidad de almacenamiento de agua, apertura del dosel.

Discusión

El reemplazo de las especies a lo largo del gradiente sucesional presente en plantaciones forestales de *Pinus radiata* D. Don de distinta edad estuvo mediado por los filtros ambientales apertura de dosel, densidad aparente de suelo y capacidad de almacenamiento de agua del suelo, así como también por la conectividad a parches de bosque nativo remanente. Las diferencias entre el bosque nativo y las distintas etapas de desarrollo de las plantaciones forestales en relación a estos filtros generaron un recambio de especies entre dos agrupaciones según sus rasgos funcionales de respuesta. Un primer grupo, propio de las especies presentes en etapas juveniles de plantación, se caracteriza por tener dispersión anemócora o exócora, ser intolerantes a la sombra, con altas áreas foliares específicas y alta variabilidad en sus áreas foliares específicas (rasgos funcionales con puntuaciones negativas para el primer eje del RLQ). Un segundo grupo, más abundante en etapas intermedias y adultas de plantación se caracteriza por presentar dispersión barócora y endozoócora, tolerancia a la sombra, capacidad de rebrote, semillas de mayor masa y mayores alturas máximas (rasgos funcionales con puntuaciones positivas para el primer eje del RLQ).

Estrategias de vida de las especies del sotobosque en plantaciones forestales

Correlaciones inter-específicas entre los rasgos funcionales de las especies presentes en una comunidad son indicadores de estrategias ecológicas. Las correlaciones pueden ser el resultado adaptativo de la selección natural que favorece combinaciones particulares de rasgos sobre otros, en cuyo caso el conjunto de rasgos a menudo se describe como "estrategia" ecológica (Westoby et al., 2002). De esta manera, el estudio de los rasgos funcionales y los compromisos entre rasgos funcionales permite explorar la compleja interacción entre diferentes estrategias de vida (Wright et al. 2007). El análisis RLQ permitió identificar dos agrupaciones de rasgos funcionales de respuesta a través del primer eje de la ordenación los que pueden asociarse a una estrategia de rápida adquisición de recursos (primer grupo) versus especies de estrategia conservativa en el uso de recursos (segundo grupo). Los rasgos funcionales de especies de estrategia adquisitiva se asocian a hojas con un bajo costo de construcción y altas tasas de fotosíntesis que maximizan la captura de recursos versus las

estrategia conservativa que implica hojas con un alto costo de construcción capaces de conservar mejor los recursos adquiridos permitiéndoles tolerar estrés y daño físico y (Wright et al. 2004). Desde otra perspectiva y a partir de la propuesta de estrategias de vida determinadas por Grime (1977, 2001) el primer grupo de rasgos funcionales de respuesta corresponde a especies de estrategias de vida competidora, adaptadas a hábitats con una baja intensidad de disturbios y estrés, y/o ruderal, adaptadas a hábitats con una alta intensidad de disturbios pero bajo estrés, mientras que el segundo grupo corresponde a especies de estrategia de vida tolerante, propia de especies adaptadas a ambientes con disturbios de baja intensidad, pero un alto estrés (Grime 1977, 2001). Resultados similares a los obtenidos en esta investigación son reportados en plantaciones de coníferas australianas por Kasel *et al.* (2015), quienes indican que en plantaciones recién cosechadas dominan especies de semillas pequeñas y dispersadas por el viento, las que disminuyen con el paso del tiempo dando lugar a especies con rasgos funcionales característicos de la estrategia de vida tolerante.

Filtros abióticos en el ensamble de especies del sotobosque en plantaciones forestales

Con base en los resultados obtenidos en esta investigación se puede inferir que las variables abióticas que actúan como filtros en la regeneración natural de bosque nativo en sitios de plantaciones forestales son aquellas que tienen relaciones significativamente negativas con la estrategia de vida dominante en el bosque nativo, correspondiente en este caso a especies de estrategia conservativa. Por tanto mayores aperturas de dosel, densidades aparentes de suelo y capacidad de almacenamiento de agua en las plantaciones, junto con una baja conectividad a parches de bosque nativo son variables que actúan como filtros a la regeneración natural del bosque nativo en sitios con plantaciones forestales.

Apertura de dosel

La apertura de dosel, que determina la disponibilidad de luz en el sotobosque, ha sido identificada como un factor determinante en el ensamble de la comunidad de plantas que logra desarrollarse en plantaciones forestales (Gómez-Aparicio et al., 2009, Kasel et al, 2015; Herault et al., 2005; Brown et al. ,2015; Frank & Finckh, 1997; Ramírez et al., 1984; Bravo-

Monasterio et al., 2016; Aubin et al 2010), siendo el rasgo funcional tolerancia a la sombra el que confiere la capacidad de establecimiento a las especies en relación a la disponibilidad lumínica (Valladares and Niinemets, 2008). Por tanto, las altas aperturas de dosel de plantaciones cosechadas y jóvenes impiden el establecimiento de especies tolerantes a la sombra y facilitan la llegada de especies de estrategia de vida adquisitiva, generalmente exóticas (Brown et al., 2015; Frank & Finckh, 1997; Ramírez et al., 1984; Hérault *et al.*, 2005; Meers et al 2010; Aubin et al 2010). Especies con estas estrategias tienen rasgos que les confieren una alta capacidad competitiva, como por ejemplo altas áreas foliares específicas, propias de especies de rápido crecimiento capaces de colonizar y acaparar rápidamente los recursos disponibles (Wilson et al., 1999) y una alta variabilidad en sus áreas foliares específicas, lo que les otorgaría una mayor plasticidad fenotípica para enfrentar cambios drásticos en sus condiciones ambientales (Yan et al., 2016). De esta manera, hasta aproximadamente el quinto año de plantación, junto con presentarse un filtro abiótico asociado a la disponibilidad de luz, también existe una mayor propensión a la competencia entre especies, lo que correspondería a un filtro biótico al establecimiento y persistencia de aquellas con estrategia conservativa.

Densidad aparente y capacidad de almacenamiento de los suelos

Además de las condiciones lumínicas favorables al establecimiento de especies con alta capacidad competitiva, las mayores densidades aparentes del suelo y la capacidad de almacenamiento también se han relacionado con rasgos funcionales propios de especies de estrategia de vida adquisitiva. Por ejemplo Asanok et al., (2013) encontraron una relación negativa entre el tamaño de las semillas y la densidad aparente del suelo en comunidades boscosas restauradas en el norte de Tailandia, siendo las especies de semillas pequeñas, más abundantes en suelos más densos. Respecto a la relación negativa identificada en este estudio entre rasgos asociados a especies tolerantes al estrés y la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo, se presume que esta podría deberse a que especies pioneras de semillas pequeñas suelen germinar en sitios comparativamente más húmedos que especies con semillas

de mayor tamaño (Daws et al., 2008), lo que favorecería el establecimiento de especies de semillas pequeñas en condiciones de mayor humedad.

