

TRABAJO CIENTÍFICO

Influencia de variables ambientales en la ocurrencia de tres especies arbóreas del Bosque Neotropical Estacionalmente Seco del Noroeste de Argentina

Influence of environmental variables on the occurrence of three tree species in the Seasonally Dry Neotropical Forest of Northwest Argentina

F. D. Alabar^{1,2}; N. Politi^{1,3}; P. Názaró³; S. Y. Tejerina³; M. M. Amoroso⁴ y L. Rivera³

¹ Fundación para la Conservación y Estudio de la Biodiversidad (CEBio, www.cebio.org.ar), Pte. Roca 44, San Salvador de Jujuy, Jujuy, Argentina. E-mail: davidalabar@fca.unju.edu.ar

² Cátedra de Agroclimatología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Jujuy, Alberdi 47, San Salvador de Jujuy, Jujuy, Argentina.

³ Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Universidad Nacional de Jujuy, Av. Bolivia 1239, San Salvador de Jujuy, Jujuy, Argentina.

⁴ Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de Río Negro, Güemes 383, El Bolsón, Río Negro, Argentina.

Recibido en julio de 2025; Aceptado en noviembre de 2025

RESUMEN

Los árboles experimentan cambios en la tolerancia ambiental durante su ciclo de vida y los renovales generalmente toleran rangos de condiciones ambientales más estrechas que los adultos. Los objetivos fueron determinar (1) las variables ambientales y (2) el rango de las variables ambientales que influyen en la ocurrencia de renovales y adultos de *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina* y *Calycophyllum multiflorum* en el Bosque Pedemontano de las provincias de Jujuy y Salta, Argentina. Se incluyeron seis variables climáticas y una topográfica en modelos de regresiones logísticas binomiales para determinar la probabilidad de ocurrencia de las tres especies arbóreas en cada estadio. Se determinó si existían cambios en las condiciones ambientales de ocurrencia entre estadios para cada especie con la prueba de Wilcoxon. El rango diurno medio de temperatura (bio02) y la precipitación del mes más seco (bio14) fueron las variables que presentaron mayores valores de importancia en los modelos. Los renovales de *C. multiflorum* ocurrieron en menores condiciones de bio02 que la de sus adultos, pero no difirieron para las otras especies. Los renovales de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* ocurrieron en menores valores de bio14 que sus adultos y los renovales *A. colubrina* ocurrieron en valores menores de bio14 que los renovales de las otras especies. Los resultados de este trabajo sugieren que los años donde la temperatura sea extrema la supervivencia de estas especies, particularmente los renovales de *C. multiflorum*, pueden estar comprometidas y, los años de extrema sequía pueden favorecer la supervivencia de *A. colubrina*.

Palabras claves: Variables climáticas, Modelos de regresión logística, Distribución binomial.

ABSTRACT

Trees experience changes in their environmental tolerance throughout their lifecycle and saplings usually tolerate narrower ranges of environmental conditions than adults. The objectives of this paper were to determine (1) the environmental variables and (2) the range of the environmental variables influencing upon the occurrence of saplings and adults of *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina* and *Calycophyllum multiflorum* in the Piedmont Forest of Jujuy and Salta, Argentina. Six climatic and one topographic variable were used in binomial logistic regression models to determine the probability of occurrence of each tree species in every life stage. The range of environmental conditions of each stage of life for each species was compared with the Wilcoxon test. The mean diurnal range of temperature (bio02) and precipitation of the driest month (bio14) were the variables showing the most influential values to the probability of occurrence models. The saplings of *C. multiflorum* occurred in lower bio02 conditions than those of their adults but did not differ from those of the other species. The saplings of *P. rhamnoides* and *C. multiflorum* occurred at lower bio14 values than those of their adults and the saplings of *A. colubrina* occurred at lower bio14 values than those of the saplings of the other species. The results of this work suggest that the survival of these species, particularly the saplings of *C. multiflorum*, may be compromised in years with extreme temperatures while those years of extreme drought may favor the survival of *A. colubrina*.

Keywords: Climate variables, Logistic regression models, Binomial distribution.

1. INTRODUCCIÓN

La composición florística y estructural en un área boscosa son el resultado de la dinámica de la vegetación a lo largo del tiempo bajo la influencia de variables ambientales y antrópicas (Olthoff *et al.*, 2016, Thammanu *et al.*, 2021). De las variables ambientales, las variables climáticas y topográficas son consideradas como factores predisponentes para determinar la probabilidad de supervivencia de las especies arbóreas (Meier *et al.*, 2010, Brandl *et al.*, 2020). Sin embargo, dado que los árboles experimentan cambios notables durante su ciclo de vida, la influencia de las variables sobre la supervivencia puede variar de acuerdo al estadio de vida que se considere (Heiland *et al.*, 2022). De hecho, estudios muestran que los renovales tienen requerimientos ambientales diferentes o toleran condiciones más estrechas que los adultos de la misma especie (Bertrand *et al.*, 2011, Máliš *et al.*, 2016, Andivia *et al.*, 2020). Esta diferencia en el rango de condiciones que toleran los árboles en los distintos estadios determina que, en general, los renovales sean más sensibles al estrés que los adultos (Caron *et al.*, 2021). El estrés en los renovales disminuye la asimilación neta de carbono y la probabilidad de supervivencia, ya que sus reservas de carbono son limitadas y se agotan rápidamente (Niinemets, 2010). En los árboles adultos, el estrés reduce moderadamente la absorción de carbono y afecta poco sus reservas y probabilidad de supervivencia (Niinemets, 2010). Por lo tanto, comprender cuáles son las variables más relevantes para la supervivencia y los rangos que toleran las especies arbóreas en sus diferentes estadios es un paso crucial para su manejo y conservación (Yalcin y Leroux, 2017, Urza *et al.*, 2019, Caron *et al.*, 2021).

