

1. La chinche del eucalipto: abordaje de una plaga forestal emergente

The bronze bug: an approach for an emerging forestry pest

Gonzalo Martínez Crosa¹

(Adaptado de: MARTÍNEZ G., 2017. Mothers in the woods: Multitrophic interactions and oviposition preference in the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*, a pest of *Eucalyptus*. PhD Thesis. Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands.)

Entre 1990 y 2015 el área mundial cubierta por plantaciones forestales se incrementó de 167,5 millones de hectáreas a 277.9 millones de ha (Payn *et al.*, 2015). Uruguay ha acompañado esa tendencia luego de la aprobación de la Ley Forestal (15.939) en 1988, la cual estimuló un crecimiento explosivo de 1.000 % del área dedicada a plantaciones comerciales entre ese año y 2010 (Morey & Porcile, 2002; Ligrone, 2011). El área forestada se ubica actualmente en el entorno del millón de ha, un 80% de las cuales contiene rodales de *Eucalyptus* (Boscana *et al.*, 2016). La forestación con *Eucalyptus* se benefició inicialmente de una situación sanitaria relativamente benigna, resultante de la distancia al área de origen del género (Jeffries & Lawton, 1984). Sin embargo el aumento del área forestada y el transcurrir del tiempo han promovido la introducción de plagas y enfermedades desde Australia que amenazan la productividad de las plantaciones (Wingfield *et al.*, 2008, 2013). La introducción de plagas invasivas se ha visto favorecida en las últimas décadas además por un creciente comercio global de semillas, plantas y productos en embalajes de madera (Humble, 2010; Paine *et al.*, 2011; Wingfield *et al.*, 2013).

El género *Eucalyptus* contiene más de 500 especies endémicas de Australia y Nueva Guinea, más de 200 de las cuales se distribuyen en la región Sudeste de Australia (Brooker & Kleinig, 1990). Los eucaliptos son

las especies de dicotiledóneas más plantadas en la forestación a nivel mundial, particularmente en el hemisferio Sur (Paine *et al.*, 2011). Las especies de *Eucalyptus* más comúnmente utilizadas en forestación son perennes, las hojas pueden permanecer en un árbol maduro por dos o hasta tres años (Brooker & Kleinig, 1990). Una característica particular de este género es el desarrollo heteroblastico, es decir, la presencia simultánea de dos estados de desarrollo foliar: hojas juveniles y hojas adultas (Gras *et al.*, 2005). Las hojas juveniles difieren en su morfología, filotaxia y contenido de ceras en relación a las adultas, lo cual ofrece nuevas alternativas de diversificación de nichos para los herbívoros (Brennan *et al.*, 2001; Nahrung & Allen, 2003; Gras *et al.*, 2005; Velikova *et al.*, 2008).

En Uruguay, 68% del área total ocupada por plantaciones de eucaliptos tiene como destino la obtención de fibras para la pujante industria celulósica (Boscana *et al.*, 2016). El área restante se planta para la obtención de madera, bioenergía, o como fuente de sombra y abrigo para el ganado. La incidencia de la entomoauna nativa sobre los rodales de eucaliptos es poco significativa en Uruguay y otras regiones subtropicales y templadas de Sudamérica en comparación con la región tropical (Paine *et al.*, 2011); la mayoría de los insectos que atacan eucaliptos en nuestro país son de origen australiano (FAO-MGAP, 2006).

1

¹Dr. Gonzalo Martínez Crosa. Laboratorio de Entomología. Programa Nacional de Investigación en Producción Forestal. INIA. gmartinez@tb.inia.org.uy