Características del paisaje circundante

Respecto al paisaje circundante, la distancia a parches de bosques nativos adyacentes determina la probabilidad que tiene la plantación de recibir propágulos de especies nativas (Parrota, 1995; Keenan et al., 1997). A mayores distancias disminuye la riqueza de especies nativas (Kasel et al., 2015), particularmente la abundancia de aquellas con dispersión zoócora (Hérault et al., 2005; Gómez-Aparicio et al., 2009; Kasel et al., 2015). A su vez, el tamaño de los parches de bosque nativo adyacente se relaciona positivamente con la riqueza de especies (Ulbrich et al., 2009). La presencia de aves frugívoras en plantaciones forestales (vectores de semillas de dispersión zoócora) es influenciada por la vegetación adyacente, a mayor contacto entre la plantación y parches de vegetación nativa, las aves frugívoras son más abundantes, lo que tiene una relación positiva con la lluvia de semillas de dispersión endozoócora que reciben las plantaciones (Zamora et al., 2010). Esta tendencia también se observó en el área de estudio, en la que se identificó una relación positiva entre el área/distancia a parches de bosque nativo adyacente y especies nativas de estrategia de vida tolerante con dispersión endozoócora. De esta manera, parches pequeños y/o lejanos (una baja relación área/distancia a remanentes de bosque nativos adyacentes) implican un filtro a la dispersión de estas especies. Además de la relación área/distancia a bosque nativos adyacentes, la apertura de dosel también se relaciona con la dispersión de semillas endozoócoras. Menores aperturas de dosel en plantaciones forestales facilitarían la llegada de aves dispersoras de semillas de frutos carnosos (Tomasevic & Estades, 2008), sin embargo los monocultivos de pinos son poco atractivos para muchos animales dispersadores de semillas ya que carecen de los recursos alimentarios adecuados (Zamora et al., 2010). En general, las especies de frutos carnosos son generalmente tolerantes a la sombra (Herrera, 1995), por lo que éstas tendrán mayores probabilidades de germinar y establecerse en condiciones con menores aperturas de dosel propias de plantaciones intermedias y adultas (Gómez-Aparicio et al. 2009; Mendoza et al., 2009). Por tanto, en condiciones de plantaciones jóvenes o recién cosechadas con altas relaciones área/distancia a

parche nativo, en las que esta variable no implica una barrera para la dispersión de semillas endozoócoras, la apertura de dosel si podría implicar un filtro para su establecimiento debido a que especies de fruto carnoso suelen ser sombra-tolerantes.

Implicancias para restauración de plantaciones forestales

La identificación de filtros abióticos en el proceso de ensamble comunitario permite evaluar el potencial de restauración de bosque nativo en plantaciones forestales. De esta forma, en plantaciones que presentan condiciones similares al bosque nativo en términos de la apertura de dosel, capacidad de almacenamiento de agua y densidad aparente de suelo, junto con una alta conectividad a remanentes de bosque nativo se puede indicar que la regeneración natural es una estrategia adecuada de restauración, de forma tal que bajo estas condiciones ambientales la restauración ecológica puede abordarse con medidas de regeneración natural asistida o regeneración pasiva. Por el contrario, cuando las condiciones ambientales de la plantación presentan mayores aperturas de dosel, mayor capacidad de almacenamiento de agua y densidad aparente del suelo, junto a una baja conectividad a parches de bosque nativo, será necesario realizar restauración activa. En estas condiciones deberá considerarse la modificación de estos filtros abióticos para lograr gatillar el proceso de regeneración natural o mediante el enriquecimiento con especies que presenten los rasgos funcionales que les permitan sortear estos filtros y establecerse en las plantaciones forestales destinadas a restauración, rasgos que deberán ser seleccionados en relación a la etapa de desarrollo en que ésta se encuentre.

Referencias bibliográficas

Asanok, L., Marod, D., Duengkae, P., Pranmongkol, U., Kurokawa, H., Aiba, M., Katabuchi, M., Nakashizuka, T. 2013. Relationships between functional traits and the ability of forest tree species to reestablish in secondary forest and enrichment plantations in the uplands of northern Thailand *Forest Ecology and Management* 296 (2013) 9–23

Aubin, I., Messier C., Boucharda, A. 2010. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests?

Benjamini, Y., & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society B* 57:289–300.

Bravo, P., Pauchard, A., Fajardo, A. 2016. *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community. *Biol Invasions*

Brockerhoff E., Jactel H., Parrotta J., Quine C. & Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity?. *Biodivers Conserv* (2008) 17:925–951

Brown N., Curtis T., & Adams E. 2015. Effects of clear-felling versus gradual removal of conifer trees on the survival of understorey plants during the restoration of ancient woodlands. *Forest Ecology and Management* 348 (2015) 15–22.

Calviño-Cancela M., Rubido-Bará M. & Etten E., 2012. Do eucalypt plantations provide habitat for native forest biodiversity? *Forest Ecology and Management* 270 (2012) 153–162

Chazdon, R., 2017. Landscape restoration, natural regeneration, and the forest of the future. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 102 (2)

Cornelissen J., Lavorel S., Garnier E., Días S., Buchmann N., Gurvich D., Reich P., ter Steege H., Morgan H., van der Heijden M., Pausas J and Poorter H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional trait worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003., 51, 335-380.

Crouzeilles R., Ferreira M., Chazdon R., Lindenmayer D., Sansevero J., Monteiro L., Iribarrem A., Latawiec A. & Strassburg B. 2017. Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. *Science Advances*, 3(11), e1701345.

Cummings J. & Rieds N. 2008. Stand-level management of plantations to improve biodiversity values. *Biodivers Conserv* (2008) 17:1187–1211

Dalling, J. & Hubbell, S. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 2002 90, 557 – 568



Daws, M., Crabtree, L., Dalling, J., Mullins, C. & Burslem, D. 2008. Germination Responses to Water Potential in Neotropical Pioneers Suggest Large-seeded Species Take More Risks. *Annals of Botany* 102: 945–951, 2008

Díaz S., Hodgson JG., Thompson K., Cabido M., Cornelissen JHC., Jalili A., Montserrat-Martí G., Grime JP., Zarrinkamar F., Asti Y., Band SR., Basconcelo S., Castro-Díez P., Funes G., Hamzehee B., Khoshnevi M., Pérez-Harguindeguy N., Pérez-Rontomé MC., Shirvany FA., Vendramini F., Yazdani S., Abbas-Azimi R., Bogaard A., Boustani S., Charles M., Dehghan M., de Torres-Espuny L., Falczuk V., Guerrero-Campo J., Hynd A., Jones G., Kowsary E., Kazemi-Saeed F., Maestro-Martínez M., Romo-Díez A., Shaw S., Siavash B., Villar-Salvador P. & Zak MR. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295–304.

Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C. (2008). InfoStat, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina

Donoso, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Corporación Nacional Forestal. Chile, 1981, pp 70

Dray, S., Choler, P., Doledec, S., Peres-Neto, P., Thuiller, W., Pavoine, S., Ter Braak, C. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1), 2014, pp. 14–21

Dray, S. & Legendre, P. 2008. Testing the species traits–environment relationships: The fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89(12), 2008, pp. 3400–3412

Eguigueren E., 1995. Caracterización florística del sotobosque en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don de la provincia de Arauco, VIII Region. Facultad de Cs. Agrarias y Forestales U. de Chile. Tesis de grado Ingeniería Forestal.

Estades E. & Escobar M., 2005. Los ecosistemas de las plantaciones forestales de pino de la cordillera de la costa. En: Smith-Ramirez C., Armesto J. y Valdovinos C. (Eds.). Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. Editorial universitaria.

Forman R. & Godron M., 1986. *Landscape Ecology*. New York: John Wiley and Sons.

Foster S. & Janson C. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.

Freschet G., Cornelissen R., Van Logtestijn S. & Aerts R. 2010. Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98:362-373.

Gómez-Aparicio, L., Zavala, M.A., Bonet, F.A. & Zamora, R. (2009) Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along gradients of climatic conditions, stand density and distance to seed sources. *Ecological Applications*

Gómez, P., Hahn S. & San Martín J. 2009. Estructura y composición florística de un matorral bajo plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Chile Central. *Gayana Botánica* 66 (2) 256-268
2009

Grime J., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* Vol. 111, pp. 1169-1194.

Grime J., 2001. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd ed. John Wiley y Sons Ltda. 417 pp.

Guerrero P. & Bustamante R., 2007. Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantations in Chile? Evidence from field and laboratory experiments. *Forest Ecology and Management* 253 (2007) 97–102

Herrera, C. 1995. Plant–vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705–727.