Los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos (BNES) han sido relegados en las investigaciones, lo cual ha limitado la toma de decisiones que aseguren un manejo adecuado llevando a que grandes extensiones de los remanentes de estos bosques estén severamente degradados y muchas especies arbóreas severamente amenazadas (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Los BNES ocurren en regiones tropicales y subtropicales con una marcada estación seca que dura al menos 6 meses con precipitaciones menores a 100 mm mensuales y una relación anual entre evapotranspiración potencial y precipitación inferior a 1 (Banda *et al.*, 2016). Los BNES se distribuyen en núcleos separados de tamaño variable desde el noroeste de México hasta el norte de Argentina y el suroeste de Brasil (Linares-Palomino *et al.*, 2011). En el noroeste de Argentina, el Bosque Pedemontano (también conocido como Bosques Subandinos del Pedemonte) forma parte de las áreas núcleo de los BNES ubicado entre las tierras bajas secas templadas-subtropicales del Bosque Chaqueño y el distrito más húmedo de Yungas Australes (Prado, 2000). Tres especies arbóreas son representativas y dominantes del Bosque Pedemontano: *Phyllostylon rhamnoides* (Poisson) Taubert (familia Ulmaceae), *Calycophyllum multiflorum* Griseb (familia Rubiaceae) y *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (familia Fabaceae) (Prado, 2000). Sin embargo, es escasa la información ecológica disponible sobre estas especies. Estas especies están siendo aprovechadas intensamente en el mercado de madera y aunque aún no se las considera con problemas de conservación, el manejo inadecuado puede llevarlas a una extinción ecológica o económica (Názaró *et al.*, 2021). Los objetivos de este trabajo son (1) determinar las variables climáticas y topográficas, que influyen sobre la ocurrencia de renovales y de adultos de *P. rhamnoides*, *A. colubrina* y *C. multiflorum* en el Bosque Pedemontano de las provincias de Jujuy y Salta, Argentina y (2) determinar el rango de condiciones de cada una de las variables ambientales que influyen sobre la ocurrencia de las tres especies en los dos estadios.

2. MÉTODOS

Recopilación de datos. Para obtener registros de presencia y ausencia de renovales y adultos de *P. rhamnoides*, *A. colubrina* y *C. multiflorum* se establecieron y relevaron parcelas de vegetación entre los años 2016 y 2020 en el Bosque Pedemontano en las provincias de Jujuy y Salta, Argentina (ver metodología en Alabar *et al.*, 2022). Se consideró renovales a aquellos individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) < 10 cm y con una altura > 1,5 m y adultos a aquellos individuos con DAP ≥ 10 cm. Para complementar la información recolectada en las parcelas, se utilizaron las bases de datos de la Fundación para la Conservación y Estudio de la Biodiversidad y del Segundo Inventario Nacional de Bosque Nativo de Argentina. Para este estudio se consideraron un total de 1040 parcelas para los registros de renovales y 1209 parcelas para los registros de adultos (Figura 1). Las parcelas utilizadas presentan diferentes superficies (0,001, 0,0025, 0,0004, 0,1, 0,05 y 0,025 ha), sin embargo, esto no representa un problema ya que sólo se utilizaron datos de presencia y ausencia, y para mejorar el rendimiento de los modelos de regresión logística se necesita la mayor cantidad de registros de presencia y ausencia (Olthoff *et al.*, 2016).

Para cada parcela se determinó el valor de 19 variables climáticas a partir de la base de datos WorldClim v.2.1 (www.worldclim.org) con la función `biovars` de la librería `dismo` (Hijmans *et al.*, 2020) en el software R (v 4.1.3; R Development Core Team 2022). Para el estadio de renovales se consideraron los datos obtenidos en el período entre los años 2000 y 2018 y para adultos el período entre 1970 y 2018, estos períodos representan los años aproximados en el cual cada estadio se ha desarrollado (Alabar *et al.*, 2022). Se obtuvieron los valores del modelo de elevación digital de la base de datos WordClim (Fick y Hijmans, 2017) para obtener los valores de elevación, pendiente y exposición de cada parcela.