Uno de estos insectos australianos es la chinche del eucalipto *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero and Dellapé (Heteroptera: Thaumastocoridae). Originalmente restringido a Australia, este insecto se vuelto una de las plagas invasivas más importantes para las plantaciones de eucaliptos a nivel mundial (Noack & Rose, 2007; Wilcken et al., 2010). En menos de 15 años la chinche del eucalipto colonizó África (Jacob & Nesser, 2005), Sudamérica (Carpintero & Dellapé, 2006; Martínez & Bianchi, 2010; Wilcken et al., 2010; Ide et al., 2011; Benítez Díaz et al., 2013), Norteamérica (Jiménez-Quiroz et al., 2016), Nueva Zelanda (Sopow et al., 2012), Europa (Laudonia & Sasso, 2012; Garcia et al., 2013; Heyden, 2017) y Medio Oriente (Novoselsky & Freidberg, 2016). Se trata de una pequeña chinche aplanada (1–3 mm de largo) que se alimenta de especies dentro de los géneros *Eucalyptus* y *Corymbia*. La chinche del eucalipto presenta un comportamiento alimentario de ruptura celular el cual implica el uso de sus piezas bucales para lacerar las células vegetales en un área pequeña de la hoja y la inyección de una saliva acuosa dentro de las células destruidas para luego ingerir la “sopa” resultante (Santadino et al., 2017). Este tipo de alimentación genera puntos blanquecinos en las hojas que más tarde se tornan cloróticos (bronceado) y que pueden llevar a la caída de la hoja. La consecuente pérdida de área fotosintética debido al bronceado y/o la defoliación genera estrés en el árbol el cual puede afectar su tasa de crecimiento o incluso provocar la muerte de árboles en pie en casos muy severos (Jacob & Nesser, 2005). La dinámica estacional de la chinche del eucalipto en Uruguay se caracteriza por presentar varios ciclos anuales (multivoltinismo) con picos de abundancia que ocurren desde fines del verano y que pueden extenderse a mediados del otoño (Martínez & Gómez, 2014).

Las estrategias de manejo de plagas más comunes en plantaciones forestales incluyen el mejoramiento genético, el manejo silvicultural y el control químico o biológico. De todas estas estrategias el control biológico clásico representa una de las vías principales para el manejo global de las plagas invasivas en

las plantaciones (Garnas et al., 2012), con muchos ejemplos exitosos en el sector forestal (Mendel, 1986a,b; Hanks et al., 1996; Cordero Rivera et al., 1999; Hodkinson, 1999; Protasov et al., 2007). Sin embargo la implementación de un programa de control biológico presenta dificultades que surgen a partir de la interacción de factores complejos y de diversa naturaleza (Hokkanen & Sailer, 1985; Hokkanen & Lynch, 2003). En este contexto, a los efectos de establecer un programa exitoso de control biológico los esfuerzos de investigación iniciales deben invertirse en la comprensión de la biología de tanto la plaga como los potenciales agentes de control biológico, así como en el desarrollo de sistemas de crías eficaces para ambos (Etzel & Legner, 1999).

El agente de control biológico más estudiado para la chinche del eucalipto es la avispa parásitoide *Cleruchoides noackae* Lin and Huber (Hymenoptera: Mymaridae). Se trata de una avispa minúscula (0,2 mm de largo corporal) que fue colectada por primera vez de huevos de *Thaumastocoris* spp. en New South Wales, Australia (Lin et al., 2007). En condiciones de laboratorio las avispas adultas viven alrededor de 2 días si son alimentadas con miel, y durante este período parasitan huevos de hasta 3 días (Mutitu et al., 2013; Souza et al., 2016). Se ha confirmado la existencia de partenogénesis arrenotoca para *C. noackae*: los huevos no fertilizados producen machos y los fertilizados producen hembras (Mutitu et al., 2013). El análisis de la diversidad genética de *C. noackae* en su área de distribución natural sugiere que su capacidad de dispersión es relativamente baja y que por lo tanto conforma pequeñas poblaciones con un flujo genético muy reducido entre las mismas (Nadel et al., 2012). Estos caracteres biológicos y ecológicos de *C. noackae* la vuelven una candidata para el control biológico de *T. peregrinus*, por lo que varios países iniciaron en forma temprana programas de control biológico con esta especie como una de las pocas alternativas de manejo para la chinche del eucalipto (Jaques, 2010; Nadel & Noack, 2012; Mutitu et al., 2013; Souza et al., 2016).