Holl, K. & Aide, T. 2011. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecology and Management* 261 (2011) 1558–1563

Hartley M. 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 155 (2002) 81–95

Hérault B., Honnay O. & Thoen D. 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology* 2005 42, 536–54

HilleRisLambers J., Adler P., Harpole W., Levine J., & Mayfield M. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2012.43:227-248

Hill, M. & Smith, A. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25:249–255.

Johnson, R; Wichern, D. 1998. *Applied multivariate statistic analysis*. 4 ed. Upper Saddle, USA, Prentice

Hall.

Jansen P., Bongers F. & Van Der Meer P. 2008. Is farther seed dispersal better? Spatial patterns of offspring mortality in three rainforest tree species with different dispersal abilities. *Ecography* 31:43-52.

Jordano, P., 2017. Dispersal processes driving plant movement: range shifts in a changing world what is long-distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology* 2017, 105, 75–84

Kasel S., Bell T., Enright N. & Meers T. 2015. Restoration potential of native forests after removal of conifer plantation: A perspective from Australia. *Forest Ecology and Management* 338 (2015) 148–162

Keenan, R., Lamb, D., Woldring, O., Irvine, T., & Jensen, R. 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *Forest Ecology and Management* 99:117–131.

Lindenmayer D., Franklin J. & Fischer J. 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* 131 (2006) 433-445

Lindenmayer D., Hobbs R.J. & Salt D. 2003. Plantation forests and biodiversity conservation, *Australian Forestry*, 66:1, 62-66

López-Barrera F., Armesto J., Williams-Linera G., Smith-Ramírez C. & Manson R. 2007. Fragmentation and edge effects on plant-animal interactions, ecological processes and biodiversity. In *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forest of Montane México and temperate South America* (ed. A.C. Newton)

Luebert, F. Y P. Pliscoff. 2006. *Sinopsis bioclimática y vegetal de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 316 p.

McCune, B., Grace, J., 2002. *Analysis of Ecological Communities*. Glenden Beach. Oregon. ISBN 0-9721290-0-6

McFadden, T., Dirzo, R. 2018. Opening the silvicultural toolbox: A new framework for conserving biodiversity in Chilean timber plantations. *Forest Ecology and Management* 425 (2018) 75–84

Meers T., Enright N., Bell T. & Kasel S. 2012. Deforestation strongly affects soil seed banks in eucalypt forests: Generalisations in functional traits and implications for restoration. *Forest Ecology and Management* 266 (2012) 94–107

Mendoza, I., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R. & Matias, L. 2009. Seed limitation vs. establishment limitation of the woody plant community in a degraded Mediterranean landscape: implications for conservation. *Journal of Vegetation Science* 20:367–376.

Moles A. & Drake D. 1999. Potential contributions of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand, *New Zealand Journal of Botany*, 37:1, 83-93

Mouillot D., Graham N., Villéger S., Mason N. & Bellwood D. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances *Trends in Ecology & Evolution*, March 2013, Vol. 28, No. 3

Nagaike, T., Fujita, T., Dejima, S., Chino, T., Matsuzaki, S., Takanose, Y., Takahashi, K. 2012. Interactive influences of distance from seed source and management practices on tree species composition in conifer plantations. *Forest Ecology and Management* 283 (2012) 48–55

Onaindia, M., Ametzaga-Arregi, I., San Sebastian, M., Mitxelena, A., Rodriguez-Loinaz, G., Pena, L., Alday, J. 2013. Can understorey native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession?. *Forest Ecology and Management* 308 (2013) 136–144

Parrota, J. 1995. Influence of overstorey composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. *Journal of Vegetation Science* 6:627– 636.

Pascual-Hortal, L. & Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* (2006) 21:959–967

Pausas, J. 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 517-524, 1994

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S, Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M., Cornwell W., Craine J., Gurvich D., Urcelay C., Veneklaas E., Reich P., Poorter L., Wright I., Ray P., Enrico L., Pausas J., de Vos A., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J., Thompson K., Morgan H., ter Steege H., van der Heijden M., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M., Conti G., Staver A., Aquino S. and Cornelissen J. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61, 167–234

Poorter L., van de Plassche M., Willems S., & Boot R. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6:746-754.

Ramírez C., Figueroa H., Carrillo R. & Contreras D. 1984. Estudio fitosociológico de los estratos inferiores en un bosque de pino (Valdivia, Chile). *Bosque* 5(2): 65-81, 1984

Reich P. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275-301.

Reich P., Wright I., Cavender-Bares J., Craine J., Oleksyn J., Westoby M. & Walters M. 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164:S143-S164.

Reid S. & Armesto J. 2011. Interaction dynamics of avian frugivores and plants in a Chilean Mediterranean shrubland . 2011. *Journal of Arid Environments* 75 (2011) 221e230

Salgado B. & Paz H. 2016. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. In *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones* (ed. Salgado B.).

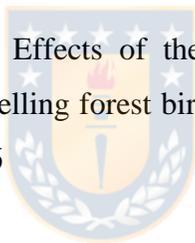
Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp.

Sterck F., Poorter L. & Schieving F. 2006. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist* 167:758-765.

Suding, K., Lavorel S., Chapin F., Cornelissen J, Díaz S. & Garnier E. et al. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob. Change Biol.*, 14, 1125–1140.

Temperton V., Hobbs R., Nuttle T. & Halle S., 2004. Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island Press, Washington, D.C., p. 439.

Tomasevic, J. & Estades, C. 2008. Effects of the structure of pine plantations on their “softness” as barriers for ground-dwelling forest birds in south-central Chile. *Forest Ecology and Management* 255 (2008) 810–816



Ulbrich, P., Rau, J. & Peña-Cortés, F. 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton (B. Aires)* vol.78 no.2

Valladares, F. and Niinemets, U. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 39, 237-257

Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882 892, 2007

Weiher E., Keddy P. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In *Assembly rules: perspectives, advances, retreats* (eds E. Weiher & P. Keddy), pp. 251–271. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Westoby M., Falster D., Moles A., Vesk P. & Wright I. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159. Wilson P., Thompson K. & Hodgson J. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* (1999), 143, 155±162

Wright I., Ackerly, D., Bongers F., Harms K., Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Mazer S., Muller-Landau H., Paz H., Pitman N., Poorter L., Silman M., Vriesendorp C., Weeb C., Westoby M. & Wright J. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany* 99:1003-1015.

Wright I., Reich P., Westoby M., Ackerly D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B., Lee T., Lusk C., Midgley J., Navas M., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Pryor L., Pyankov V., Roumet C., Thomas S., Tjoelker M., Veneklaas E. & Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.

Yan, Q., Gang, Q., Zhua, J., Sun, Y. 2016. Variation in survival and growth strategies for seedlings of broadleaved tree species in response to thinning of larch plantations: Implication for converting pure larch plantations into larch-broadleaved mixed forests. *Environmental and Experimental Botany* 129 (2016) 108–117

Zamora, R., Ho Dar, J., Mati´As, L. & Mendoza, I. 2010. Positive adjacency effects mediated by seed disperser birds in pine plantations. *Ecological Applications*, 20(4), 2010, pp. 1053–1060

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados obtenidos en esta investigación respecto a los rasgos funcionales y estrategias de vida de las especies que se desarrollan en plantaciones forestales y su relación con variables ambientales muestran tendencias similares a múltiples estudios desarrollados en plantaciones de coníferas en otras partes del mundo (Kasel *et al.*, 2015 en Australia; Onaindia *et al.*, 2013 en la Península Ibérica; Yamagawa & Ito, 2006 en Japón; Hérault *et al.*, 2005 en Noruega, entre otros). Esto corrobora que una aproximación funcional entrega resultados aplicables en distintas comunidades independiente de su composición florística (Díaz *et al.*, 2004).