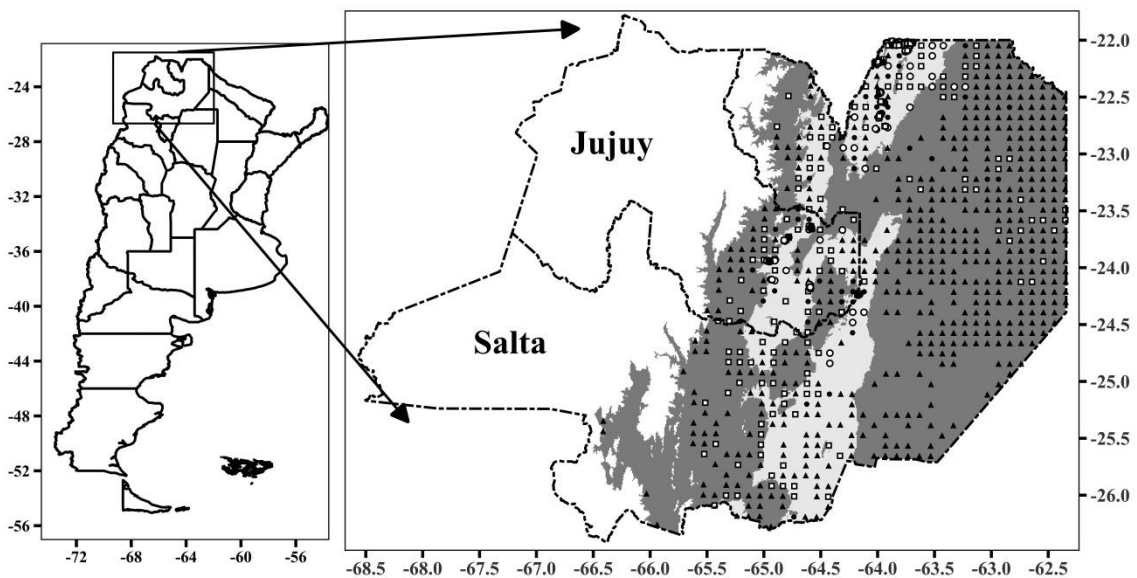


Figura 1. Ubicación de las parcelas (triángulos, círculos y cuadrados) que se utilizaron para obtener registros de presencia y ausencia de renovales y adultos de *Phyllostylon rhamnoides*, *Anadenanthera colubrina* y *Calycophyllum multiflorum* en el Bosque Pedemontano (área con sombreado gris claro) y otros tipos de bosques (gris oscuro) de las provincias de Jujuy y Salta, Argentina. Los triángulos de color negro indican ausencia, los cuadrados presencia de una, los círculos negro dos y círculos blanco tres especies arbóreas consideradas en alguno de los dos estadios (i.e., renewal o árbol adulto).

Análisis de datos. Se determinó la multicolinealidad de las 22 variables ambientales (19 variables climáticas y 3 variables topográficas) utilizando la función `corSelect` de la librería `fuzzySim` en el software R (Barbosa, 2015). Se seleccionaron sólo las variables que presentaron un coeficiente de correlación de Pearson $< 0,6$ y un factor de inflación de varianza < 10 . Para determinar cómo las variables seleccionadas influyen en la probabilidad de ocurrencia de cada uno de los estadios para cada una de las especies arbóreas se realizaron modelos de regresiones logísticas binomiales utilizando la función `glm` en el software R (Agresti, 2007). La función `glm` se utiliza para ajustar modelos lineales generalizados y contiene: 1) el componente aleatorio que es la variable de respuesta (Y), es decir los registros de presencia y ausencia de cada estadio para cada especie arbórea y su distribución de probabilidad binomial, 2) el componente sistemático que representa los predictores (X), que en este caso son las variables ambientales que fueron seleccionadas y 3) la función de enlace que vincula el valor esperado de la variable respuesta a los predictores que en las regresiones logísticas es Logit (Quinn y Keough, 2002). El exponencial del coeficiente de regresión logística es una estimación de cuánto cambian las probabilidades de ocurrencia de cada especie en cada estadio cuando aumenta una unidad la variable ambiental. Un valor positivo del coeficiente de regresión logística indica que las probabilidades de ocurrencia aumentarían y un valor negativo indica que las probabilidades disminuirían. Valores aproximados a 1 del exponencial del coeficiente de regresión logística indican poca influencia de la variable ambiental en la probabilidad de ocurrencia (Quinn y Keough 2002).

Luego, se determinó la significancia de las variables ambientales y la de los modelos de regresiones logísticas con el test de Wald y el test Likelihood ratio, respectivamente, (Agresti, 2007). No se consideraron aquellas variables ambientales y modelos formados que no resultaron significativos ($p < 0,05$). Se analizó el criterio de información de Akaike (AIC) de los modelos conformados con las variables del proceso de selección y del modelo nulo, mientras menor sea el valor de AIC mejor se ajusta el modelo. Se utilizó el pseudo R^2 de McFadden's para determinar el poder explicativo del modelo de regresión logística con la función `pR2` del paquete `pscl` en el software R (Jackman, 2020). Además, se determinó la importancia de cada variable en los modelos de regresión logística con la función `varImp` de la librería `caret` del software R (Kuhn, 2008). La importancia de la variable se estimó mediante el valor absoluto del estadístico t para cada parámetro del modelo función `varIm` (Kuhn, 2008). La escala de la puntuación de la importancia varía entre 0 y 100, y cuanto mayor sea la puntuación, más importante es la variable (Joshi *et al.*, 2022).

Finalmente, para las variables ambientales que influyen en la probabilidad de ocurrencia se calculó la media, los percentiles 10 y 90 y el rango de condiciones de ocurrencia (diferencia entre el percentil 90 y percentil 10) para su caracterización ambiental a partir de los registros de presencia de las especies arbóreas en ambos estadios. Se obtuvo la media y el desvío estándar de los rangos de condiciones de ocurrencia para caracterizar las condiciones ambientales de las tres especies arbóreas en ambos estadios. Para aquellas variables ambientales que influyen en la probabilidad de ocurrencia de los estadios renoval y adulto, se determinó si presentan cambios significativos en las condiciones ambientales de ocurrencia mediante la función `wilcox_test` de la librería `coin` en el software R (Hothorn *et al.*, 2006).

3. RESULTADOS

Del total de las 22 variables climáticas y topográficas analizadas, 7 fueron seleccionadas para realizar los modelos dado que no estuvieron altamente correlacionadas entre sí: (1) pendiente, (2) rango diario medio de temperatura (temperatura máxima-temperatura (bio02), (3) isothermalidad (bio03), (4) estacionalidad de la temperatura (bio04), (5) temperatura media del trimestre más seco (bio09), (6) precipitación del mes más seco (bio14), y (7) precipitación del trimestre más cálido (bio18). El rango diario medio de temperatura (bio02) fue la variable que presentó el mayor valor de importancia en todos los modelos de regresiones logísticas para todas las especies arbóreas en los dos estadios (Tabla 1). Por cada aumento en la unidad de la variable bio02 la probabilidad de ocurrencia de adultos y renovales de las tres especies arbóreas disminuyó $96\pm 3\%$. La probabilidad de ocurrencia de adultos de *P. rhamnoides* y de *C. multiflorum* disminuyó 43% y 36% , respectivamente, por cada aumento en unidad de la isothermalidad (bio03) (Tabla 1). Los renovales de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* presentaron un aumento en la probabilidad de ocurrencia de 3% y 5% , respectivamente, con cada incremento en unidad de la estacionalidad de la temperatura (bio04) (Tabla 1). Por cada grado centígrado de aumento de la temperatura media del trimestre más seco (bio09) la probabilidad de ocurrencia de renovales y adultos de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* y de adultos de *A. colubrina* aumentó $47\pm 16\%$ (Tabla 1). La probabilidad de ocurrencia de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* en ambos estadios aumentó $88\pm 8\%$ por cada milímetro de aumento de la precipitación del mes más seco (bio14) (Tabla 1). Mientras que por cada milímetro de aumento de la variable bio14 la probabilidad de ocurrencia de los renovales de *A. colubrina* disminuyó 23% . La precipitación del trimestre más cálido (bio18) no presentó una asociación significativa con la probabilidad de ocurrencia de las especies arbóreas. El incremento en un grado de la pendiente aumentó la probabilidad de ocurrencia de adultos de *A. colubrina* en un 15% (Tabla 1).