Uruguay ha sido pionero en la región en la investigación sobre esta plaga desde su detección en 2008 (Martínez & Bianchi, 2010). En 2009 se instaló una red de monitoreo y vigilancia de la chinche del eucalipto utilizando trampas amarillas, en acuerdo con la Sociedad de Productores Forestales y en el marco del CECOPE (Bianchi *et al.*, 2008). En 2011 se aprobó el proyecto “Efecto de las interacciones multitróficas en el comportamiento de oviposición de la chinche del eucalipto, una plaga importante de las plantaciones de *Eucalyptus* en Uruguay” (FO012) el cual involucraba un proyecto de doctorado. Bajo este marco se desarrolló un protocolo de cría para la chinche del eucalipto a partir del cual se obtuvieron ejemplares para el estudio de su biología y ecología química (Martínez *et al.*, 2014). Se determinó su ciclo biológico en condiciones de laboratorio (Martínez *et al.*, 2014), se caracterizó la primera feromona para esta especie (González *et al.*, 2012) y se avanzó

en el conocimiento de su comportamiento de alimentación y oviposición y en la interacción con potenciales competidores (Martínez *et al.*, 2017b,a). A los efectos de viabilizar la introducción del parásitoide y potenciar sinergias a nivel de investigación se apostó a la cooperación y la integración regional a partir del desarrollo de un proyecto regional en el marco del PROCISUR y una participación activa durante estos años en el COSAVE. Como resultado de esta cooperación se realizó la introducción al país del parásitoide *C. noackae*, se instaló un protocolo de cría del mismo y se liberó en forma sistemática hasta lograr establecer dos núcleos de población silvestre (Martínez, 2017). El objetivo de esta Serie Técnica es presentar los principales resultados de investigación y de cooperación obtenidos en este proyecto y discutir las implicancias de los mismos en el marco de una estrategia de manejo integrado y en particular de control biológico para la chinche del eucalipto.

REFERENCIAS

- BENÍTEZ DÍAZ E.A., SOSA CORONEL R., GODZIEWSKI D.** 2013. Consideraciones sobre dos nuevas plagas del eucalipto en Paraguay, el psílido de la concha o escudo *Glycaspis brimblecombei* (Hemiptera: Psyllidae) y la chinche marrón *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay 17 (1): 72–75.
- BIANCHI M., MARTÍNEZ G., SÁNCHEZ A.** 2008. *Plan piloto de monitoreo para Thaumastocoris peregrinus en plantaciones de Eucalyptus sp. en Uruguay*. Comité Ejecutivo de Coordinación en materia de plagas y enfermedades que afectan plantaciones forestales (CECOPE), Montevideo.
- BOSCANA M., BORAGNO L., ECHEVERRÍA R.** 2016. *Estadísticas forestales 2016*. MGAP - DGF, Montevideo.
- BRENNAN E.B., WEINBAUM S.A., ROSENHEIM J.A., KARBAN R.** 2001. Heteroblasty in *Eucalyptus globulus* (Myrtales: Myrtaceae) affects ovipositional and settling preferences of *Ctenarytaina eucalypti* and *C. spatulata* (Homoptera: Psyllidae). Environmental Entomology 30 (6): 1144–1149.
- BROOKER M.I.H., KLEINIG D.A.** 1990. *Field guide to eucalypts 1. 1*. Inkata Press, Melbourne [u.a.].
- CARPINTERO D.L., DEL LAPÉ P.M.** 2006. A new species of *Thaumastocoris* Kirkaldy from Argentina (Heteroptera: Thaumastocoridae: Thaumastocorinae). Zootaxa 1228: 61–68.
- CORDERO RIVERA A., SANTOLAMAZZA CARBONE S., ANDRÉS J.A.** 1999. Life cycle and *Biological Control* of the *Eucalyptus* snout beetle (Coleoptera, Curculionidae) by *Anaphes nitens* (Hymenoptera, Mymaridae) in north-west Spain. Agricultural and Forest entomology 1: 103–109.
- ETZEL L.K., LEGNER E.F.** 1999. Chapter 7 - Culture and colonization. In: Thomas S. Bellows, T.W. Fisher, L.E. Caltagirone, D.L. Dahlsten, G. Gordh and C.B. Huffaker A2 - Thomas S. Bellows TWF,, C.B. Huffaker eds. *Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, pp. 125–197.
- FAO-MGAP.** 2006. *Plagas y enfermedades de eucaliptos y pinos en el Uruguay*. FAO, Montevideo.
- GARCIA A., FIGUEIREDO E., VALENTE C., MONSERRAT V.J., BRANCO M.** 2013. First record of *Thaumastocoris peregrinus* in Portugal and of the neotropical predator *Hemerobius bolivari* in Europe. Bulletin of Insectology 66 (2): 251–256.
- GARNAS J.R., HURLEY B.P., SLIPPERS B., WINGFIELD M.J.** 2012. *Biological Control* of forest plantation pests in an interconnected world requires greater international focus. International Journal of Pest Management 58 (3): 211–223. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.698764>.
- GONZÁLEZ A., CALVO M.V., CAL V., HERNÁNDEZ V., DOÑO F., ALVES L., GAMENARA D., ROSSINI C., MARTÍNEZ G.** 2012. A male aggregation pheromone in the bronze bug, *Thaumastocoris peregrinus* (Thaumastocoridae). Psyche: A Journal of Entomology 2012: 1–7. <https://doi.org/10.1155/2012/868474>.
- GRAS E.K., READ J., MACH C.T., SANSON G.D., CLISSOLD F.J.** 2005. Herbivore damage, resource richness and putative defences in juvenile versus adult *Eucalyptus* leaves. Australian Journal of Botany 53 (1): 33. <https://doi.org/10.1071/BT04049>.
- HANKS L.M., PAIN T.D., MILLAR J.G.** 1996. Tiny wasp helps protect eucalypts from *Eucalyptus* longhorned borer. California Agriculture 50: 14–16.