La aplicación de estos resultados en proyectos de restauración ecológica se basa en que a partir de una caracterización de los rasgos funcionales de respuesta de las especies presentes en los sotobosques y de la identificación de los filtros ambientales que actúan en el proceso de regeneración natural del bosque nativo en las plantaciones forestales se puede estimar la capacidad de regeneración natural del bosque nativo y generar antecedentes para seleccionar y/o priorizar sitios para la restauración ecológica, además de identificar cuál es la intervención más adecuada para llevarla a cabo (regeneración natural asistida o restauración activa, McDonald *et al.* 2016). En aquellas plantaciones forestales con poca capacidad de regeneración natural, en las que se requiere realizar intervenciones activas, la aproximación funcional permite identificar los rasgos que facilitan el establecimiento de las especies a utilizar en siembra o plantación directa, aumentando las probabilidades de éxito de la restauración. A continuación se presenta una secuencia de pasos para orientar la selección del tipo de intervenciones a realizar y de las especies adecuadas para ello.

Indicaciones para definir el tipo de intervención a realizar (regeneración natural vs restauración activa) en restauración de plantaciones forestales

Plantaciones forestales en etapas intermedias y adultas con sotobosque desarrollado presentan una mayor similitud a parches de bosque nativo remanente que las plantaciones recién cosechadas o jóvenes, por lo que se espera un aumento en el potencial de restauración del bosque nativo con la edad de la plantación. Sin embargo, por razones económicas los

proyectos de restauración se ejecutan principalmente luego de la cosecha, en condiciones desfavorables para el establecimiento de las especies de estrategia de vida tolerante al estrés, características del bosque nativo.

Ya que las condiciones ambientales post cosecha generan filtros a la dispersión y establecimiento de las especies de estrategia de vida tolerante al estrés, la abundancia de los rasgos funcionales de respuesta asociados a la capacidad de persistencia de las especies nativas que lograron crecer y establecerse en el sotobosque de las plantaciones forestales se vuelve un factor clave para determinar su potencial de restauración. La presencia de especies con capacidad de rebrote en el sotobosque asegura tener individuos ya establecidos inmediatamente después de la cosecha, acelerando el proceso de regeneración natural. Si entre estas especies con capacidad de rebrote se encuentran especies tolerantes e intolerantes a la sombra en el sitio a restaurar, las posibilidades de obtener resultados exitosos mediante regeneración natural asistida aumentarán, ya que las especies intolerantes y semitolerantes crecerán más eficientemente en las condiciones de altas aperturas de dosel post-cosecha, y modificarán las condiciones ambientales generando rápidamente un estrato arbóreo que facilitará el crecimiento de los individuos y aumentará la cobertura de las especies rebrotadas y tolerantes a la sombra.

Otros rasgos que confieren capacidad de persistencia a la especies del sotobosque presentes en la plantación son altas áreas foliares específicas y alta variabilidad en áreas foliares específicas. El primero se relaciona con mayores tasas de crecimiento, aumentando la competitividad de los individuos rebrotados; mientras que el segundo les confiere una mayor capacidad de aclimatación ante la drástica apertura de dosel que implica la tala de los pinos. Se prevé que las plantaciones o condiciones post-cosecha que presenten estos rasgos funcionales tendrán una mayor capacidad de regeneración natural, por tanto sólo evitando agentes de daño se podría lograr resultados exitosos con una estrategia basada en la regeneración natural asistida. Por el contrario, se advierte que plantaciones forestales sin presencia de especies con capacidad de rebrote tienen escasas posibilidades de éxito mediante

regeneración natural asistida, por lo que se recomienda adoptar una estrategia de restauración activa. Para el caso particular de proyectos de restauración de plantaciones forestales en Chile con Bosque Maulino Costero como ecosistema de referencia las especies leñosas con capacidad de rebrote y mayores áreas foliares específicas son las intolerantes *Lobelia tupa*, *Escallonia pulverulenta* y *Sophora macrocarpa*; en las semitolerantes destacan las trepadoras *Proustia pyrifolia* y *Cissus striata* junto a *Aristolotelia chilensis*, *Nothofagus glauca* y *Podanthus ovatifolius*; para las tolerantes las especies que cumplen con estos requisitos son las trepadoras *Lapageria rosea* y *Lardizabala biternata* junto a *Lomatia dentata*, *Aextoxicom punctatum* y *Gevuina avellana*. El listado de especies leñosas nativas con capacidad de rebrote del ecosistema de referencia, ordenadas de mayor a menor área foliar específica se presentan en las Tablas 15,16 y 17. En el Apéndice 1 se presenta el listado completo de especies y rasgos funcionales presentes en el área de estudio.

Tabla 15. Especies leñosas intolerantes a la sombra con capacidad de rebrote.

Especie	Área foliar específica (mm ² /mg)
<i>Lobelia tupa</i> Donn ex Steud.	33,48
<i>Escallonia pulverulenta</i> (R et P.) Pers.	11,76
<i>Sophora macrocarpa</i> Sm.	11,63
<i>Maytenus boaria</i> Molina	10,33
<i>Quillaja saponaria</i> Mol.	9,15
<i>Baccharis obovata</i> Hook. & Arn.	9,15

Tabla 16. Especies leñosas semi-tolerantes a la sombra con capacidad de rebrote.

Especie	Área foliar específica (mm ² /mg)
<i>Proustia pyrifolia</i> DC.	28,34
<i>Aristolotelia chilensis</i> (Mol) Stuntz.	20,07
<i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav.	18,96
<i>Muehlenbeckia hastulata</i> var. <i>fascicularis</i> (Sm.) I.M.Johnst.	18,75
<i>Nothofagus glauca</i> (R.Phil) Krasser	16,68
<i>Podanthus ovatifolius</i> Lag.	15,84
<i>Gochnatia foliolosa</i> D.Don ex Hook. & Arn.	14,69
<i>Teucrium bicolor</i> Sm.	14,02
<i>Ribes valdivianum</i> Phil.	12,42
<i>Mutisia brachyantha</i> Phil.	11,34
<i>Herreria stellata</i> Ruiz & Pav.	9,85
<i>Azara integrifolia</i> Ruiz & Pav.	9,05
<i>Laurelia sempervirens</i> (Ruiz & Pav) Tul.	8,07
<i>Persea lingue</i> (Miers ex Bertero) Nees	7,80
<i>Luma apiculata</i> (DC.) Burret	7,77
<i>Peumos boldus</i> Molina	6,94
<i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels	6,16
<i>Lithraea caustica</i> Hook. & Arn.	6,14
<i>Schinus montana</i> (Phil.) Engler	5,89
<i>Ugni molinae</i> Turcz.	4,87

Tabla 17. Especies leñosas tolerantes a la sombra con capacidad de rebrote.

Especie	Área foliar específica (mm²/mg)
<i>Lapageria rosea</i> Ruiz & Pav.	13,25
<i>Lardizabala biternata</i> Ruiz & Pav.	10,30
<i>Lomatia dentata</i> R.Br.	8,47
<i>Aextoxicom punctatum</i> Ruiz & Pav.	8,43
<i>Gevuina avellana</i> Molina	8,12
<i>Cryptocaria alba</i> (Mol.) Looser	6,71
<i>Citronella mucronata</i> (Ruiz & Pav) D.Don	6,25
<i>Gaultheria insana</i> (Molina) D.J.Middleton	5,99

Indicaciones para la selección de especies a utilizar en restauración activa de plantaciones forestales