Las condiciones de ocurrencia del rango diario medio de temperatura (bio02) de los renovales de *P. rhamnoides* y *A. colubrina* no difirieron significativamente comparadas con aquellas de los adultos ($p>0,05$; Figura 2). Los renovales de *C. multiflorum* ocurrieron en una condición de la variable bio02 significativamente menor que la de sus adultos ($p<0,05$). Los renovales de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* no difirieron significativamente en las condiciones de ocurrencia de la temperatura media del trimestre más seco (bio09) que la de sus adultos ($p>0,05$). Los renovales de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* ocurrieron en condiciones de la precipitación del mes más seco (bio14) significativamente menores de que la de sus adultos ($p<0,05$; Figura 2).

Tabla 1. Valor de importancia (I) de las variables incluidas en los modelos de regresión logística, rango de condiciones ocurrencia (RCO), influencia por cada aumento de unidad de la variable en la probabilidad de ocurrencia (PO) y pseudoR² de tres especies arbóreas en dos estadios en el Bosque Pedemontano del noroeste de Argentina.

Estadio	Especies	bio02		bio03		bio04		bio09		bio14		bio18		pendiente		pseudoR ²	
		I	RCO	PO	I	RCO	PO	I	RCO	PO	I	RCO	PO	I	RCO		PO
Renoval	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	11	0,51	-0,98	5	42,19	0,03	2	3,47	0,23	3	1,43	0,85	3	245,95	-0,00	0,24
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	10	0,56	-0,92				2	1,89	-0,23							0,17
	<i>Calycophyllum multiflorum</i>	10	0,37	-0,99	6	22,89	0,05	4	2,89	0,65	3	1,31	0,94	4	233,72	-0,01	0,26
Adulto	<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	13	0,48	-0,97	6	4,20	-0,43	5	3,98	0,56	4	2,30	0,78	6	241,98	-0,01	0,29
	<i>Anadenanthera colubrina</i>	16	0,49	-0,99				7	4,16	0,46				5	250,59	-0,00	0,44
	<i>Calycophyllum multiflorum</i>	11	0,75	-0,93	5	4,22	-0,36	5	3,65	0,46	5	2,15	0,96	4	248,26	-0,00	0,21