- HEYDEN T. VAN DER.** 2017. The first record of *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé, 2006 (Hemiptera: Heteroptera: Thaumastocoridae) for Albania. Revista gaditana de Entomología VIII (1): 133–135.
- HODKINSON I.D.** 1999. Biocontrol of *Eucalyptus* psyllid *Ctenarytaina eucalypti* by the Australian parasitoid *Psyllaephagus pilosus*: a review of current programmes and their success. BioControl 20: 129–134.
- HOKKANEN H.M.T., LYNCH J.M.** 2003. *Biological Control*.
- HOKKANEN H.M.T., SAILER R.I.** 1985. Success in classical *Biological Control*. Critical Reviews in Plant Sciences 3 (1): 35–72. <https://doi.org/10.1080/07352688509382203>.
- HUMBLE L.** 2010. Pest risk analysis and invasion pathways-insects and wood packing revisited: What have we learned. New Zealand Journal of Forestry Science 40 (Suppl).
- IDE S., RUIZ C., SANDOVAL A., VALEN-ZUELA J.** 2011. Detección de *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) asociado a *Eucalyptus* spp. en Chile. Bosque 32 (3): 309–313. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000300012>.
- JACOB D.H., NESER S.** 2005. *Thaumastocoris australicus* Kirkaldy (Heteroptera: Thaumastocoridae): a new insect arrival in South Africa, damaging to *Eucalyptus* tree. South African Journal of Science 101: 233–236.
- JAQUES L.** 2010. Cuarentena y masificación de *Cleruchoides noackae* Lin & Hubert (Hymenoptera: Mymaridae) parasitoide de huevos de *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellape (Hemiptera: Thaumastocoridae). SAG, Santiago de Chile.
- JEFFRIES M., LAWTON J.H.** 1984. Enemy-free space and the structure of ecological communities. Biological Journal of the Linnean Society 23: 269–286.
- JIMÉNEZ-QUIROZ E., VANEGAS-RICO J.M., MORALES-MARTÍNEZ O., LOMELÍ-FLORES J.R., RODRÍGUEZ-LEYVA E.** 2016. First record of the bronze bug, *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé 2006 (Hemiptera: Thaumastocoridae), in Mexico. Journal of Agricultural and Urban Entomology 32 (1): 35–39. <https://doi.org/10.3954/1523-5475-32.1.35>.
- LAUDONIA S., SASSO R.** 2012. The bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*: a new insect recorded in Italy, damaging to *Eucalyptus* trees. Bulletin of Insectology 65 (1): 89–93.
- LIGRONE A.** 2011. Indicadores de actividad en el sector forestal en 2011. In: *Anuario OPYPA 2011*. MGAP, Montevideo, pp. 117–114.
- LIN N.Q., HUBER J.T., LA SALLE J.** 2007. The Australian genera of Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). Zootaxa 1596: 1–111.
- MARTÍNEZ G.** 2017. Mothers in the woods: Multitrophic interactions and oviposition preference in the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*, a pest of *Eucalyptus*. PhD Thesis. Wageningen University and Research Centre, Wageningen, Netherlands.
- MARTÍNEZ G., BIANCHI M.** 2010. Primer registro para Uruguay de la chinche del eucalipto, *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero y Dellapé, 2006 (Heteroptera: Thaumastocoridae). Agrociencia 14 (1): 15–18.
- MARTÍNEZ G., FINOZZI M.V., CANTERO G., SOLER R., DICKE M., GONZÁLEZ A.** 2017a. Oviposition preference but not adult feeding preference matches with offspring performance in the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 163 (1): 101–111. <https://doi.org/10.1111/eea.12554>.
- MARTÍNEZ G., GÓMEZ D.** 2014. Monitoreo de trampas amarillas. INIA - CECOPE, Tacuarembó.