Si en la plantación a restaurar es necesario realizar intervenciones activas, es recomendable comenzar con un enriquecimiento de especies nativas intolerantes a la sombra con estrategias de vida adquisitiva, ya que éstas presentan rasgos funcionales que les permiten establecerse en las condiciones post-cosecha. Para identificar las las especies de estrategia adquisitiva puede considerarse sus áreas foliares específicas, ya que mayores áreas foliares específicas indican una mayor tasa de crecimiento relativo (Tabla 15). Los resultados de este estudio indican además que especies endozócoras tienen limitantes a la dispersión, principalmente cuando los sitios a restaurar tienen una baja relación área/distancia a parches de bosque nativo adyacente Mientras que especies de dispersión barócoras, independiente de la relación área/distancia a parches de bosque nativo tienen escasas posibilidades de dispersión. Por ello, se recomienda asistir la llegada de especies endozócoras y barócoras a los sitios a restaurar ya sea generando

condiciones favorables para la llegada de aves dispersoras de semillas en el primer caso, o directamente mediante el enriquecimiento con especies de estas características. Se recomienda además, siempre considerar en la selección de especies aquellas con rasgos que confieran capacidad de persistencia, ya sea asociados a clonalidad como capacidad de rebrote, presencia de órganos de reserva o propagación lateral, mayores áreas foliares específicas y variabilidad en sus áreas foliares específicas u otros rasgos foliares que indiquen una mayor plasticidad fenotípica. Estos rasgos permitirán generar ensambles de especies resilientes (Oliver et al. 2015). Ya que las especies herbáceas juegan un papel esencial en el mantenimiento de la estructura y función de los ecosistemas forestales y se relacionan con la dinámica de regeneración y composición de los estratos superiores (Gilliam, 2007) es recomendable incluirlas en la selección de especies a utilizar en los proyectos de restauración.

La capacidad de rebrote que tienen las especies es uno de los rasgos que ayudan a potenciar la capacidad de regeneración natural del sotobosque que se establece bajo el dosel de las plantaciones forestales. Considerando la importancia clave de este rasgo, las plantaciones forestales que serán destinadas a restauración podrían empezar a ser manejadas con fines de restauración, mucho antes de que se realice la cosecha y que se deje el sitio libre para empezar el proceso. Como estrategia de restauración activa se podría considerar enriquecer la plantación con especies que rebrotan durante el ciclo del manejo, antes de la cosecha (Tablas 15, 16 y 17). De esta manera se generará un ensamble de especies que permanecerá después de la tala de los pinos, lo que permitirá restaurar el sitio post cosecha con una estrategia de regeneración natural asistida.

Para conocer la factibilidad de esta última propuesta se requiere abordar al menos dos líneas de investigación: desde el punto de vista de la factibilidad ecológica se requiere determinar cuánto crecimiento requieren las especies nativas con capacidad de rebrote para acumular suficiente carbono y asegurar su rebrote luego de la cosecha de la plantación forestal. Desde un punto de vista económico se requiere hacer estudios de la costo-efectividad de enriquecer el sotobosque para asegurar su capacidad de persistencia y aplicar regeneración natural asistida

post cosecha versus hacer actividades de restauración activa en un sitio cosechado con escasa capacidad de regeneración natural.



REFERENCIAS GENERALES

Brockerhoff E., Jactel H., Parrotta J., Quine C. & Sayer J. 2008. Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity?. *Biodivers Conserv* (2008) 17:925–951

Brown N., Curtis T., & Adams E. 2015. Effects of clear-felling versus gradual removal of conifer trees on the survival of understorey plants during the restoration of ancient woodlands. *Forest Ecology and Management* 348 (2015) 15–22.

Burrascano S., Keeton W., Sabatini F., & Blasi C. 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *Forest Ecology and Management*, 291, 458–479.

Burton J., Zenner E., Frelich L., & Cornett M. 2009. Patterns of plant community structure within and among primary and second-growth northern hardwood forest stands. *Forest Ecology and Management*, **258**, 2556–2568

Cubbage, F., Diaz D., Yapura P. & Dube F. 2010. Impacts of forest management certification in Argentina and Chile. *For. Policy Econ.* 2010, 12, 497–504.

Díaz, S., Hodgson, JG., Thompson, K., Cabido M., Cornelissen, JHC., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rantomé, M., Shirvany, F., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. & Zak, M. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295–304

Garnier E, Cortez J, Bille`s G, Navas M., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C. & Toussaint J. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–7

Gilliam F. 2017. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, Vol. 57, No. 10 (November 2007), pp. 845-858.

Grime J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 1998, 86, 902-910

Hammond D. & Brown V. 1995. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forest. *Ecology* 76. 2544-2561

Heinrichs, S., Schmidt, W., 2009. Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *For. Ecol. Manage.* 258, 667–678.

Hérault, B., Honnay, O. & Thoen, D. 2005. Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology* 2005 42, 536–54

Holling C.1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23

Holl, K. & Aide, T. 2011. When and where to actively restore ecosystems?. *Forest Ecology and Management* 261 (2011) 1558–1563

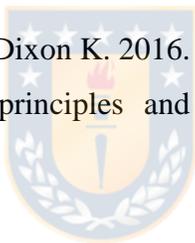
Kasel S., Bell T., Enright N. & Meers T. 2015. Restoration potential of native forests after removal of conifer plantation: A perspective from Australia. *Forest Ecology and Management* 338 (2015) 148–162

Keddy P. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164, 1992

Kenk G. & Guehne S. 2001. Management of transformation in central Europe. *Forest Ecology and Management* 151 (2001) 107-119

Lavorel S. & Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 2002 16 , 545–556

McDonald T., Gann G., Jonson J., & Dixon K. 2016. International standards for the practice of ecological restoration – including principles and key concepts. Society for Ecological Restoration, Washington, D.C.



McFadden, T., Dirzo, R. 2018. Opening the silvicultural toolbox: A new framework for conserving biodiversity in Chilean timber plantations. *Forest Ecology and Management* 425 (2018) 75–84

Nagaike, T., Fujita, T., Dejima, S., Chino, T., Matsuzaki, S., Takanose, Y., Takahashi, K. 2012. Interactive influences of distance from seed source and management practices on tree species composition in conifer plantations. *Forest Ecology and Management* 283 (2012) 48–55

Onaindia, M., Ametzaga-Arregi, I., San Sebastian, M., Mitxelena, A., Rodriguez-Loinaz, G., Pena, L., Alday, J. 2013. Can understorey native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession?. *Forest Ecology and Management* 308 (2013) 136–144

Oliver T., Heard M., Isaac N., Roy D., Procter D., Eigenbrod F., Freckleton R., Hector A., Orme C., Petchey O., Proença V., Raffaelli D., Blake Suttle K., Mace G., Martín-López B., Woodcock B. & Bullock J. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11) 673-684

Onaindia M., & Mitxelena A. 2009. Potential use of pine plantations to restore native forests in a highly fragmented river basin. *Ann. For. Sci.* 66 (2009) 305

Payn T., Carnus J.M., Freer-Smith P., Kimberley M., Kollert W, Liu S., Orazio C., Rodriguez L., Neves Silva L. & Wingfield M. 2015. Changes in planted forests and future global implications. *Forest Ecology and Management* 352 (2015) 57–67

Poorter L. & Markesteijn L. 2008. Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica* 40(3):321-331 2008

Rosenfield, M. & Müller, S. 2017. Predicting restored communities based on reference ecosystems using a trait-based approach. *Forest Ecology and Management* 391 (2017) 176–183

Sargent R. & Ackerly D. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 123–130.

Saure H., Vetaas O., Odland A. & Vandvik V. 2013. Restoration potential of native forests after removal of *Picea abies* plantations. *Forest Ecology and Management* 305 (2013) 77–87"

Scheller R., & Mladenoff D. 2002. Understory Species Patterns and Diversity in Old-Growth and Managed Northern Hardwood Forests. *Ecological Applications*, 12(5), 1329.

Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group. 2004. The SER International primer on ecological restoration. Society for Ecological Restoration International, Tuscon, Arizona.

Spiecker H. 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forest in Europe – Temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67 (2003) 55-65

Suding, K. 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42, 465– 487.

Suding, K., Lavorel S., Chapin F., Cornelissen J, Díaz S. & Garnier E. et al. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob. Change Biol.*, 14, 1125–1140.

Temperton V., Hobbs R., Nuttle T. & Halle S., 2004. Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island Press, Washington, D.C., p. 439.