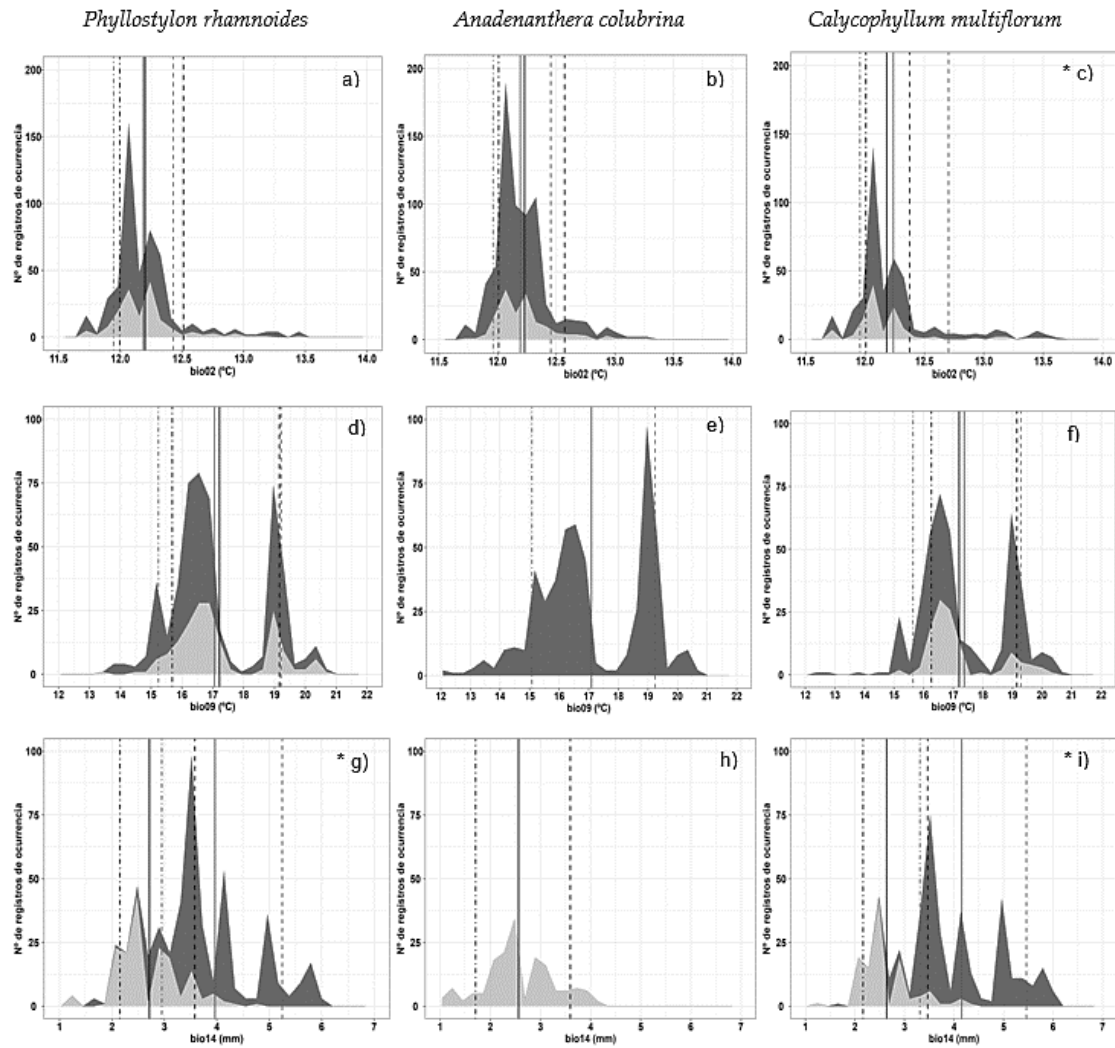


Figura 2. Distribución de frecuencia de ocurrencia renovales (áreas o líneas gris claro) y de árboles adultos (áreas o líneas gris oscuro) de *Phyllostylon rhamnoides* (a, d, g), *Anadenanthera colubrina* (b, e, h) y *Calycophyllum multiflorum* (c, f, i) según el rango diurno medio de temperatura (bio02), la temperatura media del trimestre más seco (bio09) y la precipitación del mes más seco (bio14) en el Bosque Pedemontano. Las líneas continuas indican la media, las líneas con trazos el percentil 90 y las líneas con trazos y puntos el percentil 10. Los asteriscos indican diferencias significativas entre los valores de los renovales y los adultos.

4. DISCUSIÓN

En este estudio se encontró que el rango diurno medio de temperatura (bio02) fue la variable que presentó la mayor importancia y una influencia negativa sobre la probabilidad de ocurrencia de renovales y árboles adultos de *C. multiflorum*, *P. rhamnoides* y *A. colubrina* en el Bosque Pedemontano. Estos resultados sugieren que las especies arbóreas en estudio son sensibles a eventos extremos de temperatura y que por lo tanto en años con elevados valores del rango diurno medio de temperatura (bio02) podrían verse negativamente afectadas. Se ha determinado que el aumento de la temperatura produce un aumento en las tasas de evapotranspiración,

resultando en el cierre de los estomas de las hojas para reducir la pérdida de agua y, consecuentemente, en la reducción de la tasa de asimilación de carbono (Lloyd y Farquhar, 2008, Coulleri y Brem, 2023). Actualmente, existe una tendencia de aumento de las temperaturas registradas en el área de estudio en los últimos cincuenta años que han sido significativamente más altos en comparación con los registros climáticos históricos (Barros *et al.*, 2014, Pliūra *et al.*, 2019, Alabar *et al.*, 2022). Particularmente, los resultados sugieren que los renovales de *C. multiflorum* serían más sensibles a condiciones más cálidas que sus adultos y a las otras especies estudiadas, lo que podría explicar el bajo número de renovales registrados en estudios previos en el Bosque Pedemontano (Názaro *et al.*, 2021). Además, según las proyecciones futuras de escenarios de cambio climático, *C. multiflorum* será una de las especies arbóreas más afectada del noroeste de Argentina, con una retracción del 25 % de su área de distribución actual (Pacheco *et al.*, 2010).

Otra variable importante en la probabilidad de ocurrencia de renovales y adultos de *C. multiflorum*, *P. rhamnoides* y de renovales de *A. colubrina* fue la precipitación del mes más seco (bio14) que en el Bosque Pedemontano ocurre en el mes agosto. La influencia positiva del aumento en la precipitación del mes más seco (bio14) sobre la probabilidad de ocurrencia para renovales y adultos de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* era esperable dado que en los BNES las primeras lluvias estacionales aseguran la brotación, entre otros procesos biológicos (Da Silva *et al.*, 2017). En la época seca las reservas de agua en el suelo limitan el estado hídrico de las especies arbóreas y la brotación ocurre si las plantas están hidratadas (Rivera *et al.*, 2002). Encontrar que los renovales de *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* requerirían menores valores de precipitación que sus adultos fue inesperado, dado que las condiciones de extrema sequía durante la estación seca determinan que la mortalidad de renovales se produzca principalmente en esta estación (Lieberman y Li, 1992). Además, dado que los adultos tienen un sistema radicular más desarrollado posibilitando el acceso al agua de capas más profundas del suelo y que disponen de más carbohidratos y reservas de agua para sobrevivir a la estación seca se esperaba que los mismos fueran menos dependientes de la precipitación en la estación seca que sus renovales (Padilla y Pugnaire, 2007). La predisposición a morir de los renovales de *A. colubrina* al aumentar la precipitación podría relacionarse con un aumento de la competencia interespecífica en el bosque al mejorar las condiciones ambientales, favoreciendo así otras especies arbóreas en detrimento del establecimiento y supervivencia de *A. colubrina* (Rozas y García-González, 2012). Las adaptaciones fisiológicas y morfológicas de *A. colubrina* le permiten sobrevivir y crecer aún en condiciones de sequía extrema con una ventaja competitiva ante estas condiciones adversas (Rodrigues *et al.*, 2015, Carón *et al.*, 2018). Dado que la estación seca tiene un fuerte efecto sobre la supervivencia de las plantas en los BNES (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), nuestros resultados sugieren que *P. rhamnoides* y *C. multiflorum* serían susceptibles a la mortalidad por una estación de sequía prolongada, mientras que *A. colubrina* tendría mayor probabilidad de sobrevivir durante sequías extremas.