- MARTÍNEZ G., GONZÁLEZ A., DICKE M.** 2017b. Effect of the eucalypt lerp psyllid, *Glycaspis brimblecombei* on adult feeding, oviposition-site selection and offspring performance by the bronze bug *Thaumastocoris peregrinus*. Entomologia Experimentalis et Applicata . in prensa.
- MARTÍNEZ G., LÓPEZ L., CANTERO G., GONZÁLEZ A., DICKE M.** 2014. Life-history analysis of *Thaumastocoris peregrinus* in a newly designed mass rearing strategy. Bulletin of Insectology 67 (2): 199–205.
- MENDEL Z.** 1986a. Hymenopterous parasitoids of bark beetles [Scolytidae] in Israel: Host relation, host plant, abundance and seasonal history. BioControl 31 (2): 113–125. <https://doi.org/10.1007/BF02372363>.
- MENDEL Z.** 1986b. Hymenopterous parasitoids of bark beetles [Scolytidae] in Israel: Relationships between host and parasitoid size, and sex ratio. BioControl 31 (2): 127–137. <https://doi.org/10.1007/BF02372364>.
- MOREY C.S., PORCILE J.F.** 2002. Aspectos fitosanitarios del desarrollo forestal en Uruguay: antecedentes históricos y una década de sucesos. MGAP - DGF, Montevideo.
- MUTITU E.K., GARNAS J.R., HURLEY B.P., WINGFIELD M.J., HARNEY M., BUSH S.J., SLIPPERS B.** 2013. Biology and rearing of *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae), an egg parasitoid for the *Biological Control* of *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae). Journal of Economic Entomology 106 (5): 1979–1985. <https://doi.org/10.1603/EC13135>.
- NADEL R.L., NOACK A.E.** 2012. Current understanding of the biology of *Thaumastocoris peregrinus* in the quest for a management strategy. International Journal of Pest Management 58 (3): 257–266. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.659228>.
- NADEL R.L., WINGFIELD M., SCHOLES M., LAWSON S., NOACK A., NESER S., SLIPPERS B.** 2012. Mitochondrial DNA diversity of *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae): a potential *Biological Control* agent for *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae). BioControl 57 (3): 397–404. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9409-z>.
- NAHRUNG H.F., ALLEN G.R.** 2003. Intraplant host selection, oviposition preference and larval survival of *Chrysophtharta agricola* (Chapuis) (Coleoptera: Chrysomelidae: Paropsini) between foliage types of a heterophyllous host. Agricultural and Forest entomology 5 (2): 155–162. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00172.x>
- NOACK A.E., ROSE H.A.** 2007. Life-history of *Thaumastocoris peregrinus* and *Thaumastocoris* sp. in the laboratory with some observations on behaviour. General and Applied Entomology 36: 27–34.
- NOVOSELSKY T., FREIDBERG A.** 2016. First record of *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae) in the Middle East, with biological notes on its relations with *Eucalyptus* trees. Israel Journal of entomology 46: 43–55.
- PAIN T.D., STEINBAUER M.J., LAWSON S.A.** 2011. Native and exotic pests of *Eucalyptus*: A worldwide perspective. Annual Review of Entomology 56: 181–201. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011210-135620>.
- PAYN T., CARNUS J.-M., FREER-SMITH P., KIMBERLEY M., KOLLERT W., LIU S., ORAZIO C., RODRIGUEZ L., SILVA L.N., WINGFIELD M.J.** 2015. Changes in planted forests and future global implications. Forest Ecology and Management 352: 57–67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.021>.