Van Andel, J., Aronson, J., 2006. Restoration ecology: the new frontier. Blackwell Publishing Malden, MA.

Van Nieuwstadt M. & Sheil D. 2005. Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *Journal of Ecology* 2005 93, 191–201

Weiher E., Keddy P. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. In *Assembly rules: perspectives, advances, retreats* (eds E. Weiher & P. Keddy), pp. 251–271. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

White P. & Walker J. 1997. Approximating Nature's Variation: Selecting and Using Reference Information in Restoration Ecology. *Restoration Ecology* Vol. 5 No. 4, pp. 338–349

Yamagawa H., Ito S. & Nakao T. 2010. Restoration of semi-natural forest after clearcutting of conifer plantations in Japan. *Landscape Ecol Eng* (2010) 6:109–117

Zerbe S. 2002. Restoration of natural broad-leaved Woodland in central European sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management* 167 (2002) 27-42



APÉNDICE.

Listado florístico y funcional

ESPECIE ^[fuentes]	Abr.	D	AM	P	O	R	MS	SLA	SD	T
<i>Acaena argétea</i> ^[1;4;5]	Aa	Ex	0,35	y	y	y	2,42	12,11	1,73	S
<i>Anagallis arvensis</i> ^[11;12;13;14;15]	Aar	O	0,3	y	n	n	0,42	38,00	23,67	I
<i>Aristolotelia chilensis</i> ^[2;8;16;17;18;19]	Ach	En	4	n	n	y	13,00	20,07	4,95	S
<i>Azara integrifolia</i> ^[1;2;20;21;22;23]	Ai	En	3	n	n	y	1,99	9,05	2,22	S
<i>Alstroemeria ligtu</i> ^[3;7;9]	Al	Au	1,5	y	y	y	17,10	36,69	10,90	S
<i>Aextoxicom punctatum</i> ^[2;6;7;8]	A	En	20	n	n	y	370,00	8,43	0,92	T
<i>Baccharis obovata</i> ^[1;9;16;26]	Bo	An	3	n	n	y	0,06	9,15	1,36	I
<i>Bomarea salsilla</i> ^[1;8;27;28;29;53]	Bs	Au	2	y	y	y	13,73	49,35	17,99	S
<i>Boquilia trifoliolata</i> ^[1;16;27;30]	Bt	En	3	n	n	n	7,62	16,35	4,32	T
<i>Cryptocaria alba</i> ^[2;7;8]	Ca	En	15	n	n	y	789,00	6,71	0,53	T
<i>Conanthera biflora</i> ^[8;23;30]	Cb	O	0,3	n	y	y	0,58	8,49	6,99	I
<i>Centaurium cachanlahuen</i> ^[23;30;31]	Cc	O	0,4	n	n	n	0,04	28,88	30,89	I
<i>Cynara cardunculus</i> ^[23;33]	Cca	An	1,3	n	y	y	20,00	24,08	7,52	I
<i>Citronella mucronata</i> ^[2;7]	Cm	Ba	10	n	n	y	329,00	6,25	2,90	T
<i>Cissus striata</i> ^[7;16;23;32]	Cs	En	5	n	n	y	13,43	18,96	8,32	S
<i>Dioscorea humifusa</i> ^[9;23;30]	Dh	An	1,2	n	y	y	2,05	43,08	19,83	S

ESPECIE ^[fuentes]	Abr.	D	AM	P	O	R	MS	SLA	SD	T
<i>Dichondra sericea</i> ^[9;23;30;34]	Ds	Au	0,08	y	n	y	4,02	16,29	7,49	S
<i>Erodium cicutarium</i> ^[8;12;14;1530;35;36]	Ec	Au	0,6	n	n	n	0,42	26,16	13,43	I
<i>Escallonia pulverulenta</i> ^[8;9]	E	An	10	n	n	y	0,03	11,76	1,35	I
<i>Euhorbia pepus</i> ^[9;12;23;40]	Ee	O	0,3	n	n	n	0,76	61,27	58,75	S
<i>Gevuina avellana</i> ^[2;16;22;39;41;42]	Ga	Ba	18	y	n	y	1340,0	8,12	1,06	T
<i>Geranium berteroanum</i> ^[7;8;23;30;37;38]	Gb	Au	0,3	n	n	n	4,76	19,87	2,71	S
<i>Geranium core core</i> ^[16;23;30]	Gc	Au	0,2	n	n	n	1,99	18,88	8,62	I
<i>Gamochaeta chamissonis</i> ^[9;16;23]	Gch	An	0,5	n	n	n	0,03	18,44	3,61	I
<i>Gochnatia foliolosa</i> ^[8;9]	Gf	An	2	n	n	y	1,02	14,69	4,48	S
<i>Galium hypocarium</i> ^[1;16;30]	Gh	En	1,5	n	n	y	1,95	26,36	7,56	S
<i>Gaultheria insana</i> ^[1;9]	Gi	En	2	y	n	y	0,29	5,99	1,15	T
<i>Gramíneas</i> ^[16;23;47;56;59]	Gr	An	0,65	n	n	n	0,94	21,47	4,67	I
<i>Hypericum caesitosum</i> ^[16;23;30;32;38]	Hc	O	0,2	n	n	n	0,01	24,93	8,35	I
<i>Herreria stellata</i> ^[23;43]	Hs	An	10	n	n	y	1,54	9,85	1,70	S
<i>Luma aiculata</i> ^[2;6;16]	La	En	25	y	y	y	17,40	7,77	0,51	S
<i>Lardizabala biternata</i> ^[20;23;27]	Lb	En	10	n	y	y	140,94	10,30	2,53	T
<i>Linum bienne</i> ^[12;15;16;32;30;38]	Lbi	An	0,6	y	n	n	0,67	25,05	7,61	I
<i>Lithraea caustica</i> ^[2;8;22;32;44]	Lc	En	5	n	y	y	51,27	6,14	0,89	S

ESPECIE ^[fuentes]	Abr.	D	AM	P	O	R	MS	SLA	SD	T
<i>Lomatia dentata</i> ^[2;16;46]	Ld	An	10	y	y	y	7,40	8,47	2,56	T
<i>Lomatia hirsuta</i> ^[2;8;16;46]	Lh	An	15	n	n	y	4,70	6,16	0,63	S
<i>Lapageria rosea</i> ^[37;44;45]	Lr	En	6	y	y	y	26,21	13,25	1,49	T
<i>Laurelia sempervirens</i> ^[6;44;46]	Ls	An	20	n	n	y	3,30	8,07	3,45	S
<i>Leontodon saxatilis</i> ^[9;23]	Lsa	An	0,35	n	y	y	0,34	25,62	4,31	I
<i>Lotus subinnatus</i> ^[4;23]	Lsu	O	0,3	n	n	n	1,74	12,00	1,80	I
<i>Lobelia tupa</i> ^[1;7;8;9;23]	Lt	An	2	y	n	y	0,05	33,48	28,70	I
<i>Lactuca virosa</i> ^[23;30;28]	Lv	An	2	n	n	n	0,76	20,46	5,53	I
<i>Maytenus boaria</i> ^[2;7;8;16;32;46]	Mb	En	15	n	y	y	16,00	10,33	3,71	I
<i>Mutisia brachyantha</i> ^[9;23]	Mbr	An	2	n	n	y	0,06	11,34	1,20	S
<i>Muehlenbeckia hastulata</i> ^[7;8;23]	Mh	En	2,5	y	y	y	6,16	18,75	5,34	S
<i>Mentha pulegium</i> ^[23;47;49]	M	O	0,4	y	n	y	0,09	30,73	3,99	S
<i>Oxalis arenaria</i> ^[30;38]	Oa	Au	0,25	n	y	y	6,16	47,65	10,16	S
<i>Oxalis clandestina</i> ^[23;30;38]	Oc	Au	0,15	n	n	n	0,12	47,65	10,16	I
<i>Peumos boldus</i> ^[2;7;8;51]	Pb	En	20	n	y	y	95,10	6,94	0,80	S
<i>Pasithea caerulea</i> ^[7;8;11;30;46]	Pc	Au	0,5	y	y	y	2,93	17,20	2,93	S
<i>Persea lingue</i> ^[2;7;16;22;32;46]	Pl	En	30	n	n	y	690,00	7,80	1,86	S
<i>Podanthus ovatifolius</i> ^[1;9;21;23]	Po	An	4	y	n	y	0,71	15,84	8,27	S