En el Bosque Pedemontano el trimestre más seco (bio09) coincide con la estación invernal que ocurre en los meses de julio, agosto y septiembre. Se ha reportado que menores temperaturas en el invierno determinan que las yemas entren en un estado de reposo o letargo y las plantas requieren de temperaturas cálidas para salir de ese estado e iniciar la brotación (Saxe *et al.*, 2001). La influencia positiva de la temperatura media del trimestre más seco (bio09) con la probabilidad de ocurrencia de renovales y adultos de *C. multiflorum*, *P. rhamnoides* y de adultos de *A. colubrina* encontrada en este estudio podría relacionarse con que las temperaturas más altas en los meses de invierno reducirían el stress para estas plantas permitiendo la brotación.

Los modelos de regresión logística indicaron que las variables climáticas presentaron mayor valor de importancia que las topográficas en la ocurrencia de los estadios de renovales y adultos de las especies arbóreas. Esto sugiere que las variables climáticas son más relevantes en comparación con las topográficas para determinar la ocurrencia de las especies arbóreas, lo que concuerda con

estudios previos (Brandl *et al.*, 2020, Blanco-Cano *et al.*, 2022). Los valores de pseudoR² en los modelos finales de renovales obtenidos en este trabajo fueron bajos (Tabla 1), lo que podría indicar que los predictores climáticos aportan menos varianza en la ocurrencia de este estadio. Se espera que la probabilidad de ocurrencia de los renovales esté más influenciada por procesos bióticos “bottom-up” como la competencia o la facilitación por plantas nodrizas (Meier *et al.*, 2010, Urza *et al.*, 2019, Roe *et al.*, 2022). Además, la incorporación de variables edáficas puede mejorar las capacidades predictivas de ocurrencia de las especies de arbóreas cuando se colectan junto con el registro de las especies (Buri *et al.*, 2020, Roe *et al.*, 2022). Por lo tanto, futuros estudios podrían incorporar predictores bióticos y edáficos a los modelos de regresión logística para mejorar la capacidad de los modelos en determinar la ocurrencia de las especies arbóreas. De esta forma, la integración de estos factores no solo nos permitiría superar las limitaciones actuales del modelo, sino que también abriría nuevas perspectivas de investigación dirigidas a comprender de manera más integral las interacciones entre el clima, el suelo y la biología de las especies en sus diferentes etapas.

Conocer los requisitos ambientales que determinan la probabilidad de ocurrencia de las especies arbóreas es una condición indispensable para una gestión forestal sostenible, y para la conservación de los bosques en las condiciones ambientales actuales y futuras (Walthert y Meier, 2017), particularmente en un contexto de cambio climático. Los resultados de este trabajo sugieren que los años donde el rango diurno medio de temperatura (bio02) y la precipitación del mes más seco (bio14) sean más extremas, las intervenciones en los rodales deberían ser diseñadas para asegurar la supervivencia de estas especies arbóreas (Thomas *et al.*, 2022). Sobre esta base se podrían sugerir prácticas de gestión forestal basadas en la naturaleza, como la silvicultura de cobertura continua, donde los renovales no están expuestos a condiciones microclimáticas extremas, por ejemplo, al asegurar que los claros generados por la extracción de árboles maderables sean pequeños y que se mantenga la continuidad de la cobertura del dosel y de la estructura forestal a escala del rodal (Tinya *et al.*, 2020). Los resultados de este trabajo son claves para avanzar en nuestra comprensión de la ecología y dinámica del Bosque Pedemontano frente a los cambios ambientales experimentados en los últimos años (Brandl *et al.*, 2020). Por lo tanto, monitorear fenómenos de variabilidad climática y la frecuencia e intensidad de eventos climáticos extremos pueden servir como posibles indicadores para que los gestores forestales puedan predecir anticipadamente la composición de especies arbóreas futura de los bosques (Da Costa *et al.*, 2023, Rodríguez-Souilla *et al.*, 2024).

Las variables rango diurno medio de temperatura y la precipitación del mes más seco pueden ser monitoreadas con información de estaciones meteorológicas (por ejemplo, las del servicio meteorológico nacional en Argentina). Años con pocos milímetros de la precipitación del mes más seco y elevados valores del rango diurno medio de temperatura (gran variabilidad en las temperaturas máxima y mínima anuales) podrían indicar disminución de la ocurrencia, principalmente de renovales, de las tres especies arbóreas en estudio, lo que generaría una nueva composición de especies arbóreas con menor ocurrencia de las especies arbóreas. Esto podría sugerir que en los años con variabilidad climática las intervenciones de aprovechamiento forestal podrían ser más limitadas o acotadas, ya que la velocidad de los cambios ambientales es tal que se requiere la implementación de estrategias de adaptación para mantener la cubierta forestal (Thomas *et al.*, 2022). En este contexto, Thomas *et al.*, (2022) recomiendan una amplia gama de estrategias de adaptación (por ejemplo: reducción de la duración de la rotación de cosecha, reducción de la densidad en el momento de la plantación, mezcla de especies, rodales de edades desiguales, entre otras), porque favorecen el crecimiento de los árboles y el almacenamiento de carbono.

FINANCIAMIENTO

Este trabajo contó con el financiamiento de la Agencia Nacional para el Fomento de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación PICT 2020 SERIE A-03040 y PICT-2021-I-A00708, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas CONICET PIP 100954, el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Proyectos en Temáticas Estratégicas PITES 03, la Fundación Williams y el Whitley Fund for Nature.