PROTASOV A., BLUMBERG D., BRAND D., LA SALLE J., MENDEL Z. 2007. *Biological Control* of the *Eucalyptus* gall wasp *Ophelimus maskelli* (Ashmead): Taxonomy and biology of the parasitoid species *Closterocerus chamaeleon* (Girault), with information on its establishment in Israel. *Biological Control* 42 (2): 196–206. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.05.002>.

SANTADINO M., BRENTASSI M.E. FANELLO D.D., COVIELLA C. 2017. First Evidence of *Thaumastocoris peregrinus* (Heteroptera: Thaumastocoridae) Feeding From Mesophyll of *Eucalyptus* Leaves. *Environmental Entomology*: nww163. <https://doi.org/10.1093/ee/nww163>.

SOPOW S., GEORGE S., WARD N. 2012. Bronze bug, *Thaumastocoris peregrinus*: A new *Eucalyptus* pest in New Zealand. *Surveillance* 39 (2): 43–46.

SOUZA A.R. DE, CANDELARIA M.C., BARBOSA L.R., WILCKEN C.F., CAMPOS J.M., SERRÃO J.E., ZANUNCIO J.C. 2016. Longevity of *Cleruchoides noackae* (Hymenoptera: Mymaridae), an egg parasitoid of *Thaumastocoris peregrinus* (Hemiptera: Thaumastocoridae), with various honey concentrations and at several temperatures. *Florida Entomologist* 99 (1): 33–37. <https://doi.org/10.1653/024.099.0107>.

VELIKOVA V., LORETO F., BRILLI F., STEFANOV D., YORDANOV I. 2008. Characterization of juvenile and adult leaves of *Eucalyptus globulus* showing distinct heteroblastic development: photosynthesis and volatile isoprenoids. *Plant Biology* 10 (1): 55–64.

WILCKEN C.F., SOLIMAN E.P., DE SÁ L.A.N., BARBOSA L.R., DIAS T.K.R., FERREIRA-FILHO P.J., OLIVEIRA R.J.R. 2010. Bronze bug *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero and Dellapé (Hemiptera: Thaumastocoridae) on *Eucalyptus* in Brazil and its distribution. *Journal of Plant Protection Research* 50 (2): 201–205.

WINGFIELD M.J., ROUX J., SLIPPERS B., HURLEY B.P., GARNAS J., MYBURG A.A., WINGFIELD B.D. 2013. Established and new technologies reduce increasing pest and pathogen threats to Eucalypt plantations. *Forest Ecology and Management* 301: 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.002>

WINGFIELD M.J., SLIPPERS B., HURLEY B., COUTINHO T., WINGFIELD B., ROUX J. 2008. Eucalypt pests and diseases: growing threats to plantation productivity. *Southern Forests: a Journal of Forest Science* 70 (2): 139–144. <https://doi.org/10.2989/SOUTHFOR.2008.70.2.9.537>