ESPECIE ^[fuentes]	Abr.	D	AM	P	O	R	MS	SLA	SD	T
<i>Proustia pyrifolia</i> ^[7;8;9;23;27]	Pp	An	5	n	n	y	0,89	28,34	1,61	S
<i>Podocarpus salignus</i> ^[2;46]	Ps	En	20	n	n	n	45,00	8,04	1,03	S
<i>Quillaja saponaria</i> ^[7;8;23]	Qs	An	15	n	y	y	10,46	9,15	2,54	I
<i>Rumex acetosella</i> ^[12;16;38;40]	Ra	An	0,5	y	y	n	0,32	24,72	4,66	S
<i>Rosa rubiginosa</i> ^[23;52]	Rr	En	2,5	y	n	y	6,40	13,48	1,37	I
<i>Rubus ulmifolius</i> ^[11;12;16;40;54]	Ru	En	3	y	y	y	2,25	13,90	2,72	S
<i>Ribes valdivianum</i> ^[23;30;53]	Rv	En	2	y	n	y	1,39	12,42	1,09	S
<i>Sisyrinchium arenarium</i> ^[23;24;43]	Sa	Au	0,6	y	y	y	6,50	13,21	0,86	S
<i>Stachys bridgesii</i> ^[23;30;38]	Sb	O	0,3	y	n	y	1,81	19,54	4,38	S
<i>Sisyrinchium chilense</i> ^[7;23;43]	Sch	Au	0,35	y	y	y	0,55	24,68	10,70	I
<i>Sophora macrocara</i> ^[7;8;21;43;44;45]	Sma	Ba	3	y	y	y	387,00	11,63	6,84	I
<i>Schinus montana</i> ^[9;11;55]	Smo	En	3	n	n	y	47,20	5,89	2,41	S
<i>Senecio sylvaticus</i> ^[9;23;53]	Ss	An	0,6	n	n	n	0,10	24,68	10,70	I
<i>Senna stipulacea</i> ^[8;21;23]	Sst	Ba	2	n	n	n	73,28	24,51	6,79	S
<i>Teucrium bicolor</i> ^[7;8;21;23]	Tb	Au	1,5	n	n	y	0,63	14,02	2,75	S
<i>Trifolium dubium</i> ^[16;30;38;40;53]	Td	O	0,5	n	n	n	0,38	64,71	44,23	S
<i>Teline monspessulana</i> ^[4;40;57]	Tm	En	1,5	n	n	y	5,67	14,34	1,27	I
<i>Trifolium subterraneum</i> ^[30;38]	Ts	An	0,3	n	n	n	3,13	23,04	5,59	S

ESPECIE ^[fuentes]	Abr.	D	AM	P	O	R	MS	SLA	SD	T
<i>Ugni molinae</i> ^[2;16;39;58]	<i>Um</i>	En	1,7	y	n	y	0,07	4,87	1,74	S
<i>Viola caillaris</i> ^[21;23;38;43]	<i>Vc</i>	Au	0,25	y	y	y	0,27	21,62	3,06	S

Donde: Especie Abr.=abreviación del nombre científico utilizado en análisis; D=tipo de dispersión (An=anemocoría, Au=autocoría, Ba=Barocoría, En= endozoocoría, Ex=exoocoría, O=otros tipos de dispersión); AM=altura máxima (m); P=propagación lateral (y=con propagación lateral, n=sin propagación lateral); O= órganos de reserva (y=con órganos de reserva, n=sin órganos de reserva); R=capacidad de rebrote (y=con capacidad de rebrote, n=sin capacidad de rebrote); MS=masa de la semilla (mg); SLA= área foliar específica (mm²/mg); SD=variabilidad en el área foliar específica (mm²/mg); T= tolerancia a la sombra (T=tolerante a la sombra, S= semitolerante a la sombra, I= intolerante a la sombra)



Fuentes de información de rasgos funcionales

- [1] Riedemann P. & Aldunate G. 2011. Flora Nativa de valor ornamental, Identificación y Propagación Zona sur y austral. Editorial Jardín Botánico Chagual, Santiago, Chile. 526 p.
- [2] Donoso P., Donoso C., Azpiculeta M. 2013. Especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología (Ed. C. Donoso). Marisa Cúneo Ediciones, Santiago, Chile. 688p.
- [3] Ramírez M. 2011. Propagación del complejo *Alstroemeria ligtu* mediante semillas. Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo Ambiental. Facultad de Ciencias Escuela de pregrado Universidad de Chile. Santiago, 2011.
- [4] Datos de campo
- [5] Marticorena A. 2006. Revisión del género *Acaena* (Rosaceae) en Chile. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 412–454. 2006
- [6] Lusk C. & Kelly C. 2003. Interspecific variation in seed size and safe sites in a temperate rain forest. *New Phytologist* (2003) 158 : 535–541
- [7] Montenegro G., Gómez M., Díaz F. & Ginocchio R. 2003. Regeneration Potential of Chilean Matorral After Fire: An Updated View. En: Veblen T., Baker W., Montenegro G & Swetman T. (Eds.) 2003. *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer, New York, NY. 2003
- [8] Riedemann P. & Aldunate G. 2014. Flora Nativa de valor ornamental, Identificación y Propagación. Editorial Jardín Botánico Chagual, Santiago, Chile. 587 p.
- [9] BIEN Database. Botanical Information and Ecology Network. URL: [<http://bien.nceas.ucsb.edu/bien/>]
- [10] BROT 1.0: plant trait database for Mediterranean Basin species ES LA REF 12
- [11] Hoffman A. 1998. Flora silvestre de Chile zona central 4ta Edición. Fundación Claudio Gay. 254 p

- [12] Paula S., Arianoutsou M., Kazanis D., Tavsanoğlu Ç., Lloret F., Buhk C., Ojeda F., Luna B., Moreno JM., Rodrigo A., Espelta JM., Palacio S., Fernández-Santos B., Fernandes PM., and Pausas JG. 2009. Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90: 1420.
- [13] Harel D., Holzappel C. & Sternberg M. 2011. Seed mass and dormancy of annual plant populations and communities decreases with aridity and rainfall predictability. *Basic and Applied Ecology* Volume 12, Issue 8, December 2011, Pages 674-684
- [14] Castroviejo S., Aedo C., Cirujano S., Laínz M., Montserrat P., Morales R., Muñoz Garmendia F., Navarro C., Paiva J. & Soriano C. (eds.). 1997. Flora iberica 5. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- [15] Kattge J., Díaz S., Lavorel S., Prentice I., Leadley P., Bönsch G., Garnier E., Westoby M., Reich P., Wright I., Cornelissen J., Violle C., Harrison S., Van Bodegom P., Reichstein M., et al. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 2011 Sep; 17(9): 2905–2935.
- [16] Tellier S., Marticorena A., Macaya J., Bonnemaïson C. & Delaunoy J. 2014. Flora R.B. Huilo Huilo, Guía para la identificación de las especies Volumen II. Ed. Maval, Chile. 373 p.
- [17] Díaz I., Papic C. & Armesto J. 1999. An Assessment of Post-Dispersal Seed Predation in Temperate Rain Forest Fragments in Chiloé Island, Chile. *Oikos* Vol. 87, No. 2 (Nov., 1999), pp. 228-238
- [18] Litton C. & Santelices R. 2002. Early post-fire succession in a *Nothofagus glauca* forest in the Coastal Cordillera of south-central Chile. *International Journal of Wildland Fire*, 2002, 11, 115-125
- [19] Bravo S., Cueto V. & Amico G. 2015. Do animal-plant interactions influence the spatial distribution of *Aristotelia chilensis* shrubs in temperate forests of southern South America? *Springer, Plant Ecology*, 216; 3; 1-2015; 383-394
- [20] Peña E., comunicación personal, marzo 2016.
- [21] Riedemann P., Aldunate G. & Teillier S. 2014. Arbustos nativos de la zona centro-sur de Chile. Guía de Campo. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile, 308 p.