AGRADECIMIENTOS

A Daniel Herrera y a todos los asistentes que ayudaron durante el trabajo de campo, a la Administración de Parque Nacional, a las agencias provinciales y a los propietarios que nos otorgaron permisos para realizar este estudio y a la Fundación CEBio (www.ceb.io.org.ar) por el apoyo logístico. A la Dirección Nacional de Bosques del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Argentina por proporcionar la base de datos para realizar este estudio.

5. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agresti, A. 2007. *An Introduction to Categorical Data Analysis*. John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey, USA. 394 p.
- Alabar, F.; N. Politi; P. Názaro; M. Amoroso and L. Rivera. 2022. Changes in the potential distribution of valuable tree species based on their regeneration in the Neotropical seasonal dry forest of north-western Argentina. *Environmental Conservation* 49(2):83-89.
- Andivia, E.; P. Ruiz-Benito; P. Díaz-Martínez; N. Carro-Martínez; M. A. Zavala and J. Madrigal-González. 2020. Inter-specific tolerance to recurrent droughts of pine species revealed in saplings rather than adult trees. *Forest Ecology and Management* 459:117848.
- Banda, K.; A. Delgado-Salinas; K. G. Dexter; R. Linares-Palomino; A. Oliveira-Filho; D. Prado; M. Pullan; C. Quintana; R. Riina; G. M. Rodríguez; J. Weintritt; P. Acevedo-Rodríguez; J. Adarve; E. Álvarez; A. B. Aranguren; J. C. Arteaga; G. Aymard; A. Castaño; N. Ceballos-Mago; Á. Cogollo et al. 2016. Plant diversity patterns in Neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353:1383-1387.
- Barbosa, A. M. 2015. fuzzySim: Applying fuzzy logic to binary similarity indices in ecology. *Methods in Ecology and Evolution* 6(7):853-858.
- Barros, V.; H. Carlinom; E. Magnasco y G. Magrin. 2014. Tercera Comunicación Nacional de la República Argentina a la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el cambio climático – Buenos Aires, Argentina. [en línea]. [fecha de consulta: Enero 2024], p. 282. Disponible en: <https://unfccc.int/sites/default/files/resource/Argnc3.pdf>
- Bertrand, R.; J. C. Gégout and J. D. Bontemps. 2011. Niches of temperate tree species converge towards nutrient-richer conditions over ontogeny. *Oikos* 120(10):1479-1488.
- Blanco-Cano, L.; R. M. Navarro-Cerrillo and P. González-Moreno. 2022. Biotic and abiotic effects determining the resilience of conifer mountain forests: The case study of the endangered Spanish fir. *Forest Ecology and Management* 520:120356.
- Brandl, S.; C. Paul; T. Knoke and W. Falk. 2020. The influence of climate and management on survival probability for Germany's most important tree species. *Forest Ecology and Management* 458:117652.
- Buri, A.; S. Grand; E. Yashiro; T. Adatte; J. Spangenberg; E. Pinto-Figueroa; E. Verrecchia and A. Guisan. 2020. What are the most crucial soil variables for predicting the distribution of

- mountain plant species? A comprehensive study in the Swiss Alps. *Journal of Biogeography* 47(5):1143-1153.
- Caron, M. M.; F. Zellweger; K. Verheyen; L. Baeten; R. Hédli; M. Bernhardt-Römermann; I. Berki; J. Brunet; G. Decocq; S. Díaz; T. Dirnböck; T. Durak; T. Heinken; B. Jaroszewicz; M. Kopecký; J. Lenoir; M. Macek; M. Malicki; F. Máliš; T. A. Nagel *et al.* 2021. Thermal differences between juveniles and adults increased over time in European forest trees. *Journal of Ecology* 109(11):3944-3957.
- Carón, M. M.; P. De Frenne; P. Ortega-Baes; A. Quinteros and K. Verheyen. 2018. Regeneration responses to climate and land-use change of four subtropical tree species of the southern Central Andes. *Forest Ecology and Management* 417:110-121.
- Coulleri, J. P. and M. C. Brem. 2023. Distribution patterns of *Serjania* (Sapindaceae, Paullinieae) in Bolivia: a starting point for understanding its biogeographical history in America. *Acta Botanica Brasilica* 37:e20230120.
- Da Costa, W. P.; É. F. Pinheiro; J. V. Latorraca; V. H. Moutinho; F. H. Carmo; G. C. Ataíde; M. Volpato; D. L. Aguiar and F. W. Andrade. 2023. The Climate Change Influence on *Cedrela odorata* L. Radial Growth in the Amazon. *Sustainability* 15(24):16755.
- Da Silva, J. M. C.; I. R. Leal and M. Tabarelli. 2017. *Caatinga: the Largest Tropical Dry Forest Region in South America*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. 481 p.
- Fick, S. E. and R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12):4302-4315.
- Heiland, L.; G. Kunstler; P. Ruiz-Benito; A. Buras; J. Dahlgren and L. Hülsmann. 2022. Divergent occurrences of juvenile and adult trees are explained by both environmental change and ontogenetic effects. *Ecography* 2022(3):e06042.
- Hijmans, R. J.; S. Phillips; J. Leathwick and J. Elith. 2020. dismo: Species Distribution Modeling. R package version 1.3-3. [en línea]. [fecha de consulta: Enero 2024]. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>.
- Hothorn, T.; K. Hornik; M. A. van de Wiel and A. Zeileis. 2006. A Lego system for conditional inference. *The American Statistician* 60(3):257-263.
- Jackman, S. 2020. pscl: Classes and Methods for R Developed in the Political Science Computational Laboratory. R package version 1.5.5.1. [en línea]. [fecha de consulta: Enero 2024]. Disponible en: <https://github.com/atahk/pscl/>
- Joshi, D. R.; D. E. Clay; S. A. Clay; J. Moriles-Miller; A. L. Daigh; G. Reicks and S. Westhoff. 2022. Quantification and machine learning based N₂O–N and CO₂–C emissions predictions from a decomposing rye cover crop. *Agronomy Journal* 116:795-809.
- Kuhn, M. 2008. Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software* 28(5):1-26.
- Lebrija-Trejos, E.; E. A. Pérez-García; J. A. Meave; L. Poorter and F. Bongers. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27(5):477-489.
- Lieberman, D. and M. Li. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3(3):375-382.
- Linares-Palomino, R.; T. Ary; A. T. Oliveira-Filho and T. Pennington. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. En:

- Dirzo, R.; H. S. Young; H. Mooney and G. Ceballos (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, p 3-22. Island Press, Washington, USA.
- Lloyd, J. and G. D. Farquhar. 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1498):1811-1817.
- Máliš, F.; M. Kopecký; P. Petřík; J. Vladovič; J. Merganič and T. Vida. 2016. Life stage, not climate change, explains observed tree range shifts. *Global Change Biology* 22:1904-1914.
- Meier, E. S.; F. Kienast; P. B. Pearman; J. C. Svenning; W. Thuiller; M. B. Araújo; A. Guisan and N. E. Zimmermann. 2010. Biotic and abiotic variables show little redundancy in explaining tree species distributions. *Ecography* 33(6):1038-1048.
- Názaro, P.; L. Rivera; G. Martínez Pastur; F. Alabar and N. Politi. 2021. Preliminary assessment of the conservation status of timber species in the threatened piedmont dry forest of northwestern Argentina. *Journal for Nature Conservation* 59:125947.
- Niinemets, Ü. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* 260(10):1623-1639.
- Olthoff, A. E.; C. Ruiz y J. G. Alday. 2016. Patrones de distribución de especies arbustivas respecto a arbóreas a lo largo de un gradiente ambiental atlántico-mediterráneo: una aproximación a partir de datos del tercer Inventario Forestal Nacional. *Ecosistemas* 25(3):22-34.
- Pacheco, S.; L. R. Malizia and L. Cayuela. 2010. Effects of climate change on subtropical forests of South America. *Tropical Conservation Science* 3(4):423-437.
- Padilla, F. M. and F. I. Pugnaire. 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 21:489-495.
- Pliūra, A.; J. Jankauskienė; G. Bajerkevičienė; V. Lygis; V. Suchockas; J. Labokas and R. Verbylaitė. 2019. Response of juveniles of seven forest tree species and their populations to different combinations of simulated climate change-related stressors: spring-frost, heat, drought, increased UV radiation and ozone concentration under elevated CO₂ level. *Journal of Plant Research* 132:789-811.
- Prado, D. E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57(3):437-461.
- Quinn, G. P. and M. J. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 557 p.
- R Development Core Team. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rivera, G.; S. Elliott; L. S. Caldas; G. Nicolossi; V. T. Coradin and R. Borchert. 2002. Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* 16:445-456.
- Rodrigues, P. M. S.; J. O. Silva; P. V. Eisenlohr and C. Schaefer. 2015. Climate change effects on the geographic distribution of specialist tree species of the Brazilian tropical dry forests. *Brazilian Journal of Biology* 75:679-684.
- Rodríguez-Souilla, J.; J. E. Chaves; M. V. Lencinas; J. M. Cellini; F. A. Roig; P. Peri and G. Martinez Pastur. 2024. Quality evaluation of *Nothofagus pumilio* seeds linked to forest management and climatic events. *Ecological Processes* 13(7):1-10.

- Roe, N. A.; M. J. Ducey; T. D. Lee; O. L. Fraser; R. A. Colter and R. A. Hallett. 2022. Soil chemical variables improve models of understorey plant species distributions. *Journal of Biogeography* 49(4):753-766.
- Rozas, V. and I. García-González. 2012. Too wet for oaks? Inter-tree competition and recent persistent wetness predispose oaks to rainfall-induced dieback in Atlantic rainy forest. *Global and Planetary Change* 94:62-71.
- Sánchez-Azofeifa, G. A.; M. Quesada; J. P. Rodriguez; J. M. Nassar; K. E. Stoner; A. Castillo; T. Garvin; E. L. Zent; J. C. Calvo-Alvarado; M. E. R. Kalacska; L. Fajardo; J. A. Gamon and P. Cuevas-Reyes. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *The Journal of Biology and Conservation* 37(4):477-485.
- Saxe, H.; M. G. Cannell; Ø. Johnsen; M. G. Ryan and G. Vourlitis. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New phytologist* 149(3):369-399.
- Thammanu, S.; D. Marod; H. Han; N. Bhusal; L. Asanok; P. Ketdee; N. Gaewsingha; S. Lee and J. Chung. 2021. The influence of environmental factors on species composition and distribution in a community forest in Northern Thailand. *Journal of Forestry Research* 32:649-662.
- Thomas, J.; M. Brunette and A. Leblois. 2022. The determinants of adapting forest management practices to climate change: Lessons from a survey of French private forest owners. *Forest Policy and Economics* 135:102662.
- Tinya, F.; B. Kovács; R. Aszalós; B. Tóth; P. Csépanyi; C. Németh and P. Ódor. 2020. Initial regeneration success of tree species after different forestry treatments in a sessile oak-hornbeam forest. *Forest Ecology and Management* 459:117810.
- Urza, A. K.; P. J. Weisberg; J. C. Chambers and B. W. Sullivan. 2019. Shrub facilitation of tree establishment varies with ontogenetic stage across environmental gradients. *New Phytologist* 223(4):1795-1808.
- Walthert, L. and E. S. Meier. 2017. Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecology and evolution* 7(22):9473-9484.
- Yalcin, S. and S. J. Leroux. 2017. Diversity and suitability of existing methods and metrics for quantifying species range shifts. *Global Ecology and Biogeography* 26(6):609-624.