- [22] Acuña, M. 2001. Formulación de un protocolo de trabajo para el análisis de semillas de especies leñosas nativas. Memoria de título de Ing. Forestal. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Forestales. Santiago. Chile. 93 p.
- [23] Observaciones personales
- [24] Muñoz A. & Cavieres L. 2006. A multi-species assessment of post-dispersal seed predation in the central Chilean Andes. *Annals of Botany*. 2006 Jul;98 (1):193-201.
- [25] Calviño C., Fernández M. & Martínez S. 2016. The species of *Azorella* (*Azorelloideae*, *Apiaceae*) with extra-Argentinean distribution. *Darwiniana*, nueva serie 4(1): 57-82.
- [26] Galíndez G., Ortega-Baes P., Daws M., Sühring S., Scopel A. & Pritchard H. 2009. Seed mass and germination in *Asteraceae* species of Argentina. *Seed Sci. & Technol.*, 37, 786-790
- [27] Marticorena A., Alarcón D., Abello L. & Atala C. 2010. Plantas trepadoras, epífitas y parásitas nativas de Chile. *Guía de Campo*. Ed. Corporación Chilena de la Madera, Concepción, Chile, 291 p
- [28] Sanso A. & Xifreda C. 2001. Generic Delimitation between *Alstroemeria* and *Bomarea* (*Alstroemeriaceae*). *Annals of Botany*, Volume 88, Issue 6, December 2001, 1057-1069 p
- [29] Fundación R.A. Philippi de Estudios Naturales. URL: [<http://fundacionphilippi.cl/catalogo/bomarea-salsilla>]
- [30] Herbario Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- [31] Ministerio de Salud, Gobierno de Chile. 2010. Medicamentos herbarios tradicionales, 103 especies vegetales.
- [32] Marticorena C. & Rodríguez R. (eds.). 2011. Flora de Chile 3(1). Misodendraceae a Zygophyllaceae. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 148 pp.
- [33] Archontoulis S., Struik P., Yin X., Bastiaans L., Vos J. & Danalatos N. 2010. Inflorescence characteristics, seed composition, and allometric relationships predicting seed yields in the biomass crop *Cynara cardunculus*. *GCB Bioenergy* (2010) 2, 113–129

- [34] Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Red de Información Agropecuaria Nacional. Argentina.
URL:[<http://rian.inta.gov.ar/atlasmalezas/atlasmalezasportal/DetalleMaleza.aspx?pagante=CXF&idmaleza=23540>]
- [35] Herbario de la Universidad Pública de Navarra. URL:
[http://www.unavarra.es/herbario/htm/Erod_cicu.htm]
- [36] Olivares A., Johnston M. & Salas E. 2004. Distribución de la Precipitación y Producción de Semillas de Alfilerillo, *Erodium moschatum* (L.) L' Hér. Agricultura Técnica, v.64 n.3 Chillán julio, 2004
- [37] Turnbull L., Coomes D., Hector A. & Rees M. 2004. Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. *Journal of Ecology* 2004 92, 97–109
- [38] Thompson K., Jalili A., Hodgson J., Hamzeh'ee B., Asri Y., Shaw S., Shirvany A., Yazdani S., Khoshnevis M., Zarrinkamar F., Ghahramani M. & Safavi R. 2001. Seed size, shape and persistence in the soil in an Iranian ora. *Seed Science Research*, 11, pp 345-355
- [39] Armesto J., Díaz-Forestier J., Tejo Haristoy C. & Celis-Diez J. 2011. Botánica Ecológica: Guía de campo de la flora leñosa de Chiloé. Santiago. 162 pp.
- [40] Fuentes N., Sánchez P., Pauchard A., Urrutia J., Cavieres L. & Marticorena A. 2014. Plantas invasoras del centro-sur de Chile: Una Guía de Campo. Laboratorio de invasiones biológicas (LIB), Concepción, Chile.
- [41] Medel F., Donoso C. & Hallory S. 2004. Variación en *Gevuina avellana* Mol. En: Donoso C., Premoli A., Gallo L. & Ipinza R. (Eds.) 2004. Variación intraespecífica de las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 420 pp
- [42] González M., Szejner P., Donoso P. & Salas C. 2015. Fuego, madereo y patrones de establecimiento de bosques secundarios en el centro-sur de Chile: implicaciones para su manejo y restauración. *Cien. Inv. Agr.* 42(3): 427-441.
- [43] San Martín J., comunicación personal, septiembre 2017.
- [44] Paula S., comunicación personal, mayo 2017.
- [45] Centro de semilla forestal de Chile. Chile Seed. URL: [<http://www.chileseed.com/>]

- [46] Lusk C. & Laughlin D. 2016. Regeneration patterns, environmental filtering and tree species coexistence in a temperate forest. *New Phytologist* (2016)
- [47] D'hondt B. & Hoffmann M. 2010. A reassessment of the role of simple seed traits in mortality following herbivore ingestion. *Plant Biology* 13 (Suppl. 1) (2011) 118–124
- [48] Donoso C., Gallo L., Donoso P. & Azpilicueta M. 2004. Variación de *Nothofagus obliqua* (Mirb) Oerst. En: Donoso C., Premoli A., Gallo L. & Ipinza R. (Eds.) 2004. Variación intraespecífica de las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 420 pp
- [49] Matthei O. 1995. Manual de las Malezas que Crecen en Chile. Santiago. 545 pp
- [50] Weimberger P. & Ramirez C. 2001. Microclima y regeneración natural de Raulí, Roble y Coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*). *Bosque* 22(1):11-26-2001
- [51] Chacón P. & Muñoz A. 2007. Competitive abilities among seedlings of three tree species differing in seed size: A garden experiment using species of Chilean temperate forest, *New Zealand Journal of Botany*, 45:4, 593-603
- [52] Hoffmann A. 2005. Flora silvestre de Chile Zona Araucana. Ed. Fundación Claudio Gay. 257 p
- [53] Plants For A Future Species Database. URL:[<https://pfaf.org/user/Default.aspx>]
- [54] Jordano P. 1984. Seed Weight Variation and Differential Avian Dispersal in Blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos*, Vol. 43, No. 2 (Jul., 1984), pp. 149-153
- [55] Puig M. & Fernández P. 1994. Plantas de R. A. Philippi (1808-1904) en el herbario de la Comisión Científica al Pacífico (1862-1866) del Real Jardín Botánico de Madrid. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 53(1)
- [56] Osem Y., Perevolotsky A. & Kigel J. 2006. Size traits and site conditions determine changes in seed bank structure caused by grazing exclusion in semiarid annual plant communities. – *Ecography* 29: 11–20.
- [57] García R., Pauchard A., Cavieres L., Peña E. & Rodríguez M. 2010. El fuego favorece la invasión de *Teline monspessulana* (Fabaceae) al aumentar su germinación. *Revista chilena de historia natural* v.83 n.3 Santiago, 2010.

- [58] Smith-Ramírez C. Armesto J. & Figueroa J. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology* 136: 119–131, 1998.
- [59] EOL. Encyclopedia of Life. URL: [<http://eol.org/pages/1115532/overview>]

